

INNEHÄLLSFÖRTECKNING

	Sid.
FELDMANN, JEAN, <i>Haraldia</i> , nouveau genre de Delesseriacées	1
BØRGESEN, F., Remarks on an Alga in Forsskål's Herbarium	7
PAPENFUSS, GEORGE F., The development of the reproductive organs in <i>Acrosorium acrospermum</i>	11
SVEDELIUS, NILS, Anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über die Florideengattung <i>Dermonema</i> (Grev.) Harv.	21
LEVRING, TORE, Über die Phaeophyceengattungen <i>Myriogloia</i> Kuck. und <i>Haplo-gloia</i> nov. gen.	40
SUNESON, SVANTE, On <i>Ectocarpus fasciculatus</i> growing on the finspines of fishes —, Zur Algenflora der schwedischen Westküste	53
HAMEL, GONTRAN, Sur la classification des <i>Ectocarpales</i>	57
LINDSTEDT, ALF, Über ein Fund von <i>Gomontia polyrhiza</i> in Süßwasser	65
SCHUSSNIG, BRUNO, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von <i>Caulerpa</i> pro-lifera	71
CEDERGREN, GÖSTA R., <i>Aërofila</i> alger	75
TAYLOR, RANDOLPH WM., Fresh-Water Algae from the Petén District of Guatemala	97
FRITSCH, F. E., The heterotrichous habit	112
BLIDING, CARL, Studien über die Entwicklung und Systematik in der Gattung <i>Enteromorpha</i> . II.	125
ATKINS, W. R. G., Illumination in Algal Habitats	134
PASCHER, A., Zur Kenntnis einer <i>Protococcaceae</i> aus den salzhaltigen Mooren Franzenbsads	145
BOYSEN-JENSEN, P., Kvantitativ Bestemmelse af Vækststoffer af Auxingrupper ved Hjælp af Diffusionsmetoden	158
STÄLFELT, M. G., Vom System der Wasserversorgung abhängige Stoffwechsel-charactere	169
PETERSSON, SIGFRID, Zur Kenntnis der Polyphenolasen der Algen	176
GERTZ, OTTO, Über künstlich erzeugte intrazellulare Anthochlorkörper	193
BORGSTRÖM, GEORG, Influence of growth-promoting chemicals on roots of <i>Allium</i> . I. Effective concentration ranges of synthetic substances and vitamins	198
	207

	S. 21
DAHLGREN, K. V. OSSIAN, Sur la présence d'amidon dans le sac embryonnaire chez les Angiospermes. Deuxième communication	221
RENNERFELT, E., Der Zuwachs von <i>Rhodotorula glutinis</i> Harrison unter verschiedenen Kulturbedingungen	232
MELIN, ELIAS und LINDEBERG, GÖSTA, Über den Einfluss von Aneurin und Biotin auf das Wachstum einiger Mykorrhizenpilze. Vorläufige Mitteilung	241
PALMGREN, OSCAR, Cytological studies in <i>Potamogeton</i> . Preliminary note	246
MAURITZON, JOHAN, Über die Embryologie von <i>Maregravia</i>	249
LEVAN, ALBERT, Amphibivalent formation in <i>Allium cernuum</i> and its consequences in the pollen	256
ERLANDSSON, S., The Chromosome Numbers of Some <i>Taraxacum</i> Species	261
SJÖWALL, MALTE, Über <i>Mucor rufescens</i> Fischer	265

Haraldia, nouveau genre de Delessériacées.

Par JEAN FELDMANN (Alger).

La distinction des genres dans la famille des Delessériacées est restée longtemps très imprécise; les caractères génériques utilisés, tirés de la morphologie externe entraînant souvent la réunion dans un même genre, de plantes très différentes les unes des autres.

Dans son important mémoire: »De Dispositione Delesseriearum», paru en 1898, J. G. AGARDH a essayé de subdiviser les grands genres de Delessériacées en groupes plus homogènes, mais cet essai eut peu de succès auprès des autres algologues, les caractères sur lesquels étaient fondés les nouveaux genres proposés n'étant pas toujours d'une importance suffisante. D'autre part, certains caractères très importants, comme ceux fournis par le mode de développement de la fronde, n'ont pas été envisagés. C'est, en particulier, pour les espèces appartenant à l'ancien genre *Nitophyllum* sensu lato que la classification de J. G. AGARDH est peu satisfaisante.

L'ouvrage classique de H. KYLIN: »Studien über die Delesseriaeacen» (1924), qui met en évidence les différents modes de développement de la fronde des Delessériacées, a doté la systématique de cette famille des principes nécessaires à un groupement rationnel des espèces en genres bien caractérisés.

Au cours de mes recherches sur les algues marines de la Côte des Albères, j'ai eu l'occasion d'observer une Delessériacée qui, par le mode de développement de sa fronde et la disposition de ses sores de tétrasporanges me paraît devoir constituer un genre nouveau que je suis heureux de dédier au savant algologue suédois, le Professeur HARALD KYLIN, sous le nom de *Haraldia* nov. gen.

Le *Haraldia Lenormandii* (Derbès et Solier) J. Feldmann comb. nov. a été découvert par DERBÈS et SOLIER à Endoume aux environs de Marseille en juillet. Ces auteurs le décrivirent dans le »Supplément au Catalogue des plantes des environs de Marseille» de L. CASTAGNE (1851), sous le nom d'*Aglaophyllum Lenormandii* avec la diagnose suivante:



Fig. 1. *Haraldia Lenormandii* (Derb. et Sol.) J. Feldm. fragment de fronde, montrant le disposition des tétrasporanges ($\times 3,7$).

»*Frons tenerrima multoties palmato-laciñiata, laciñiis linearibus, hic illic ciliis spinosis marginatis. Soris oblongis in disco frondis sparsis, saepius in medio serie longitudinali dispositis.*»

Cette espèce fut ensuite étudiée par J. J. RODRIGUEZ (1896) qui compléta la diagnose de DERBÈS et SOLIER et signala le *Nitophyllum Lenormandii* (Derb. et Sol.) Rodriguez à Messine et à Lessina.

En 1929, ayant observé cette algue à Banyuls-sur-mer (Pyrénées Orientales), j'ai proposé de la rapporter au genre *Erythroglossum* J. Ag. (1898) à cause de son mode de croissance par une cellule initiale terminale à division transversale qui ne permettait pas de la laisser dans le genre *Nitophyllum* Grev.

Néanmoins, cette algue diffère des autres espèces d'*Erythroglossum* par l'absence d'une nervure centrale polystromatique et par la disposition de ses sores de tétrasporanges. Ces deux caractères me paraissent suffisants pour justifier la création, pour cette espèce, du genre *Haraldia*.

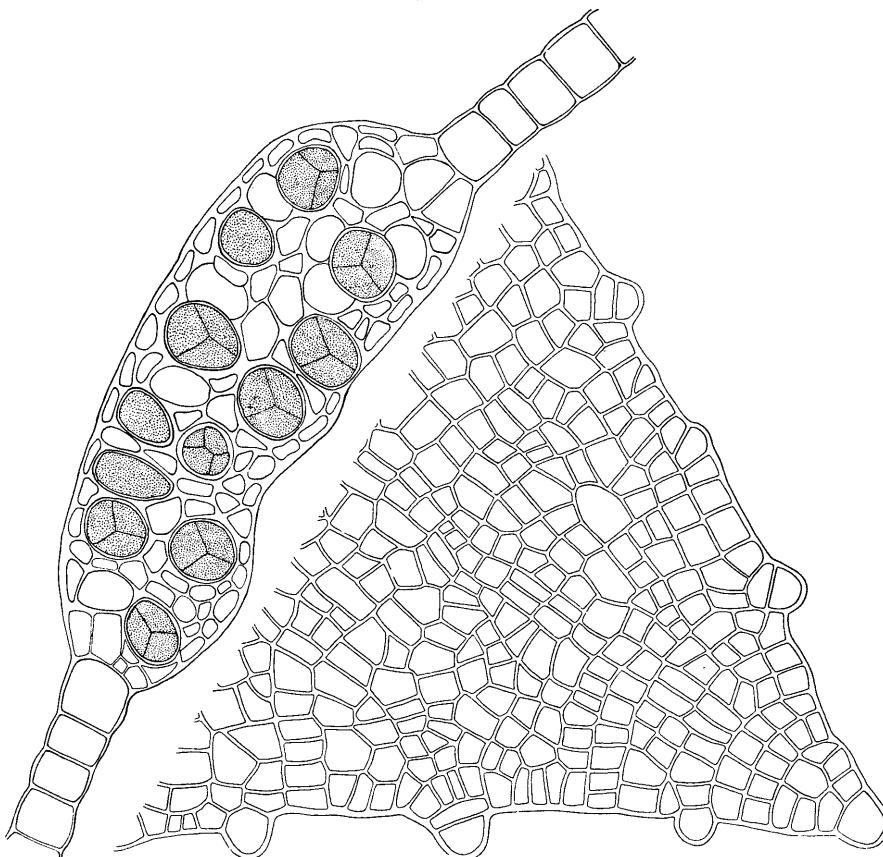


Fig. 3.

Fig. 2.

Fig. 2. Extrémité d'une fronde de *Haraldia Lenormandii* montrant l'initiale terminale et les initiales secondaires ($\times 350$).

Fig. 3. Coupe transversale de la fronde de *Haraldia Lenormandii* au niveau d'un sorc de tétrasporanges ($\times 100$).

Le *Haraldia Lenormandii* vit à Banyuls à peu de profondeur au dessous du niveau, mais toujours submergé, dans les stations obscures et assez battues, en particulier dans les grottes et sous les surplombs. Il est assez fréquent à la fin du printemps et au début de l'été (avril à juillet).

Les frondes, tantôt sessiles, tantôt plus ou moins nettement atténuées en stipe à la base atteignent 1,5 cm à 2,5 cm de hauteur. Elles sont palmées-laciniées à segments denticulés ou pourvus de proliférations marginales spathuliformes.

La fronde s'accroît au dépends d'une cellule initiale terminale à

cloisonnement transversale comme celle des *Erythroglossum*; mais alors que dans ce genre, celle-ci donne naissance à une nervure centrale parfois invisible à l'oeil nu mais constituée par plusieurs assises de cellules, l'initiale du *Haraldia* donne naissance à un thalle monostromatique où il est impossible de distinguer une nervure centrale même microscopique.

Des initiales secondaires à cloisonnement également transversal se rencontrent aussi de distance en distance sur les bords de la fronde et donnent naissance à des denticulations au à des proliférations spathuliformes.

La fronde est toujours monostromatique même vers la base et mesure 50 à 60 μ d'épaisseur. Vues de face, les cellules de la fronde sont polygonales et mesurent dans les parties adultes de la fronde 40 à 60 μ de large. Chacune contient de nombreux chromatophores pariétaux discoïdes mesurant environ 4—5 μ de diamètre, dans beaucoup de cellules on observe également des globules réfringents vraisemblablement de nature lipoïdique. Les cellules marginales sont plus petites que celles des autres parties de la fronde.

Tous les exemplaires que j'ai observés à Banyuls étaient pourvus de tétrasporanges. Ceux-ci sont groupés en sores dont la disposition est très caractéristique: Ils sont arrondis ou allongés, parfois confluents, disposés selon une ligne médiane dans les segments de la fronde. Ces sores sont également développés sur les deux faces de la fronde qui à leur niveau mesure 200 μ environ d'épaisseur, les tétrasporanges sont irrégulièrement disposés sur deux rangs, ils sont ovoïdes, à division tétraédrique et mesurent 60—70 μ de long.

Sous le nom de *Nitophyllum ciliatum*, BORNET (1892, p. 292) a décrit une algue récoltée par SCHOUSBOE à Tanger qui d'après les échantillons types conservés dans l'Herbier THURET-BORNET au Muséum National d'Histoire naturelle de Paris, ne me paraît pas distincte du *Haraldia Lenormandii*.

Les échantillons de SCHOUSBOE sont sexués. Les spermatanges, figurés par BORNET (1892; pl. III fig. 4), sont situés dans la partie médiane des segments de la fronde comme les sores de tétrasporanges. Ils se présentent sous l'aspect d'une ligne blanchâtre, formée de sores arrondis, souvent confluents en un long sore linéaire.

Les cystocarpes arrondis, sont épars sur la surface de la fronde.

Dans la répartition géographique du *N. ciliatum*, BORNET indique que cette espèce existe également au Bermudes. L'Herbier THURET-BORNET renferme en effet, sous le nom de *N. ciliatum* un échantillon

de cette provenance récolté par MERRIMAN et envoyé par FARLOW à BORNET en 1881. Cet échantillon, pourvu de sores de tétrasporanges, appartient bien également au *Haraldia Lenormandii*.

Le *Nitophyllum Lenormandii* a été également signalé à la Barbade par Melle A. VICKERS (1905) mais la détermination de la plante de la Barbade est inexacte ainsi que j'ai pu m'en rendre compte par l'examen des échantillons de Melle VICKERS conservés dans l'Herbier THURET. Ceux-ci, en effet, diffèrent nettement du *H. Lenormandii* par la forme de la fronde et par les tétrasporanges réunis en un sore unique subapical.

Il n'est pas possible, en l'absence d'échantillon, de se prononcer sur l'attribution générique de l'algue signalée par Mme WEBER VAN BOSSE (1926) aux îles Kei sous le nom de *Nitophyllum Lenormandii* var. *De Tonii* Weber. L'algue des îles Kei est en effet stérile et Mme WEBER ne donne aucune indication sur son mode de croissance.

En résumé, le genre *Haraldia* doit être rattaché au groupe *Phycodrys* de la classification de KYLIN. Il se rapproche particulièrement du genre *Erythroglossum* J. Ag. mais s'en distingue nettement par l'absence complète de nervure médiane polystromatique, et par la disposition des sores de tétrasporanges en une ligne médiane dans les segments de la fronde, alors que, chez les *Erythroglossum*, les sores sont situés de part et d'autre de la nervure médiane le long du bord de la fronde.

La diagnose de ce nouveau genre est la suivante:

Haraldia J. Feldmann, novum genus Delesseriacearum:

Frons palmato-laciniata, monostromatica, ecostata, enervosa, nervo centrali omnino destituta; apex frondis cellulis initialibus apicalibus transverse articulatis instructus. Margo dentato-ciliatus aus prolificacionibus spathuliformibus ornatus.

Tetrasporangia tetraédrice divisa, soros rotundatos aus confluentes formantia, in utraque pagina frondis, secus lineam longitudinalem in medio segmentorum frondis, dispositos.

Sori spermatangiorum simili modo dispositi.

Cystocarpia per segmenta frondis sparsa.

Haraldia Lenormandii (Derbès et Solier) comb. nov.

= *Aglaophyllum Lenormandii* Derbès et Solier (1851)

= *Nitophyllum Lenormandii* (Derb. et Sol.) Rodriguez (1896)

= *Erythroglossum Lenormandii* (Derb. et Sol.) J. Feldmann (1929)

= *Nitophyllum dentatum* (Schousboe) Bornet (1892).

Alger, le 26 Octobre 1938.

Bibliographie.

- AGARDH, J. G. De Dispositione Delessericarum. Species Algarum. III, 3; Lundae. 1898.
- BORNET, ED. Les Algues de P. K. A. Schousboe récoltées au Maroc et dans le Méditerranée de 1815 à 1829. Mém. de la Soc. nat. des sc. nat. et mathém. de Cherbourg. T. XXVIII, p. 165—376, pl. I—III, 1892.
- CASTAGNE, L. Supplément au catalogue des Plantes qui croissent naturellement aux environs de Marseille. Aix, 1851.
- FELDMANN, JEAN. Note sur quelques Algues marines de Banyuls. Bull. Soc. Bot. de Fr., t. 76, p. 785—793, Paris, 1929.
- . Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La Côte des Albères. Revue Algologique t. X, fasc. 1—4, p. 1—339. Paris, 1937.
- KYLIN, H. Studien über die Delesseriaceen. — Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2, Bd. 20, Nr. 6, Lund, 1924.
- RODRIGUEZ, J. J. Note sur le *Nitophyllum Lenormandii*. La Nuova Notarisia, 1896, p. 42—43.
- VICKERS, A. Liste des Algues marines de la Barbade. Ann. des Sc. nat. 9^e sér. Botanique. vol. I, p. 45, Paris, 1905.
- WEBER VAN BOSSE, Mme A. Algues de l'Expédition danoise aux Iles Keis. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific expedition 1914—16. XXXIII. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren. Bd. 81, p. 57—155. 1926.

Remarks on an Alga in FORSSKÅL's Herbarium.

By F. BØRGESEN.

When I examined the specimens of algae found in FORSSKÅL's collection¹ in Copenhagen I was not always able to make a satisfactory determination of all of them because of the very scarce and fragmentary material or owing to the lack of fruiting specimens etc. Among these species *Conferva seticulosa* Forssk. was also found.

The specimens of this plant which I have been able to examine have always reminded me a good deal of *Chondria*, but as this plant has until now been referred to *Laurencia* by various investigators, and the few specimens previously examined by me were sterile or tetrasporic, I also referred them to this genus. It was therefore of much interest to me to find, in a collection of Persian algae belonging to the Kew Herbarium, which the Director, Sir ARTHUR HILL, and the Keeper of the Herbarium, Dr. A. D. COTTON, most kindly allowed me to have for a short time as a loan in Copenhagen, a specimen determined by YAMADA to be *Laurencia seticulosa*, because it immediately struck me that this plant was the same as those called by various authors *Laurencia seticulosa* and for which in the Revision of FORSSKÅL's Algae, p. 4, I have proposed the name *Laurencia hypnoides*.

After a thorough examination of it there was no doubt that I had to do not with a *Laurencia* but a *Chondria*. The anatomical structure of the plant at once showed that the plant was much more like a *Chondria* than a *Laurencia*, and when I finally succeeded in finding the characteristic antheridial bodies of *Chondria* it was obvious that it was this genus.

On account of this observation I have found it necessary to re-examine FORSSKÅL's material and other specimens referred to *Laurencia seticulosa* that I could get hold of.

As mentioned in the Revision of FORSSKÅL's Algae, two specimens

¹ BØRGESEN, F., A revision of FORSSKÅL's Algae mentioned in Flora Ægyptiaco-arabica and found in his Herbarium in the Botanical Museum of the University of Copenhagen. Dansk Botanisk Arkiv. Bd. 8, Nr. 2. 1932.

of *Conferva seticulosa* are found in FORSSKÅL's herbarium in Copenhagen, one of these bearing FORSSKÅL's original label and originating from VAHL's herbarium. It is a small specimen of *Hypnea*, probably *H. musciformis*, but as the characteristic tendrils of this species are missing in this specimen, it might also be a piece of *Hypnea Valentiae*.

The other specimen, on the sheet of which is written by HORNEMANN: »e Coll. FORSSK., Mocka», is evidently a piece of an unprepared lump of algae that has been cast ashore and which consists of *Hypnea musciformis* with well developed tendrils. Besides these two specimens I have in our general herbarium found a piece of a specimen on the sheet of which is written by HORNEMANN: »*Chondria seticulosa* Ag. (*Conferva seticulosa* Forssk.), e collectione FORSSKÅL, in mari rubro». Studied with a lens this plant looks very like the specimens of *Laurencia seticulosa* (Forssk.) found in different herbaria, but an examination of it has shown that it is a piece of a young female specimen of *Acanthophora*. This specimen too is now incorporated in FORSSKÅL's herbarium.

J. AGARDH's herbarium in Lund contains two specimens originating from FORSSKÅL's collection. They are rather large and well prepared (by AGARDH himself). They very much resemble KÜTZING's figure in *Tabulae Phycologicae*, vol. 15, tab. 52. A small bit of one of the specimens examined by me shows that it is tetrasporic. I have not seen any transverse section of the thallus.

These examinations made me suppose that in reality all these specimens, and perhaps several in other herbaria, originate from the same cluster of algae, which has been cast ashore, and of which we still in Herb. FORSSKÅL in Copenhagen have an unprepared lump consisting of *Hypnea musciformis*, and from which also the above-mentioned small bit of *Acanthophora* is derived.

Formerly most botanists had their own private herbaria, and it was therefore of great value to obtain material from different localities and of course especially from such an interesting place as Arabia was at that time. Hence pieces of FORSSKÅL's plants are to be found in many different herbaria. But as the lump of algae containing what FORSSKÅL called *Conferva seticulosa* must certainly have been a mixture of various superficially very similar species, it is easy to understand that when parts of FORSSKÅL's plant were distributed to different herbaria, these pieces later turned out to be different species. And as FORSSKÅL's original label has remained attached to a specimen of *Hypnea* in his herbarium in Copenhagen, this specimen must be considered

as the type specimen of *Conferva seticulosa*, and the plant in J. AGARDH's herbarium called *Laurencia seticulosa* must have another specific name, for which I have proposed *Laurencia hypnoides*. And since this plant after my renewed examination turns out to be a *Chondria* and not a *Laurencia*, the combination must be *Chondria hypnoides* Boergs.

Of other specimens to be referred to this species I have had for examination two from Karachi, Cape Monze, leg. A. B. KOTWALL; these specimens together with several other Indian algae were sent to me for determination by the late Director M. A. HOWE, New York Botanical Garden.

These specimens very much resemble those in Herb. J. AGARDH. They are sterile, that is, at any rate the specimen that I have kept here. They have been dried under very hard pressure which perhaps accounts for my not noticing at previous examinations (compare Kew Bulletin, 1934, p. 20, where they are referred to as *Laurencia hypnoides*) in transverse sections the 5 large pericentral cells characteristic of *Chondria*, but having now re-examined the specimen I had kept here, I see that its transverse section is quite like that of *Chondria*. The specimens from Tuticorin (Hare Island) mentioned in the same paper have also a very similar transverse section and are referable to *Chondria*.

Then I have a small specimen from the Red Sea collected by GUNNAR TÄCKHOLM and sent to me for determination by Dr. NAYAL, the University of Cairo; it is also sterile, but transverse sections of it show that it is a *Chondria*.

Finally from Dr. OTTO CHR. SCHMIDT, The Botanical Museum, Berlin-Dahlem I have some time ago received a collection of duplicates and amongst these is a specimen of the same plant from the coast of Somali, Febr. 1873, HILDEBRANDT, No. 117, and determined by HAUCK (comp. *Hedwigia* 1888, p. 90) as *Laurencia seticulosa* (Forssk.) Grev. It is a male plant.

KÜTZING's figure in *Tabulae Phycologicae*, vol. 15. tab. 52 gives a very good illustration of the plant. The specimen shown in the figure originates from the Red Sea and was sent to KÜTZING from MONTAGNE.

Besides in the Red Sea this species is now known from Lasgari, coast of Somali, from Tuticorin (Hare Island) in South India, from Karachi in the northern part of the Arabian Sea and finally from the Persian Gulf, where it was gathered by ERNEST A. FLOYER, though no exact locality was given.

This little investigation shows how difficult an exact determination

often is in a foreign herbarium where the investigator has not his own utensils and is generally only allowed to study the plant superficially with a lens, which is only natural, lest it be damaged.

Furthermore the old type-specimens are often small and fragmentary and very badly prepared, so that it is easy to understand that mistakes will occur.

The development of the reproductive organs in *Acrosorium acrospermum*.¹

By GEORGE F. PAPENFUSS (Capetown).

Introduction.

The genus *Acrosorium* belongs to the *Cryptopleura*-group of the Delesseriaceae (KYLIN 1924). Of the five genera composing this group, the development of the reproductive organs has been studied in some detail by KYLIN (1924) in *Cryptopleura* and *Gonimophyllum*. KYLIN (1924) has also described and figured certain stages in the development of *Hymenena* and *Botryoglossum*.

The material for the present study was collected at various localities along the west coast of False Bay, South Africa. In this region *Acrosorium acrospermum* is a common alga in the lower littoral belt and in pools higher up where it occurs on rocks or as an epiphyte on other algae. Plants containing tetrasporangia were collected in January, February, May, June, July, September, October and November; and plants containing sexual reproductive organs were collected in June, July, September, October and November. The female plants collected in June contained many procarps but no mature cystocarps. The absence of mature cystocarps at this time of the year may indicate that sexual reproductive organs are not formed during the summer months.

Structure of Thallus.

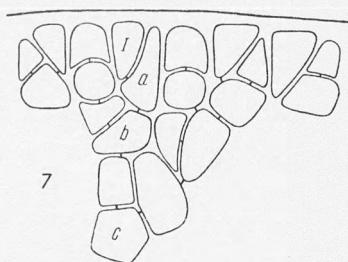
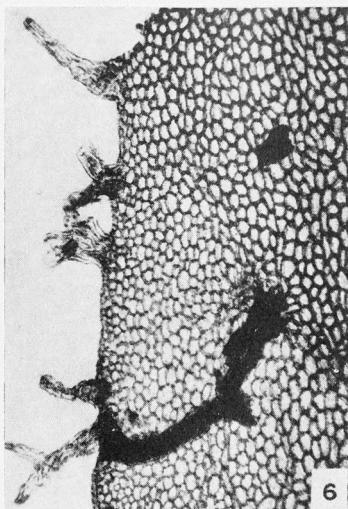
The general features of the thallus have been described by AGARDH (1852). The thallus is composed of a single layer of cells except at the veins where it consists of three layers (fig. 1) and at the base where several layers of cortical cells are formed (fig. 2). The veins are one cell wide (fig. 1) and anastomose (figs. 3—5). The thallus is firmly attached by means of haptera which arise as proliferations from the surface and margin of the basal parts (fig. 6).

¹ This study was made with the assistance of a grant from the Carnegie Corporation through the University of Capetown.



Figs. 1—5. 1, Transverse section of vein. $\times 368$. 2, Transverse section of basal part of thallus. $\times 240$. 3, Tip of branch with procarps. 4, Spermatangial sorus. 5, Tetrasporangial sori. 3—5, $\times 10$.

Apical growth takes place as in *Cryptopleura lacerata* (KYLIN 1924) by means of an initial cell which cuts off segments alternately on two sides (fig. 7). Apical growth is not limited to a single initial cell, however, for certain of the marginal cells may become transformed into secondary initials which in a similar manner contribute to the growth of the thallus. The segments of the initial cells soon become divided by both normal and intercalary anticlinal divisions (fig. 7).



Figs. 6, 7. 6, Apical end of a branch. $\times 650$. 7, Portion of thallus with haptera. (From a photomicrograph by Dr. M. A. POCOCK). $\times 37$. I, initial cell; a, b, c, segments of initial.

Development of Procarp.

The procarps are formed at random on the younger parts of the thallus (fig. 3). The first step in their development is the division of a primary cell by a periclinal wall to form a pericentral cell (fig. 8). Two such cells are formed, one on each surface, either or both of which may give rise to a procarp. The subsequent development of the procarp will be seen from figures 9—18. In figures 9 and 10 the pericentral cell has cut off the mother cell of the first group of sterile cells. In figure 11 the pericentral cell has divided again to form the supporting cell (which represents the original pericentral cell) and the first cell of the carpogonial branch. From the latter cell is developed in acropetal succession a four-celled carpogonial branch (figs. 12—16). The carpogonium is cut off as in *Cryptopleura lacerata*, *Gonimophyllum Skottsbergii*, and members of the *Myriogramme*-group (KYLIN 1924) from the lower surface of the hypogynous cell (figs. 14—16). The development of the trichogyne begins before the carpogonium is cut off (fig. 16, the procarp to the left). The median portion of the trichogyne is swollen and is imbedded in the thallus.

If a procarp is formed by each of the two pericentral cells of a central cell, the carpogonial branches usually develop on alternate sides,

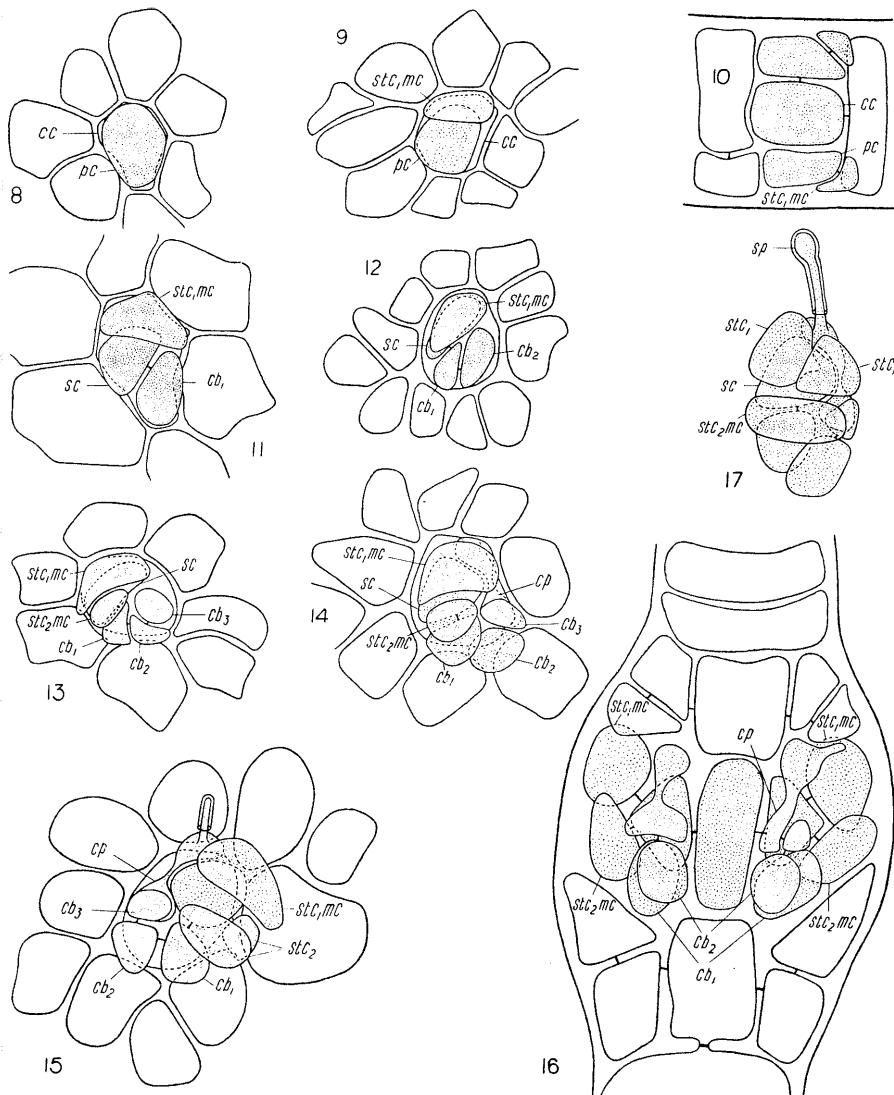
one on the left and the other on the right, of the respective supporting cells, as seen from the surface of the thallus. The carpogonial branches thus lie opposite each other as in figure 16. At times, however, the carpogonial branches may arise from the same side of the respective supporting cells, in which case they are not opposite each other when viewed from any one surface.

While the carpogonial branch is in process of development, the supporting cell cuts off the mother cell of the second group of sterile cells (fig. 13). This cell may be cut off in one of two ways. At times it is cut off as in figures 13, 14, and 17 from the surface of the supporting cell and in other cases it is cut off from the side opposite to the carpogonial branch. If the former case obtains, the mother cell does not divide prior to fertilization; but if it is cut off from the lateral side of the supporting cell, it usually divides to cut off a cell toward the surface (fig. 15). The mother cell of the first group of sterile cells apparently does not divide prior to fertilization (fig. 15). The vegetative cells surrounding a procarp become corticated at an early stage in the development of the procarp (figs. 10, 16). The cortical cells are not indicated in figures 9, 11—15, and 17.

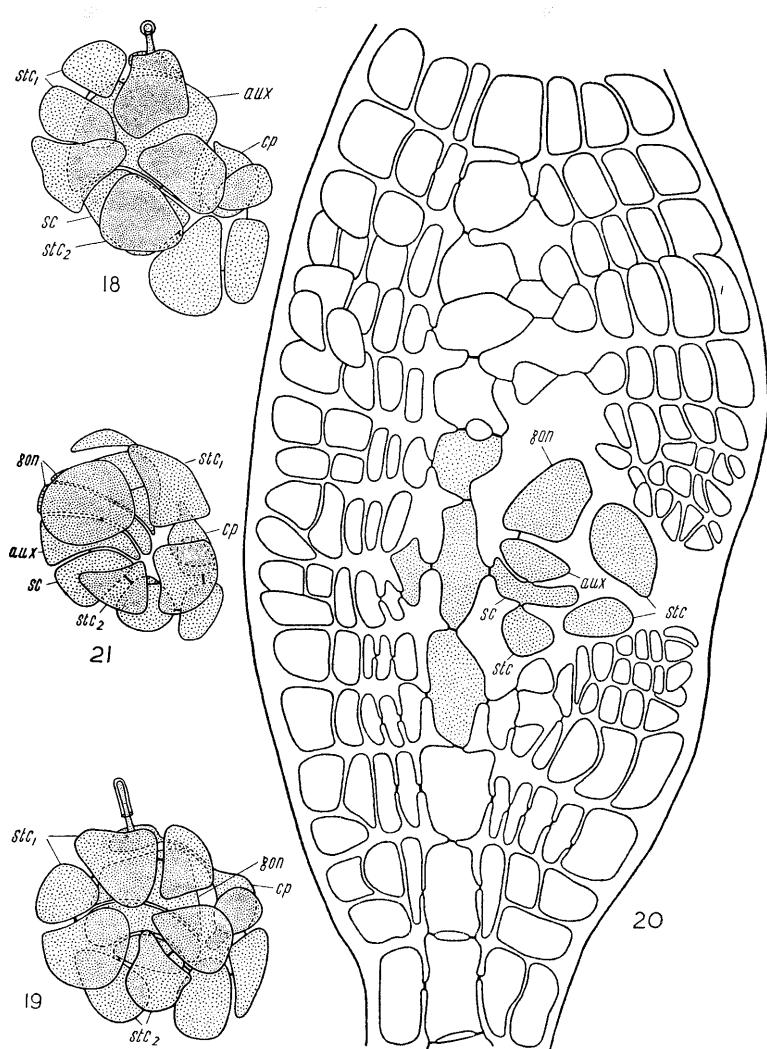
Figure 17 shows a procarp in which a spermatium has become attached to the trichogyne. After fertilization has taken place, the carpogonium enlarges considerably, the sterile cells divide, and the cortication of the vegetative cells in the neighbourhood of the procarp increases. Another change which occurs following fertilization is the enlargement and subsequent division of the supporting cell to form the auxiliary cell (fig. 18). The carpogonium then forms a protuberance which establishes a fertilization canal with the auxiliary cell (fig. 18). The sterile cells apparently stop dividing before the gonimoblast is initiated. Their maximum number varies between four and seven.

Development of Cystocarp.

The development of the cystocarp begins with the division of the auxiliary cell to form the first cell of the gonimoblast (figs. 19, 20). Slightly older stages in the development of the gonimoblast are shown in figures 21 and 22. Owing to the increase in size of the developing gonimoblast, the pit-connections between the innermost cells of the wall of the cystocarp become greatly stretched (figs. 20, 22). These connections are ultimately broken and the dome of the cystocarp is pushed up with the result that there is formed a cavity which is occupied by

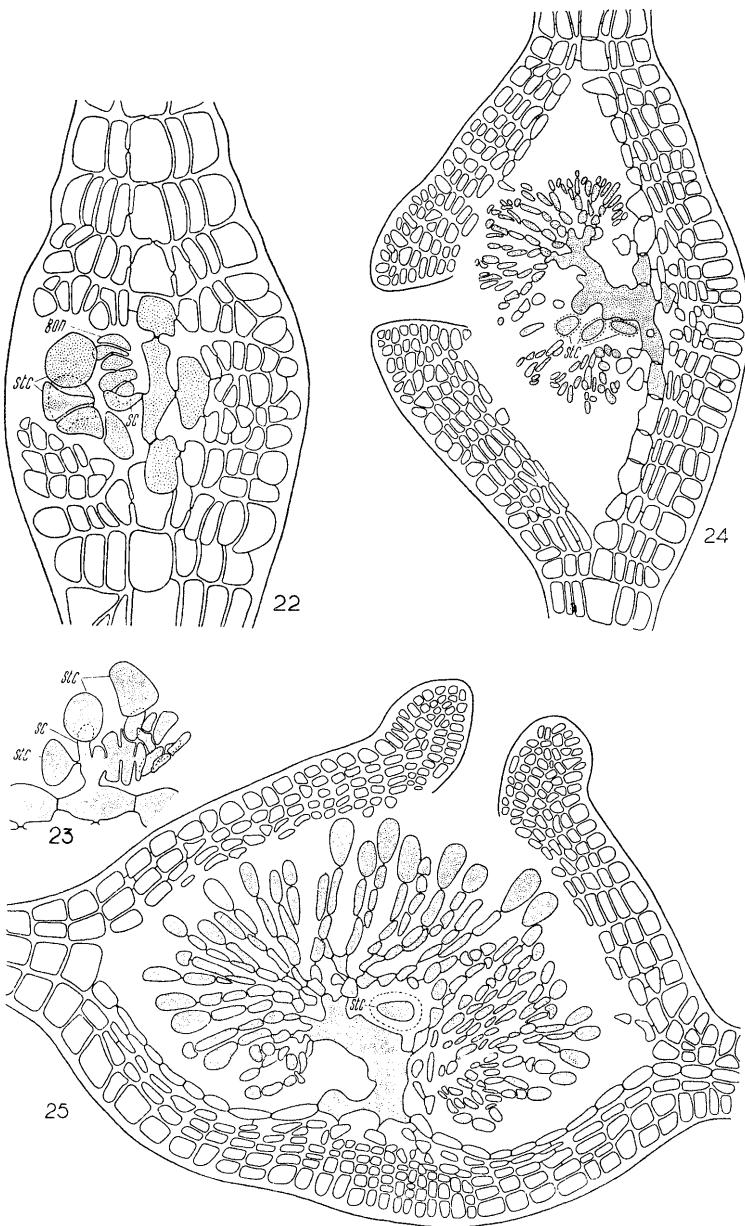


Figs. 8—17. Stages in the development of the procarp prior to the formation of the auxiliary cell. 8, 9, 11—15, 17, Surface views. 10, 16, Transverse sections. *cc*, central cell; *pc*, pericentral cell; *stc₁mc*, *stc₂mc*, mother cells of first and second groups of sterile cells, respectively; *sc*, supporting cell; *cb₁*, *cb₂*, *cb₃*, first, second and third cells of carpogonial branch, respectively; *cp*, carpogonium; *stc₁*, *stc₂*, first and second groups of sterile cells, respectively. $\times 520$.

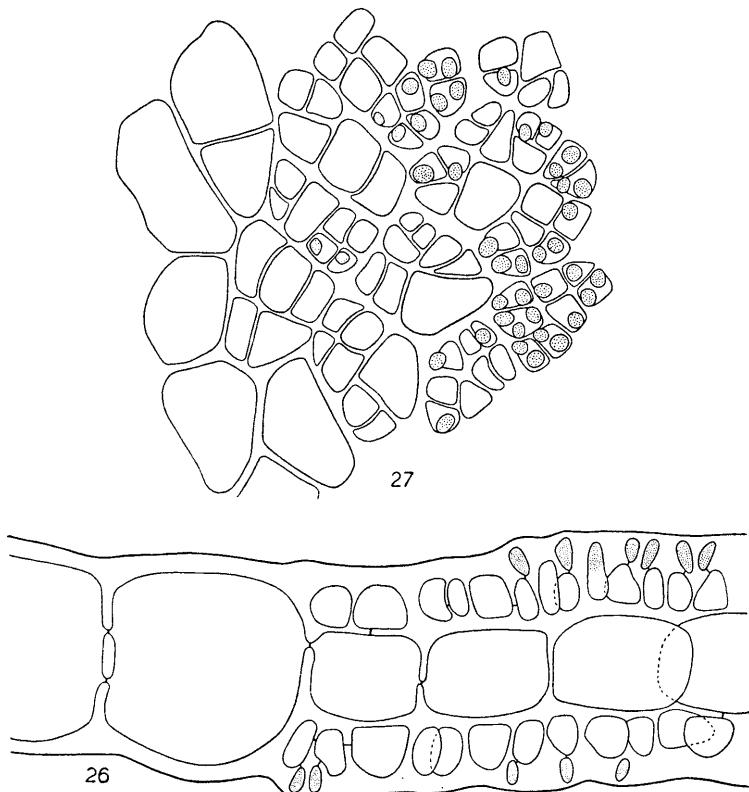


Figs. 18—21. 18, Union of carpogonium and auxiliary cell. 19—21, Early stages in the development of the gonimoblast. 18, 19, 21, Surface views. $\times 520$. 20, Transverse section. $\times 368$. *sc*, supporting cell; *cp*, carpogonium; *aux*, auxiliary cell; *stc₁*, *stc₂*, first and second groups of sterile cells, respectively; *stc*, sterile cells; *gon*, gonimoblast.

the gonimoblast. The filaments of cortical cells which form the wall of the cystocarp do not meet at the summit and the resulting opening is the stomium of the cystocarp. As a rule only one of the two procarps



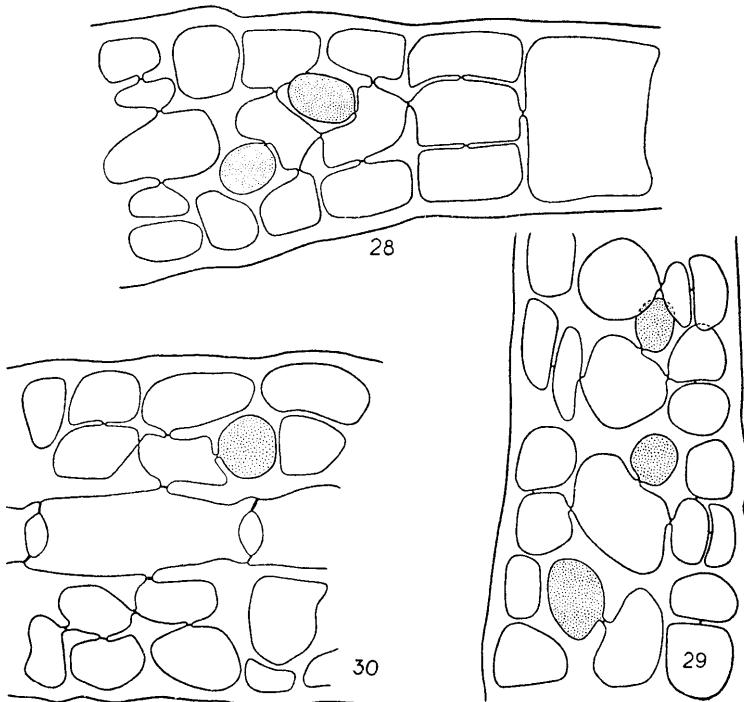
Figs. 22—25. Transverse sections of later stages in the development of the cystocarp.
 sc, supporting cell; gon, gonimoblast; stc, sterile cells. 22, $\times 307$; 23, $\times 230$;
 24 and 25, $\times 104$.



Figs. 26, 27. 26, Transverse section through margin of spermatangial sorus.
 27, Surface view of margin of spermatangial sorus. $\times 520$.

of a central cell is fertilized. The carpogonial branch of the unfertilized procarp, like that of the fertilized one, degenerates while its sterile cells are transformed into cortical cells and participate in the formation of the cystocarpic wall. The sterile cells of the fertilized procarp persist for a long time and can frequently still be seen in sections of a mature cystocarp.

As the development of the cystocarp continues there is formed a large fusion-cell at the base of the gonimoblast. This cell is formed as in other Delesseriaceae (KYLIN 1937 pp. 272, 275) by the fusion of the fertile central cell, the supporting cell, the auxiliary cell, and the first-formed cells of the gonimoblast (fig. 23). In later stages, the central cells adjoining the fertile central cell may also become incorporated in the fusion-cell (figs. 24, 25). In this respect *A. acrospermum*



Figs. 28—30. Transverse sections of tetrasporangial sori. $\times 520$.

agrees with *Cryptopleura lobulifera* (KYLIN 1924). The carpospores are cut off singly from the peripheral cells of the gonimoblast (fig. 25).

Development of Spermatangia.

The spermatangia are formed in irregular sori on the younger parts of the thallus (fig. 4). The first step in their development is the division of the primary cells of the thallus to form a layer of cortical cells on each surface. The cortical cells then become divided by anticlinal walls into a number of smaller cells, the spermatangium mother cells (figs. 26, 27). The spermatangia are formed as protuberances which are budded off from the surface of the mother cells (figs. 26, 27).

Development of Tetrasporangia.

The tetrasporangia are formed in more or less rounded sori which are located at the tips of the branches (fig. 5). The first step in the development of the sori is the formation of a layer of cortical cells on

each surface of the thallus (fig. 28). These cells become divided by both anticlinal and periclinal walls (figs. 28, 29) with the result that the mature sorus may consist of seven or more layers of cells. The tetrasporangia are initiated primarily by the central cells (figs. 28, 29) but not infrequently also by certain of the innermost cortical cells (fig. 30) of the sorus. In this respect the condition in *A. acrospermum* is similar to that described by KYLIN (1924) for *Polyneura Hilliae* and *Cryptopleura lacerata* and by PAPENFUSS (1937) for *Claudea multifida* in which species the tetrasporangia are also initiated by both primary and cortical cells.

Summary.

1. The thallus of *Acrosorium acrospermum* is composed of a single layer of cells except at the veins and at the base. Apical growth takes place by means of an initial which cuts off segments alternately on two sides. The segments become divided by both normal and intercalary anticlinal divisions.
2. The procarps develop at random on both surfaces of the younger parts of the thallus. Their development and that of the cystocarp is described and figured.
3. The spermatangia are formed in irregular sori which develop on both surfaces of the younger parts of the thallus.
4. The tetrasporangia are formed in more or less circular sori which develop at the tips of the branches. They are initiated primarily by the central cells but not infrequently also by certain of the innermost cortical cells of the sorus.

Literature cited.

- AGARDH, J. G., 1852. Species, Genera et Ordines Algarum, II, 2. Lund.
- KYLIN, H., 1924. Studien über die Delesseriacen. Lunds Univ. Årsskrift, N. F., Avd. 2, XX, 6.
- , 1937. Anatomie der Rhodophyceen. Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie VI, 2: Algen (B, g). Berlin.
- PAPENFUSS, G. F., 1937. The Structure and Reproduction of *Claudea multifida*, *Vanvoorstia spectabilis*, and *Vanvoorstia coccinea*. Symb. Bot. Upsalienses II, 4.

Anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über die Florideengattung *Dermoneema* (Grev.) Harv.

Von NILS SVEDELIUS.

In einer Abhandlung »Über die Algenvegetation eines ceylonischen Korallenriffes mit besonderer Rücksicht auf ihre Periodizität» (SVEDELIUS 1906) habe ich unter den Meeresalgen, die auf Ceylon durch eine ausgeprägte Periodizität in ihrem Auftreten ausgezeichnet sind, besonders *Dermoneema dichotomum* Harv. hervorgehoben. Diese Alge muss aber nun *Dermoneema gracile* (Mart.) Schmitz benannt werden. In ihrer grossen Arbeit über die Algen der Siboga-Expedition hat Frau A. WEBER VAN BOSSE (1928, S. 204) die Synonymik dieser Alge aufgeklärt und gezeigt, dass sie *D. gracile* (Mart.) Schmitz genannt werden muss. Der HARVEY'sche Name *D. dichotomum*, obwohl 10 Jahre älter als *Gymnophlaea gracilis* Martens ist nämlich als »nomen nudum» und ohne jede Abbildung ungültig. SCHMITZ hatte gezeigt, dass HARVEY's *D. dichotomum* mit MARTENS *Gymnophlaea gracilis* (non KÜTZING!) identisch ist, benannte aber diese Alge in ENGLER und PRANTL (1897, I: 2, S. 335) *D. dichotomum*, welchen Namen ich in meiner Abhandlung gebrauchte.

Diese Floridee ist von mehreren Gesichtspunkten aus von sehr grossem Interesse, und zwar nicht nur wegen ihres periodischen Auftretens, sondern speziell wegen ihrer eigentümlichen Gonimoblastenentwicklung. Hierdurch nimmt *Dermoneema*, die ganz allein die Gruppe *Dermonemae* innerhalb der Familie *Helminthocladiaeae* bildet, eine ausgeprägte Sonderstellung ein. *Dermoneema* hat nämlich keine bestimmt abgegrenzten Cystokarpien. Die Gonimoblastenfäden bilden nur ein verästeltes Zweigbüschel, dessen Hauptäste in der Rinde herumkriechen. Nur die Batrachospermacee *Sirodotia* Kyl. hat etwas Ähnliches. SCHMITZ hat in seiner oben angeführten Bearbeitung von den Rhodophyceen in ENGLER u. PRANTL, Nat. Pflanzenfamilien, eine kleine und sehr stark schematisierte Abbildung davon gegeben, eine

Abbildung, die dann oft in starker Vergrösserung in der algologischen Handbuchliteratur reproduziert worden ist (Vergl. z. B. OLMANNS, 1922, S. 382 und KYLIN, 1937, S. 200).

Die ersten eingehenderen Beobachtungen über diese Alge hatte schon vor SCHMITZ HEYDRICH (1894) dargelegt, der auch einige ebenfalls sehr schematische Abbildungen über den Karpogonast und auch über die Spermatangien veröffentlicht hat. Eigentümlicherweise gibt SCHMITZ (l. c.) jedoch an »Antheridien unbekannt«. Die Spermatangien einer anderen afrikanischen *Dermoneema*-Art sind später von PILGER (1912, S. 299) leider auch sehr schematisch abgebildet. Der-

selbe Autor hat auch einige anatomische Notizen über *Dermoneema* mitgeteilt.

Es ist aber betreffs aller dieser in der Literatur vorkommenden Beschreibungen und Abbildungen von *Dermoneema* zu sagen, dass sie äusserst kurz und schematisch und teilweise auch nicht ganz korrekt sind.

Darum habe ich mich zu

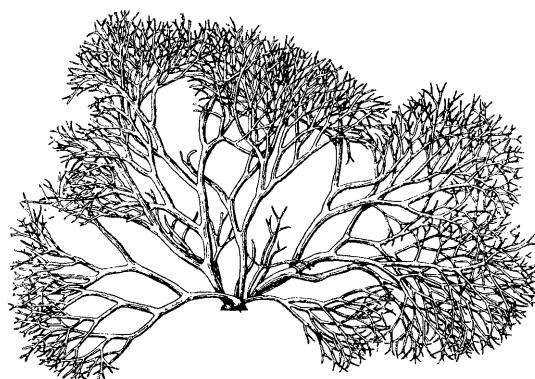


Fig. 1. *Dermoneema gracile* (Mart.) Schmitz von Galle (Ceylon). $\frac{2}{3}$ n. Gr.

einer eingehenden anatomischen Studie dieser Alge entschlossen, wovon ich ein reichhaltiges Material von meiner Ceylonreise 1902—03 nach Hause mitbrachte, dass im August 1903 auf dem Korallenriffe bei der Stadt Galle eingesammelt wurde. Dieses Material war nur in Formalin konserviert und nicht für zytologische Kernstudien fixiert und eignet sich nur für anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen.

Zum Vergleichsmaterial für diese Untersuchung hat mir auch Siboga-Material aus Neu-Guinea von dieser Alge zur Verfügung gestanden, gesammelt von Frau WEBER VAN BOSSE und nunmehr im Reichsmuseum in Leiden aufbewahrt. Diese Algen sind kleiner und haben auch ein anderes Aussehen als das Ceylon-Material, was schon von Frau WEBER VAN BOSSE (1928, S. 204) bemerkt und hervorgehoben wurde. Ich habe aber keine anatomischen Differenzen zwischen den Ceylonalgen und der Neu-Guinealge gefunden. Gegenwärtig ist es wegen des spärlichen Guinea-Materials nicht möglich zu entscheiden,

ob diese Algen Artverschieden sind. Nur Wuchs und allgemeiner Habitus sind ein wenig verschieden.

Ich benutze die Gelegenheit, hier dem Vorstande dieses Museum Herrn Prof. H. J. LAM für die Bereitwilligkeit, mit der mir das Material zur Verfügung gestellt wurde, herzlich zu danken.

1. Der vegetative Bau.

Dermoneema gracile (gesammelt bei Galle auf Ceylon) ist vollentwickelt etwa 6—8 cm hoch und von der ganz sicher mehrjährigen Basalscheibe geht eine wechselnde Anzahl reich verästelter gröberer und steifer Hauptstämme empor. Diese erreichen in Galle ihr Maximum während des SW-Monsuns, jedenfalls kam die Alge während Nov.—März nicht zum Vorschein. Wahrscheinlich existierten da nur die Basalscheiben. Bemerkenswert ist die steife Organisation dieser Helminthocladiae. Der Name *Dermoneema*, von Derma=Haut und Nema=Faden, deutet wohl auf die im Vergleich mit anderen Helminthoclaeaceen festere hautartige Organisation bei dieser Alge. Dazu kommt auch, dass im Hauptstamm gleichwie ein Ring von mechanischen Hyphen eine gewisse biegsame Organisation darstellt (vergl. unten!). Während der Ebbe liegt sie frei da mit etwas steif aufrechstehenden, etwas schlüpfrigen Hauptstämmen und erinnert da hinsichtlich Ihres Wuchses an die nordatlantische Phaeophycee *Pelvetia canaliculata*.

Dermoneema ist diözisch und nur männliche und weibliche Individuen existieren. Die Alge ist ganz sicher ein Haplobiont ohne Tetrasporen. Nach der Bildung und nach dem Hinauslassen der Karposporen werden zuerst die feineren Zweige abgeworfen. Dann können wahrscheinlich neue kleinere Zweige als Prolifikationen gebildet werden, so dass die Alge allmählich ein verstümmeltes Aussehen erhält [vergl. HEYDRICH (1894) Taf. XV, 5] und schliesslich auch die gröberen Stämme absterben.

Der anatomische Bau ist zuerst von HEYDRICH (l. c.) jedoch ohne eingehendere Abbildungen beschrieben. Nach seiner Beschreibung besteht das Innere aus zwei verschiedenen Schichten und die Mittelschicht ist, jedoch ohne scharfe Grenzen, in drei Abteilungen geteilt. Der anatomische Bau ist natürlich von dem sog. Springbrunnentypus. HEYDRICH unterscheidet längsverlaufende »Centralen«, weiter nach aussen mehr verworrene Fäden, die nach der Peripherie zu wieder mehr längsverlaufend werden. Diese entsenden weiter nach aussen »in

dichotomer Anordnung» kurze Fäden, welche die äusserste Schicht darstellen. Die senkrechten Fäden der Mittelschicht tragen an ihrem Ende grosse ovale birnförmige Zellen, die sich dichotom in kleinere ovale verzweigen. Es kommen aber bei dieser letzten ovalen Zellen vor, die sich nicht verzweigen und die den definitiven Thallusrand nicht erreichen. Beim jüngeren Thallus bilden diese teilweise die peripherische Schicht.

Die Darstellung HEYDRICHS ist in der Hauptsache richtig. Ich

habe jedoch niemals in älteren Stämmen deutlich differenzierte längsverlaufende »Centralen« beobachtet, die sich von den anderen mehr verworrenen Zentralfäden scharf unterscheiden lassen. Solche können in ganz jungen Stämmen beobachtet werden, sicher ist, dass sie in älteren Stämmen nicht mehr wahrzunehmen sind.

Ich möchte nun meine eigenen Beobachtungen mitteilen. Fig. 2 zeigt ein Stück von dem Vegetationspunkt im Längsschnitt. Man sieht rechts die noch ganz undifferenzierten längslaufenden Zentralen, die sich scheinbar dichotomisch verzweigen, wobei

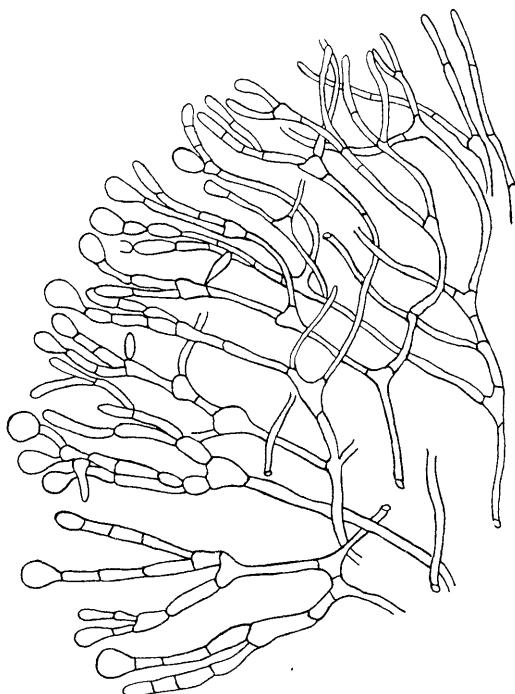


Fig. 2. Längsschnitt durch den Scheitel
(die Hälfte). $540/1$.

die Zweige sich unter einem weiten sogar rechten Winkel trennen. Es sind jedoch nur Scheindichotomien. Die früheste Entwicklung zeigt nämlich hier wie sonst überall in dieser Alge (vergl. Fig. 4, a), dass es ein Seitenast ist, der sich ebenso kräftig entwickelt hat wie der Mutterspross. Die Zelle, die den Seitenzweig abgegliedert hat, wird nach und nach breiter, rundlich dreieckig und trägt dann rechts und links die beiden scheinbaren Zwillingzweige. Der eine wächst weiter aufwärts, der andere biegt sich seitwärts nach aussen und geht nach und nach in die Rindenbildung über. Sehr früh kann man hier (Fig. 2 u.

4, b) auch die kleinen Anlagen der besonderen im Anfang periklin verlaufenden Längsfäden (*lf*) beobachten. Diese peripheren Längsfäden bilden später im Gewebe auf der Grenze zwischen der Rinden — und Markschicht einen charakteristischen Bestandteil (vergl. Fig. 9, *pf*).

Die Endzellen der peripheren Fäden werden bald unterhalb des Vegetationspunktes kugel- oder birnförmig (Vergl. Fig. 2, 3 und 4). Diese Zellen sind die ersten rundlichen Zellen der peripherischen Schicht und stehen ziemlich dicht zusammen nebeneinander, sie bilden also in

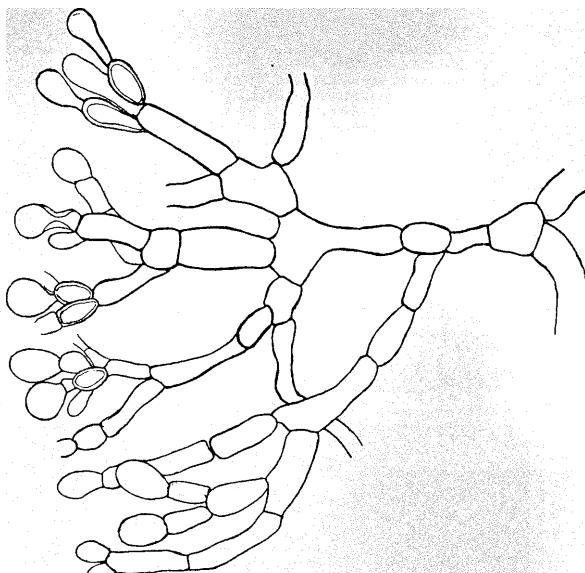


Fig. 3. Längsschnitt unmittelbar unter dem Scheitel. Beginnende Differenzierung der Rindenzellen. $540/1$.

den ganz jungen Sprossachsen das so zu sagen primäre Hautgewebe dieser Alge. Die Entwicklung geht aber weiter. Die primären ovalen Endzellen teilen sich weiter (Fig. 3 u. 5) und differenzieren sich zu einer im vollentwickelten Stadium ganz charakteristischen grosszelligen Gewebeschicht, deren Zellen ziemlich dicke Wände haben (Fig. 9, *ir*). Statt dessen werden sie nach und nach inhaltsarm, die eventuell vorhandenen Chromatophoren degenerieren, und die Zellen geben überhaupt keine Stärkereaktion. In späteren Stadien schliessen sie sich ziemlich dicht zusammen, und dieses Gewebe bildet ein sehr charakteristisches Merkmal für *Dermonema*. Diese grossen Zellen sind auch von SCHMITZ (ENGLER u. PRANTL, I: 2, S. 335) in seiner schematischen Figur von *Dermonema* deutlich dargestellt. Von diesen Zellen gehen

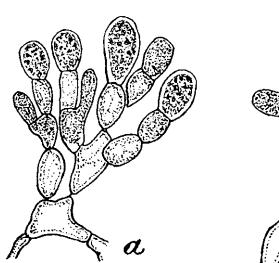
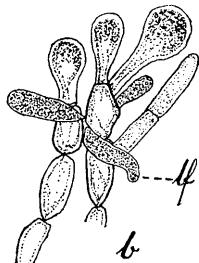


Fig. 4. Junge Rindenzellen mit den ersten Anlagen der Längsfäden (*l*). $800/1$.



b

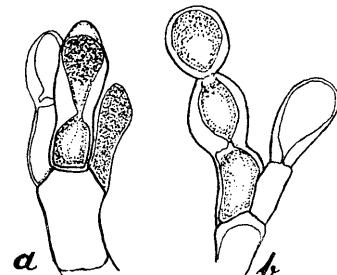


Fig. 5. Die ersten Anlagen der ovalen rundlichen Zellen der Rinde. $800/1$.

dann die definitiven assimilierenden Fäden aus, die bei dieser Alge das eigentliche Assimilationsgewebe darstellen (Fig. 9, *ass*). Diese Assimilationsfäden gehen von den äussersten grossen Zellen aus. Sie verzweigen sich auch scheinbar dichotomisch (Fig. 4, *a*), und ihre Endzellen werden ebenfalls birnförmig, sind aber kleiner als die ersten, primären

Endzellen in den jungen Zweigen (Fig. 5). Diese definitiven Endzellen sind die grössten assimilierenden Zellen im vollentwickelten Stadium.

Fig. 6 zeigt ein Bild von der Bildung der Assimilationsfäden mit den inhaltsreichen Endzellen, von den ersten rundlichen Zellen ausgehend. In diesem Stadium trägt *Dermoneema* auch vereinzelten Haare (Fig. 6, *h*), die aber später ziemlich rasch ganz verschwinden. Die voll erwachsene *Dermoneema* hat keine Haare. Fig. 6 zeigt drei solche Haarbildungen (*h*) die ihrer Stellung nach den Assimilationsfäden homolog sind.

Fig. 7 zeigt einen Querschnitt ein Stückchen unterhalb des Vegetationspunktes (Siboga-Material aus Neu-Guinea). Man sieht

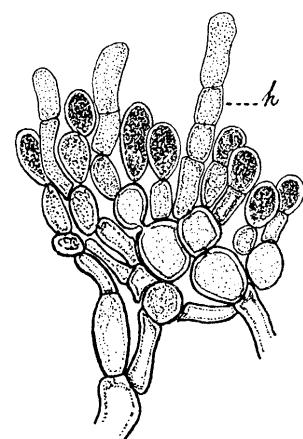


Fig. 6. Junge Rinde mit Haarbildungen (*h*), (Siboga-Material von Neu-Guinea). $800/1$.

in der Mitte einige längslaufende Zentralfäden quergeschnitten. Man sieht weiter die sich nach aussen biegenden Fäden, die sich nach aussen reichlich verzweigen und die Rindenschicht gebildet haben. Man sieht deutlich 5—6 solche Fäden. Die grösseren Zellen haben auch die hier noch jungen und nicht vollentwickelten Assimilationsfäden gebildet. Man sieht auch einige perikline Fäden. Ein Karpogonast

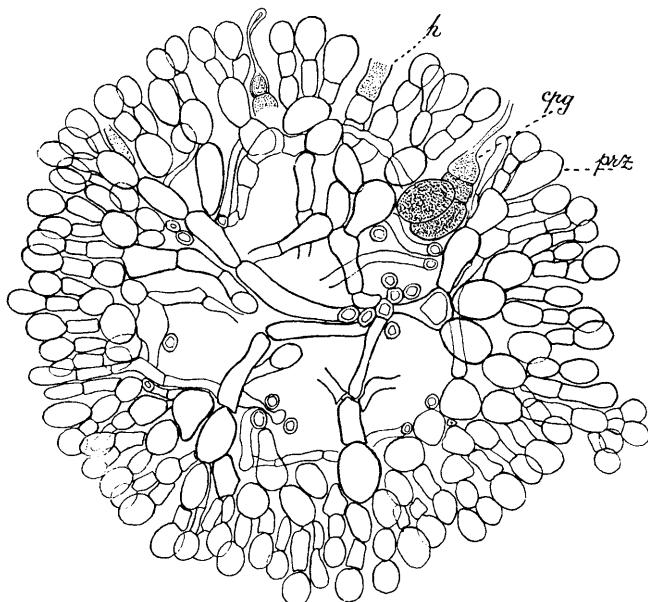


Fig. 7. Querschnitt durch den Spross unmittelbar unter dem Scheitel. *h* Haar, *cpg* Karpogone, *prz* primäre Rindenzenellen (vergl. Fig. 3!). (Siboga-Material von Neu-Guinea.) $480/1$.

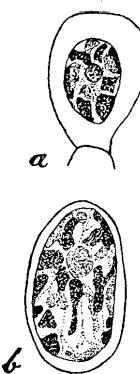


Fig. 8. Chromatophoren in den Endzellen der assimilierenden Fäden (a) und in den inneren Zellen (b).
c:a 1000/1.

mit Karpogone (*cpg*) und ein paar Haare (*h*) sind auch ersichtlich. Man sieht nur eine oder zwei grössere primäre Endzellen (*prz*), die nicht Assimilationsfäden gebildet haben.

Die Chromatophoren sind in den grösseren mehr langgestreckten Zellen bandförmig (Fig. 8, *b*) um in den Endzellen der Assimilationsfäden (Fig. 8, *a*) mehr lappig eckig und mehr zusammengedrängt zu sein. Im vollentwickelten Stadium sind die inneren grossen Zellen ganz leer an Chromatophoren. In jüngeren Stadien sind sie aber mit Chromatophoren versehen, die aber, je nachdem die definitiven Assimilationsfäden auswachsen, mehr und mehr verschwinden.

Im vollentwickelten Stadium (Fig. 9) folgt innerhalb der grossen leeren Zellen (*ir*) ein offenbar mechanischer Mantel von senkrecht orientierten Fäden (*mg*) mit sehr wenigen horizontal durchlaufenden Hyphen. Dieses Gewebe erinnert in Bau und Organisation an den Zentralkörper bei *Furcellaria*, die in OLTMANNS' Handbuch (II. Aufl. Bd. II, S. 260) abgebildet ist. Während aber bei *Furcellaria* dieses Gewebe zentral orientiert ist und also eine sog. zugfeste Organisation darstellt, ist sie hier bei *Dermonema* ein Zylinder — im Querschnitt

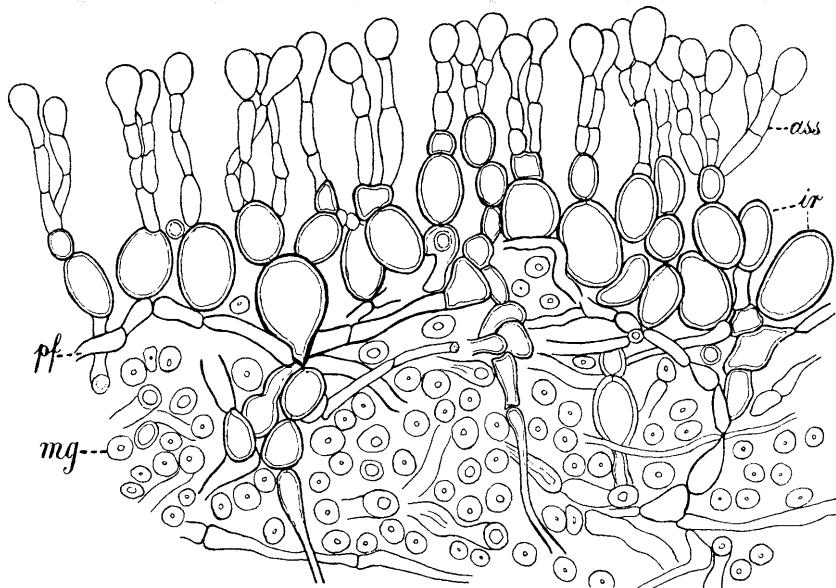


Fig. 9. Vollentwickelte Rinde mit den assimilierenden Fäden (ass), den grossen leeren Zellen der Innenrinde (ir), den periklinen Fäden (pf) und dem mechanischen Gewebe mit den quergeschnittenen Längsfäden (mg). $480/1$.

also ringförmig — und ist als eine biegefeste Organisation aufzufassen. Ganz offenbar beruht die für eine *Helminthocladiae* steife Organisation bei *Dermonema gracile* auf dieser Gewebeanordnung, die den SCHWENDENER'schen mechanischen Prinzipen einer biefesten Konstruktion ganz entspricht. Auch die äusseren fest zusammenstehenden grossen Zellen wirken wohl dabei mit.

Innerhalb dieses Mantels kommt das grosse Zentralgewebe mit den locker längs- und querlaufenden Fäden. Dieses Gewebe nimmt in älteren Stämmen $5/7$ des ganzen Durchmessers des Stammes ein. Den übrigen Teil nimmt der mechanische Mantel und das Assimilationsgewebe, beide von gleicher Dicke, ein. In der Zentralpartie kann man Hyphen von zwei verschiedenen Typen unterscheiden. Einige sind im Querschnitt dickwandig mit sehr engem Lumen, andere sind dünnwandig und mehr plasmareich. Die dünnwandigen Zellen lassen sich oft über den ganzen Querschnitt verfolgen. Sie färben sich mit Jodjodkalium violett, enthalten also Florideenstärke, und haben offenbar eine nahrungsleitende Funktion (Fig. 10). Die anderen dickwandigen Hyphen haben wohl mehr mechanische Funktionen. Hier und da sieht man in diesem Markgewebe wie Gelenke (Fig. 11), wo die längsver-

laufenden Zellenreihen mit den querverlaufenden verbunden sind. Offenbar stammen diese Gelenke von den rundlichen dreieckigen Zellen her, die oben (S. 24) erwähnt wurden, und die die Seitenzweige abgliederten. Offenbar können aus diesen Gelenkzellen sowohl aufwärts wie nach unten neue Hyphen (Fig. 11, *hsp*) heraussprossen, und diese entwickeln sich, je nachdem der Stamm wächst. Dasselbe ist der Fall mit

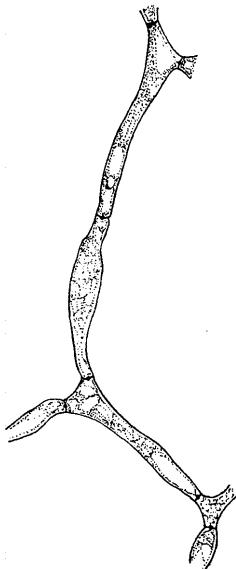


Fig. 10. Leitungszellen von der Mark- schicht. 480/1.

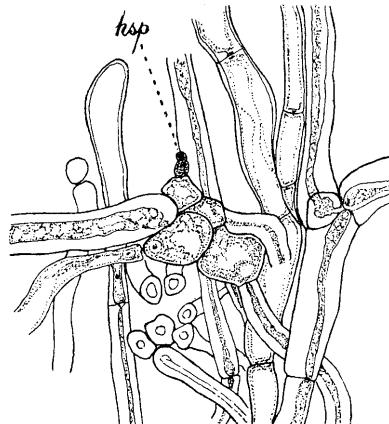


Fig. 11. Gelenk im Markgewebe mit Leitungszellen, mechanischen Zellen und Anlagen (*hsp*) zu jungen Hyphen. 480/1.

den mechanischen Hyphen der Aussenschicht, die ziemlich spät herausgewachsen sind.

Aus der obigen Darstellung geht hervor, dass der anatomische Bau von *Dermoneema* in mancherlei Hinsicht von dem der anderen *Helminthocladiae* abweicht. Die Rindenschicht ist höher differenziert und das mehr peripherische mechanische Gewebe ist eine Eigentümlichkeit, die bei den anderen Gattungen nicht bekannt ist. *Liagora* ist mit Kalk imprägniert und erreicht hierdurch eine gewisse Biegefesteitigkeit, entbehrt aber im übrigen eigens mechanisches Gewebe. Betreffs Differenzierung in der Rindenschicht erinnert *Dermoneema* etwas an *Gloiocephloea* (Vergl. z. B. BÖRGESEN 1934, S. 2), die auch grosse birnförmige Zellen (»utricles») in der Aussenrinde hat. Diese sind aber

hier von anderen kleineren chromatophorenführenden Zellen umgeben. In *Dermoneema* dagegen tragen die grossen birnförmigen Zellen die assimilierenden Zellen, wenn auch in früheren Stadien auch birnförmige Zellen hier und da zusammen mit assimilierenden Zellen zu sehen sind (Fig. 7). Auch mit *Scinaia* könnte man vielleicht gewisse Ähnlichkeiten finden, obwohl *Dermoneema* nicht die grossen farblosen Endzellen hat, die sich bei *Scinaia* fast wie eine Epidermis zusammenschliessen.

2. Die Spermatangien.

Über die Spermatangien liegen bisher nur die kurzen Angaben bei HEYDRICH (1894, S. 291), nebst der ebenso sehr kurzgefasster Notiz bei PILGER (1912, S. 299) vor.

Die Spermatangien entstehen in besonderen Individuen im Allgemeinen auf Seitensprossen an den assimilierenden Fäden und wie PILGER bemerkt hat, niemals aus den Endzellen. Fig. 12 a zeigt ein sehr frühes Stadium. Die Spermatangientragenden Zweige sind ein wenig langgestreckt und gehen aus allen Zellen (Fig. 12 a, b) des assimilierten Fäden ausser aus der Endzelle hervor. 2—3 Spermatangien werden von jeder Mutterzelle abgeschnürt. In ein paar Fällen (Fig. 12, c) habe ich beobachtet, dass Spermatangientragende Fäden auch wie die Assimilationsfäden direkt aus den birnförmigen Zellen heraussprossen können. Solchenfalls können die spermatangientragenden Fäden also auch den assimilierten Fäden homolog sein. Dies scheint mir aber hier ein Ausnahmefall zu sein. Bei *Cumagloia Andersonii*,

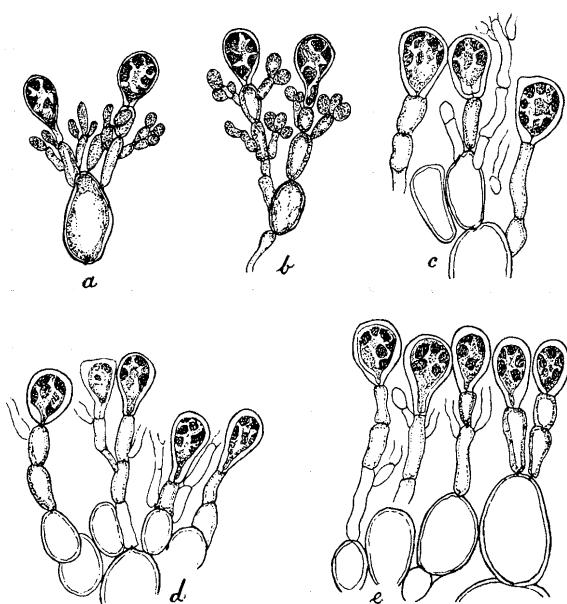


Fig. 12. Spermatangienstände an den Rindenfäden. a, b, jüngere Stadien vor der Entlassung der Spermatien, c—e, ältere Stadien mit den entlassenen Spermatien. $480/1$.

die sonst in mancherlei Hinsicht eine ähnliche Organisation wie *Dermonema* hat, gehen die Spermatangienstände in der Regel von den Endzellen aus gleichwie die spermatangientragenden Sprosse am häufigsten den assimilierenden Fäden homolog sind (Vergl. SMITH 1938, I, S. 319!).

Bemerkenswert ist, dass die assimilierenden Fäden, die die Spermatangientragenden Äste führen, bis auf die Endzellen ziemlich arm an Chromatophoren sind. Nachdem die Spermatangien ihre Spermatien entlassen haben, stehen die Endzellen ziemlich dicht zusammen (Fig. 12, e).

HEYDRICH (1894, S. 291) hat angegeben, dass die »Stützzellen der Antheridien« zu peripherischen Fäden auswachsen können. Wahrscheinlich ist ein solcher Fall in Fig. 12 d zu sehen. Die Endzelle eines spermatangientragenden Fadens hat sich vergrössert und zeigt einen grossen deutlichen Kern. Offenbar geht hier eine Umwandlung der Endzelle in vegetativer Richtung vor. Freigelassene Spermatien habe ich nicht beobachtet.

Die Spermatangien bei *Dermonema* erinnern ausser an *Cumagloia* gewissermassen auch an die bei der Chaetangiacee *Scinaia* (SVEDELIUS, 1915, S. 19), indem die Zweigsysteme sich zwischen den umgebenden Assimilationsfäden empordrängen, um die Spermatien zu entlassen. Diese Entwicklung hängt natürlicherweise mit dem festeren anatomischen Bau bei *Dermonema* zusammen, welcher Bau auch mehr an Chaetangiaceen erinnert als an die übrigen Helminthocladiae.

3. Das Karpogon und die Entwicklung der Gonimoblasten.

Die Karpogene werden sehr früh angelegt. Schon ganz unter dem Vegetationspunkte (Fig. 7) sind sie befruchtungsreif und haben vollentwickelte Trichogynen.

Fig. 13 zeigt einige Stadien vor der Befruchtung. Der Karpogonast ist, wie SCHMITZ (1897, S. 335) angibt, 3-zellig. Die Tragzelle des Karpogonastes ist immer eine der grösseren Rindenzellen, die auch gleichzeitig Assimilationsfäden entwickelt. Während die Spermatangien sich von den unteren Zellen als Seiten sprossen an den Assimilationsfäden entwickeln, können dagegen die Karpogonäste als den Assimilationsfäden selbst homolog betrachtet werden. Die allerjüngsten Stadien sind in Fig. 13 zu sehen. In Fig. 13 a und b sind die Assimilationsfäden kaum fertig, in Fig. 13 c sind dagegen die Endzellen schon mit vollentwickelten Chromatophoren versehen. Die Trichogyne strecken sich ziemlich weit über die Nachbarzellen hinaus. Die Kern-

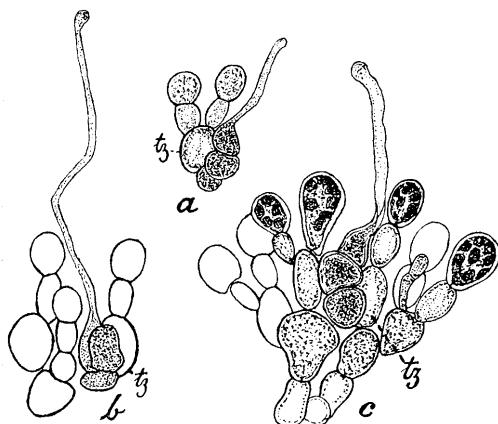


Fig. 13. Junge Karpogonäste, *tz* Tragzelle. $560/1$.

vorhanden sind. In Fig. 14 *a* ist wahrscheinlich eine Tetrade zu sehen.

Ganz ausdrücklich muss aber betont werden, dass der befruchtete Kern im Karpogone verbleibt. Die hypogyne Zelle sieht man oft ganz leer (Fig. 16, 17) und das Karpogon erhält dann manchmal seine Nahrung direkt von der Tragzelle oder von der ersten Zelle des Karpogonastes. In Fig. 14 *a* und *b* sieht man sehr deutlich Poren oder direkte Fusionen zwischen dem Karpogone und der Tragzelle und diese offene Verbindung ist viel grösser als die normalen Porenverbindungen zwischen der hypogynen Zelle und der ersten Zelle der Karpogonastes. Ob immer eine solche direkte Fusion zwischen dem Karpogone und der Tragzelle gebildet wird, halte ich für unsicher. Jedenfalls habe ich Fälle beobachtet, wo solche Verbindungen nicht zu sehen sind (Fig. 16). In einem Falle habe ich eine Verbindung, wie es scheint, zwischen dem Karpogone und der ersten Zelle des Karpogonastes (Fig. 14, *c*) beobachtet. Es besteht hier jedoch eine Möglichkeit, dass im Querschnitte die erste Zelle des Karpo-

verhältnisse in diesem Stadium habe ich nicht verfolgen können.

Nach der Befruchtung bleibt der befruchtete Kern im Karpogone zurück und wahrscheinlich erfolgt die Reduktionsteilung hier sofort. Ich habe, wie schon bemerkt, die zytologischen Fragen nicht studieren können. Mehrmals habe ich jedenfalls beobachtet, dass in späteren Stadien mehrere Kerne im Karpogone

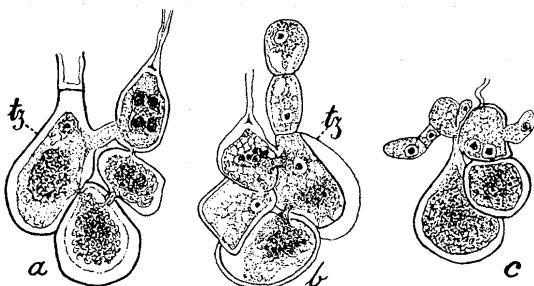


Fig. 14. Karpogonäste nach der Befruchtung. *a*, *b*, Fusion zwischen Tragzelle (*tz*) und Karpogone, *c* jungen Gonimoblastenanlagen. In *a* wahrscheinlich die Tetrade im Karpogone. $560/1$.

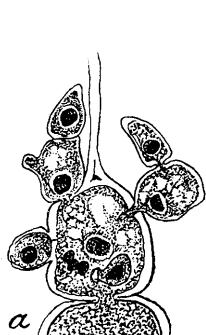


Fig. 15. Junge Gonimoblastenanlagen.
a, vier Anlagen, dazu ein paar Kerne im Karpogone. b, eine Anlage, dazu drei Kerne im Karpogone. $800/1$.

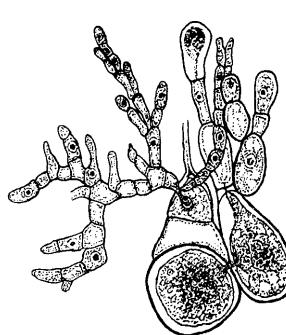
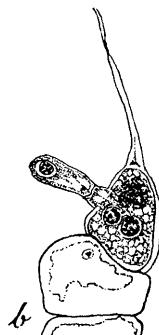


Fig. 16. Junger Gonimoblast.
Nur einer von dem Karpogone entwickelt. Die hypogyne Zelle leer! $560/1$.

gonastes weggefallen ist und also die Zelle, die mit dem Karpogone in Verbindung steht, in Wirklichkeit die Tragzelle ist.

Von dem Karpogone aus entwickelt sich dann der Gonimoblast. Wie ich oben hervorgehoben habe, bilden sich — wahrscheinlich unter Reduktionsteilung — vier Kerne im Karpogon (Fig. 14, a). Es ist nicht unmöglich, dass sich hier noch mehr Kerne bilden können. Ganz deutlich ist, dass sich von dem Karpogone aus mehrere Gonimoblastenzweige entwickeln können. In der Fig. 16 ist nur ein Gonimoblastenzweig zu sehen. In der Fig. 17 sieht man dagegen drei. Untersucht man jüngere Stadien, so sind bisweilen vier junge Gonimoblastenanlagen zu beobachten. Fig. 15 a zeigt deutlich einen solchen Fall. Hier sieht man zwei zweizellige junge Gonimoblastenanlagen (oben rechts und links), dann unten noch zwei einzellige, eine links und die andere unten in der Mitte des Karpogones. Es ist interessant zu sehen, dass ausser diesen vier Zweigen von denen natürlicherweise jeder von einem besonderen Kern im Karpogone stammt, jedenfalls noch ein Kern im Karpogone zu sehen ist, nämlich in der Mitte. Nebenbei unten links kann man eine kleine Gruppe wahrnehmen, die vielleicht auch Kerne oder Kernfragmente sind. Dies alles deutet darauf hin, dass zuerst eine Tetrade gebildet wird (Fig. 14, a und Fig. 15, b), von dieser kann ein Kern sofort zu einem Gonimoblasten auswachsen (Fig. 15, b). Hier sieht man nämlich im Karpogone noch zwei deutliche Kerne und dazu einen dritten (oben), der sich vielleicht in einem Teilungsstadium befindet. Wegen der schlechten Konservierung ist dies aber nicht sicher zu entscheiden. Wenn sich nur vier Gonimoblastenzweige entwickeln,

deutet es darauf hin, dass jeder Kern in der Tetrade sich zu einem Gonimoblasten entwickelt hat. Können sich noch mehr als vier Zweige entwickeln oder entwickeln sich vier Zweige und sind noch mehrere Kerne im Karpogone zu sehen, so müssen ausser der Tetrade teilung noch mehrere Kernteilungen erfolgt sein. Jedenfalls kann der gesamte Gonimoblast — wenn mehrere Zweige vorhanden sind — zytologisch nicht einheitlich sein, weil die Zweige von verschiedenen bei der Reduktionsteilung entstandenen Kernen stammen. Der gesamte Gonimoblast muss solchenfalls als ein Miktohaplont oder nach CORRENS (1916) als »gemischtgeschlechtlich» bezeichnet werden.

Die erste Entwicklung des Gonimoblasten geschieht offenbar auf Kosten der Nahrung in dem Karpogonast und in der Tragzelle. Diese Zellen sind von Anfang an sehr inhaltsreich und mit plasmatischen Stoffen vollgepropft (Fig. 7). Nach und nach entwickeln sich aber Chloroplasten in den Gonimoblastenzweigen und der Gonimoblast wird also später bis zu einem gewissen Grade Selbstversorger. Anderes wäre auch wohl mit Rücksicht auf die üppige Entwicklung der Gonimoblastenzweige und die zahlreichen Karposporen kaum möglich. Ich habe niemals gefunden, dass der Gonimoblast von den angrenzenden Zellen durch offene Porenverbindungen Nahrung erhält. Die grossen Zellen der Innenrinde sind auch, wie oben erwähnt, ziemlich leer und inhaltsarm.

SCHMITZ hat in seiner vielzitierten Abbildung (ENGLER u. PRANTL, 1897, S. 335) den Gonimoblasten als einen langen geraden Hauptstrang, parallel der Aussenseite gezeichnet. Dieser Hauptast verläuft nach SCHMITZ ganz ausserhalb der grossen ovalen Zellen der Innenrinde und trägt reichlich verästelte Zweigbüschel, die die Karposporen bilden. Diese Beschreibung SCHMITZ' ist sicher zu sehr schematisiert und nicht ganz korrekt. Erstens: der Gonimoblast entwickelt sich nicht ganz ausserhalb der grossen Zellen der Innenrinde (Vergl. Fig. 17, 18). Hier muss bemerkt werden, dass die Tragzelle des Karpogonastes immer eine solche grosse Rindenzelle ist, wie sie auch SCHMITZ (l. c. Fig. 205 A) richtig abgebildet hat. Diese grossen Rindenzellen bilden aber mehrere Schichten in der Innenrinde und die Tragzelle des Karpogonastes gehört zu den innersten und am frühesten angelegten von diesen Zellen. Der Gonimoblast kriecht darum unter und zwischen diesen grossen Zellen keineswegs nur ausserhalb dieser Zellen umher. Fig. 17 zeigt einen jungen Gonimoblasten zwischen den grossen Zellen, und in Fig. 18 sind drei sporenbildende Gonimoblasten zu sehen. So weit auslaufende Gonimoblasten, wie SCHMITZ abgebildet hat, habe ich niemals gefunden. Die Karpogonäste sitzen ziemlich nahe einander (Fig. 18).

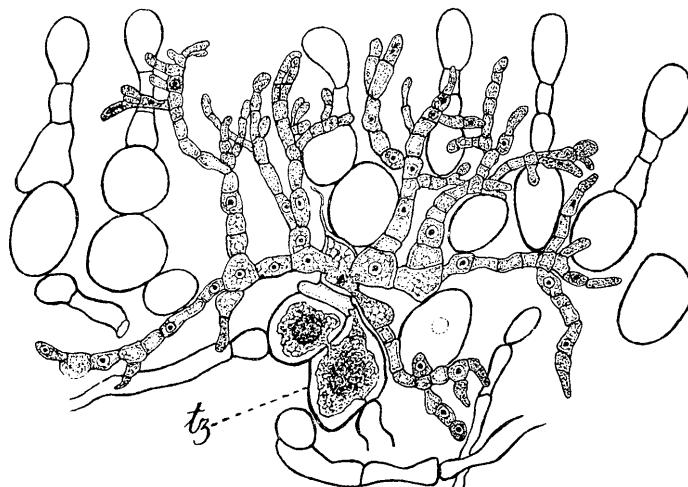


Fig. 17. Junger Gonioblast, zwischen den ovalen Rindenzellen herumkriechend. Die hypogyne Zelle leer. Wahrscheinlich Verbindung zwischen Tragzelle (tz) und Karpogone. $560/1$.

Darum ist es leicht möglich, dass SCHMITZ vielleicht verschiedene Gonioblasten als nur einen einheitlichen aufgefasst hat. Besonders scheint mir SCHMITZ' Fig. 205 C (l. c.) verdächtig. Ein solcher Irrtum ist sehr verzeihlich, besonders wenn man mit nicht sehr starken Vergrösserungen arbeitet und nicht Mikrotomschnitte zur Verfügung hat. Die fragliche Abbildung aus der Arbeit von SCHMITZ zeigt nur eine Vergrösserung von $100/1$.

Nach und nach verzweigen sich die Gonioblasten und entsenden die von SCHMITZ beschreiben Zweigbüschelchen, die die Karposporen an ihren Enden bilden, auswärts. Diese Zweigbüschel können sich schlüssig sehr stark verzweigen und bilden dann sogar parenchymatische zusammengepresste Gewebekörper (Fig. 19) zwischen den übrigen Rindenzellen. Wie schon von HEYDRICH und SCHMITZ hervorgehoben wurde, bildet *Dermonema* niemals scharf abgegrenzte Cystokarpien, sondern die Karposporentragenden Zweige mischen sich mit den assimilierenden Rindenfäden. Daher kommt es, dass man niemals mit kleinerer Vergrösserung z. B. mit einer Lupe von aussen sehen kann, ob ein Individuum von *Dermonema* fertil ist oder nicht, ebensowenig ob man ein männliches oder weibliches Exemplar vor sich hat. Nur mikroskopische Schnitte können hierüber entscheiden.

Die Karposporen werden bei der Reife ziemlich gross, grösser als die Endzellen der assimilierenden Fäden. Sie weichen durch ihren

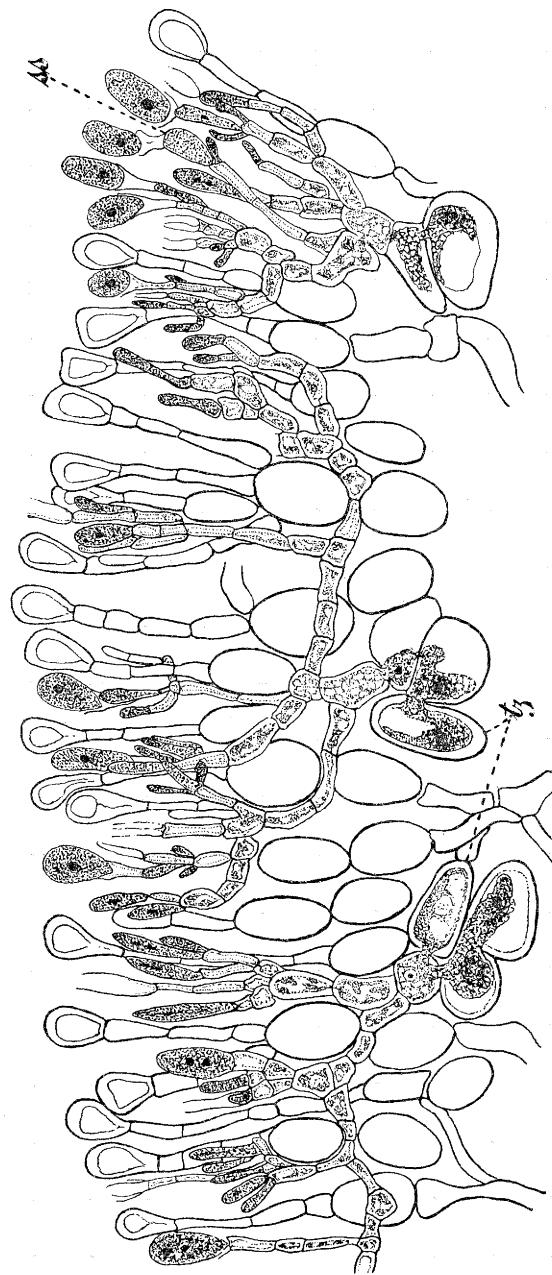


Fig. 18. Karposporenbildende Gonimoblasten. Drei Karpogonäste ersichtlich; tz, Tragzelle; rechts sekundäre Karposporangien (ss). 560/1.

reichen plasmatischen Inhalt von den angrenzenden Endzellen der Assimulationsfäden sofort ab. Sie sind einkernig (Fig. 18, 19). Nachdem das Sporangium seine Karpospore freigelassen hat, kann sich ein sekundäres Sporangium bilden, das das erste Sporangium durchwächst (Fig. 19). Man kann auch beobachten dass eine Zelle unterhalb eines Sporangiums sich zum Sporangium umgebildet hat, schon bevor das Endsporangium seine Karpospore entlassen hat (Fig. 18, rechts! und 19, ss). Solchenfalls kann man bisweilen zwei Karposporangien hinter einander beobachten. Das auch Gliedzellen von den Gonimoblastenfäden sich zu Karposporangien entwickeln können, habe ich früher (SVEDELIUS 1915, S. 37) bei *Scinaia* beschrieben. Nach KYLIN (1928, S. 114) kommt es auch bei *Lemanea* vor, sonst scheint es bei den *Nemalionales*-Typen sehr selten zu sein.

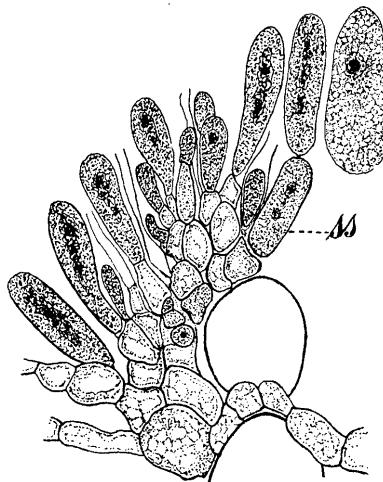


Fig. 19. Karposporenbildende zusammengedrängte Endzweige des Gonimoblasten. ss, sekundäres Karposporangium. $800/1$.

4. Über die systematische Stellung der Gattung *Dermoneema*.

Die Gattung *Dermoneema* wurde von SCHMITZ (1897, S. 329) ganz allein in einer besonderen Unterfamilie *Dermoneemeae* in der Familie *Helminthocladiaeae* untergebracht, hauptsächlich charakterisiert durch die in der Rinde verstreuten, nicht scharf abgegrenzten Gonimoblasten. Nun kennen wir aber mehrere *Nemalionales*-Gattungen, die auch solche Gonimoblasten haben. Ausser bei *Sirodotia* (*Batrachospermaceae*) kommen ähnliche Gonimoblasten auch bei der Gattung *Cumagloia* (*Helminthocladiaeae*) vor, die von GARDNER (1917) und KYLIN (1928) abgebildet worden ist. Eine sehr instruktive Abbildung dieser Alge, die in vieler Hinsicht grosse Übereinstimmung mit *Dermoneema* zeigt, ist kürzlich auch von SMITH (1938, I, S. 319) veröffentlicht. Auch der zelluläre Aufbau von *Cumagloia* (SMITH 1938, I, S. 318), jedenfalls der Vegetationspunkt, erinnert gewissermassen an *Dermoneema*. *Cumagloia* hat aber einen ganz anderen allgemeinen Sprossbau mit ausgeprägter racemöser Verzweigung, während *Dermoneema* einen ziemlich durchge-

führten dichotomischen Aufbau zeigt. Der Karpogonast bei *Cumagloia* ist weiter direkt an die assimilierenden Rindenfäden angeheftet, gleichwie die Spermatangienzweige auch direkt von den Endzellen der assimilierenden Rindenfäden ausgehen können (SMITH, I. c. S. 319; Fig. 171), was bei *Dermoneema* niemals der Fall ist. *Cumagloia* scheint die grossen ovalen Innenrindenzellen bei *Dermoneema* zu entbehren. Hierdurch bekommt *Dermoneema* einen bedeutend festeren und steiferen Bau. Sonst scheint mir *Dermoneema* grosse Ähnlichkeiten mit *Cumagloia* zu zeigen.

Es ist aber nicht zu leugnen, dass *Dermoneema* auch gewisse Ähnlichkeiten mit gewissen Chaetangiaceen und Naccariaceen zeigt. Den festeren Bau hat *Dermoneema* mit den Chaetangiaceen *Scinaia* und *Gloiocephoea* gemein und gleichwie bei *Scinaia* können auch bei *Dermoneema* die Karposporen hintereinander aus Gliedzellen der Gonimoblastenfäden gebildet werden.

Die direkte Verbindung zwischen Karpogone und Tragzelle, die man oft bei *Dermoneema* deutlich wahrnehmen kann, kommt auch, wie KYLIN (1928, S. 13; Fig. 6, F, G.) abgebildet hat, bei der Naccariacee *Atractophora* vor. Auch bei dieser Gattung hat man einen kriechenden Gonimoblasten.

Aus diesen Darlegungen geht also hervor, dass die Gattung *Dermoneema* in vieler Hinsicht mit verschiedenen *Nemaliales*-Gattungen Ähnlichkeiten zeigt, Gattungen, die zu ganz verschiedenen Familien gestellt werden. Es kann natürlich die Frage aufgeworfen werden, ob die richtige systematische Stellung für *Dermoneema* wirklich in der Familie *Helminthocladiaeae* ist, auch wenn für sie und *Cumagloia* eine besondere Unterfamilie aufgestellt wird. Um die richtige Antwort auf diese Fragen geben zu können müssen aber noch mehr *Nemaliales*-Typen, besonders Chaetangiaceen, Entwicklungsgeschichtlich untersucht werden.

In Erwartung dieser Untersuchungen scheint es mir gegenwärtig jedenfalls am besten, die Diskussion über die definitive systematische Stellung von *Dermoneema* aufzuschieben. Nur so viel kann nun behauptet werden, dass die Unterfamilie *Dermoneemeae* von den übrigen Helminthocladiaeaceen in so mancherlei Hinsicht abweicht, dass man vielleicht eine eigene Familie für sie aufstellen muss. Vielleicht müssen dann zugleich auch die Grenzen für die Chaetangiaceen revidiert werden. Nur künftige Untersuchungen können also über die definitive Stellung von *Dermoneema* im System entscheiden.

Uppsala, Botanisches Institut, 21. Nov. 1938.

Literaturverzeichnis.

- BÖRGESEN, F., Some Indian Rhodophyceae especially from the Shores of the Presidency of Bombay. IV. — Kew Bulletin 1934, N:o 1. London 1934.
- , Some Marine Algae from Ceylon. — The Ceylon Journ. of Science. Sect. A. Botany. Vol. 12: 2 1936.
- CORRENS, C., Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biol. Centralbl. Bd. 36. 1916.
- GARDNER, N. L., New Pacific Coast Marine Algae I. — Univ. of California Publications, Botany. Vol. 6, No. 14. — Berkeley 1917.
- HEYDRICH, F., Beiträge zur Kenntniss der Algenflora von Ost-Asien. — Hedwigia. Bd. 33. 1894. Dresden 1894.
- KYLIN, H., Studien über die schwedischen Arten der Gattungen *Batrachospermum* Roth und *Sirodotia* nov. gen. — Nova Acta R. Soc. Scient. Upsaliensis. Ser. IV. Vol. 3. N:o 3. Uppsala 1912.
- , Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien. — Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2. Bd. 24. N:o 4. Lund 1928.
- , Anatomie der Rhodophyceen. — Handb. d. Pflanzenanatomie. II Abt. Bd. VI. 2. Teilb.: Algen. Berlin 1937.
- KÜTZING, F. T., Tab. Phycologicae. Bd. 17. Nordhausen 1867.
- v. MARTENS, G., Die Tange. — Die Preuss. Expedition nach Ost-Asien. Botan. Theil. Berlin 1866.
- MARTIN, M. T., The structure and reproduction of *Chaetangium saccatum* (Lam.) J. Ag. — I. Vegetative structure and male plants. — Proceedings of The Linn. Soc. of London. Session 148. Pt. 3. London 1936.
- MAZZA, A., Aggiunte al saggio di Algologia Oceanica (Florideae) 666. — La Nuova Notarisia. Ser. 30. Padua 1919.
- OLTMANNS, FR., Morphologie und Biologie der Algen. — II. Aufl. Bd. 2. Jena 1922.
- PILGER, R., Die Meeresalgen von Kamerun. — Bot. Jahrbücher, Bd. 46. Leipzig 1912.
- SCHMITZ, FR. und HAUPTFLEISCH, P., *Helminthocladiaeae*. — Engler u. Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. I: 2. Leipzig 1897.
- SMITH, G. M., Cryptogamic Botany. Vol. I. McGraw-Hill Publ. New York 1938.
- SVEDELIUS, N., Über die Algenvegetation eines ceylonischen Korallenriffes mit besonderer Rücksicht auf ihre Periodizität. — Botaniska Studier tillägnade F. R. Kjellman den 4 Nov. 1906. Uppsala 1906.
- , Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata*. — Nova Acta R. Soc. Scient. Upsaliensis. Ser. IV. Vol. 4. N:o 4. Uppsala 1915.
- , Florideernas utvecklingsstyper. — K. Vetenskapssocietetens Årsbok 1937. Uppsala 1938.
- WEBER-VAN BOSSE A., Liste des Algues du Siboga. — Siboga-Expeditie 59 a—d Leiden 1928.

Über die Phaeophyceengattungen *Myriogloia* Kuck. und *Haplogloia* nov. gen.

VON TORE LEVRING.

In seiner nachgelassenen, unvollendeten Monographie der Phaeophyceen hat KUCKUCK (1930 S. 62) die Familie *Myriogloiaeae* mit der neuen Gattung *Myriogloia*¹ aufgestellt. Sie ist aber von ihm nicht genauer bearbeitet worden. Es liegen nur einige Figuren vor. Er führt vier Arten an:

Myriogloia sciurus (Harv.) Kuck. (*Myriocladia sciurus* Harv.), *M. chorda* (J. Ag.) Kuck. (*Myriocladia chorda* (J. Ag.), *Chordaria capensis* Kütz., *Mesogloia Andersonii* Farl.

Für die beiden letzten hat also KUCKUCK eigentlich noch nicht den Gattungsnamen bestimmt. Es sind Arten verschiedener Chordariaceengattungen, besonders *Myriocladia*, die er hier zusammengeführt hat.

Beim Studium meines norwegischen *Myriocladia*-Materials (vgl. LEVRING 1937 S. 61) habe ich u. a. die von Grönland von ROSENVINGE (1893 S. 855) beschriebene *Myriocladia callitricha* untersucht, welche sich als eine *Myriogloia* gezeigt hat. Es hat mir später Veranlassung dazu gegeben, diese Gattung etwas näher zu studieren. Ich will hier eine kurze Zusammenstellung von dem, was wir von diesen interessanten Formen wissen, von denen einige in der Literatur nur sehr lückenhaft bekannt sind, geben.

Die Typart der Gattung *Myriogloia*, *M. sciurus* ist ausser durch die Figuren KUCKUCKS (l. c.) durch die Untersuchungen BÖRGESENS (1932 S. 63) und PARKES (1933 S. 29) wohlbekannt. Mit ihr stimmen in anatomischer Hinsicht die oben angeführten *Myriogloia chorda* (J. Ag.) Kuck. und *Myriocladia callitricha* Rosenv. überein. Noch vier Arten kommen hinzu: *Myriocladia grandis* Howe, *Chordaria sordida* Bory, *Mesogloia natalensis* Kütz., und die soeben von FELDMANN (1938) beschriebene *Myriogloia atlantica*.

Die von KUCKUCK (l. c.) angeführte *Chordaria capensis* Kütz. (Tab.

¹ Von KUCKUCK *Myriogloea* geschrieben.

phyt. VIII Taf. 11) scheint nichts mit *Myriogloia* zu tun zu haben. Ich habe von dieser Art einige Exemplare untersucht. Sie ist *Chordaria flagelliformis* ziemlich ähnlich.

Die ebenfalls von KUCKUCK angeführte *Mesogloia Andersonii* Farl. kann nach meiner Ansicht nicht zu *Myriogloia* geführt werden, sondern muss zu einer besonderen Gattung, *Haplogloia*, die ich unten beschreiben will, geführt werden.

Bei SETCHELL und GARDNER (1925 S. 555) findet man einige Ausführungen über die Gattung *Myriogloia*. (Leider war zu der Zeit die nachgelassene Monographie KUCKUCKS noch nicht veröffentlicht worden.) Sie führen *Mesogloia Andersonii*, *Myriocladia callitricha* und *capensis* (= *natalensis*) zu *Myriogloia*. Ob die drei dickeren Arten *Myriocladia sciurus*, *chorda* und *grandis* hierher geführt werden sollen, scheint ihnen zweifelhaft. Wie ich nun unten zeigen will, gehören alle diese Arten mit Ausnahme von *Mesogloia Andersonii* zusammen.

Charakteristisch für *Myriogloia* und *Haplogloia* ist das gänzliche Fehlen echter Phaeophyceenhäare, ein Umstand, der diese Gattungen von den übrigen Chordariaceengattungen trennt. Bei *Myriogloia* gibt es ein zentrales Bündel von parallel verlaufenden, aufrechten Langsprossen mit stark lokalisierter, interkalarer Teilungszone, bei *Haplogloia* dagegen primär einen zentralen Leitfaden, der lateral Seitenzweige entwickelt. Ich will unten eine kurze Zusammenstellung über die Anatomie der beiden Gattungen geben und auch die hierher gehörenden Arten anführen.

Ausser den Sammlungen des botanischen Instituts in Lund habe ich Herbarienmaterial von folgenden Instituten für meine eigenen Untersuchungen benutzt: Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm; Botanisk Museum, Kopenhagen; New York botanical garden.

Myriogloia Kuck.

Kuckuck in Oltm. Morph. u. Biol. d. Algen II S. 19; Kuckuck Monogr. d. Phaeosp. S. 62.

Der Thallus ist unregelmässig, sprossartig verzweigt, gallertig, mit radiärem Querschnitt. Der Spross besteht aus einem Bündel parallel verlaufender, miteinander verkitterter, aufrechter Zentralfäden mit stark lokalisierter, interkalarer Teilungszone. Die nach unten abgeschiedenen Zellen, welche einen strangartigen Kern bilden, sind etwas tonnenförmig—zylindrisch, langgestreckt und enthalten nur sehr wenige, schwach entwickelte Chromatophoren. Dünne Rhizoiden kom-

men vor, die dazu dienen, die Längsfäden miteinander zusammen zu halten.

Im obersten Teil sind diese Markfäden verzweigt, und zwar, wie es scheint, in einer sympodialen Weise (Fig. 1, 3). Wir finden auch hier die Zuwachszone. Die über dem Meristem liegenden, unverzweigten Zellfäden wachsen stark in die Länge und bestehen aus Zellen, die von Chromatophoren dicht ausgefüllt sind. Diese Fäden, die Assimilationsfäden, überkleiden die Markschicht mit einem braunen, zottigen Pelz. Echte Phaeophyceenhäare fehlen, wie oben schon gesagt, gänzlich. Es kommen nur diese sehr langen Assimilationsfäden vor, von denen die ganze Pflanze überzogen ist.

Die hierher gehörenden Arten sind fast alle ziemlich dick. So wird der zentrale, von den Assimilationsfäden überzogene Teil bei *M. grandis* bis 15 mm dick, *sciurus* 4 mm, *natalensis* 1,5 mm, *sordida* 1 mm, *atlantica* 2 mm, *callitricha* 0,5 mm. Die Länge der Assimilationsfäden ist auch etwas unterschiedlich. Sonst stimmen die Arten in anatomischer Hinsicht miteinander gut überein. Nur in Einzelheiten kann man kleinere Unterschiede entdecken.

Sowohl unilokuläre als plurilokuläre Sporangien sind in der Gattung bekannt. Die unilokulären werden an den primären Assimilationsfäden in der Nähe der interkalaren Zuwachszone seitlich entwickelt. Die plurilokulären werden durch Umbildung der Zellen von sekundären (selten primären) Assimilationsfäden gebildet. Unilokuläre Sporangien sind für sämtliche Arten, ausser *M. atlantica* und *sordida*, angegeben; plurilokuläre nur für *sciurus*, *natalensis*, *sordida*, *atlantica*. In den unilokulären Sporangien findet nach PARKE (l. c. S. 30) die Reduktionsteilung statt.

Wegen des Vorkommens einer stark lokalisierten Teilungszone wird von KUCKUCK (l. c.) eine Ähnlichkeit mit den Elachistaceen hervorgehoben, bei denen man ein ähnliches Meristem findet. Bei *Elachista* fehlen auch die echten Phaeophyceenhäare. Ob man durch diese Tatsachen auf eine nähere Verwandtschaft schliessen kann, scheint mir doch fraglich. Eine Verwandtschaft andererseits mit den Mesogloiaceen ist unverkennbar. Man muss wohl vor allem an solche Typen wie *Eudesme* denken, bei der auch ein Bündel von zentralen Längsfäden vorkommt. Besonders bezeichnend für *Myriogloia* ist aber das Fehlen echter Phaeophyceenhäare und das stark lokalisierte Meristem.

SETCHELL und GARDNER (1925 S. 555) wollen *Myriocladia* zusammen mit *Myriogloia* zu *Myriogloiaeae* führen. Dieser Auffassung

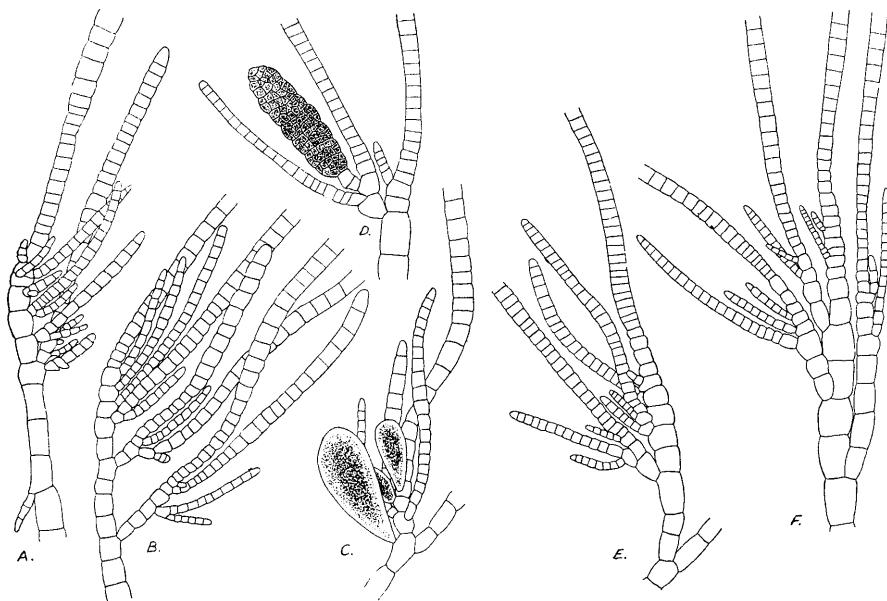


Fig. 1. A—D *Myriogloia natalensis*. A—B Zentralfäden aus der Sprossspitze; C unilokuläre; D plurilokuläre Sporangien. E—F *M. sciurus*. Zentralfäden aus der Sprossspitze. — A—D $\times 405$; E—F $\times 265$.

kann ich nicht beistimmen. *Myriocladia* ist sicher nicht mit *Myriogloia* näher verwandt.

Unten will ich nun die hierher gehörenden Arten mit den einschlägigen Literaturangaben und einer kurzen Beschreibung anführen. Von *Myriogloia chorda*, *natalensis* und *sordida* habe ich ein Photo beigefügt.

Myriogloia sciurus (Harv.) Kuck. Monogr. S. 62 (Figur auch in Oltm., Morph. u. Biol. d. Algen II S. 22); Börgesen Some Indian green and brown algae II S. 63; Parke Mesogl. S. 29; *Myriocladia sciurus* Harv. Phyc. austr. Taf. 58; Austr. algae Nr. 90; J. G. Ag. Till alg. syst. IV S. 19. — Fig. 1 E—F.

Thallus dunkelbraun, stark unregelmässig verzweigt, bis etwa 35 cm hoch, 2—4 mm dick, von bis etwa 1,5—2 mm langen Assimilationsfäden überzogen. Zellen der Markfäden 19—27 μ breit, $1\frac{1}{2}$ mal so lang; die der Assimilationsfäden etwa 15 μ breit, $\frac{1}{2}$ mal so lang. Unilokuläre Sporangien 30—50 μ breit, 70—90 μ lang; plurilokuläre bis 19—(23) μ breit, 85 μ lang.

Verbreitung: Australien, New South Wales (HARVEY l. c.);

Indien, Dwarka (BÖRGESEN l. c.); Madagaskar (DECARY nach FELDMANN 1938 S. 114); Südafrika (PARKE l. c.).

Myriogloia chorda (J. G. Ag.) Kuck. Monogr. S. 62; *Myriocladia chorda* J. G. Ag. Alg. Nov. Zeland. S. 4; Till alg. Syst. IV S. 18. — Fig. 2, 3 D—E.

Thallus 8—12 cm hoch, fast unverzweigt, zentraler Teil 1—1,5 mm dick, von bis etwa 1,5 mm langen Assimilationsfäden überzogen. Zellen der Markfäden etwa 15—20 μ dick, 1—3 mal so lang; die der Assimilationsfäden 12—16 μ dick, $1/2$ —2 mal so lang. Unilokuläre Sporangien oval, bis etwa 20—35 μ breit, 75—90 μ lang. In Fig. 2 habe ich ein Exemplar von dem Originalmaterial J. G. AGARDHS (Algenherbarium AGARDHS Nr. 46168—46170) wiedergegeben.

Verbreitung: New Zealand (BERGGREN nach J. G. AGARDH l. c.).

Myriogloia grandis (Howe) nov. comb.; *Myriocladia grandis* Howe Mar. alg. Peru S. 53 Taf. 12, 13 Fig. 10—20. — Fig. 3 B—C.

Bis 65 cm hoch, Hauptzweige bis 15 mm breit, abgeflacht, zahlreiche 2—22 cm lange, 2—7 mm breite Seitenzweige tragend. Assimilationsfäden 0,5—1 mm lang, 14—22 μ breit, die Zellen an der Basis derselben $1/2$ — $1/4$ mal so lang, oben etwa ebenso lang als breit. Unilokuläre Sporangien 38—44 μ breit, 66—75 μ lang.

Die Art ist die grösste der Gattung. Das Untersuchen des Originalexemplars (New York Bot. Garden) hat gezeigt, dass die Art mit den übrigen in anatomischer Hinsicht gut übereinstimmt.

Verbreitung: Peru (COKER nach HOWE l. c.).

Myriogloia natalensis (Kütz.) nov. comb.; *Mesogloia natalensis* Kütz. Diagn. u. Bemerk. S. 53; Tab. phyc. 8 Taf. 10: II; *Myriocladia capensis* J. G. Ag. Sp. alg. I S. 54; Till alg. syst. IV S. 19. — Fig. 1 A—D, 4 A—B.

Thallus bis etwa 20 cm hoch, 1—1,5 mm dick, von etwa 1—1,5 mm langen Assimilationsfäden überzogen, unten verzweigt, Langsprosse

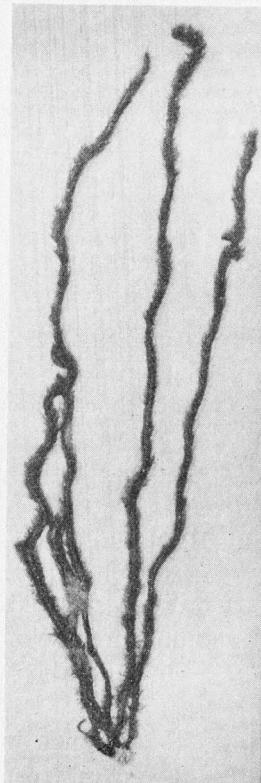


Fig. 2. *Myriogloia chorda* — $3/4$ nat. Gr.

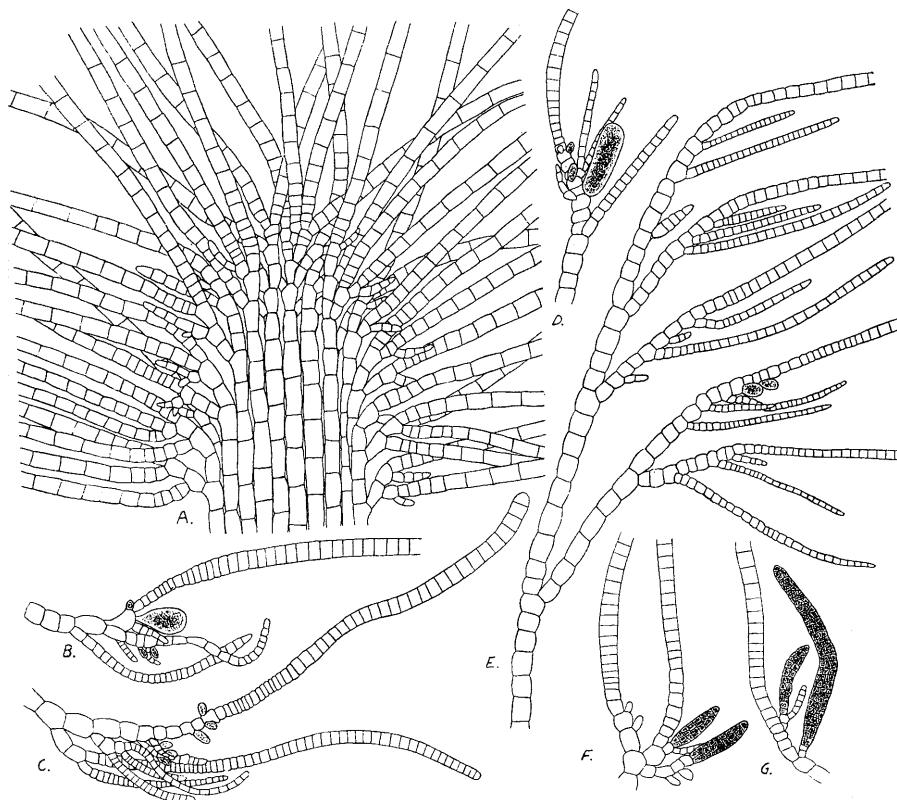


Fig. 3. A *Myriogloia callitricha*. Sprossspitze. B—C *M. grandis*. Büschel von Assimilationsfäden und unilokuläre Sporangien aus der Sprossspitze; D—E *M. chorda*. Dito. F—G *M. sordida*. Assimilationsfäden mit plurilokulären Sporangien. — $\times 265$.

mit Seitenzweigen, bisweilen auch ohne diese. Zellen der Markfäden 15—20 μ breit, bis 4 mal so lang; die der Assimilationsfäden 12—15 μ breit, 1—1,5(—2) mal so lang. Unilokuläre Sporangien 20—30 μ breit, 75—90 μ lang; plurilokuläre 22—25 μ breit, 55—70 μ lang.

Ich habe ein Exemplar von *Mesogloia natalensis*, das von dem Originalmaterial KÜTZINGS (Fig. 4 A, Herb. Riksmuseum Stockholm) stammen dürfte, und das Originalexemplar J. G. AGARDHS (Fig. 4 B, Algenherb. AGARDHS in Lund Nr. 46176) von *Myriocladia capensis* untersucht. Es dürfte keinem Zweifel unterliegen, dass sie identisch sind. Der einzige Unterschied ist, dass KÜTZINGS Art (vgl. KÜTZ. I. c.) sowohl unilokuläre als auch plurilokuläre Sporangien trägt, während ich an dem Exemplar AGARDHS nur unilokuläre entdecken konnte. In Grössverhältnissen etc. stimmen sie gut überein.

Verbreitung: Südafrika (nach KÜTZING l. c. und J. G. AGARDH l. c.).

Myriogloia sordida (Bory) nov. comb.; *Chordaria sordida* Bory Voyage Coquille S. 139. — Fig. 3 F—G, 4 C.

Thallus unten verzweigt, oben unverzweigt oder gabelzweigig, bis etwa 12 cm hoch, 1 mm dick. Zellen der Assimulationsfäden etwa 12—15 μ breit, 1—2 mal so lang. Pluriloculäre Sporangien bis etwa 12—14 μ breit, wenigstens bis 125 μ lang.

Ich habe einige Exemplare BORYS (Herb. Bot. Mus., Kopenhagen) untersucht, die leider in einem so schlechten Zustand sind, dass man sich von der Art kein genaueres Bild machen kann. Bei KUCKUCK (1930 S. 60) findet man eine Angabe darüber, dass die Art wahrscheinlich zu *Myriogloiacaeae* geführt werden muss. Zweifellos ist sie auch eine *Myriogloia*.

Von HOOKER (1855 S. 219) wird sie mit *M. natalensis* vereinigt. Wie es scheint, ist dieses nicht richtig. Ein bedeutender Unterschied dürfte in der Form und Grösse der pluriloculären Sporangien sein. Noch eine Art, *Mesogloia brasiliensis* Montagne wird dort auch als Synonym angeführt. Leider habe ich von dieser kein Material gesehen und es gibt auch keine Figuren. Aus der Beschreibung (MONTAGNE 1837—49 IV Nr. 68) zu schliessen, ist es aber nicht unwahrscheinlich, dass diese Art mit *M. sordida* identisch ist.

M. atlantica (vgl. unten) scheint sie auch ähnlich zu sein. In Größenverhältnissen stimmen sie ziemlich gut überein, weiter in Form und Grösse der pluriloculären Sporangien. Die Verbreitung der beiden Arten macht eine nahe Verwandtschaft auch wahrscheinlich.

Verbreitung: Ascension (D'URVILLE nach BORY).

Myriogloia atlantica Feldmann Myr. atl. nov. sp. S. 115.

Thallus bis 10 cm hoch, an der Basis verzweigt, 2 mm breit von 1,5 mm langen Assimulationsfäden überzogen. Zellen der Markfäden 30—60 μ lang, 18—20 μ breit; die der Assimulationsfäden 15 μ breit, bis 2 mal so lang. Pluriloculäre Sporangien 160—180 μ lang, 10—14 μ breit.

Eine nähere Beschreibung mit Figuren soll später von FELDMANN folgen.

Verbreitung: Nordwestafrika, Rio de Oro (FELDMANN l. c.).

Myriogloia callitricha (Rosenv.) Setchell and Gardner Mar. alg. pac. N. Amer. S. 556; *Myriocladia callitricha* Rosenv. Grønl. Havalg. S. 855 Taf. I Fig. 3—4. — Fig. 3 A.

Hauptspross deutlich, bis 20 cm lang (oder mehr), in seiner gan-

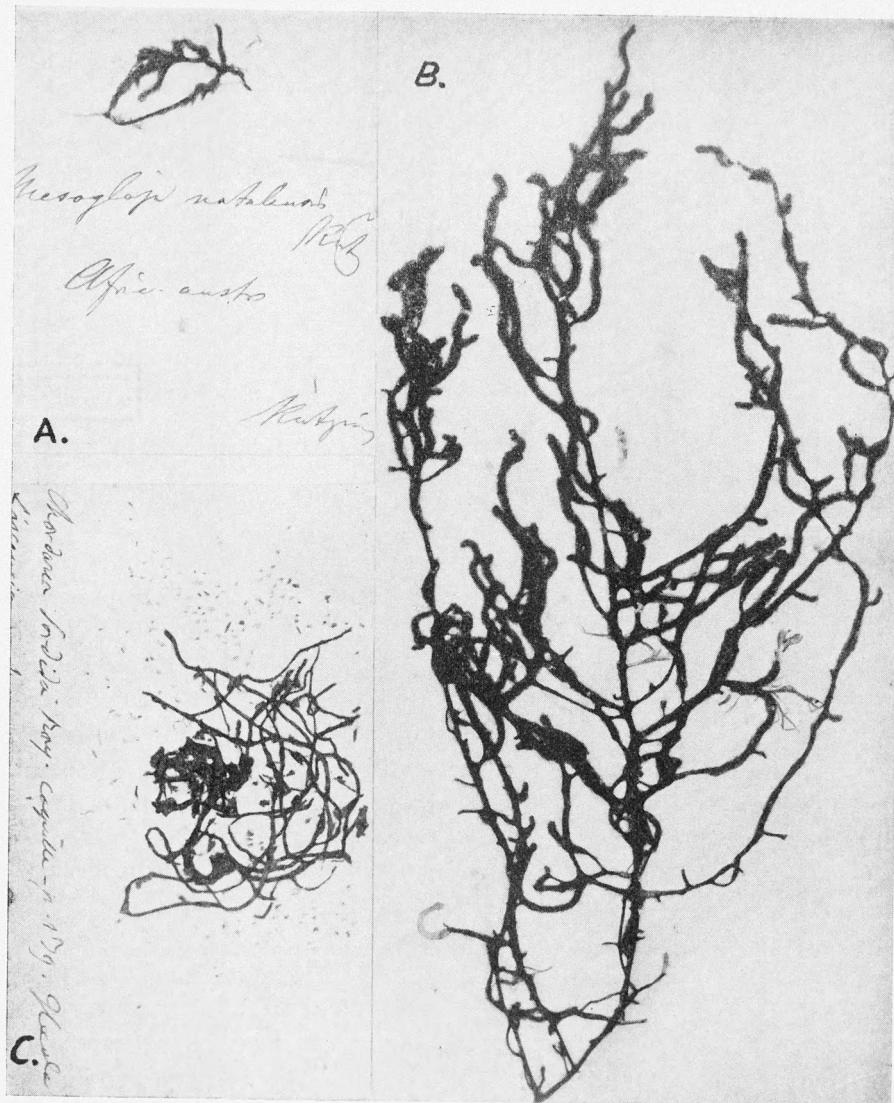


Fig. 4. A—B *Myriogloia natalensis*. Erklärung im Texte. C *M. sordida*. — $\frac{3}{4}$ nat. Gr.

zen Länge mit fast oder ganz unverzweigten Seitensprossen versehen. Zentraler Teil des Thallus etwa 0,5 mm dick, von 2 mm langen Assimilationsfäden überzogen. Zellen der Markfäden 12—14 μ breit, bis 4 mal so lang; die der Assimilationsfäden 10—15 μ breit, unten eben

so lang, allmählich bis 2—4 mal so lang. Uniloculäre Sporangien oval, 16—19 μ breit, 30—35 μ lang.

Der zentrale Teil des Thallus ist bei dieser Art dünner als bei den übrigen Arten. Sie scheint aber in anatomischer Hinsicht gut mit den andern übereinzustimmen. Von ROSENVINGE (l. c.) selbst wird auch die Ähnlichkeit mit *M. natalensis* betont.

Verbreitung: Westgrönland (ROSENV. l. c.).

Haplogloia nov. gen.

(Fam. *Chordariaceae*) Thallus irregulariter iterum pseudo-dichotome ramosus, gelatinosus, in sectione transversali rotundus. Apices ramulorum filis centralibus, intercalariter adolescentibus, ramulos laterales (fila assimilatoria) ramosus emitentibus praediti. Fila assimilatoria (corticalia) in partibus adultioribus tantum brevia, ad basin sporangiis unilocularibus incidentibus.

Von *Mesogloia Andersonii* gibt es in KUCKUCKS Monographie einige gute Figuren. Selbst habe ich hier auch ein paar Bilder beigelegt. In jungen, noch wachsenden Thallusspitzen ist ein Zentralfaden, der durch eine interkalare Teilungszone in die Länge wächst, deutlich wahrnehmbar. Der oberhalb dieser Teilungszone gelegene Teil des Zentralfadens ist unverzweigt und den Assimilationsfäden ähnlich. Unterhalb der Teilungszone werden Seitenglieder angelegt. Die Zellen der Zentralfaden, die unterhalb der Teilungszone liegen, verlieren nicht sofort ihre Fähigkeit, sich quer teilen zu können. Die Seitenzweige entwickeln sich zu langen primären Assimilationsfäden, oder, wie man auch sagen kann, Langtrieben zweiter Ordnung, und legen sich den Zentralfaden mehr oder weniger an. Sie wachsen auch mit einer interkalaren Zuwachszone. Diese primären Assimilationsfäden verzweigen sich bald, wobei sekundäre Assimilationsfäden, die den primären ähnlich sind, seitlich entwickelt werden. Die Zuwachszone der Assimilationsfäden ist ziemlich stark lokalisiert. Echte Phaeophyceenhäare fehlen gänzlich. Hinunterlaufende Rhizoiden kommen vor, spielen aber keine grössere Rolle.

Die jüngeren Teile der Pflanze sind also von diesen langen Assimilationsfäden dicht überzogen. Sie verschwinden aber bald mehr oder weniger vollständig, und die älteren Teile des Thallus sind von kürzeren, etwa 4—6(—9)-zelligen Assimilationsfäden, Kortikalfäden, dicht bekleidet, die in der Regel etwas gekrümmt sind und eine Endzelle haben, die sich im allgemeinen etwas abrundet und vergrössert. Die

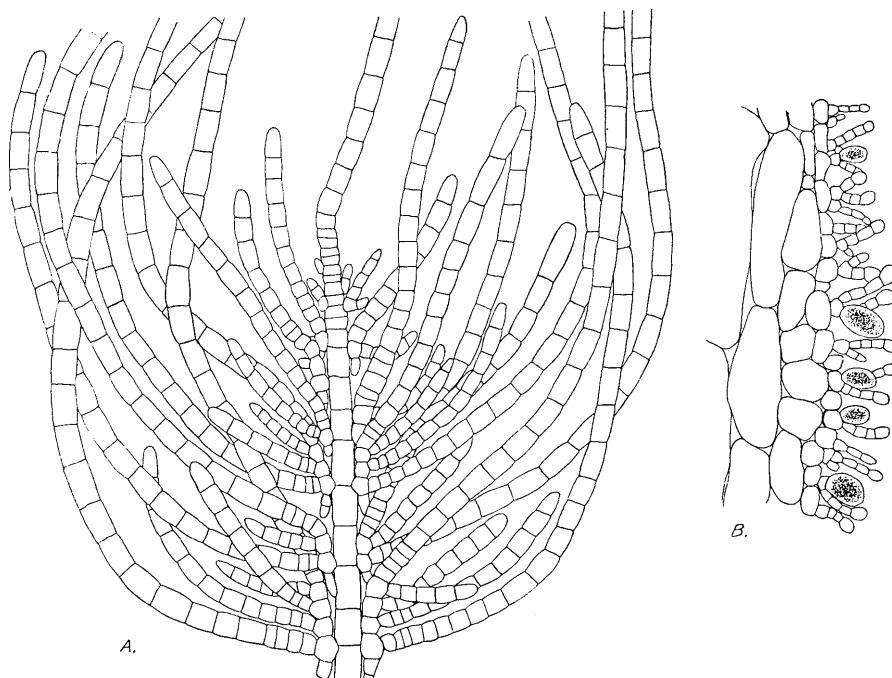


Fig. 5. *Haplogloia Andersonii*. A Sprossspitze; B Älterer Teil des Thallus mit unilokulären Sporangien. — A $\times 445$; B $\times 290$.

unilokulären Sporangien sitzen an der Basis dieser kürzeren Assimilationsfäden.

Von KUCKUCK (l. c. S. 63) war der neue Gattungsname von *Mesogloia Andersonii* eigentlich noch nicht bestimmt. Von SETCHELL und GARDNER (l. c. S. 556) wird sie zu *Myriogloia* geführt. Sie meinen, dass auch *Myriocladia callitricha* und *capensis* (= *natalensis*) zu der Gattung gehören, aber die Stellung der gröberen Formen *M. chorda* und *sciurus* sei zweifelhafter. Nun muss aber *M. sciurus* als Typart von *Myriogloia* angesehen werden. Und wie oben gesagt ist, dürfte man nicht bezweifeln können, dass die dort angeführten Arten zu *Myriogloia* gehören.

Mesogloia Andersonii hat aber einen anatomischen Bau, der sich mit dem von *Myriogloia* nicht vereinbaren lässt. Bei *Mesogloia Andersonii* gibt es primär einen einzigen Zentralfaden mit interkalarer Teilungszone, der ein Monopodium darstellt, das seitlich Seitenglieder abschnürt. Das Vorkommen eines einzigen Zentralfadens wird von SETCHELL und GARDNER zwar nicht geleugnet. Sie meinen aber, dass

das bei den anderen Arten ebenso der Fall ist, dass aber beim Heranwachsen der Seitenglieder ein Bündel von Zentralfäden entwickelt wird. Dieser Auffassung kann ich nicht beistimmen. Beim Untersuchen von jungen Sprosspitzen von *Myriogloia*-Arten ergibt sich sofort, dass es hier primär ein Bündel (das bei den dickeren Arten sehr ansehnlich sein kann) von Zentralfäden gibt, die auch von ganz anderer Bauart sind als die von *Mesogloia Andersonii*. Ich meine, es sind zwei grundverschiedene Typen. Gemeinsam ist das gänzliche Fehlen von echten Phaeophyceenhaaren. Bei wahren *Mesogloia*-Arten kommen Haare reichlich vor. Die Einführung von *M. Andersonii* in *Mesogloia* ist selbstverständlich unmöglich. Die Unterschiede zwischen dieser Art und *Myriogloia* dürften durch das oben Gesagte deutlich betont sein. Dies wird übrigens auch von FELDMNN (1938 S. 113) hervorgehoben. Ich finde es deshalb notwendig, eine neue Gattung, *Haplogloia*, mit *M. Andersonii* als Typart aufzustellen.

Wie KYLIN (1933 S. 92) hervorgehoben hat, ist die Familie *Chordariaceae* (incl. *Mesogloiacae*) in mehrere zu zerlegen, deren Grenzen zu ziehen aber gegenwärtig nicht möglich ist. Über die verwandschaftlichen Beziehungen der hierher gehörenden Gattungen zu einander weiss man noch zu wenig, um eine genauere Einteilung darüber machen zu können. *Haplogloia* ist zweifellos mit *Mesogloia* verwandt. In dem anatomischen Bau gibt es viele Ähnlichkeiten. Das gänzliche Fehlen der Haare bei *Haplogloia* ist aber ein wichtiger Unterschied zwischen den beiden Gattungen. Ob man das Fehlen der Haare als Beweis für einen primitiven oder abgeleiteten Typus betrachten soll, ist schwierig zu sagen, wie schon OLMANNS (1922 S. 19) betreffs *Myriogloia* betont hat. Man muss natürlich auf die Gesamtentwicklung mehr Wert legen, als auf ein einzelnes Merkmal.

Haplogloia Andersonii (Farlow) nov. comb.; *Mesogloia Andersonii* Farlow On some new or imperf. known algae S. 9 Taf. 87 Fig. 2; J. G. Ag. Till alg. syst. IV S. 76; Setchell and Gardner Alg. N. W. Amer. S. 250; Farlow, Anderson and Eaton Alg. exsicc. Amer.-Bor. Nr. 163; Collins, Holden and Setchell Phyc. Bor. Amer. Nr. 925; *Myriogloia Andersonii* (Farlow) Kuck. Monogr. S. 63; Setchell and Gardner Mar. alg. pac. N. Amer. III S. 556 Taf. 47 Fig. 8—10, Taf. 48, 49 Fig. 17, Taf. 76; *Chordaria Andersonii* (Farlow) Kuck. l. c. S. 61; *Chordaria flagelliformis* Tilden Amer. alg. Nr. 349. — Fig. 5.

Thallus gallertig, 8—30(—50) cm hoch, 1—3 mm dick, wiederholt, unregelmässig, pseudodichotomisch verzweigt. Jüngere Sprosse mit bis etwa 0,5 mm langen Assimilationsfäden besetzt, die aus 6—8,5 μ

breiten und 1—3 mal so langen Zellen bestehen. Ältere Teile mit kürzeren, 4—9-zelligen Assimilationsfäden, Kortikalfäden, dicht überzogen. Unilokuläre Sporangien birnenförmig, 36—45 μ lang, 18—21 μ breit.

Die Art scheint ziemlich variabel zu sein. Ich will aber hier nur besonders auf die Arbeit von SETCHELL und GARDNER (1925 S. 556) hinweisen, wo man nähere Ausführungen über die Art findet.

KUCKUCK (l. c. S. 61) hat eine Form (Phyc. Bor. Amer. Nr. 925) als *Chordaria Andersonii* beschrieben, die also von seiner *Myriogloia Andersonii* (Alg. exsicc. Amer. Bor. Nr. 163) getrennt sein sollte. Ich will ihm darin nicht beistimmen. Auf jeden Fall sind die beiden Exsiccatenexemplare identisch, das erste nur älter. Nach den Bildern KUCKUCKS von *Chordaria Andersonii* zu urteilen, scheint es mir, dass sie Thallusspitzen darstellen, die älter und nicht im lebhafterem Wachsen begriffen sind. Der einzige Zentralfaden ist deutlich wahrnehmbar, die langen Assimilationsfäden fehlen. Selbst habe ich Übergänge von jungen, typischen Sprossspitzen bis zu älteren, den genannten Figuren KUCKUCKS mehr ähnlichen, gesehen. SETCHELL und GARDNER (l. c.) führen auch sämtliche dieser Formen zu der einzigen alten Art FARLOWS zusammen.

Verbreitung: Westküste von Nordamerika (Sitka in Alaska bis San Diego in Californien).

Literaturverzeichnis.

- AGARDH, J. G., Species, genera et ordines algarum, I, Lund 1848.
 —, De algis Novae Zelandiae marinis. — Lunds Univ. Årsskrift, T. 14, Lund 1877.
 —, Till algernas systematik, IV Chordariae. — Ibidem, T. 17, Lund 1880—81.
 BÖRGESSEN, F., Some Indian green and brown algae especially from the shores of the presidency of Bombay — II. — Journ. Indian bot. soc., Vol. 11, Madras 1932.
 BORY DE SAINT-VINCENT, J. B., Cryptogamie, in Voyage autor du monds — sur la corvette de la sa Majesté, La Coquille, par M. L. I. DUPERREY, Paris 1828.
 FARLOW, W. G., On some new or imperfectly known algae of the United States, I. — Bull. Torrey bot. club, Vol. 16, New York 1889.
 FELDMANN, J., Sur une nouvelle espèce de phéophycée du Rio de Oro: Myriogloea atlantica nov. sp. — Bull. soc. hist. nat. de l'Afrique du Nord, T. 29, Alger 1938.
 HARVEY, W. H., Phycologia Australica, Vol. 1—5, London 1858—63.
 HOOKER, J. D., Flora Novae-Zelandiae, Part II Flowerless plants. — The botany of the Antarctic voyage of H. M. Discovery ships Erebus and Terror 1839—43, II, London 1855.
 HOWE, M. A., The marine algae of Peru. — Mem. Torrey bot. club, Vol. 15, New York 1914.
 KUCKUCK, P., Fragmente einer Monographie der Phaeosporen. Nach dem Tode

- des Verfassers herausgegeben von W. NIENBURG. — Wissensch. Meeresunters.. N. F., Abt. Helgoland, Bd 17, Kiel und Leipzig 1929.
- KÜTZING, F. T., Diagnosen und Bemerkungen zu neuen und kritischen Algen. — Bot. Zeitung 5, Berlin 1847.
- , Tabulae phycologicae, 8, Nordhausen 1858.
- KYLIN, H., Über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. — Lunds Univ. Års-skrift, N. F. Avd. 2 Bd 29, Lund 1933.
- LEVRING, T., Zur Kenntnis der Algenflora der norwegischen Westküste. — Ibidem Bd 33, Lund 1937.
- MONTAGNE, C., Centurie de plantes cellulaires exotiques nouvelles, I—VI. — Ann. scienc. nat. Paris 1937—49.
- OLTMANNS, F., Morphologie und Biologie der Algen, 2. Aufl., Bd 2, Jena 1922.
- PARKE, MARY, A contribution to knowledge of the Mesogloioaceae and associated families. — Publ. Hartley bot. lab. No. 9, Liverpool 1933.
- ROSENVINGE, L. K., Grønlands Havalger. — Meddel. om Grønland 3, København 1893.
- SETCHELL, W. A. and GARDNER, N. L., Algae of northwestern America. — Univ. Calif. publ. bot., Vol. 1, Berkeley 1903.
- , The marine algae of the pacific coast of North America, III Melanophyceae. — Ibidem, Vol. 8, Berkeley 1925.

On *Ectocarpus fasciculatus* growing on the fin-spines of fishes.

By SVANTE SUNESON.

At my stay at the Zoological station, Kristineberg, on the Swedish westcoast last summer I had an opportunity of studying an interesting example of epizoic algae. On the dorsal fin of some wrasses, collected by Dr HELGE BERGMAN, intendant at the Malmö museum, there occurred some filamentous tufts of an olive colour, which looked like brown algae. A microscopic examination also showed, that they belonged to the genus of *Ectocarpus*. As I never heard and could not find in the literature anything about algae growing on fishes, I decided to examine this phenomenon closer.

For a month I examined all fishes, which once a week were caught for Swedish aquaria in the bow-nets of the laboratory. Thus I was able to get an idea of the occurrence and frequency of this alga on fishes. It turned out to appear only on the fins of labrids. On these, however, it was not too rare. I found the *Ectocarpus* on different species, so on *Labrus bergylta* (8 specimens), *Crenilabrus melops* (3 specimens), *Centrolabrus exoletus* (2 specimens) and *Ctenolabrus suillus* (1 specimen). In general there occurred several tufts of the alga on each fish (fig. 1).

The alga always grew on the spines of the dorsal fin. In this fin the wrasses have hard spines, the end of which is naked, and the alga was fixed just to this naked portion, never to the skin (fig. 2 A). On different spines it was present in various stages of development from small patches of creeping threads to upright tufts up to 2 cm of height.

Material from different fishes was fixed in Fleming's weaker fluid and examined at the Botanical laboratory, Lund. All material proved to belong to the species *Ectocarpus fasciculatus* Harv. The plants agreed very well with the description given in KJELLMAN's Handbok etc. I, p. 76. Fig. 3 shows two main branches with the ramuli typically

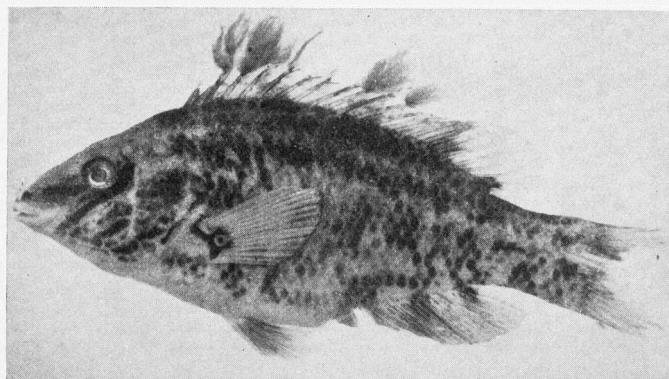


Fig. 1. *Crenilabrus melops*, carrying epizoic *Ectocarpus fasciculatus*.

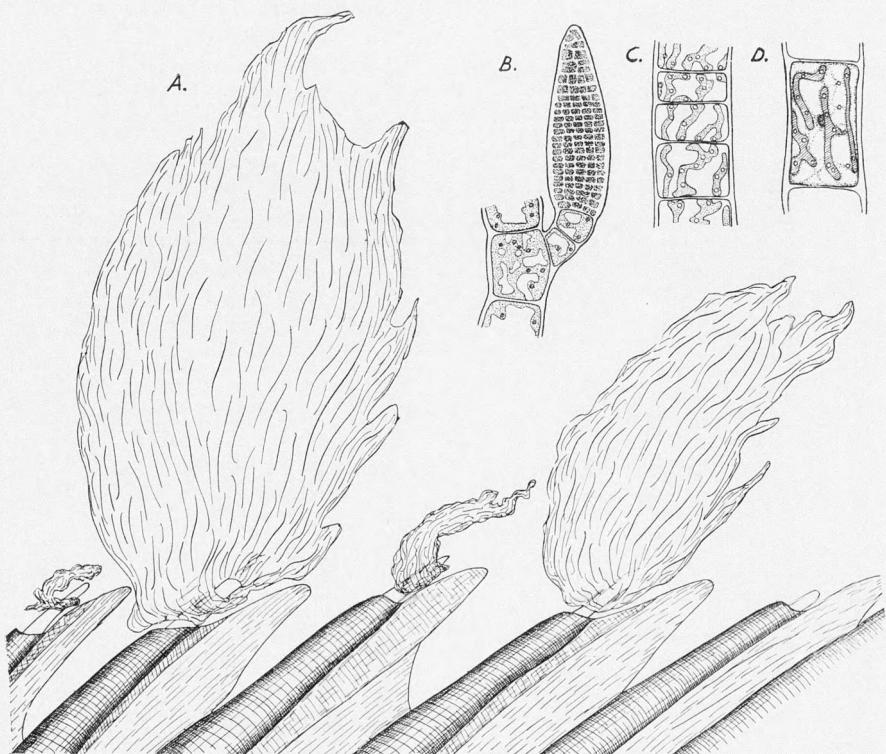


Fig. 2. *Ectocarpus fasciculatus*. A Tufts of the alga, fixed to the naked end of hard fin spines; B Plurilocular sporangium; C—D Cells, containing chromatophores. — A $\times 5$; B—D $\times 300$.

fasciculate at the tip, and fig. 2 C—D gives an idea of the cells, containing a small number of chromatophores, which are band-like and branched. The filaments often were fertile and bore plurilocular sporangia (fig. 2 B). No unicellular sporangia were, however, observed.

KYLIN (1907, p. 53) mentions in his flora of the seaweeds of the Swedish west-coast, that *Ectocarpus fasciculatus* occurs along the coast, but nowhere is common. It grows partly on stones and partly as an epiphyte on algae. It is an annual spring- or summer-species. The occurrence on stones and algae seems to be normal, and the appearance on finspines of fishes, described above, surely is to be regarded as incidental. The wrasses chiefly live at the shore among the seaweeds.

Spores of *Ectocarpus* may fasten on the fishes, and on the naked, hard end of the finspines it is possible for the spores to grow out. We here have an example of facultative epizoic living, a phenomenon which is rather common among the algae. Especially on the hard shells of molluscs there often occur algae, green, brown and red ones. On higher animals algae have been found only in rare cases. So: green algae on a freshwater serpent, on tortoises and on the hair of sloths (see OLMANNS 1923, pp. 461 and 493). So the discovery of the brown alga *Ectocarpus fasciculatus* on the finspines of fishes seems to be interesting.

Lund, Botanical laboratory, December 1938.



Fig. 3. *Ectocarpus fasciculatus*. Tips of two main branches with their ramuli. — $\times 30$.

Literature cited.

- KJELLMAN, F. R., *Handbok i Skandinaviens hafsalgflora. I. Fucoideae.* Stockholm 1890.
- KYLIN, H., *Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste.* — Akadem. Abhandl., Upsala 1907.
- OLTMANNS, FR., *Morphologie und Biologie der Algen.* 2. Aufl., Bd. 3, Jena 1923.
-

Zur Algenflora der schwedischen Westküste.

Von SVANTE SUNESON.

Im Juli und August dieses Jahres war ich an der Zoologischen Station Kristineberg an der schwedischen Westküste mit Corallinae-en-Studien beschäftigt. Bei dieser Gelegenheit machte ich auch ein paar interessantere Funde von anderen Algen, die ich neben einigen Bemerkungen unten mitteilen will.

Codium dichotomum (Huds.) Setchell Some early algal confusions I, S. 357; *C. tomentosum* (Huds.) Stackh.; Schmidt Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Codium*, S. 39.

Diese Art, die unter dem Namen *C. tomentosum* wohlbekannt ist, wurde für die schwedische Westküste zuerst von KYLIN (1933, S. 391) angegeben. KYLIN fand einige Exemplare im Sommer 1932 bei Själholmen in der Nähe von Kristineberg. Früher war die Art an der fraglichen Küste nie angetroffen worden. In den letzten Jahren hat sie sich aber stark ausgebreitet, und im Sommer 1938 scheint sie an der bohusländischen Küste sehr häufig gewesen zu sein. So fand ich sie an mehreren Lokalen in der Gegend von Kristineberg, z. B. bei Klubban, Gröderhamn, Flatholmen, Humlesäcken und Själholmen sowie bei den Inseln Väderöarna. An den meisten Lokalen trat sie massenhaft auf. Sie wuchs an Felsen in einer Tiefe von 1—2 m und bildete bisweilen einen mehr oder weniger geschlossenen Gürtel. Im Hafen der Väderöarna ging sie bis an die Wasseroberfläche hinauf, und die Pflanzen hatten dann reichlich mit Luftblasen zwischen den Assimilationsschläuchen.

Da in der letzten Zeit auch eine andere Art, *C. fragile* (Suring.) Hariot, für die nordischen Küsten angegeben worden ist, lag es nahe nachzusehen, ob diese Art auch hier vorhanden sei. Beim Untersuchen meines, freilich nicht so besonders grossen, Materials stellte es sich aber heraus, dass wir es hier nur mit der Art *Codium dichotomum* zu tun haben. *Codium fragile* ist also noch nicht für Schweden bekannt.¹

¹ Eine Angabe von SCHMIDT (1935, S. 156), dass *Codium fragile* in Schweden eingewandert sei, dürfte nicht richtig sein.

Der Unterschied zwischen diesen beiden Arten liegt in der Ausbildung der Blasenspitzen. Bei *Codium dichotomum* ist das freie Ende der Blasen meist abgerundet, bei *C. fragile* dagegen läuft es in eine mehr oder weniger ausgeprägte, scharfe oder stumpfe Spitze aus (SCHMIDT 1923 und 1935). Diese Spitze wird durch Anlagerung von Membranlamellen geschichtet. Bisweilen kommen zwischen diesen kleine Löcher vor. Die Blasen tragen bei den beiden Arten Haare. ARWIDSSONS (1936, S. 100) Diskussion über die Ausbildung dieser Haare in seinem norwegischen *Codium*-Material ist für die Bestimmung dieser beiden Arten deshalb ohne Bedeutung. Dagegen möchte ich ihm in gewissem Masse beistimmen, wenn er schreibt, dass »man der Grösse der Blasenspitzen nicht allzu grosse Bedeutung zumessen darf«. Ich habe nämlich beim Studium meines Materials gefunden, dass das Blasenende bei *C. dichotomum* oft eine kleine Spitze trägt. Dies kommt in SCHMIDTS Monographie nicht zum Ausdruck, und SCHMIDTS Figuren zeigen keinen solchen Fall. Meine Figur 1 A gibt eine Vorstellung von der wechselnden Ausbildung der Blasenspitzen, nach einem und demselben Präparat meines Materials gezeichnet. Die Wand des Blasenendes ist oft ein wenig verstärkt, aber nie massiv wie bei *C. fragile*. Die Länge der Blasen beträgt in meinem Material 480—1000 μ , und die Breite 190—400 μ . Die Gametangien sind 270—320 μ lang und 95—110 μ breit. Diese Masse liegen etwas über den im allgemeinen für *C. dichotomum* angegebenen. Habituell stimmen meine Pflanzen mit *C. dichotomum* überein. Der Thallus ist ziemlich schmal und nicht so grob und robust, wie dies für *C. fragile* oft angegeben wird. VOUK hat die obengenannten von KYLIN eingesammelten Exemplare zu *Codium dichotomum* f. *intermedium* (VOUK 1936) gezählt. Die meisten Pflanzen meines Materials dürften dieser morphologischen Form angehören. Ein von der Insel Erholm bei den Väderöarna stammendes Exemplar erinnert mehr an die f. *dichotoma*.

Codium dichotomum ist auch für Dänemark (ROSENVINGE 1921, S. 129) und Norwegen (BOYE 1894—95; PRINTZ 1926; HYGEN und JORDE 1934; LEVRING 1937) angegeben. In Dänemark (ROSENVINGE l. c., S. 131) und Norwegen (LEVRING 1937, S. 34) ist daneben auch *C. fragile* gefunden worden. LEVRING führt das von ihm eingesammelte *Codium fragile*-Material zu der f. *atlanticum* Cotton. Durch sein Entgegenkommen hatte ich Gelegenheit, seine Präparate zu sehen. Die Blasen liefern oft in eine scharfe Spitze aus, welche die für *C. fragile* charakteristische massive Ausbildung hatte.

Derbesia marina (Lyngb.) Kjellm. *Derbesia marina* från Norges

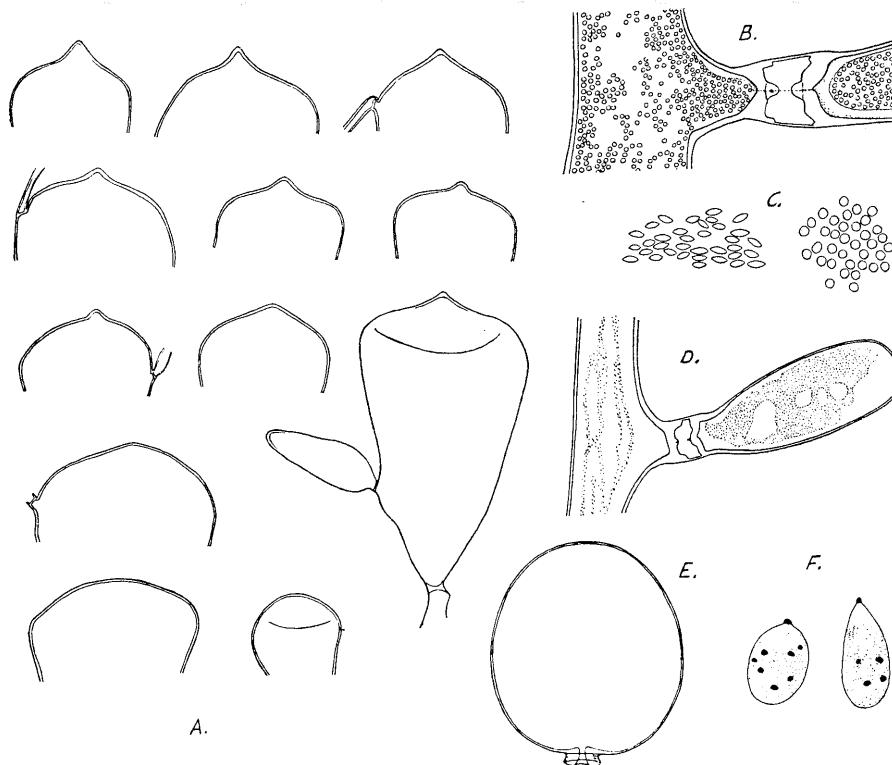


Fig. 1. *A Codium dichotomum*. Blase und Blasen spitzen; *B-F Derbesia marina*; *B* Basis eines Seitenzweiges; *C* Chromatophoren; *D* Junges, unreifes Sporangium; *E* Blase, wahrscheinlich die Gametophytengeneration darstellend; *F* Schwärmer derselben. — *A* $\times 55$; *B* $\times 350$; *C* $\times 560$; *D* $\times 200$; *E* $\times 35$; *F* $\times 850$.

nordkust; BØRGESEN Mar. alg. Fæeroes, S. 520; *Vaucheria marina* Lyngb. Hydrophyt. dan., S. 79.

Diese Art wurde zuerst für die Westküste Schwedens von LEVRING (1935) angegeben. Er fand sie in den Jahren 1933 und 1935 bei Kristineberg (Smedjan) epizoisch auf *Flustra foliacea*. Nach einer mündlichen Mitteilung waren alle seine Exemplare steril.

Ich fand die Art nicht gar zu spärlich, teils in der Gegend von Kristineberg (Humlesäcken und Själholmen), teils bei den Väderöarna. Sie wuchs an den beiden Lokalen epiphytisch auf den unteren Teilen von *Codium dichotomum*.

Meine Exemplare sind 1—2 cm hoch. Sie sind zum grössten Teil ganz steril. In einem Präparat des Väderö-Materials fand ich aber ein junges Sporangium.

Die von mir gefundenen Pflanzen stimmen sowohl in vegetativer Hinsicht, als auch was das Aussehen der Sporangien betrifft, mit der ausführlichen Beschreibung bei KJELLMAN (1897) und den Bemerkungen von BØRGESSEN (1902 und 1925) gut überein. Die Art der Verzweigung ist die für *Derbesia marina* charakteristische. Weiter bilden die Seitenzweige an der Basis im allgemeinen eine kurze, inhaltslose Zelle (Fig. 1 B). Diese ist für *D. marina* typisch und kommt bei *D. tenuissima* (De Not.) Crouan, mit der die Art früher verwechselt wurde, nicht vor. Die Form der Chromatophoren ist variabel. So kommen oft in einem und demselben Faden an einigen Punkten isodiametrische, an anderen spindelförmige Chromatophoren vor (Fig. 1 C). In den jüngeren Teilen, wo sie dicht gedrängt liegen, sind sie mehr oder weniger rund, in älteren, chlorophyllärmeren Teilen mehr langgestreckt (vgl. die gleichartige Angabe von ERNST, 1902, über die Siphonee *Dichotomosiphon tuberosus*). Die Gestalt der Chromatophoren verdient erwähnt zu werden, weil KJELLMAN (1897, S. 15) sie als Artcharakter benutzt. *D. marina* sollte isodiametrische, *D. tenuissima* langgestreckte Chlorophyllkörper haben. Ein solcher Unterschied kann also nicht aufrechterhalten werden. Pyrenoide fehlen. Bei *D. tenuissima* führen die Chloroplasten dagegen Pyrenoide (ERNST 1904, FELDMANN 1937).

Wie oben erwähnt, fand ich an meinem Material nur ein unreifes Sporangium (Fig. 1 D). Seine Länge betrug 140 μ , die Breite 55 μ .

Unter den Fäden von *Derbesia marina* aus dem Lokal Väderöarna fand ich einige 20 rundliche Blasen eingemischt, über deren Natur es schwierig war, Klarheit zu gewinnen. Diese Blasen waren ganz oder fast ganz kugelrund und hatten einen Durchmesser von ung. 1 mm. Die Farbe war sehr dunkel. An einem Punkte waren sie mit einem kurzen, stielartigen Fortsatz versehen. Mit den *Derbesia*-Fäden hatten sie keine wirkliche Verbindung. Die Zeichnung Fig. 1 E stellt eine solche Blase dar.

Gleich nach dem Erbeuten des Materials brachte ich die Blasen in kleine Schälchen und versuchte in gewöhnlicher Weise, ein Herausschwärmen des Inhaltes zu erzielen. Dies gelang mir aber nicht. Beim Zusammendrücken der Blasen trat der Inhalt aus, unter welchem ich birnenförmige Körper unterscheiden konnte, die zweifelsohne als Schwärmer zu deuten waren (Fig. 1 F). Geisseln konnte ich nicht beobachten. Die Länge einiger solcher Körper war ung. 15 μ .

Ganz kürzlich erschien eine Abhandlung von KORNmann (1938), in welcher der Verfasser über Kulturversuche mit *Derbesia marina* be-

richtet. Der Verf. hat an der Biologischen Anstalt auf Helgoland *D. marina* in Erdschreiberlösung kultiviert. Die Fäden bildeten Sporangien, aus deren Schwärmsporen sich kurze, fadenförmige Keimlinge mit einigen oder mehreren knotigen Aufreibungen entwickelten. Nach einiger Zeit wuchsen diese Verdickungen zu Blasen von 1—4 mm Durchmesser heran. Diese Blasen waren kugelrund, in der Regel mit zwei kleinen Fortsätzen versehen. Bei einigen konnte keine Spur eines zweiten Fortsatzes festgestellt werden. Die Blasen stellen eine Gametophytengeneration von *Derbesia marina* dar. Sie bildeten weibliche und männliche 2-geisselige Gameten, die miteinander kopulierten und neue *Derbesia*-Pflanzen gaben. KORNMANN hat also nachgewiesen, dass *Derbesia marina* einen Generationswechsel hat. In dem Entwicklungskreis stellen die Blasen die geschlechtliche Generation dar.

Im Bau und in der Fertilisierung zeigen die Blasen grosse Ähnlichkeit mit der früher bekannten Siphonee *Halicystis ovalis*, und KORNMANN identifiziert auch seine in der Kultur erhaltene Geschlechtsgeneration mit der in der Natur vorkommenden *Halicystis ovalis*. Dieses Verhältnis scheint nicht ausgeschlossen. Einen definitiven Beweis bekommt man wohl erst, wenn es gelingt, *Derbesia*-Fäden aus den Zygogen der in der Natur vorkommenden *Halicystis*-Blasen zu erhalten. Interessant ist es aber zu bemerken, dass die Chromatophoren in der Gattung *Halicystis* dieselbe Form wie in der Gattung *Derbesia* haben, und dass einige Arten Pyrenoide besitzen, andere nicht (FELDMANN 1937, S. 76). *Halicystis ovalis* wie *Derbesia marina* haben keine Pyrenoide.

Wie dem auch sei, so liegt die Annahme nahe, dass die unter den *Derbesia*-Fäden von mir gefundenen Blasen die Gametophyten-Generation von *Derbesia marina* darstellen. Sie wäre also in der Natur gefunden. Wahrscheinlich war eine Degeneration der Blasen eingetreten, da keine Entleerung von Gameten stattfand und ich keine Geisseln beobachteten konnte. KORNMANN (l. c., S. 467) erwähnt auch, dass in seinen Kulturen die Blasen oft ohne Entleerung von Gameten zugrunde gingen.

Was die Verbreitung betrifft, ist *Derbesia marina* eine nördliche Art. In Europa kommt sie an den Färöern und Shetlandinseln, Helgoland, der schwedischen und norwegischen Westküste und der Eismeerküste vor. Das Substratum ist sehr verschieden. So werden angeführt: Felsen (LYNGBYE, l. c.), Kalkalgen und Korallen (KJELLMAN 1883 und FOSLIE 1890), Kalkschalen von *Balanus* und *Serpula* (BØRGESEN 1902), Hydroiden (HYGEN und JORDE 1935), *Flustra foliacea*

(LEVRING 1935), *Laminaria-Stipes* (BØRGESEN l. c., PRINTZ 1926, HYGEN und JORDE 1935, LEVRING 1937) und *Codium* (LEVRING 1937, SUNESON, diese Arbeit).

Halarachnion ligulatum (Woodw.) Kütz.; Kylin Entwicklungs-geschichtl. Florideenst. S. 61; *Halymenia ligulata* (Woodw.) Ag.; Hauck Meeresalgen S. 127.

Diese Art erhielt ich beim Dredsen auf der Untiefe »Tovas ungar» vor der Mündung des Gullmarfjords in einer Tiefe von 15—20 m. Ich fand einige 20 Exemplare, von denen die meisten sehr klein (ung. 1 cm hoch) und steril waren. Ein paar Pflanzen hatten aber eine Höhe von 3—5 cm und trugen Gonimoblasten. Die Art dürfte eine der seltensten Algen der Küste sein. In den Sammlungen des schwedischen Reichsmuseums befinden sich drei ung. 5 cm hohe Exemplare, die von EKMAN bei den Väderöarna eingesammelt wurden (vgl. EKMAN 1857, S. 8). Zwei der Exemplare sind fertil. In denselben Sammlungen findet sich auch eine Kollektion von elf Exemplaren, die A. E. LUHR, ebenfalls bei den Väderöarna, im Jahre 1870 erhalten hat. Diese Pflanzen sind ung. 5 cm hoch und fertil. Weitere Funde von der schwedischen Westküste sind nicht bekannt. Alle schwedischen Exemplare sind schmal und mehr oder wenig dichotom geteilt. An der norwegischen Küste kommt die Art auch selten vor. Sie ist nur an drei Lokalen angetroffen worden (siehe BOYE 1894—95, S. 34; ARWIDSSON 1936, S. 128; LEVRING 1937, S. 107). Der von ARWIDSSON mitgeteilte Fund bezieht sich auf eine Einsammlung, die WITTROCK 1865 bei Haugesund machte. Mehrere Exemplare von dieser Einsammlung finden sich im Herbarium des schwedischen Reichsmuseums. Sie sind grösser (bis 13 cm hoch), ziemlich breit (bis 4 cm) und nicht oder nur spärlich gelappt. In den dänischen Gewässern sind nur einige kleine Exemplare gefunden worden (ROSENVINGE 1917, S. 163; 1935, S. 9). BØRGESEN und JÓNSSON (1905) rechnen *Halarachnion ligulatum* zu der warm-borealen Gruppe. Die Nordgrenze der Art ist Nordschottland und Westnorwegen.

Der Boden am Fundort »Tovas ungar» war mit Steinen bedeckt, und die Art wuchs an *Lithothamnion*-Krusten haftend. In der Bretagne, wo die Art sehr allgemein ist, habe ich sie typisch in ähnlicher Weise auf *Lithothamnion calcareum* wachsen gesehen.

Callithamnion bipinnatum Crouan Florule S. 136 Taf. 11 Fig. 80; Kylin Några algynd S. 393; Levring Algenfl. norweg. Westküste S. 115.

Diese Art gibt KYLIN (1933, S. 393) für die schwedische Westküste an. Er fand sie zum erstenmal im Juli 1926 bei Smedjan in der

Nähe von Kristineberg und hat sie später mehrmals an demselben Lokal wiedergefunden. Selbst habe ich sie ebenfalls bei Smedjan erhalten. Dieses Jahr fand ich sie ausserdem bei Tovas ungar und bei Hållö.

Pterosiphonia parasitica (Huds.) Falkenb. Rhodomelaceen, S. 265.

Diese Art findet man dann und wann im unteren Teil der Sublitoralregion. Die Pflanzen sind oft steril (vgl. KYLIN 1907, S. 145). KYLIN (1912, S. 6) fand Exemplare mit Tetrasporangien. Im Juli dieses Jahres erhielt ich mehrere Pflanzen mit Tetrasporangien bei Tovas ungar, Smedjan und Dynabrott. An dem erstgenannten Lokal fand ich ferner ein grosses weibliches Individuum.

Lund, Botanisches Laboratorium, Dezember 1938.

Literaturverzeichnis.

- ARWIDSSON, TH., Meeresalgen aus Vestagder und Rogaland. — Nytt Magasin for Naturvidensk., Bd. 76, Oslo 1936.
- BØRGESEN, F., The marine algae of the Faeröes. — Botany of the Faeröes, Bd. 2, København 1902.
- , Marine algae from the Canary Islands, I. Chlorophyceae. — Danske Vidensk. Selsk. Biolog. Meddel., Bd. 5, København 1925.
- BØRGESEN, F. und JÓNSSON, H., The distribution of the marine algae of the arctic sea and of the northernmost part of the Atlantic. — Botany of the Faeröes, Bd. 3 Appendix, København 1905.
- BOVE, P., Bidrag til kundskaben om algevegetationen ved Norges vestkyst. — Bergens Museums Aarbog 1894—95, Bergen.
- COTTON, A. D., Marine algae. — Clare Island survey 15. — Proceed. Royal Irish Acad., Vol. 31, Dublin 1912.
- EKMAN, F. L., Bidrag till kännedomen af Skandinaviens hafsalger. — Akad. Afhandl., Stockholm 1857.
- ERNST, A., Siphoneen-Studien. — Beih. Bot. Centralbl., Bd. 13, Jena 1902.
- , Zur Kenntnis des Zellinhaltes von Derbesia. — Flora, Bd. 93, Marburg 1904.
- FELDMANN, J., Les algues marines de la côte Albères I—III. — Rev. algol., T. 9, Paris 1937.
- , Sur la classification de l'ordre des Siphonocladales. — Rev. gén. de Bot., T. 50, Paris 1938.
- FOSLIE, M., Contribution to the knowledge of the marine algae of Norway. — Tromsö Museums Aarsheft., Bd. 13, Tromsö 1890.
- FRITSCH, F. E., The structure and reproduction of the algae, Vol. 1, Cambridge 1935.
- HAUCK, F., Die Meeresalgen Deutschlands und Oesterreichs. — Rabenhorst, Kryptogamenflora von Deutschland, Bd. 2, Leipzig 1885.
- HYGEN, G. und JORDE, I., Beitrag zur Kenntnis der Algenflora der norwegischen Westküste. — Bergens Museums Årbok 1934, Naturvidensk. rekke, Nr. 9, Bergen 1935.

- KJELLMAN, F. R., Norra Ishafvets algflora. — *Vegaexp:s vetensk. iaktt.*, Bd. 3, Stockholm 1883. (In Übersetzung: The algae of the Arctic Sea. — *Svenska Vet. Akad. Handl.*, Bd. 20, Stockholm 1883.)
- , *Derbesia marina* från Norges nordkust. — *Bihang till Svenska Vet. Akad. Handl.*, Bd. 23, Stockholm 1897.
- KORNMANN, P., Zur Entwicklungsgeschichte von *Derbesia* und *Halicystis*. — *Planta*, Bd. 28, Berlin 1938.
- KYLIN, H., Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. — *Akadem. Abhandl.*, Upsala 1907.
- , Über einige Meeresalgen bei Kristineberg in Bohuslän. — *Arkiv för botanik*, Bd. 12, Upsala 1912.
- , Några algfynd från bohuslänska kusten. — *Bot. Notiser*, Lund 1933.
- LEVRING, T., Über einige Meeresalgen bei Kristineberg an der schwedischen Westküste. — *Bot. Notiser*, Lund 1935.
- , Zur Kenntnis der Algenflora der norwegischen Westküste. — *Lunds Univ. Årsskr.*, N. F., Avd. 2, Bd. 33, Lund 1937.
- LYNGBYE, H. CHR., *Tentamen hydrophytologiae danicae*, København 1819.
- PRINTZ, H., Die Algenvegetation des Trondhjemsfjordes. — *Skrifter utgitt av det Norske Vidensk. Akad. i Oslo*, I, Matem.-Naturvidensk. Klasse, 1926, Nr. 5, Oslo 1926.
- ROSENVINGE, L. K., The marine algae of Denmark, Vol. II. *Rhodophyceae* II. — *Danske Vidensk. Selsk. Skrifter*, 7. Række, Naturv. og Mathem. Afd., T. 7, København 1917.
- , Om nogle i nyere tid invandrede Havalger i de danske Farvande. — *Bot. Tidsskr.*, Bd. 37, København 1921.
- , Distribution of the Rhodophyceae in the Danish waters. — *Danske Vidensk. Selsk. Skrifter*, Naturv. og Mathem. Afd., 9. Række, T. 6, København 1935.
- SCHMIDT, O. C., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Codium* Stackh. — *Bibl. Bot.*, H. 91, Stuttgart 1923.
- , Neue oder bemerkenswerte Meeresalgen aus Helgoland. I. — *Hedwigia*, Bd. 75, Dresden 1935.
- SETCHELL, W. A., Some early algal confusions. — *Univ. Calif. Publ. Bot.*, Vol. 16, Berkeley 1931.
- VOUK, V., Studien über die adriatischen Codiaceen. — *Acta Adriatica*, Nr. 8, Split 1936.

Sur la classification des *Ectocarpales*.

Par GONTRAN HAMEL.

L'achèvement des »Phéophycées de France», commencées en 1931 et terminées cet été, m'a contraint à en établir une liste définitive et à remanier la classification des *Ectocarpales*. Cet ordre est pris ici dans le même sens que dans ma Flore et il correspond aux deux ordres des *Ectocarpales* et des *Chordariales* de KYLIN (Ueber die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen, Lund, 1933). La coupure proposée par KYLIN et divisant suivant que les germinations se développent d'après le type *Dictyota* ou d'après le type *Laminaria*-l'ordre des *Ectocarpales* en *Ectocarpales sensu stricto* et en *Chordariales*, semble très logique et sera probablement pratiquée par les Algologues futurs. Malheureusement nos connaissances actuelles sur le développement de ces Algues sont trop incomplètes; et nous en sommes encore réduits à suivre une classification, s'appuyant sur l'anatomie ou la morphologie des organes reproducteurs.

Un caractère très important, qui a d'ailleurs été employé avec succès par KUCKUCK, est fourni par la manière dont croissent les *Ectocarpales*, et par la position qu'occupe la zone de croissance ou zone de méristème. D'après ce caractère, les *Ectocarpales* peuvent être divisées en cinq familles:

1. *Ectocarpaceae*. Croissance intercalaire, le plus souvent trichothallique.

2. *Myrionemataceae*. Croissance généralement terminale ou subterminale.

3. *Elachistaceae* (et *Corynophleaceae*). Croissance intercalaire, généralement à la limite des filaments soudés du coussinet et des filaments libres.

4. *Chordariaceae*. Croissance intercalaire subterminale ou trichothallique.

5. *Spermatochnaceae*. Croissance terminale.

La famille des *Ectocarpaceae* comprend des Algues généralement très ramifiées, à croissance intercalaire, le plus souvent tri-

chothallique, se terminant alors par des pseudopoils. Poils de Phéosporées très rares.

Les *Ectocarpaceae* sont représentées sur les côtes de France par les genres suivants:

1. *Bachelotia* (Bornet) Kuckuck, Fragmenta, p. 21. Algues gazonnante de petite taille. Filaments dressés simples ou peu ramifiés. Chromatophores en petites lames disposées en étoile simple ou double. Sporanges uniloculaires (seuls connus) intercalaires. Zoospores de grande taille. Une seule espèce: *Bachelotia fulvescens* (Schousb.) Kuck.

2. *Pylaiella* (Bory) Kjellman. Algues en touffes très ramifiées, souvent de grande taille. Chromatophores discoïdes. Sporanges uni- et pluriloculaires intercalaires. Trois espèces de sporanges (*P. littoralis*): sporanges uniloculaires; sporanges pluriloculaires de deux sortes, morphologiquement semblables: les uns haploïdes donnant des gamètes capables de copuler ou de germer parthénogénétiquement, les autres diploïdes. Reproduction sexuée par isogamie.

3. *Ectocarpus* Lyngbye emend. Algues en touffes, souvent de grande taille. Chromatophores en ruban. Sporanges pluriloculaires siliquiformes, souvent pédicellés, rarement sériés. Quatre espèces de sporanges (dans l'*E. siliculosus*): sporanges uniloculaires et trois sortes de sporanges pluriloculaires, morphologiquement semblables, des mâles et des femelles haploïdes et d'autres diploïdes. Reproduction sexuée par isogamie (*E. siliculosus*).

Ce genre comprend les *Ectocarpi siliculosi* (*E. siliculosus*, *E. confervoides*, *E. Crouani*, *E. dasycarpus*, *E. penicillatus*) et les *Ectocarpi fasciculati* (*E. fasciculatus*, *E. congestus*).

4. *Giffordia* Batters car. mut. Algues en touffes, de taille moyenne, très ramifiées, à zone de croissance vers les extrémités et, par suite, à pseudopoils généralement courts. Chromatophores discoïdes. Organes pluriloculaires souvent inéquivalétraux, toujours sessiles, très souvent sériés. Quatre sortes de sporanges morphologiquement dissemblables (dans les *G. secunda* et *G. Mitchellae*); sporanges uniloculaires; anthéridies; mégasporanges (oogones) et meiosporanges (multiplicateurs). Reproduction sexuée par hétérogamie (observée dans le *G. secunda*, probable dans le *G. Mitchellae*).

Après avoir médité du genre *Giffordia*, je crois nécessaire de le rétablir surtout depuis le remarquable Mémoire de SAUVAGEAU (Sur quelques Algues phéosporées de Guéthary, Bordeaux, 1933). Le genre *Giffordia* diffère des *Ectocarpus* par ses chromatophores; l'aspect, la sessilité et la répartition de ses organes reproducteurs; la multiplicité de

formes des sporanges pluriloculaires; son hétérogamie. Il comprend les *Ectocarpi granulosi* (*G. secunda*, *G. granulosa*, *G. Hinckslae*); les *Ectocarpi virescentes* (*G. Mitchellae* = *Ectocarpus virescens*) et les *E. elegantes* (*G. Sandriana* = *Ectocarpus elegans*).

5. *Feldmannia* nov. gen. Algues de petite taille, formant des touffes ou des gazons, ramifiées seulement vers la base, ayant une zone de croissance située généralement à peu de distance de cette base et, par suite, munies de pseudopoils souvent très longs. Chromatophores discoides. Organes pluriloculaires ovales allongés, équilatéraux, généralement pédicellés et localisés vers la base. Organes reproducteurs peu connus. Le *F. padinae* possède des anthéridies, des méga-sporanges (oogones vraisemblablement) et des meiosporanges; les organes uniloculaires n'ont pas encore été découverts. Dans le *F. Lebelii* sont connus des anthéridies et des sporanges pluriloculaires; dans le *F. irregularis*, SAUVAGEAU a décrit des méga- et des meiosporanges. Les autres espèces n'ont encore montré que des sporanges uniloculaires et pluriloculaires. Reproduction sexuée probablement par hétérogamie dans les *F. padinae*, *F. Lebelii* et *F. irregularis*.

Le genre *Feldmannia* se distingue du genre *Giffordia* par la taille et l'aspect des touffes; les filaments ramifiés surtout vers la base; la zone de croissance située généralement très bas; les pseudopoils très développés; la localisation basilaire des organes reproducteurs; la forme des organes pluriloculaires qui sont généralement pédicellés, non séries et assez régulièrement équilatéraux.

Le genre *Feldmannia* semble plus hétérogène que les genres *Ectocarpus* et *Giffordia*; il est aussi moins connu et demandera de nouvelles recherches. Il comprend les *Ectocarpi caespituli* (*F. padinae*; *F. Lebelii*; *F. irregularis*; *F. paradoxa*; *F. globifera*; *F. simplex*) et, parmi les *Ectocarpi terminales*, le *F. Battersii*. L'*Ectocarpus terminalis* est devenu *Hecatonema terminale* Kylin; et les *Ectocarpus Zanardini* et *E. Bornetii* sont mieux placés parmi les *Streblonema*.

6. *Spongonema* Kuetz. L'*Ectocarpus tomentosus* est tellement différent des autres *Ectocarpus* par son aspect en cordelettes laineuses; son chromatophore unique (parfois dédoublé) en ruban spiralé; ses crampons; ses sporanges pluriloculaires étroits divariqués, qu'il semble logique de suivre KÜTZING qui avait créé pour lui le genre *Spongonema*.

7. *Kuckuckia* nov. gen. L'absence ou la présence de poils (vrais poils de Phéosporées) doit être regardée comme un caractère systématique important. Les Ectocarpées énumérées jusqu'à maintenant en sont dépourvues. L'*Ectocarpus criniger* Kuck. possède au contraire

de vrais poils terminaux et, à cause de ce caractère, mérite d'être rangé dans un genre spécial que je propose de nommer »*Kuckuckia*» en l'honneur du grand Algologue allemand qui a si bien étudié les Phéosporées. Ce genre ne comprend actuellement que le *Kuckuckia crinigera*.

8. *Climacosorus* Sauv. Possède des poils terminaux, semblables à ceux du *Kuckuckia crinigera*; il en diffère par le groupement de ses sporanges uniloculaires en sores échelonnés, comme dans un *Myriotrichia*.

9. *Herponema* J. Agardh emend. Le groupe des *Ectocarpi parasitici* est hétérogène et encore peu connu; mais d'après le mode de croissance, il semble formé par des Algues appartenant à deux genres différents. Certaines espèces possèdent une croissance intercalaire trichotallique et sont donc terminées par des pseudopoils; elles peuvent être groupées dans un genre pour lequel on peut reprendre le nom de »*Herponema*» créé jadis par J. AGARDH pour le *H. velutinum* et qui comprendrait: *H. velutinum*, *H. solitarium*, *H. luteolum*, *H. Valiantei*, *H. minimum*. Les autres espèces des *Ectocarpi parasitici* ont une croissance surtout terminale et sont pourvues de véritables poils; elles seront groupées dans le genre *Entonema* Reinsch emend. et rattachées, avec les Stréblonémées, aux *Myrionemataceae*.

10. *Leptonema* Reinke. Filaments simples ou pourvus de rares ramules. Croissance intercalaire, parfois trichothallique. Plusieurs chromatophores en plaquette par cellule. Sporanges pluriloculaires intercalaires ou bien développés en courts prolongements unilatéraux.

Le genre *Leptonema*, placé par KUCKUCK parmi les *Elachistaceae*, ne paraît avoir aucune parenté avec les *Elachista*. Il semble être mieux placé parmi les *Ectocarpaceae*, comme l'a d'ailleurs indiqué K. ROSEN-VINGE (On some Danish Phaeophyceae, Copenhague, 1935) pour le *L. lucifugum*. Il montre d'autre part des affinités avec certaines *Myrionemataceae*, comme le *Myrionema speciosum* Boergesen ou certains *Compsonema* décrits et figurés par SETCHELL et GARDNER (Phycological Contributions. III. New Species of Compsonema, Berkeley, 1922).

11. *Zosterocarpus* Bornet. Filaments ramifiés, à croissance intercalaire. Sporanges pluriloculaires en anneau.

La famille des *Myrionemataceae* comprend des Algues formant des taches, des amas plus ou moins circulaires, composés de filaments rampants à croissance terminale, plus ou moins soudés entre

eux, portant généralement des filaments dressés peu développés, de taille assez égale, non ou peu ramifiés, à croissance terminale ou subterminale. Des poils nombreux.

La famille des *Myrionemataceae* peut être divisée en trois tribus:

1. *Streblonémées*. Algues plus ou moins endophytes, à thalle rampant particulièrement développé, non réuni en disque. On peut y distinguer deux groupes:

Dans le premier, comprenant les genres *Microsyphar* Kuck., *Streblosnemopsis* Val., *Endodictyon* Gran et *Streblonema* Derb. et Sol., les espèces sont uniquement composées de filaments rampants portant poils et organes reproducteurs, mais pas de filaments dressés. Le genre *Streblonema* est représenté sur les côtes françaises par les espèces suivantes: *S. sphaericum* Derb. et Sol., *S. volubile* (Cr.) Thur., *S. fasciculatum* Thur., *S. aequale* Oltm., *S. stiophorae* (Cr.) De Toni, *S. Zanardinii* (Cr.) De Toni, *S. Bornetii* Ham., *S. deformans* (P. Dang.), *S. Thuretii* Sauv., *S. effusum* Kylin.

Dans le deuxième groupe, où les filaments dressés sont bien développés, se trouvent les genres *Entonema* et *Strepsithalia*. Le genre *Entonema* Reinsch est repris ici pour certains *Ectocarpi parasitici*, à croissance surtout terminale et souvent pourvus de vrais poils. Il est représenté sur les côtes françaises par les espèces suivantes: *E. parasiticum* (Sauv.), *E. breve* (Sauv.), *E. myriocladiae* (Crouan), *E. clandestinum* (Crouan), *E. maculans* (P. Dang.). Le genre *Strepsithalia* Sauv. est voisin des *Entonema* mais s'en distingue par la gelée abondante dans laquelle baignent les filaments.

2. *Myrionémées*. Algues généralement épiphytes, à filaments rampants plus ou moins soudés entre eux et formant un disque plus ou moins régulier. Filaments dressés bien développés, non soudés entre eux. Poils généralement d'origine endogène, avec une gaïne à la base. Alternance du type *Laminaria*.

Genres *Myrionema* Grev., *Ulonema* Fosl., *Hecatonema* Sauv., *Chlionema* Sauv., *Ascocyclus* Magnus, *Clathrodiscus* Ham., *Pleurocladia* Braun, *Phaeostroma* Kuck., *Compsonema* Kuck.

3. *Ralfsiées*. Algues généralement saxicoles ou conchicoles, à filaments rampants soudés en disque. Filaments dressés plus ou moins fortement soudés entre eux. Poils dépourvus de gaïnes. Alternance de générations du type *Dictyota*.

Les Ralfsiées peuvent être divisées en deux groupes: dans le premier, les organes reproducteurs sont épars, naissant latéralement sur les filaments (qui sont peu serrés et simplement réunis par une gelée)

ou par transformation d'articles végétatifs et ne formant pas de sores. Il comprend les genres *Sympylocarpus* Rosenv. (sporanges pluriloculaires terminaux), *Mesospora* Web. van Bosse (sporanges pluriloculaires subterminaux) et *Nemoderma* Schousboe (sporanges pluriloculaires latéraux).

Dans le second groupe, les organes reproducteurs sont superficiels et réunis en sores, dépourvus de paraphyses stériles (*Lithoderma* Aresch., *Sorapion* Kuck. et *Heribaudiella* Gom.); ou bien les sporanges uniloculaires croissent au milieu de paraphyses (*Ralfsia* Berk. et *Stragularia* Stroemf.).

Le genre *Stragularia* se distingue des *Ralfsia*, comme l'a indiqué STROEMFELT, par ses sores indéfinis (limités et étroits chez les *Ralfsia*) ; et par ses filaments dressés droits, non courbés, réunis par une matière gélatineuse et facilement séparables. Ces caractères semblent suffisants pour autoriser la coupure générique. Les *Stragularia* sont représentés sur les côtes françaises par les *S. clavata* (Harv.) et *S. spongiocarpa* (Batt.).

La famille des *Elaechiastaceae* (de laquelle il est difficile de séparer les *Corynophleaceae*) ; celle des *Chordariaceae* et celle des *Spermatochnaceae* n'ont pas subi de changement pendant ces dernières années. Cependant la famille des *Chordariaceae* s'est augmentée de deux genres: *Gontrania* Sauv. et *Sauvageaugloia* nov. gen., créé pour le *Mesogloia Griffithsiana* Grev., si différent par son anatomie du *M. vermiculata*.

Parmi les *Ectocarpales* nouvelles pour la flore française et de répartition géographique intéressante, je citerai:

1. *Streblonema effusum* Kylin. Cherbourg (BORNET, Juillet), sur un *Ceramium*. Connu seulement des côtes suédoises et norvégiennes.
2. *Sympylocarpus strangulans* Rosenv. Guéthary (SAUVAGEAU, juillet) sur un crabe vivant dragué. Cette espèce recueillie par ROSENVINGE au Groenland a été signalée en Norvège par KYLIN et ARWIDSSON, à Helgoland par KUCKUCK, et par BATTERS en Ecosse et dans le Nord de l'Angleterre.

3. *Corynophlaea flaccida* Kuetz. Guéthary (SAUVAGEAU) sur *Padina*, aout. C'est le première fois qu'on signale cette espèce dans l'océan atlantique; cependant sa répartition géographique doit être très étendue si le *Microcoryne ocellata* Stroemfelt n'en diffère pas.

Über ein Fund von *Gomontia polyrhiza* in Süsswasser.

Von ALF LINDSTEDT.

Unter dem Namen *Codiolum polyrhizum* hat LAGERHEIM im Jahre 1885 eine einzellige Grünalge beschrieben, die in den Schalen von marinen Schnecken und Muscheln lebt. Das Material LAGERHEIMS stammt aus Kristineberg an der schwedischen Westküste. Später (1888 und 1889) haben BORNET und FLAHAULT eine perforierende Grünalge beschrieben, die aus verzweigten, mehrzelligen Fäden besteht. Sie gaben derselben den Namen *Gomontia polyrhiza*. Einige Zellen vergrössern sich, werden von den angrenzenden Zellen isoliert, und wachsen zu Sporangien aus. Diese Sporangien sollten nach BORNET und FLAHAULT dem entsprechen, was LAGERHEIM als selbstständige Organismen, *Codiolum polyrhizum*, gedeutet hat. Schliesslich hat KYLIN (1935, S. 6) durch Kulturversuche festgestellt, dass die Ansicht LAGERHEIMS die rechte ist. *Gomontia polyrhiza* ist eine einzellige Grünalge und hat kein fadenförmiges Stadium. Das Material KYLINS stammt aus derselben Lokalität wie LAGERHEIMS. Die Untersuchungen BORNETS und FLAHAULTS sind auf Material von den Atlant- und Mittelmeerküsten Frankreichs ausgeführt. Infolge Verschiedenheit in Form und Grösse der Sporangien nehmen SETCHELL und GARDNER (1920, S. 301) an, dass die Art von BORNET und FLAHAULT mit derjenigen von LAGERHEIM nicht identisch ist. Sie nennen die erstgenannte *Gomontia Borneti*. KYLIN (1935, S. 4) hält es nicht für möglich, unter Hinweis auf Verschiedenheiten in Körperform und Anzahl der Rhizoiden verschiedene *Gomontia*-Arten zu unterscheiden.

Gomontia polyrhiza ist längs der ganzen schwedischen Westküste ausgebreitet. Auch an der norwegischen Westküste kommt sie vor (LEVRING, 1937, S. 16). Sie wächst in der Regel mit einer Mehrzahl Arten von kalkbohrenden Chlorophyceen und Cyanophyceen zusammen.

Im Sommer 1938 besuchte ich Ivö, eine Insel, die im Ivösjön im nordöstlichen Schonen gelegen ist. Im Hauptteil der Insel wird der Berggrund von Kreidekalkstein gebildet. Der Kalkgrund tritt an einigen

Punkten nahe am Ufer zutage, und hier ist der Seeboden mit Kalksteinen bestreut. Der Kalkstein ist verhältnismässig hart und besteht aus grossen, fest verbundenen Schalenfragmenten. Bei einer Untersuchung der im seichten Wasser liegenden Steinen fand ich, dass sie in der Regel eine grüne oder blaugrüne Farbe hatten. Die Farbe konnte nicht entfernt werden, sondern setzte die äusserste Schicht des Steines bis zu einer Tiefe von etwa 1 mm durch. Sie wird von kalkbohrenden Algen verursacht.

Die Steine wurden in etwa 2 %-ige Essigsäure gelegt. Nach 10—12 Stunden konnte man die Algen als eine dünne Haut entfernen. Diese wurde wieder in verdünnte Essigsäure hinübergeführt, wonach sie mit destilliertem Wasser ausgewaschen wurde. Dann konnte die endolithische Flora im Mikroskop untersucht werden. In den Präparaten trat eine Grünalge auf, die mit der an der schwedischen Westküste vorkommende *Gomontia polyrhiza*, wie sie von KYLIN abgebildet wird, gut übereinstimmte. Daneben wurde *Plectonema terebrans* Born. et Flah. und eine andere kalkbohrende Cyanophycé, die ich nicht bestimmt habe, angetroffen. Fadenförmige Grünalgen kamen nicht vor.

Die *Gomontia*-Individuen sind von verschiedener Form, in der Regel birnförmig bis ellipsoidisch. Die maximale Länge erwachsener Individuen erreicht 150 μ und die Breite 50 μ . Messungen der Grösse einer Anzahl von Zellen gaben folgende Resultate:

Nr.	Länge	Breite
1	60	15
2	85	16
3	86	45
4	105	28
5	125	25
6	130	47
7	140	45
8	145	38

Ein bestimmtes Verhältnis zwischen Länge und Breite gibt es nicht. Die Zellgrösse der Süßwasserform ist also kleiner als die der marinen, da die letztere eine maximale Länge von 250 μ und eine Breite von 125 μ erreicht. Die Anzahl der Rhizoiden ist 1—3, selten mehr. Die Rhizoiden sind am häufigsten zugespitzt. Bei älteren Individuen können sie auch am Ende scheibenförmig ausgebreitet sein. Die stark verdickte Wand ist sehr deutlich geschichtet. Mit Chlorzinkjod wird eine schöne Violettfärbung erhalten. Dabei werden bestimmte Schichten mehr intensiv als andere gefärbt. Die Wand der eigentlichen

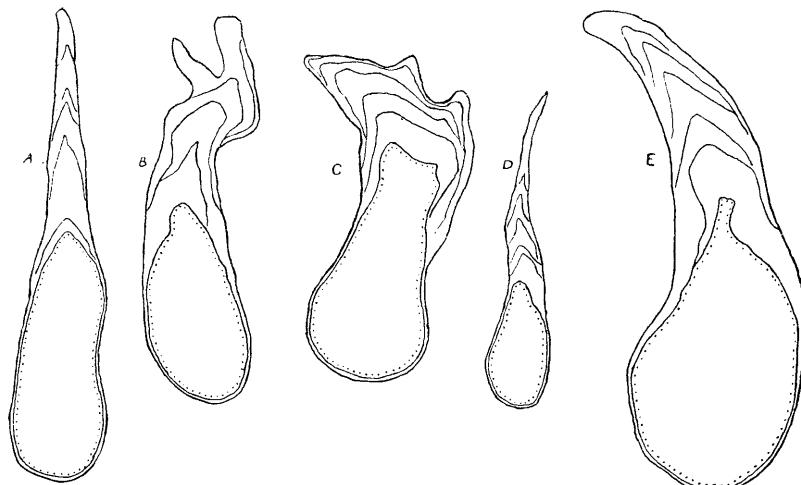


Fig. 1. *Gomontia polyrhiza*. A—E Individuen in verschiedenen Entwicklungsstadien. — $\times 500$.

Gomontia-Blase ist verhältnismässig dünn und wird von Chlorzinkjod nur schwach gefärbt.

Von der Gattung *Gomontia* werden folgende Arten für Süßwasser angegeben: *G. codiolifera* (Chodat) Wille (*Gongrosira codiolifera* Chodat), *G. perforans* (Chodat) Acton (*Foreliella perforans* Chodat), *G. Holdenii* Collins, *G. Aegagropilae* Acton, *G. lignicola* Moore. Sämtliche Arten sollen vielzellige, mehr oder weniger stark verzweigte Fäden bilden. Sie unterscheiden sich hinsichtlich der Grösse und Form der vegetativen Zellen. *G. lignicola* ist holzbohrend, *G. Holdenii* lebt in Schalen von *Unio*. Beide sind nordamerikanisch. *G. Aegagropilae* wächst in toten Zellen von *Cladophora*-Ballen in Schottland. *G. perforans* ist in Schalen von *Anodonta* in dem Genfer See angetroffen, und *G. codiolifera* in Kalksteinen in Seen in der Schweiz.

Die Sporangien von *G. codiolifera* und *G. Holdenii* weisen nach den Abbildungen (CHODAT 1898, S. 445, COLLINS 1897, S. 95, SMITH 1933, S. 417) grosse Ähnlichkeit mit der oben beschriebenen Süßwasserform von *G. polyrhiza* auf. Es geht nicht deutlich hervor, dass diese Sporangien mit den mehrzelligen perforierenden Fäden zusammenhören. Es ist wohl möglich, dass sie selbständige Organismen sind und zu *G. polyrhiza* gerechnet werden können. ZIMMERMANN (1928, S. 20) vermutet, dass *G. codiolifera* mit *Gongrosira Debaryana* Rabenh. identisch ist. Nähere Untersuchungen sind erforderlich, um diese Frage klarzumachen.

Literaturverzeichnis.

- ACTON, A., On a new penetrating alga. — New Phytol. 15, London 1916.
- BORNET, E. et FLAHAULT, C., Note sur deux nouveaux genres d'algues perforantes. — Journ. de Botan., Vol. 2, Paris 1888.
- et —, Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des molusques. — Bull. Soc. botan. de France, Vol. 36, Paris 1889.
- CHODAT, R., Sur les algues perforantes d'eau douce. — Bull. Herb. Boissier, Vol. 6, Genève 1898.
- COLLINS, F. S., Some perforating and other algae on fresh water shells. Erythea 5, Berkeley 1897.
- ENGLER, A. und PRANTL, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. Zweite Auflage, Bd. 3, Leipzig 1927.
- FRITSCH, F. E., The structure and reproduction of the algae, Vol. 1, Cambridge 1935.
- KYLIN, H., Über einige kalkbohrende Chlorophyceen. — Fysiogr. Sällsk. Förhandl., Bd. 5, Lund 1935.
- LAGERHEIM, G., Codiolum polyrhizum n. sp. — Öfversigt af K. Sv. Vet. Akadem. Förhandl., Stockholm 1885.
- LEVRING, T., Zur Kenntnis der Algenflora von Kullen an der schwedischen Westküste. — Lunds Univ. Årsskrift, N. F. Avd. 2 Bd. 31, Lund 1935.
- , Zur Kenntnis der Algenflora der norwegischen Westküste. — Lunds Univ. Årsskrift, N. F. Avd. 2 Bd. 33, Lund 1937.
- MOORE, G. T., A wood-penetrating alga, Gomontia lignicola n. sp. — Ann. Missouri Bot. Gard. 5, St. Louis 1918.
- SETCHELL, W. A. and GARDNER, N. L., The marine algae of the pacific coast of North America, Part 2, Chlorophyceae, Berkeley 1920.
- SMITH, G. M., The fresh-water algae of the United States. New York 1933.
- ZIMMERMANN, W., Über Algenbestände aus der Tiefenzone des Bodensees. — Zeitschr. Bot. 20, Jena 1928.

Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Caulerpa prolifera*.

Von BRUNO SCHUSSNIG (Wien).

Einleitung.

Es sind heuer gerade 100 Jahre her, dass MONTAGNE (1838) an den Phylloiden von *Caulerpa Webiana* eigentümliche Veränderungen beschrieb, die wir nach unseren heutigen Kenntnissen mit grosser Wahrscheinlichkeit in Beziehung zum Fertilisierungsprozess bringen können. MONTAGNE beobachtete schon damals ein Umschlagen der normalen grünen Farbe ins Gelborange und stellte in Querschnitten durch solche Phylloide runde bis eiförmige Gebilde fest, die er als Fortpflanzungskörper anzusehen geneigt war.

Sechzig Jahre später (1898) beschreibt Mme. WEBER VAN BOSSE eine netzförmige Anordnung des Protoplasmas in einem Assimilator von *Caulerpa macrodiscia* var. *peltata* sowie das Auftreten hyaliner, haarähnlicher Fortsätze an der Oberfläche desselben. Eine ähnliche netzartige Verteilung des Protoplasmas, jedoch ohne Ausbildung von hyalinen Papillen, stellt sie auch bei *Caulerpa clavifera* fest. Mme. WEBER VAN BOSSE weist ganz mit Recht auf die Aehnlichkeit zwischen den Veränderungen im Protoplasmata obgenannter *Caulerpa*-Arten und jenen von *Botrydium granulatum* hin, die sich vor dem Zerfall seines protoplasmatischen Inhaltes abspielen. Wir wissen heute, dass auch bei anderen Siphoneen, wie *Bryopsis*, *Codium*, *Valonia*, *Acetabularia* u. a., der Plasmehalt der fertilen Organe vorübergehend eine netzartige Anordnung annimmt. Da aber Mme. WEBER VAN BOSSE nicht in der Lage war, weitere Entwicklungsstadien zu beobachten, kommt sie zu keinem endgültigen Ergebnis und ist vielmehr geneigt, ihre eigenen sowie die ganz analogen von MONTAGNE und von GARDINIER gemachten Beobachtungen als bedeutungslos hinzustellen. Der Feststellung von SOLIER und DERBÉS an *Caulerpa prolifera*, dass »sporozoidähnliche« Chlorophyll-führende Körper sich zu »petits glomerules« vereinigen, misst sie nur eine hypothetische Bedeutung zu, zumal SOLIER und

DERBÉS diese Körperchen weder austreten noch sich bewegen sahen, sodass sie sich über die wahre Natur dieser Bildungen im Unklaren blieben. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass diese »glomerules« die vorbereitenden Stadien der Schwärmerbildung vorstellten, wie sie später noch beschrieben werden sollen.

Alle diese Indizien für eine Fortpflanzung durch endogen entstehende Keimzellen gerieten alsbald in Vergessenheit und es brach sich immer mehr die Auffassung Bahn, dass die Vermehrung bei der Gattung *Caulerpa* lediglich durch Thallussprossung erfolge. Dieser Auffassung schloss sich bereits 1844 NAEGELI an und später war es vor allem REINKE (1900), der auf Grund umfangreicher und sorgfältiger Untersuchungen an lebendem und konserviertem Material dieser Ansicht zur nahezu allgemein akzeptierten Anerkennung verhalf. Bei der Durchsicht eines sehr umfangreichen Materiales konnte REINKE das Vorhandensein morphologisch distinkter Fortpflanzungsorgane nirgends feststellen und er kommt daher zu dem Schlusse, dass keine der heute lebenden Arten Schwärmsporen erzeugt und dass es »eine vergebliche Hoffnung ist, ihre Entdeckung von der Zukunft zu erwarten«. Er ist überzeugt, dass, wenn an einem der Herbarexemplare Sporangien vorhanden gewesen wären, würden sie ihm nicht entgangen sein. »Selbst wenn sie, was ich nicht erwarten möchte, nicht durch eine Querwand vom übrigen Hohlraum abgetrennt wären und durch keine Anschwellung, keinen abweichenden Farbton sich verraten sollten, würde man sie an der abweichenden Konfiguration des Inhaltes, besonders aber daran erkennen müssen, dass sie nach dem Austreten leere Höhlungen von eigenartigem Aussehen darstellen würden. Aber nichts von alldem vermochte ich zu finden und niemand hat etwas derartiges gefunden.« Ungeachtet der Scharfsinnigkeit und Folgerichtigkeit dieser Ueberlegungen liegt der, übrigens sehr begreifliche Irrtum REINKES darin, dass er auf Grund seiner reichen algologischen Erfahrungen bestrebt war, diskrete Organe der Fortpflanzung zu finden, wie man sie auch bei anderen, mitunter habituell noch einfacheren Siphoneen (vgl. *Derbesia*!) anzutreffen gewohnt ist. Selbst bei *Caulerpa fastigiata*, die der Schwärmer-bildenden Gattung *Bryopsis* habituell sehr nahe steht, vermochte er keine äusseren Fortpflanzungsorgane zu finden. An einen holokarpen Zerfall des gesamten Phylloidplasmas in Schwärmer dachte REINKE, trotz dem sehr suggestiven Hinweis von Mme. WEBER VAN BOSSE auf *Botrydium*, nicht. Der Umstand, dass er bei *Caulerpa hypnoides* niemals leere Phylloide sah, verleitet ihn zu dem Schluss, die von ihm richtig beobachtete Zerklüftung des Plasmas anderen, un-

bekannten Ursachen zuzuschreiben. Die Befunde Mme. WEBER VAN BOSSE bei *Caulerpa macrodisca* var. *peltata* sind ihm für die Erklärung der Bildung von Schwärzmellen unzureichend und er bezeichnet die netzförmige Zerklüftung des Protoplasmas und das Auftreten hyaliner Papillen als einen »unaufklärbar Reizzustand«. Ebensowenig Beweis sind ihm die Angaben OKAMURAS, der *Caulerpa ambigua* isoliert, ohne Spuren von Stolonen, entstehen sieht und daher logischerweise ihre Fortpflanzung auf das mögliche Vorhandensein beweglicher Sporen zurückführt.

Auf Grund aller dieser Ueberlegungen bestreitet REINKE zwar nicht absolut die Möglichkeit der Entdeckung von Schwärzmellen, obwohl ihm die Wahrscheinlichkeit dafür sehr gering erscheint, doch neigt er weit mehr der Ansicht zu, dass die jetzt lebenden *Caulerpa*-Arten apospor scien, d. h. dass sie ursprünglich eine Sporenbildung besasssen, aber diese Fähigkeit im Laufe der Entwicklung eingebüsst hätten — eine Ansicht, die auch heute, nach der Entdeckung der Schwärmerbildung, nicht ausser Acht gelassen werden darf. Die Fortpflanzung bei den *Caulerpaceen* beruht nach REINKE auf einer Regeneration losgetrennter Thallusstücke, »die wesentliche Art der Verjüngung wird dies immer bleiben, selbst wenn man an der einen oder an der anderen Species noch Sporenbildung entdecken sollte.« Auch diese Behauptung besteht zweifellos heute noch zu Recht, da die inzwischen entdeckte Schwärmerbildung für die quantitative Vermehrung der *Caulerpa*-Arten nach den bisherigen Erfahrungen wahrscheinlich eine mehr untergeordnete Rolle spielen dürfte.

Unter diesem, durch die Autorität REINKES begründeten Aspekte kommt den kurz darauffolgenden Beobachtungen und Darlegungen von ERNST eine besondere Bedeutung zu. ERNST führte seine Siphoneen-Studien an der Zoologischen Station in Neapel (1902) und später (1906) auf der Insel Edam aus. Hier fand er einen Stock von *Caulerpa racemosa*, deren traubenförmig gegliederten Assimilatoren schon mit blossem Auge eine netzförmige Anordnung des chlorophyllhältigen Plasmas zeigte, ähnlich wie sie in den fertilen Fiederästchen von *Bryopsis*-Arten bei der Vorbereitung zur Gametenbildung wahrgenommen werden kann. ERNST hebt auch die Aehnlichkeit mit den analogen, von Mme. WEBER VAN BOSSE bei *Caulerpa macrodisca* var. *peltata* und *Caulerpa clavifera* beschriebenen Erscheinungen hervor. Von theoretischen Ueberlegungen ausgehend äussert ERNST die Vermutung, dass ein Vorkommen geschlechtlicher Fortpflanzungsorgane bei der Gattung *Caulerpa* nicht unwahrscheinlich sei, da er die heute lebenden, zumeist aposporen Arten

für Bastarde phylogenetisch älterer, ausgestorbener Typen hält. Für eine Bastardierung ist aber das Vorhandensein einer sexuellen Fortpflanzung Voraussetzung. Diese hypothetische Voraussage von ERNST hat denn tatsächlich in den neueren Untersuchungen insoferne eine Bestätigung gefunden, als bei einigen *Caulerpa*-Arten eine geschlechtliche Fortpflanzung mittels Gameten teils nachgewiesen, teils sehr wahrscheinlich gemacht werden konnte.

Theoretische Ueberlegungen entwicklungsgeschichtlicher Art waren es, die mich zu der Ueberzeugung führten, dass bei *Caulerpa* eine Fortpflanzung durch Schwärmer durchaus zu erwarten war und diese Frage beschäftigte mich lange schon vor meinem ersten Aufenthalte an der Zoologischen Station in Neapel (1928). Zu diesem Zwecke unternahm ich im Frühjahr 1924 eine Reise nach Sizilien und Nordafrika (Tunesien) mit dem Arbeitsziel, die dort überall verbreitete *Caulerpa prolifera* einer diesbezüglichen Untersuchung zu unterziehen. Ich erwähne dies auch deshalb, weil DOSTAL, in begreiflicher Unkenntnis meiner damaligen Arbeitsabsichten, in einer — übrigens längst schon bereinigten Polemik — die Prämissen für meine erste Publikation über *Caulerpa prolifera* (1929) in irriger Form beurteilt hat. Bei dieser Reise hatte ich — was heute durchaus verständlich erscheint — keinen positiven Erfolg, weil, wie es sich später herausstellte, die Schwärmerbildung bei dieser Art in den Herbst fällt. Dies zu beobachten war mir erst in Oktober 1928 in Neapel vergönnt.

Inzwischen hatte DOSTAL während seines Aufenthaltes an der Biologischen Station in Villefranche-sur-Mer im Spätsommer 1927 Gelegenheit, eine Reihe sehr bemerkenswerter und erfolgversprechender Beobachtungen zu machen. Er fand dort Exemplare von *Caulerpa prolifera* mit der für die Fertilisierung charakteristischen gelben Verfärbung der Phylloide und der Netzanordnung ihres Plasmahalters, ganz ähnlich, wie es vor ihm schon MONTAGNE, WEBER VAN BOSSE und ERNST bei anderen Arten gesehen hatten. Alle derart veränderten Individuen trugen außerdem an der Oberfläche ihrer Phylloide entweder grün gefärbte oder auch farblose Papillen von weit geringerem Durchmesser als die jungen Anlagen von Proliferationen. Diese Papillen wiesen vielfach an ihrem distalen zugespitzten Ende einen kallusartigen Ppropf auf, wie er bei *Caulerpa* auch bei Verletzungen der Membran zu beobachten ist. Im Lumen dieser Papillen oder auch in der Ppropfsubstanz fand DOSTAL in vielen Fällen vereinzelte kleine grüne Zellen von eiförmiger Gestalt, die auf den ersten Blick den Eindruck von Schwärzellen erweckten. Er stellte weitere fest, dass diese Zellen in zwei

Grössen auftraten, woraus er den durchaus plausiblen und sehr nahe-liegenden Schluss zog, es handele sich um Gameten. Da er ursprünglich diese fraglichen Zellen nur in den Papillen vorfand, fasste er diese letzteren als Gametangien auf, eine Deutung die gemäss unseren mor-phologischen Erfahrungen ebenfalls als zwingend erscheinen musste.

Aber schon im darauffolgenden Sommer gelang es DOSTAL den richtigen Sachverhalt festzustellen, indem er den holokarpischen Zer-fall des Phylloidinhaltes in begeisselte Schwärmer nachwies. Die Papillen erkannte er als Bildungen, die der Entleerung der Schwärmer aus dem Lumen des Phylloides dienen und nicht als Gametangien. In Uebereinstimmung mit seinen Beobachtungen des vorhergehenden Jah-res konstatiert er auch diesmal Grössenunterschiede an den Schwär-mern, er ist aber von ihrer Gametennatur, die ihm ursprünglich als wahrscheinlich erschienen war, nicht mehr überzeugt, weil er weder am Standortsmaterial noch in den Kulturen Kopulationen feststellen konnte. DOSTAL begnügt sich daher, diese Schwärmer als Zoosporen anzusprechen. Analoge Beobachtungen stellte er auch an der neu-beschriebenen Art *Caulerpa Ollivieri* an.

Ungefähr zur selben Zeit (Oktober 1928) hatte auch ich Gelegen-heit, an der Zoologischen Station in Neapel fertiles Material von *Cau-lerpa prolifera* zu beobachten, wobei mir, ohne von den Untersuchungs-Ergebnissen DOSTALS unterrichtet zu sein, sofort die Holokarpie auffiel und die Funktion der Papillen für den Entleerungsvorgang der Schwär-mer klar wurde. Auch sonst stimmten die Erscheinungen des Fertil-i-sierungsprozesse mit den kurz vorher bekannt gewordenen Angaben DOSTALS überein. So fielen mir u. a. die Grössenunterschiede bei den Schwärfern sofort auf, sodass ich zunächst auch an Gameten dachte. Da ich aber ebensowenig wie DOSTAL Kopulationsstadien sehen konnte, musste ich diese Frage damals noch offen lassen. Ich stellte bloss die Vermutung auf, dass es möglicherweise Gameten sein könnten. Ich muss noch hinzufügen, was mich damals zu dieser Mutmassung ver-anlasst hat. Nach dem Einsammeln des lebenden schwärmenden Ma-teriales isolierte ich u. a. zwei Exemplare in zwei getrennten Gläsern, deren Wasser infolge des ausserordentlich kräftigen Ausschwärmens binnen kurzem gefärbt erschien. Es fiel mir aber dabei auf, dass das Wasser in dem einen Gefäss eine rein grüne Farbe angenommen hatte, während das Wasser des anderen Gefässes gelbgrün erschien. Von diesen beiden Wasserproben zentrifugierte ich die darin enthaltenen Schwärmer ab, fixierte sie und hob sie zur Kontrolle in zwei getrennten Glastuben auf. Meine Absicht, die beiden Schwärmersorten auf ihre

eventuelle Gametennatur bzw. Kopulationsfähigkeit hin zu prüfen, konnte ich an dem Tage leider nicht mehr ausführen, denn bis ich mit den grundsätzlichen Beobachtungen, mit der Anfertigung der wichtigsten Zeichnungen, den Fixierungen usw. fertig wurde, war das Schwärmermaterial nicht mehr aktionsfähig. Ein am nächsten Tag einsetzender Sturm machte teils das Einsammeln frischen Materials unmöglich, teils wurde der Standort von der Brandung so sehr mitgenommen, dass es mir bis zum Ende meine Aufenthaltes (Anfang November) nicht mehr möglich gewesen ist, brauchbares Untersuchungsmaterial noch zu bekommen. Ich werde jedoch weiter unten noch zeigen, das mir die zwei Zentrifugenproben des verschieden gefärbten Schwärmermaterials für die Beurteilung der Gametenfrage wertvolle Dienste erwiesen haben.

Zur gleichen Zeit haben auch W. und H. SCHWARTZ die Schwärmerbildung bei *Caulerpa prolifera* in Neapel beobachtet, was im Sinne einer weiteren Bestätigung dieses Vorganges zu werten ist. Ihre Deutung, »dass die Schwärmer in den Entwicklungsgang einer im *Caulerpa*-Thallus parasitisch lebenden Alge gehören» und dass der regelmässig auftretende Zerfall der ausgereiften Pflanze auf eine Bakterieninfektion zurückzuführen sei, ist nicht nur durch DOSTALS und meine Beobachtungen, sondern auch durch die grundlegenden Untersuchungen von ERNST, auf die ich noch zu sprechen komme, überholt.

Hier sei noch auf die Veröffentlichung von ARWIDSSON hingewiesen, der das von Prof. SVEDELIUS im Jahre 1903 gesammelte tropische *Caulerpa*-Material einer Untersuchung unterzog. Er fand bei *Caulerpa scalpelliformis* und *Caulerpa dichotoma* einige Entwicklungsschritte der Schwärmerausbildung, die typische Zusammenziehung des Protoplasmas, eine Häufung der Kerne in den Plasmaballen — bald zu mehreren, bald einzeln — und bei *Caulerpa scalpelliformis* ausserdem deutlich ausgebildete Papillen. Die Kerne in den Plasmaballen erweckten in ihm den Eindruck von Schwärmer- oder Gametenkernen. Diese an konserviertem Material gewonnenen Befunde sind wichtig und sie fügen sich sehr gut in das Bild, das weiter unten noch von der Schwärmer-Entwicklung bei *Caulerpa prolifera* entworfen werden soll.

Von ganz grundlegender Bedeutung sind aber die Untersuchungen über tropische Caulerpen, die ERNST in den Jahren 1929—1930 in Java und Ostindien ausgeführt hat. Auf die Details der ERNSTSchen Ergebnisse, die er an insgesamt 7 Arten gewann, braucht hier nicht eingegangen zu werden, es genügt die Tatsache hervorzuheben, dass auch ERNST die charakteristische Zusammenziehung des Plasmas sowie die Bildung von Entleerungs-Papillen bei den fertilen Individuen feststellen

konnte, sodass in diesem Punkte eine völlige Uebereinstimmung in den Angaben aller Autoren herrscht. ERNST konnte ferner nicht blass Unterschiede im Bau und in der Grösse der Schwärmer neuerdings konstatieren, sondern er wies auch gestaltliche Verschiedenheiten an den sie hervorbringenden Pflanzen nach. Aus diesen, noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen geht die ausserordentlich wichtige Tatsache hervor, dass vor allem bei *Caulerpa clavifera* u. a. die verschieden gestalteten Schwärmer in verschiedenen, dimorphen Individuen entstehen, und wenn ERNST daraus sowie aus der ungleichen Grösse der Schwärmer den Schluss zieht, dass bei der genannten Species *Anisogamie* und *Diöcie* vorliege, so wird man ihm jetzt schon darin vorbehaltlos beipflichten müssen.

Tatsächlich erbrachte kurze Zeit darauf IYENGAR (1933) in einer vorläufigen Mitteilung über *Caulerpa racemosa* var. *uvifera* den endgültigen Beweis für die Richtigkeit der ERNSTSchen Voraussage. Er beobachtete auf Krusadai Island, in der Nähe von Pamban, bei dieser Art zweigeisselige, anisomorphe Gameten und deren K o p u l a t i o n im Leben. Ueber das weitere Schicksal der Zygoten konnte er freilich bisher keine Auskunft geben.

Der Vollständigkeit halber sei noch die Mitteilung von YAMADA (1934) hier angeführt, der für *Caulerpa taxifolia* ebenfalls die bezeichnende Netzanordnung des Plasmas sowie die Papillenbildung beschreibt und abbildet. Leider stammen diese Beobachtungen von konserviertem Material, sodass er über die Art der Schwärmerbildung nichts aussagen konnte.

Diese in chronologischer Reihenfolge gehaltene und, soweit ich es überblicke, vollständige Uebersicht über das Schwärmerbildungs-Problem bei der Gattung *Caulerpa* gestattet einen besseren und gesicherten Einblick in die Vorgänge, die sich bei der Bildung der Schwärmer abspielen. Besonders hervorzuheben ist dabei der Nachweis der Gameten-natur dieser Schwärmer, womit die Vermutungen von ERNST, DOSTAL und mir — namentlich durch die direkte Beobachtung von IYENGAR — eine Bestätigung gefunden haben. Ob bei allen heute lebenden Arten Gametenbildung vorkommt lässt sich natürlich noch nicht sagen. Das bisher zu Tage geförderte Tatsachenmaterial reicht im Hinblick auf den Artenreichtum der Gattung *Caulerpa* zu einer Verallgemeinerung nicht aus. Jedenfalls sind die bisherigen Feststellungen suggestiv genug, um dieser Frage eine besondere Aufmerksamkeit zu schenken und dies war auch der Grund, weshalb ich mein Neapler Material von *Caulerpa prolifera* einer neuerlichen Untersuchung unterzog.

Die Entwicklung der Schwärmer.

Das Hauptgewicht bei der vorliegenden Untersuchung musste auf den Bildungsvorgang der Schwärmer im Phylloid gelegt werden, nachdem es nunmehr sichersteht, dass der gesamte plasmatische Inhalt eines solchen in unzählige Schwärzellen von äusserst geringen Ausmassen zerfällt. Zur Beantwortung dieser Frage stand mir das am 3. Oktober 1928 im Golf von Neapel (Porto Rendell) eingesammelte und fixierte Material steriler und fertiler Pflanzen zur Verfügung, wobei gleich bemerkt werden soll, dass sich nur die letzteren für die Untersuchung des Schwärmerbildungsvorganges als geeignet erwiesen. Allerdings auch das nur in beschränktem Masse, weil sich die Exemplare von *Caulerpa prolifera*, welche die in der Einleitung geschilderten äusseren Anzeichen der Fertilisierung aufweisen, zum grössten Teil in einem schon sehr weit fortgeschrittenen Stadium der Schwärmerbildung befanden. Die wiederholten Versuche, an Kulturmateriale die frühen Stadien der Fertilisierung zu gewinnen, schlugen bisher fehl. Das wissen wir schon von den Experimenten DOSTALS her, dem leider alle auf dieses gleiche Ziel gerichteten Bemühungen misslangen. Offenbar ist es sehr schwer in Kulturgefässen die richtigen, die Fertilisierung auslösenden Umweltsbedingungen herzustellen. Es blieb daher nur der eine Weg offen, das vorhandene fertile Material einer sehr eingehenden Untersuchung zu unterziehen, und wenn dies so weit von Erfolg begleitet gewesen ist, dass ein ziemlich geschlossenes Bild von den Veränderungen im Plasma vor und während der Schwärmerbildung gewonnen werden konnte, so ist das darauf zurückzuführen, dass der Fertilisierungsprozess nicht sofort auf das gesamte Plasma eines Phylloides übergreift, sondern dass sich dieser Umwandlungsprozess zonen- oder bezirksweise abspielt. Man findet auf diese Weise in den Mikrotomschnitten immer noch vereinzelte Plasmanester, in denen die Teilungs- bzw. Zerfallserscheinungen des Plasmas verfolgt werden können, die zur Aufspaltung in die Schwärmer führen. Ein anderer Weg als die Zerlegung der Phylloide in dünne Mikrotomschnitte hat sich als nicht gangbar erwiesen. Alle Versuche, Phylloidstücke *in toto* auszufärben, schlugen infolge der Dicke des Objektes und seiner inneren Balkenstruktur fehl. Die ausserordentliche Kleinheit der Kerne, der Schwärmer sowie aller sonstigen protoplasmatischen Strukturen zwang uns das Material in 1—2 μ dünne Schnitte zu zerlegen, wobei die Phylloidstücke, um Arbeit und Glasmaterial zu sparen, in Falten gelegt wurden. Von den verschiedenen Färbungsverfahren, die angewendet wurden, erwies sich nur die HEIDENHAINSchen Methode als brauchbar und verlässlich.

Um die inneren Veränderungen während des Fertilisierungsprozesses schildern zu können muss vorerst ganz kurz auf den Bau des vegetativen Phylloidinhaltes hingewiesen werden. Ein Querschnitt zeigt, dass das Cytoplasma sowohl die Innenfläche der Wand als auch die den Innenraum nach allen Richtungen durchziehenden und vielfach Anastomosen bildenden Pektinbalken gleichmäßig in dünner Schichte bekleidet. Die kleinen, ovalen bis spindelförmigen Plastiden befinden sich in ihrer Hauptmasse im Wandbelag, wo sie in einfacher Schicht parallel zur Wandfläche dicht gelagert sind. Dies ergibt die gleichmäßig grüne Färbung des lebenden Phylloides. Häufig findet man zwischen und unterhalb der Chromatophoren Stärkekörner von bedeutender Grösse, die auch im Lumen angereichert werden können. Die Kerne, die einen bedeutend geringeren Durchmesser als die Plastiden besitzen, liegen unterhalb der Chloroplastenschicht in weitaus geringer Anzahl, u. zw. entweder vereinzelt oder in lockeren Gruppen. Sie dringen auch weiter in das Lumen des Phylloides vor und liegen dann in der cytoplasmatischen Bekleidung der Balken. Die Kerne sind sehr klein ($1-2 \mu$ im Durchmesser), wodurch die Feststellung der karyokinetischen Verhältnisse ungemein erschwert wird. Nach Färbung mit Haematoxylin zeigen die Kerne im Ruhezustand einen mehr minder exzentrisch gelagerten Nukleolus und an der Peripherie des Kernraumes verstreut einzelne gröbere chromatische Strukturen.

Wenn sich die Pflanze zur Schwärmerbildung anschickt so treten äusserlich jene Veränderungen auf, die schon früh als Symptome für die Fortpflanzung gemutmasst wurden und in der letzten Zeit als solche bestätigt wurden. Das makroskopisch sichtbare Fleckigwerden der fruchtenden Phylloide ist auf eine örtlich begrenzte Zusammenballung des Protoplasmas zurückzuführen, womit natürlich auch eine Anhäufung der Plastiden und Zellkerne verbunden ist. Bevor dies eintritt löst sich der protoplasmatische Wandbelag von der Wandinnenfläche ab, wobei noch einzelne Plasmafäden den ursprünglichen Zusammenhang erkennen lassen. Im Innern des Phylloids entsteht nun eine dichte, nur von den Pektinbalken durchzogene Plasmamasse von unregelmässiger Verteilung und Dichte, in der die zahllosen Plastiden und Kerne eingeschlossen sind. Eine Anreicherung von Stärkekörnern findet in diesem Zeitpunkt nicht statt, vielmehr scheint die Stärke zu Beginn des Fertilisierungsprozesses aufgebraucht zu werden. Durch regellose Zerklüftung wird das kontrahierte Plasma jetzt zunächst in sehr ungleich grosse, mehrkernige Ballen aufgeteilt, die bei Wiederholung dieses Zerklüftungsvorganges in immer kleiner werdende Teilportionen



a

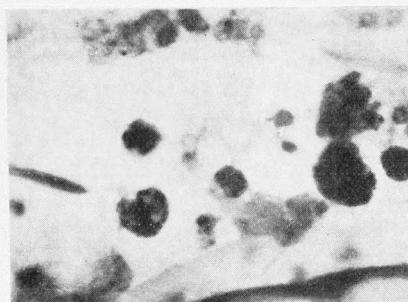


b

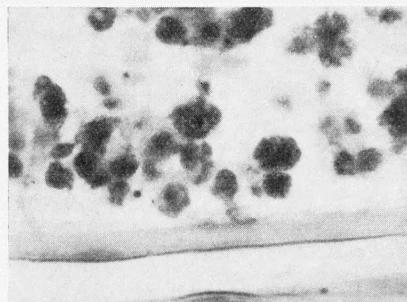
Abb. 1. Querschnitte durch ein Phylloid im Beginn des Fertilisierungsprozesses. Der cytoplasmatische Inhalt zerfällt in grössere unregelmässige Ballen, in denen die Plastiden und Kerne eingeschlossen sind. (Vergr. 670 fach).

von verschiedener Mächtigkeit und ungleichem Umfange zerfallen (Abb. 1, a—b).

Dieser primäre, succedan vor sich gehende Zerklüftungsvorgang ergreift nicht gleichmässig und gleichzeitig den ganzen plasmatischen Inhalt eines fertilisierten Phylloides, sodass man, mitunter im selben Schnitt, neben den soeben besprochenen mehrkernigen Plasmaballen auch noch Bezirke unzerklüfteten Plasmas vorfindet. Während dieser Vorgänge scheint, stellenweise wenigstens, eine Kernvermehrung zu erfolgen, weil man hie und da noch Kernteilungen antrifft. In dieser Annahme wird man noch durch die Erfahrung verstärkt, dass es ungemein selten ist, in den vegetativen Phylloiden Kernteilungen wahrzunehmen, was auf eine sehr schwache Teilungsfrequenz schliessen lässt. Der Versuch, die verhältnismässig rasch wachsenden Rhizoiden *in toto* zu färben, um dort eventuelle vegetative Kernteilungen zu finden, hatte ein negatives Resultat. Es ist zu vermuten, dass die Rhizoiden bei ihrer Entfaltung mit Ruhekernen aus dem Cauloid versorgt werden, ähnlich wie etwa bei der Entstehung einer Seitenastinitiale von *Cladophora*.



a



b

Abb. 2. a. Einzelne, abgekugelte Plasmaportionen mit einem oder nur wenigen Kernen, am Ende des primären Zerklüftungsprozesses im fertilen Phylloid. (Vergr. 670 fach). b. Eine Gruppe von Fortpflanzungs-Energiden. In der Mitte eine davon mit Kern im Synapsis-Stadium. (Vergr. 670 fach).

Die Kontraktion des Plasmas und die allmähliche Zerklüftung desselben in den fertilen Phylloiden zeigen eine Aehnlichkeit mit analogen Vorgängen in den Fortpflanzungsorganen auch anderer Siphoneen, sodass an die Natur eines die Fortpflanzung einleitenden Prozesses jetzt schon nicht gezweifelt werden kann. Es erscheint mir nicht unwichtig auf diesen Umstand hinzuweisen, mit Rücksicht auf die von W. und H. SCHWARTZ geäusserte Meinung, dass die von ihnen beobachteten Schwärmer nicht in den Entwicklungskreis von *Caulerpa prolifera*, sondern in jenen eines darin parasitierenden Organismus gehören könnten. Die Vorgänge, die sich zu Beginn des Fertilisierungsprozesses im Phylloid von *Caulerpa prolifera*, vor der Individualisierung der Schwärmer, abspielen, sind durchaus für die Fortpflanzungsorgane bei Siphoneen charakteristisch und bestätigen die Angaben von DOSTAL, ERNST und mir, dass die von uns beobachteten Schwärmer tatsächlich die Fortpflanzungszellen dieser Alge vorstellen. Die Verfolgung der weiteren Vorgänge wird diese Feststellung immer wieder aufs neue stützen.

Die Zerklüftung des Plasmas schreitet inzwischen fort und liefert immer kleiner werdende Teilstücke, die eine stetig absteigende Anzahl von Kernen enthalten. Dies geht so weiter, bis man schliesslich wenigstens einkernige Teilstücke findet, welche in isolierter Lage mehr oder weniger eine rundliche oder abgerundete Gestalt annehmen (Abb. 2). Bemerkenswert ist dabei die Tatsache, dass die Kerne dieser Teilstücke letzteren Grades nicht selten noch eine Teilung vornehmen können. In Abb. 4 A—D sind zwei Prophasen und eine späte Metaphase in solchen Teilstücken wiedergegeben. Wir heben dabei gleich hervor, dass hier die

diploide Chromosomenzahl aufscheint, die höchstwahrscheinlich 10 beträgt. Bei der ausserordentlichen Kleinheit der Kerne von *Caulerpa* ist bei der Angabe der Chromosomenzahl begreiflicherweise Vorsicht geboten. Es ist ferner wahrscheinlich, dass auf diesen letzten Teilungsschritt der somatischen, diploiden Kerne auch noch eine Teilung des dazugehörigen Plasmastückes folgt. Da aber nicht selten in solchen 1—2-kernigen Teilstücken degenerierte Kerne angetroffen werden (s. Abb. 4, C), so ist es nicht ausgeschlossen, dass die Einkernigkeit der auf dem Wege der Zerklüftung entstehenden Plasmaeinheiten letzten Grades auch durch Resorption eines oder mehrerer Kerne erreicht wird.

Mit der Ausbildung dieser einkernigen, nackten Plasmaeinheiten ist die erste Etappe im Fertilisierungsprozesse des Phylloides vollzogen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass es diese Bildungen gewesen sind, die DERBÉS und SOLIER vorgelegen sind und die sie als »glomerules« bezeichnet haben. Es wurde schon oben hervorgehoben, dass der Zerklüftungsvorgang nicht gleichmässig den ganzen Inhalt des Phylloides erfasst, sondern dass dieser Prozess in succedaner Weise und mit örtlich ungleicher Geschwindigkeit vor sich geht. Dies erschwert zwar einerseits den Ueberblick, anderseits aber ermöglicht es die Ablesung des Vorganges in zeitlicher Reihenfolge. Die daraus resultierenden einkernigen Teilstücke können wir als individualisierte Energiden auffassen und da der darin enthaltene Kern die diploide Anzahl von Chromosomen führt, wollen wir von diploiden Fortpflanzungs-Energiden sprechen.

Die zweite Etappe des Fertilisierungsprozesses schliesst an diese Energiden an. Sie beginnt damit, dass der Kern die Reduktionsteilung durchmacht, und endet mit der Bildung der Schwärmer, die, wie noch gezeigt wird, zweifellos als Gameten anzusprechen sind. Das erste Anzeichen des Fortschreitens der Fertilisierung gibt sich in der merklichen Vergrösserung des Kernes der erwähnten Fortpflanzungs-Energiden kund (Abb. 3). Diese Zunahme des Volumens der Kerne kann als Symptom für eine bevorstehende Teilung gewertet werden und so stellte es sich denn tatsächlich heraus, dass die Kerne der diploiden Fortpflanzungs-Energiden jetzt eine Mitose vornehmen u. zw. handelt es sich dabei um die *meiotische* Kernteilung! Es sei diesbezüglich auf das Mikrophotogramm in Abb. 2 b sowie auf die Zeichnungen in Abb. 3 verwiesen, welche als Belege für das Gesagte dienen mögen. Es ist klar, dass bei der gegebenen Kleinheit der Kerne nicht auf eine genaue Analyse des meiotischen Teilungsprozesses eingegangen werden

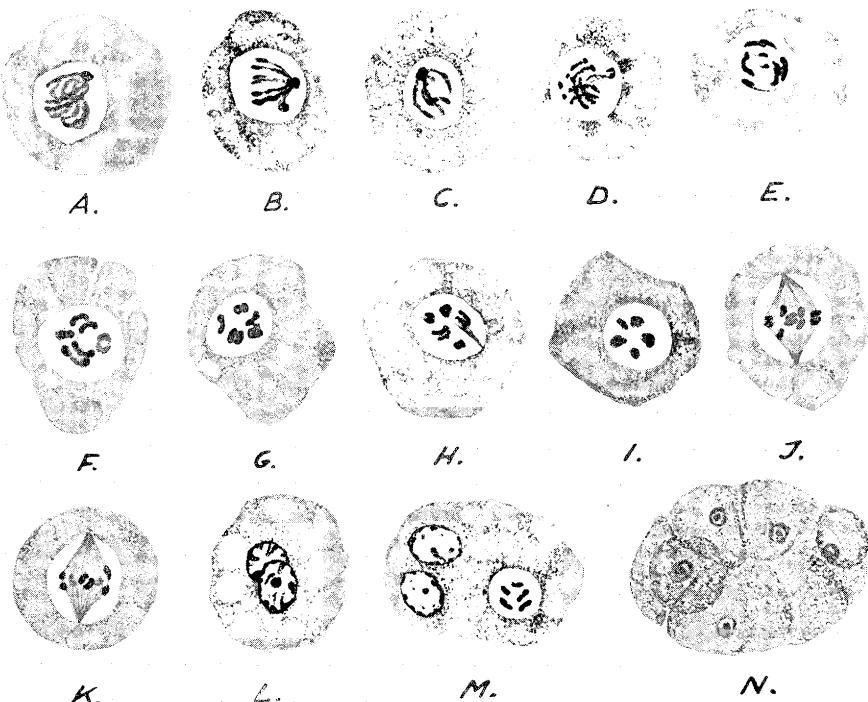


Abb. 3. Die meiotische Teilung in den einkernigen Fortpflanzungs-Energiden. A—K Stadien des ersten Teilungsschnittes, L Dyadenkerne, M Tetradenkerne, N Zerfall der Fortpflanzungsenergide in die Gametenanlagen. (Vergr. 3600 fach).

kann. Wir müssen uns lediglich mit der Feststellung dieses Vorganges und mit dem Festhalten einiger seiner charakteristischsten Teilungsphasen begnügen. Sie reichen jedenfalls aus, um die kardinale Feststellung des Ortes, an dem im ontogenetischen Entwicklungsablauf von *Caulerpa prolifera* die Reduktionsteilung stattfindet, festzulegen.

Die Figuren A—D zeigen verschiedene Ansichten der meiotischen Prophase (Synapsis), an denen sowohl der parallele Verlauf der Spiremfäden als auch ihre Zentrierung auf den seitlich verlagerten Nukleolus deutlich wahrzunehmen ist. Selbst wenn man die Artefaktnatur dieses Stadiums annimmt, so ist das karyologische Bild so charakteristisch, dass man an ihm einen sicheren Anhaltspunkt für den Beginn des meiotischen Geschehens gewinnen kann. Den Uebergang zur Metaphase mit der damit verbundenen Verkürzung und Verdickung der Chromosomenpaare sehen wir in den Figuren E—G der gleichen Abbildung, wobei immer wieder die Zahl 5 für diese Gemini festgestellt

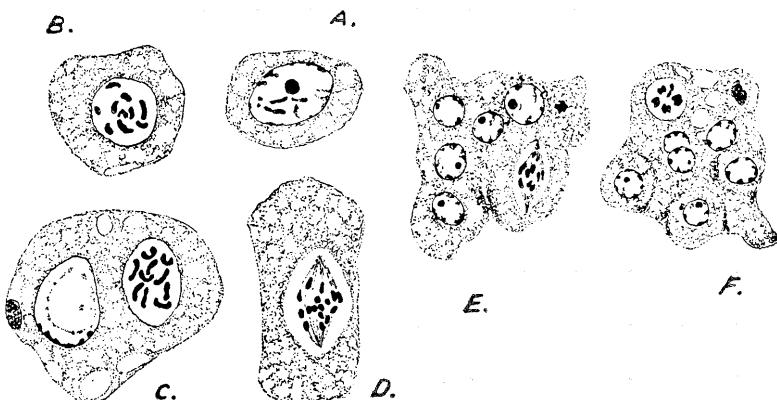


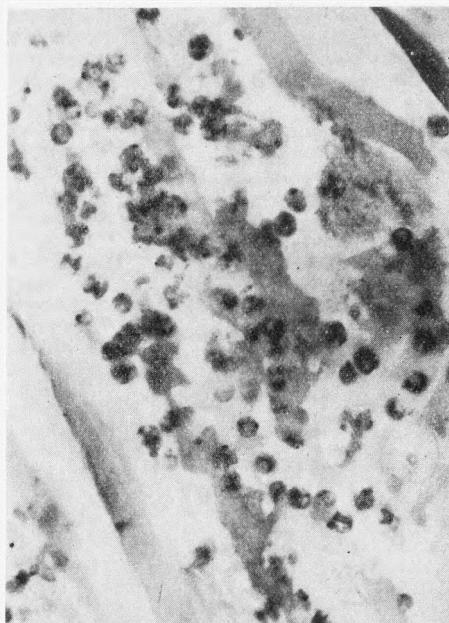
Abb. 4. A—D. Schnitte durch die einkernigen Ballen mit Kernen in Prophase (A—C) und in später Metaphase (D). In B und C sind je rund 10 Chromosomen sichtbar, in D ungefähr die doppelte Zahl von Chromatiden. E—F. Kernvermehrung in den Fortpflanzungs-Energidien nach der Reduktionsteilung. In F eine haploide Metaphase-Platte mit 5 gespaltenen Chromosomen, in E eine Anaphase-Spindel mit 10 Chromosomenhälften. (Vergr. 4000 fach).

werden konnte. Besonders deutlich sind die 5 Gemini in der Metaphase-Platte der Figur I zu erkennen, sodass zumindest mit grosser Wahrscheinlichkeit die haploide Zahl 5, beziehungsweise die diploide Zahl 10 für diesen Organismus erschlossen werden darf. Wenn diese Zahlen trotzdem mit einer gewissen Reserve angeführt werden, so ist dies auf die Kleinheit der hier in Betracht kommenden Strukturen zurückzuführen, die eine Fehlergefahr bei der Zählung in sich birgt. Der Beginn der Spindelbildung ist in Figur H veranschaulicht und in den Figuren J und K sind zwei Seitenansichten der Metaphasespindel dargestellt. Auch hier konnten nie mehr als 5 Doppelchromosomen mit Sicherheit gezählt werden. Des Kernstadium in Figur L ist wohl als das Ende des ersten, heterotypen Teilungsschrittes, der zur Ausbildung der Dyadenkerne geführt hat, anzusehen. In Figur M ist eine noch nicht ganz fertige Kerntetradie zu sehen, in welcher der eine Dyadenkern schon geteilt ist, der andere sich noch in Teilung befindet. Es handelt sich wohl um eine homoiotype Metaphase-Platte in welcher 5 Chromosomen zu zählen sind. Dass die Dyadenkerne die homoiotype Teilung nicht synchron vornehmen geht auch aus anderen Beobachtungen hervor, für die jedoch hier keine zeichnerischen Belege beigelegt wurden.

Nach Abschluss der beiden meiotischen Kernteilungsschritte finden noch somatische Teilungen der haploiden Kerne statt. Je nach Grösse



a



b

Abb. 5. a. Mehrkernige Fortpflanzungs-Energide nach der Reduktionsteilung, beim Beginn des Zerfalles in die Gametenanlagen. b. Nach dem Zerfall der gametogenen Plasmaballen liegen die Gameten-Anlagen in mehr oder minder lockeren Haufen im Zellumen des Phylloides. Die Aufnahme zeigt noch nicht ganz reife Gameten, an denen vielfach das punktförmige Basalkorn sichtbar ist. (Vergr. 670 fach).

der Fortpflanzungsenergiden, die während dieser Kernteilungen durch Wachstum ihr Volumen mehr minder stark vergrössern, erfolgen zu mindest 1 bis 2 Teilungsschritte, was aus der Zahl der haploiden Kerne in den ausreifenden Plasmaballen zu ermitteln ist. Genau lässt sich die Zahl der haploiden Teilungsschritte allerdings nicht angeben. Die haploide Natur dieser der Kerntetraden-Bildung nachfolgenden haploiden Mitosen ist aus der Chromosomenzahl — allerdings mit der schon oben gemachten Einschränkung in Bezug auf die Zählsicherheit — zu ersehen. Abb. 4 F zeigt einen solchen gametogenen Plasmaballen mit einem Kern in Metaphase, in der 5 gespaltene Chromosomen sichtbar sind. Auch die Spindel in Abb. 4 Fig. E zeigt, dass es sich um die haploide Chromosomenanzahl handelt.

Nach der Vermehrung der haploiden Kerne zeigen sich allmählich die Anzeichen für eine neuerliche, sekundäre Zerklüftung des Plasmaballens und damit wird sein Zerfall in die Gametenanlagen eingeleitet.

Dieser Vorgang spielt sich unter dem Aspekt einer Zerspaltung des Plasmas ab in so viele Teilstücke, als aktive Kerne vorgebildet wurden, wobei das ganze Gebilde vorübergehend etwa ein morulaartige Aussehen erlangt (Abb. 3 N und 5 a). Gegen Ende dieses Aufteilungsvorganges schon tritt der Geisselapparat in den Schwärmeranlagen in Erscheinung und wenn dann später auch die Geisseln ihre volle Entfaltung erreicht haben, zerfällt so ein Schwärmerballen in die einzelnen Schwärmer (Abb. 5 b), welche jetzt ihre normale Gestalt bald erlangen und zunächst — wie schon aus den Lebendbeobachtungen bekannt — im Lumen des Phylloides lebhaft umherschwimmen.

Die Schwärmer sind, wie dies aus der Beschreibung DOSTALS und auch aus meinen in der vorläufigen Mitteilung beigegebenen Abbildungen hervorgeht, in der Richtung der Längsachse flachgedrückt. Von der Flächen- und von der Kantenansicht aus gesehen besitzen sie einen länglich birnförmigen Umriss, der je nach der Lage zum Besucher mehr oder weniger schlank erscheint. Dieser Umstand muss, mit Rücksicht auf die weiter unten noch zu besprechenden Grössenunterschiede der Schwärmer besonders hervorgehoben werden, denn unabhängig von diesen Grössenverschiedenheiten besitzen die Schwärmer gleicher Grössenordnung stets zwei verschieden breite Umrissbilder. Das ergibt sich naturgemäß aus der sowohl im Leben als auch in den Schnittpräparaten beobachteten flachgedrückten Gestalt der Gameten. Auf diese Erscheinung hat zuerst DOSTAL hingewiesen, während ich sie im Text meiner ersten Mitteilung nicht entsprechend hervorgehoben habe. Dass mir aber diese Formeigenschaft der Schwärmer nicht entgangen war lässt sich aus meinen Bildern ersehen und sie konnte bei der Durchsicht der Präparate immer wieder bestätigt werden. Dass die Grösse der in meinen Abbildungen wiedergegebenen Schwärmer etwas ungleich ausgefallen ist geht darauf zurück, dass die individuelle Grösse innerhalb der beiden Schwärmersorten schwankend ist. Diese Erscheinung findet nun, nach der vorangegangenen Schilderung des Entstehungsvorganges der Schwärmer aus verschieden grossen und verschieden bestückten Plasmaballen, ihre natürliche Erklärung.

Der Kern des Schwärmers befindet sich im vorderen Drittel des Zellkörpers und besitzt nebst einigen im Kernraum stärker hervortretenden chromatischen Strukturen einen verhältnismässig grossen Nukleolus. Ein feiner, meist sichtbarer Rhizoplast verbindet den Kern mit den zwei am Geisselpol gelagerten Basalkörnern, die meist so dicht nebeneinander gelegen sind, dass vielfach ein grösseres einheitliches

Basalkorn dadurch vorgetäuscht wird (Abb. 6). Von hier aus entspringen die zwei gleichlangen (10—12 μ) Geisseln. Das hintere Ende des Schwärmers wird von einem schalenförmigen Chromatophor eingenommen, der allerdings im fixierten und gefärbten Material nur selten zu entnehmen ist. Auch der im Leben deutlich sichtbare, stark über die Oberfläche des Schwärmers hervorragende Augenfleck entzieht sich in den gefärbten Präparaten der Beobachtung. Die Ursache hiefür dürfte in der Einwirkung der Fixierungs- und Einbettungsreagentien sowie in der für diese Zellbestandteile nicht selektiven Färbemethodik liegen.

Und nun kommen wir zu der Besprechung der schon einmal berührten Größenunterschiede der Schwärmer, denen für die Beurteilung des sexuellen Problems eine besondere Bedeutung zukommt. Schon in meiner vorläufigen Mitteilung aus dem Jahre 1929 habe ich ganz kurz Angaben über Unterschiede in der Grösse, in der Gestalt und in der Bewegungsart der Schwärmer von *Caulerpa prolifera* gemacht, die auf meine Beobachtungen am lebenden Material beruhten. Ich schrieb damals: »Daraus würde man schliessen, dass es sich um Anisogameten handeln könnte. Meine bisherigen Erfahrungen an anderen Siphoneen mahnen mich jedoch zur Vorsicht, weil ich gesehen habe, dass eine Grössendifferenz der Schwärmer nicht unbedingt der Ausdruck für eine geschlechtliche Differenzierung sein muss. . . Diese Erfahrung zusammen mit dem bisherigen Fehlen von Kopulationsstadien zwingen mich dazu, die Frage nach der Eigenschaft dieser Schwärmer noch offen zu lassen. Rein gefühlsmässig allerdings glaube ich selbst, dass es Gameten sind.« Der Mangel an auftretenden Kopulationen war auch für DOSTAL die Veranlassung, seine ursprüngliche Deutung der Schwärmer als Gameten fallen zu lassen und sie als Zoosporen anzusprechen. Inzwischen sind aber die Arbeiten von ERNST und von IYENGAR erschienen, aus denen nicht nur die Gametennatur sondern auch die amisomorphe Ausbildung der Gameten sicher hervorgeht. Es ergab sich daher zwangsläufig für die hier in Rede stehende Frage, die näheren Umstände für *Caulerpa prolifera* zu prüfen, um festzustellen, ob sich auch für diese Art analoge Verhältnisse nachweisen liessen. Schien doch der Ort der Reduktionsteilung wie auch die Modalitäten der Ent-

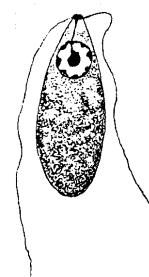


Abb. 6. Gamet, nach fixiertem und gefärbtem (E.-H.) Material (leicht schematisiert). Die Struktur des Kernes, der Rhizoplast und die beiden, eng aneinander gedrückten Basalkörnchen nahturgetreu wiedergegeben. (Vergr. etwa 4000 fach).

stehung der Schwärmer sehr zugunsten ihrer Gametenatur zu sprechen.

Der direkte Weg zur Prüfung und Beantwortung dieser Frage an Hand lebenden Materials stand mir leider nicht offen, zumal auch die Kulturversuche zwecks Erzielung der Schwärmerbildung im Laboratorium negativ verliefen. Dagegen bieten mir meine erstmaligen Beobachtungen in Neapel sowie meine damaligen Protokollaufzeichnungen wichtige Anhaltspunkte für eine positive Stellungnahme zu dieser Frage. Es wurde schon in der Einleitung erwähnt, dass ich in Neapel zwei Zentrifugenproben von Schwärmern zweier getrennt gehaltenen Individuen konserviert habe und dass ich dabei die Wahrnehmung machte, dass diese zwei Schwärmersorten eine verschiedene Färbung aufwiesen. Die eine Probe (Protokoll-Nr. 114 e) führt den Vermerk »aus gelbgrünem Wasser«, während die andere Probe (114 f) die Anmerkung »reingrünes Wasser« führt. Diese Färbungsverschiedenheit des Wassers in den Glasbehältern stammte von den darin enthaltenen Schwärmern. Der Umstand, dass mir damals ein Kopulationsversuch nicht gelang, war der Grund, dass ich diese Beobachtungen in meiner vorläufigen Mitteilung nicht erwähnt habe. Nach dem Studium der cytologischen und karyologischen Vorgänge in den fertilen Phylloiden ergaben sich aber so zwingende Indizien für die Gametenatur der Schwärmer, dass es mir als geboten erschien, die erwähnten Schwärmerproben einer genaueren Untersuchung zu unterziehen. Und so stellte es sich tatsächlich heraus, das die zwei getrennt aufbewahrten Schwärmersorten nicht bloss in ihrer natürlichen Färbung sondern auch in ihrer Durchschnittsgrösse messbare Unterschiede aufweisen. Die Schwärmer, die ich aus dem durch sie gelbgefärbten Wasser abzentrieffigierte (Probe 114 e) messen in der Länge 5—6 μ , während diejenigen aus dem grüngefärbten Wasser (114 f) 4 μ in der Länge niemals überschreiten. Das Größenverhältnis zwischen diesen beiden Schwärmersorten beträgt also rund 1 : 1,5, ein Größenunterschied, der subjektiv ohneweiteres wahrgenommen werden kann und der auch in den Schnittpräparaten, wenn sie von verschiedenen Individuen stammen, auffällt. Dies bestätigt auch die Richtigkeit der am lebenden Schwärmer-Material angestellten Beobachtungen.

Alle diese Feststellungen, ferner die Vorgänge der Schwärmerentwicklung in den Phylloiden und vor allem die grundlegenden Feststellungen von ERNST und von IYENGAR sprechen ganz entschieden zugunsten der Annahme, das die Schwärmer von *Caulerpa prolifera* zweifellos Gameten vorstellen müssen. Für diese Annahme spricht die Reduktionsteilung vor der Bildung der Schwärmer, ihre verschiedene

Färbung — die natürlich nur in isoliertem Material wahrzunehmen ist — und der konstante Größenunterschied zwischen den gelb- und grüngefärbten Schwärmern. Analoge Größen- und Farbunterschiede zwischen geschlechtlich entgegengesetzt determinierten Gameten kommen auch bei anderen Algen nicht selten vor, es möge in diesem Zusammenhang nur an *Bryopsis* erinnert werden. Dass bei *Caulerpa prolifera* bisher der Nachweis der geschlechtlichen Vereinigung der beiden Gametentypen nicht gelungen ist, kann teils auf einen unglücklichen Zufall zurückzuführen sein, teils könnten aber auch bestimmte Umweltfaktoren dafür verantwortlich sein, die wir noch nicht kennen. Vor allen sind die Verhältnisse im Laboratorium so wesentlich von denen in der freien Natur verschieden, dass es nicht wundernehmen darf, wenn Vorgänge, die aller theoretischer Voraussicht nach bestehen müssen, hier ausfallen. Dass die kulturelle Herbeiführung der Schwärmerbildung bei *Caulerpa prolifera* nicht leicht ist und dass daher diese Alge wahrscheinlich sehr hohe Ansprüche auf das Milieu stellt, ist eine Erfahrung, die wir zu unserem Leidwesen alle machen mussten.

Schlusswort.

Wenn auch den vorliegenden Ausführungen, bis zur Erbringung des experimentellen Nachweises, immer noch das Wesen eines Indizienbeweises anhaftet, so glaube ich doch, dass alle in dieser Arbeit vorgebrachten Argumente eigener und fremder Prägung sehr zu einer Vereinheitlichung und Klärung des *Caulerpa*-Problemes beizutragen vermögen. Die Entwicklungsgeschichtlichen Fragestellungen sind mit diesem Beitrag natürlich nicht erschöpft und was die experimentelle Seite betrifft, der sich immer noch so unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenstellen, wird Sache einer physiologisch-ökologisch orientierten Untersuchungsmethodik sein. Bis zur endgültigen Ausfüllung aller dieser Lücken in unseren Kenntnissen um den Typus von *Caulerpa prolifera* will ich den Versuch machen, ein Entwicklungsgeschichtliches und stammesgeschichtliches Bild davon zu entwerfen.

Unter der, nach dem bisher Gesagten, in hohem Grade wahrscheinlichen Annahme, dass die Schwärmer von *Caulerpa prolifera* als Gameten zu gelten haben, ergibt sich zunächst folgendes Entwicklungs-Schema: *Caulerpa prolifera* ist eine diploide Alge, deren reichgegliederter Thallus wahrscheinlich aus der keimenden Zygote — in Analogie zu anderen ähnlich sich verhaltenden Siphoneen — direkt hervorgeht. Die Reduktionsteilung erfolgt während der Ausreifung des Phylloides vor der Ausbildung der Gameten und da ERNST und IYENGAR

bei *Caulerpa clavifera* bzw. *Caulerpa racemosa* var. *uvifera* gezeigt haben, dass die Gameten in getrennten Individuen erzeugt werden und anisomorph sind, so können wir auf Grund der in dieser Arbeit angeführten Daten das gleiche Verhalten auch für unsere Art annehmen. Nach der Feststellung des Ortes, an dem die Reduktionsteilung vorgenommen wird, sind wir berechtigt, für *Caulerpa prolifera* Diöcie in der Diplophase anzunehmen. Mit Rücksicht darauf, dass in beiden, männlichen und weiblichen, Individuensorten die Reduktionsteilung vor der Gametenbildung vor sich geht, wird man ihre sexuelle Determinierung auf diplophenotypischem Wege annehmen müssen. In diesem Belange verhält sich also *Caulerpa prolifera* ähnlich wie etwa die Gattung *Codium* oder *Bryopsis*. Ein Kernphasenwechsel besteht bei diesem Objekt nur insoferne, als nach der Reduktionsteilung die auf diese folgenden haploiden Kerne und die schliesslich hervorgehenden Gameten eine haploide Phase vorstellen, die im Vergleich zur Mächtigkeit der diploiden Pflanze nicht sehr wesentlich hervortritt. Diese Verschiebung der Kernphasen zugunsten der diploiden Phase scheint mir ein Hinweis darauf zu sein, dass die vegetativen Schwärmer unterdrückt wurden und dass daher die bei *Caulerpa prolifera* vorhandenen Schwärzellen tatsächlich nur Gameten sein können. Auch darin stellen wir eine entwicklungsgeschichtliche Parallelie zu *Codium* und *Bryopsis* fest.

Was schliesslich die Vorgänge im Innern der fertilisierten Phylloide anbelangt, so muss hervorgehoben werden, dass sie einen wesentlich komplizierteren Hergang aufweisen, als es vielleicht im ersten Augenblick den Anschein hat. Ohne auf weitausschauende Betrachtungen einzugehen, die nur in einem grösseren vergleichend-entwicklungs geschichtlichen Rahmen bei einer späteren Gelegenheit dem Verständnis näher gebracht werden sollen, möge hier festgehalten werden, dass auf Grund der vorliegenden ontogenetischen Untersuchung das Phylloid nicht einfach als ein »holokarpes Gametangium« aufgefasst werden kann. Dies deshalb nicht, weil das Plasma eines fertilen Phylloides auf dem Wege fortschreitender Zerküpfung zunächst in einkernige, individualisierte diploide Energiden zerfällt. Das ist die erste Entwicklungsphase, die das Phylloidplasma während seiner Fertilisierung durchmacht. In diesen gesondert auftretenden Energiden macht ihr Kern die Reduktionsteilung durch, es erfolgt darauf die Vermehrung der haploiden Kerne und schliesslich der Zerfall der gametogenen Plasmaballen in die Gameten. Diese letzteren stellen die untersten Energiden-Einheiten in der Ontogenie unserer Pflanze vor. Man wird

daher die getrennten Energiden, die mit der Reduktionsteilung ihre selbständige Entwicklung beginnen und mit der Bildung der Gameten diese Entwicklung abschliessen als *G a m e t a n g i e n* - Einheiten auffassen müssen, aus denen sich das vegetative Phylloid-Plasma prospektiv zusammensetzt. Das fertile Phylloid erscheint uns dann nicht mehr als eine einheitliche Gametangium-Individualität sondern vielmehr als eine Vielheit von Gametangien-Einheiten niederer, primärer Rangordnung, die während des Fertilisierungsprozesses manifest werden, und in ihrer Gesamtheit, nach Durchlaufung ihrer individuellen Entwicklung innerhalb der Phylloihülle, das Gametenmaterial liefern. Im Lichte dieser Ueberlegungen ist auch die »Unterdrückung« der Zoosporen-Generation zu verstehen, denn nehmen wir das ontogenetische Entwicklungsschema etwa von *Cladophora* als Vergleichsmoment zur Hilfe, so ist es klar, dass die Zoosporen dort entstehen müssten, wo die Reduktionsteilung vor sich geht. Die haploide Phase von *Caulerpa prolifera* ist daher nicht bloss bezüglich ihres quantitativen Ausmasses, sondern auch im Hinblick auf den Verlust der Zoosporenbildung reduziert. Wir können vielleicht die Teilungen der haploiden Kerne in den gametophytischen Energiden als einen letzten Rest der Zoosporengeneration ansehen, da zur Ausbildung der Gameten die meiotische Tetradeiteilung ausreichen würde.

Eines ist jedenfalls daraus zu ersehen, dass die Aufdeckung der Entwicklungsorgänge in den fertilen Phylloiden die komplexe Innenorganisation von *Caulerpa prolifera* gezeigt hat, die nur im Sinne der SACHSSchen Konzeption des Coeloblasten als eines Aggregates von virtuell selbständigen Energiden und auch nur unter Heranziehung des phylogenetischen Vergleiches richtig eingeschätzt werden kann.

Schrifttum.

- ARWIDSSON, TH., Beiträge zur Kenntnis der Fortpflanzungsorgane der *Caulerpa*. *Svensk Bot. Tidskr.* 24., 1930.
- BOERGESEN, F., An ecological and systematic account of the Caulerpas of the Danish East Indias. *Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk. Skr.*, 7. R., nat.-math. Afd. IV. 5. 1907.
- CORRENS, C., Ueber die Membran von *Caulerpa*. *Ber. Dtsch. bot. Ges.* 12., 1894.
- DOSTAL, R., Zur Kenntnis der inneren Gestaltungsfaktoren bei *Caulerpa prolifera*. *Ber. Dtsch. bot. Ges.* 44., 1926.
- , Zur Vitalfärbung und Morphogenese der Mecressiphoneen. *Protoplasma* 5., 1928.
- , Zur Frage der Fortpflanzungsorgane der Caulerpaceen. *Planta* 5., 1928.
- , Sur les organes reproducteurs de *Caulerpa prolifera*. *C. r. Acad. sci. Paris* 187., 1929.
- , Ueber Holokarpie bei den Caulerpaceen. *Planta* 8., 1929.

- , Ueber *Caulerpa*-Fruchtifikation unter künstlichen Kulturbedingungen. *Planta* 8., 1929.
- , Zur Priorität der Entdeckung der *Caulerpa*-Fortpflanzungsorgane. *Ber. Dtsch. bot. Ges.* 47., 1929.
- , Sur la reproduction du *Caulerpa*. *C. r. Acad. sci. Paris* 189., 1929.
- DOSTAL, R., *Caulerpa Ollivieri* n. sp. *Bull. Inst. Oceanogr.* 1929.
- , Untersuchungen über Plasmamobilisation bei *Caulerpa prolifera*. *Jahrb. wiss. Bot.* 71., 1929.
- ERNST, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. *Jena*, 1918.
- , Untersuchungen an tropischen Caulerpen. *Planta* 15., 1931.
- FRITSCH, F. E., The structure and reproduction of the Algae. 1., Cambridge 1935.
- JIYENGAR, M. O. P., On the formation of gametes in a *Caulerpa*. Prelim. note. *Journ. Indian bot. Soc.* 12. 1933.
- MONTAGNE, C., De l'organisation et du mode de réproduction des Caulerpées et en particulier de *Caulerpa Webbiiana*. *Ann. sci. nat., 2 ser., 9.*, 1838.
- , Sur l'organisation et le mode de réproduction des Caulerpées. *C. r. Acad. sci. Paris*, 1838.
- OLTMANNS, F., Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl. 1922.
- PRINTZ, H., Chlorophyceae in ENGLER-PRANTL, *Natürl. Pflanzenfam.*, 2. Aufl. 3., 1927.
- REINKE, J., Ueber *Caulerpa*. *Wiss. Meeresunters.*, N. F. 5. Abt. Kiel, 1901.
- SCHUSSNIG, B., Die Fortpflanzung von *Caulerpa prolifera*. *Oesterr. bot. Ztschr.* 78., 1929.
- , Zur Priorität der Entdeckung der *Caulerpa*-Fortpflanzungsorgane. *Ber. Dtsch. bot. Ges.* 47., 1929.
- , Neure Vorstellungen über die Phylogenie der Grünalgen. *Biol. gener.* 11., 1935.
- SCHWARTZ, W. u. H., Algenstudien am Golf von Neapel. I—III. *Flora* 124. 1930.
- SVEDELUS, N., Ecological and systematic studies on the Ceylon species of *Caulerpa*. Rep. from t. Ceylon Marine Biologic. Laboratory. II., 1906.
- WEBER VAN BOSSE, A., Monographie des Caulerpes. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg* 15., 1898.
- WETTSTEIN, R. v. Handbuch der systematischen Botanik. 4. Aufl. 1935.
- YAMADA, Y., The marine Chlorophyceae from Ryukyu, especially from the vicinity of Nowa. *Journ. Fac. sci. Hokkaido Imp. Univers.*, Ser. 5 3., 1934.
- ZIMMERMANN, W., Experimente zur Polarität von *Caulerpa* und zum allgemeinen Polaritätsproblem. *Arch. Entw.-mech. d. Organismen* 116., 1929.

Aërofila alger.

AV GÖSTA R. CEDERGREN.

Föreliggande uppsats utgör en bearbetning av ett avsnitt ur en framställning över algsamhällen och deras ekologi, som gjordes för flera år sedan (omkr. 1918). Undersökningsområdet omfattade Härjedalen. En hel del omredigeringar hava varit nödvändiga, efter det att kapitlet ryckts ur sitt sammanhang. Terminologien har jag på ett par undantag när sökt att bringa i överensstämmelse med den numera gängse enl. GAMS 1918, DU RIETZ 1930 och 1936. (Jfr CEDERGREN 1938 s. 362.)

Enär de aërofila algerna utgöra första serien i ett s. k. topografiskt eller ständortssystem, vill jag här lämna en översikt över detta.

Ser. A. Aërophilae, omgivande medium utgöres av luften.

I Terricolae, växa på marken.

II a. Saxicolae (= Epipetren GAMS s. 342, Lithophyten SCHIMPER) växa på sten.

II b. Calcicolae, på kalk 'och murbruk.

III Lignicolae (= Epixylen GAMS) på trä och bark.

IV a. Epifytiska aërofiler (= Epiphyllen GAMS) på levande örter, mossor eller på löv av träd.

IV b. Endofyter, inuti landväxter, ex. *Nostoc*, lavgonidier.

V Epizoiska aërofiler, ex. alger på sengångares päls, snäckor m. fl.
VI Succicolae, leva i trädsaft.

Ser. B. Geophilae, omgivande medium jorden, ex. Diatomaceer, Myxophyceer o. a., som leva nedsänkta i eller under jordytan.

Ser. C. Hydrophilae, omgivande medium vatten. Omfattar algerna i rinnande och stagnerande vatten jämte amfibiska alger.

a. På dött substrat:

I Nereider, på sten etc.

II Limnaeider, på slam.

b. På levande organismer:

III a. Epifyter, på växter. Till skillnad från de aërofila epifyterna kunna de i vatten levande kallas Hydroepifyter, ex. *Coleochaete*.

III b. Endofyter eller Hydroendofyter, inuti vattenväxter, ex. *Chlorochytrium*.

- IV a. Epizoer eller Hydroepizoer, på vattendjur, ex. *Characium*-arter.
- IV b. Endozoer eller Hydroendozoer, inuti vattendjur i symbios med dem, ex. *Zoochlorella*.
- c. Fritt i vattnet:
 - V Plankton.
 - VI Pleuston.
 - VII Neuston.

Ser. D. Kryophilae, omgivande medium snö eller is.

Anm. beträffande några av ovanstående grupper.

Ser. A. VI Succicolae visa en tydlig frändskap till de aërofila algerna, men det kan ej heller förnekas, att stora avvikelser förefinnas. En del arter visa en saprofil tendens. Omgivande medium är likaledes av en annan natur än hos alla övriga alger, nämligen sockerhaltiga safter från växter. Man kunde därför mycket väl vara berättigad att uppställa dem såsom en särskild serie, vilken kunde kallas Saccharophila.

Ser. B. Geophilae brukar i litteraturen behandlas såsom aërofila alger, så t. ex. hos BOYE PETERSEN. Men dessa alger leva under så helt andra betingelser än både hydrofila och aërofila alger, att jag finner det lämpligast att upptaga dem såsom en särskild avdelning. Men det kan naturligtvis sundom bliva svårt att draga gränsen mellan geofiler och vissa terricola aërofiler.

Ser. D. Kryophilae står den hydrofila serien mycket nära och är föga särskild. Det är klart, att hithörande alger ej vegetera annat än då det finnes åtminstone ett tunt vattenskikt närmast algbålen. När algerna belysas av solen, äger en smältning av snön rum runt algen. Hithörande alger äga förmåga att utnyttja vatten med låg temperatur (smältvatten).

Liksom de hydrofila algerna kräva även de aërofila algerna vatten för sin utveckling. Men de aërofila algerna behöva ej permanent vara nedsänkta i vatten utan kunna utan fara långa tider undvara vatten. Såsom luftalger eller aërofiler betecknar jag de alger, som normalt leva utanför vatten och endast tidvis vid nederbörd erhålla fuktighet eller genom kapillärkraften uppsuga sådan ur marken. Definitionen är således något vidare än den hos BOYE PETERSEN (1915), vilken hit räknar endast de arter, som utnyttja enbart det atmosfäriska vattnet. PRINTZ (1921 s. 5) tillägger, att de överleva torra perioder utan att ingå i särskilda vilstadier. Det väsentliga draget hos luftalger är deras förmåga att leva i luften. De vegetera fullt normalt utanför vattnet, såvida de har nödig fuktighet. De har blivit så anpassade efter detta levnadssätt, att de rent av avstanna i växten eller degenerera, om de nedsänkas i vatten. Hydrofila alger återigen avstanna i sin tillväxt och duka ofta under, då de komma ovanför vattnet eller då detta torkar ut. En del tåla ej ens en kortvarig uttorkning. I en del fall kunna dock även hydrofila alger överleva uttorkning rätt länge för att sedan

vid vattentillförsel ånyo fortsätta sin avbrutna tillväxt, t. ex. vissa *Pediastrum*- och *Scenedesmus*-arter. Enligt försök har jag funnit dessa kunna överleva minst ett års uttorkning i rumstemperatur. Men dessa alger ligga i ett slags vila och kunna naturligtvis ej betraktas som luft-alger. Troligtvis äga alla de algarter, som pläga förekomma i, efemera vattensamlingar, förmåga att på ett eller annat sätt (sporer el. dyl.) överleva uttorkningen, men jag har ännu ej varit i tillfälle att konstatera detta.

De på jorden levande, gruppen *terricolae*, upptaga ej enbart atmosfäriskt vatten. De kunna naturligtvis även utnyttja den fuktighet, som utfälles genom daggbildning, som är särskilt riklig i de sydliga landskapen, vidare den fuktighet, som tack vare kapillärkraften uppsuges till markytan. I särskilt hög grad blir detta fallet hos de luft-alger, som äga rhizoidliknande organ, såsom *Botrydium*- och *Vaucheria*-arter och i vissa fall *Prasiola*. *Botrydium* uppträder huvudsakligen på leriga stränder vid sjöar och dammar, där markfuktigheten är stor. Dylika alger sakna därför skyddsanordningar mot uttorkning. Rhizoiderna bilda en slags vilstadier, som överleva uttorkningstider. Jag anser, att man måste betrakta *Botrydium* som en luftalg, ehuru den tillgodogör sig även annat vatten än atmosfäriskt. Den kan lika litet betraktas som en vattenväxt (hydrofil) som t. ex. *Juncus* och *Carices*, som leva på våta strandängar. Det är en tydligt terrestrisk form, men som har större anspråk på vattentillgång än de vanliga på sten och trä levande algarterna. BOYE PETERSEN bortser helt från *Botrydium* i sina »Studier over Danske Aërofile Alger».

En annan grupp luftalger, som likaledes utnyttjar andra vattentillgångar än nederbördsvatten, utgöra de alger, som leva i trädsaft på avsågade trädstubbar eller i sprickor på trädstammar. Jag medtager dem här bland luftalgerna, ehuru de avvika väsentligt ifråga om sitt näringssätt (jfr sid. 108). Efter avslutat saftflöde från ett träd måste dessa alger leva ungefär som andra på bark levande (*lignicolae*), och gränsen blir då ej skarp mellan grupperna *succicolae* och *lignicolae*. Man måste antaga att dessa saftalger ha ett jämförelsevis högt osmotiskt tryck för att kunna skaffa sig nödig vätskemängd ur omgivande medium.

Den faktor, som i särskilt hög grad sätter sin prägel på de aërofila algerna, är den tidvis starka uttorkningen. Ofta innehålla hithörande alger olja, som troligen utgör ett skydd emot för stark vattenförlust. Den starka koncentrationen i cellsaften motverkar vattenavdunstningen. Cellerna hos de aërofila algerna äro mer eller mindre rundade.

Vi kunna utgå ifrån att en del av dem härstamma från hydrofila, ofta trådformiga arter, som genom terrestriskt levnadssätt blivit omändrade. De ha undergått en reduktion. Cellernas runda form har åstadkommit en kraftig ytreduktion och därigenom även ett minskat vattenavgivande. Tjocka cellväggar arbeta i samma riktning att nedbringa transpirationen. Förbandet mellan cellerna i tråden har ofta upplösts och algen har blivit encellig. Som en dylig reducerad form att härleda från flercelliga trådar uppfattar jag *Pleurococcus*. *Prasiola* är likaledes en reducerad typ, fastän ej i samma riktning. I allmänhet hava rörliga fortplantningsceller gått förlorade hos luftalger och förökningen sker endast genom delning eller genom orörliga fortplantningsceller (akineter). Undantag träffa vi bland områdets arter inom släktet *Trentepohlia*. I och med övergången från vattenliv till liv i luften har denna reduktion ägt rum. Släktet *Trentepohlia* visar hos de olika arterna olika långt gången reduktion i det vegetativa systemets byggnad.

En annan faktor, som måste i hög grad bliva kännbar för de aërofila algerna, är den starka temperaturväxlingen. Månné oljedroparna hava någon betydelse som skydd mot denna? Genom den ringa vattenhalten kunna cellerna bättre utstå frysning. Vattenfylda vävnader äro utsatta för större risk att vid frysning sprängas sönder. Väggarnas tjocklek hindrar även cellinnehållet att skadas vid frysning.

Hithörande alger bilda överdrag (grundtypen peltider, CEDERGREN 1938 s. 363) på olika substrat, sten, jord, trä etc. Vi kunna sammanfatta dem såsom de aërofila peltidernas phytocoenos.

Inom serien aërofila alger måste vi urskilja olika ekologiska grupper. De mest utpräglade luftalgerna utnyttja endast atmosfäriskt vatten och motsvara i detta avseende den definition, som BOYE PETERSEN givit på aërofila alger. Han uppställer (1915, s. 300) fyra ekologiska grupper efter fuktighetsgraden (fuktighetsklasser). 1. på jord eller på stenar på marken. 2. på ringa höjd, högst $\frac{1}{2}$ m över marken. 3. på större höjd (mer än $\frac{1}{2}$ m) över marken. 4. på kvistar i trädtoppar.

Denna indelning kunna vi bibehålla, men samtidigt komma ihåg, att man ej utan vidare kan jämföra algernas levnadsförhållanden inom en viss fuktighetsklass med förhållandena inom en liknande ståndort inom ett annat klimatområde. Det blir väl i själva verket så, att en alg, som inom ett klimatområde tillhör grupp 3., inom ett annat område uppflyttat till klass 2. eller kanske klass 1. (se t. ex. *Protococcus viridis* nedan!). Så länge man rör sig inom ett klimatiskt enhetligt område, t. ex. Danmark eller Skåne, går det bra att göra dylika jämförelser, men inom Sverige med sin stora utsträckning inom olika

klimatområden, går det ej. Arter inom nederböärdsrikare trakter eller med större luftfuktighet kunna växa på klippor utan någon särskild inskränkning men bliva inom torrare områden begränsade till vissa mer gynnade delar av klippor, t. ex. vid vattenfall, där de utsättas för stänket från fallet eller forsarna, ex. *Trentepohlia aurea* (L.) Mart. När man går ut över ännu vidare områden och jämför förhållandena i Sverige med dem i tropikerna, finna vi ännu starkare förskjutningar. *Myxophyceer*, såsom *Nostoc* och *Anabaena*-arter, som hos oss mestadels träffas i vatten, förekomma i trop. Afrika på jord i kaffe- och bomullsplantagerna (ESMARCH, 1911). En liknande förskjutning finna vi även, om man jämför förekomsten av en art i Danmark och på Island. I BOYE PETERSEN (1928) finna vi flera exempel därpå.

De aërofila algerna äro inom området (Härjedalen) representerade endast av ett fåtal synusier. Den vanligaste bland de *terricola* algerna är en *Prasiola crispa*-societet (= *Hormidium*-samhället CEDERGREN 1913) oftast bestående endast av *P. crispa*. Den förekommer tämligen konstant på mer kväverika lokaler, där den ej är för mycket utsatt för konkurrens med högre växter. *Prasiolan* växer sålunda som en karaktärsalg utanför människoboningar, särskilt under takrännor och vid trappor vid fäbodarna och även i byarna i Härjedalen. Lokaler anföras i artlistan (CEDERGREN 1932). Förekomstsättet beror på att diskvatten o. dyl. ofta uthälles utanför boningshuset. (Jag bör kanske anmärka att dessa uppgifter avse förhållanden åren 1913—1919.) Därigenom äger en anrikning av kväve rum i marken. På någon naturlig lokal har jag ej sett arten utan endast såsom en kulturföljeslagare (antropochor). Det är en av de mest nitrofila algerna och därutinnan jämförslid med vissa *Oscillatoria*- och *Phormidium*-arter bland hydrofilerna. Enligt iakttagelser av BOYE PETERSEN (1928 s. 354) tyckes den dock hava en maximumgräns i starkt urindränkt mark och träder tillbaka och ersättes av *Phormidium autumnale*.

Under regnrika somrar spelar denna synusie en fysiognomiskt framträdande roll, under det att den under torra somrar föga märkes. Algen bildar ett tätt sammanfiltat överdrag på marken. Den växer ej i gräsmattor utan endast på naken jord. Den ställer små fordringar på temperaturen, såsom fallet är med de aërofila algerna i allmänhet, och vegeterar därför även under vintern, ifall töväder inträffar och marken blir bar, t. ex. på Bruksvallarna vintern 1919—1920. Utanför området, i låglandet, träffas den t. o. m. vanligast under vintern och under den tidiga våren på barmark. På sommaren försvinner den och visar sig endast efter en längre regnperiod (t. ex. Skåne och Småland).

I Göteborgs gneisområde har jag sett den bilda hudlika överdrag på klipporna även under hösten. Det fuktiga västkustklimatet tillåter den att en längre tid av året vegetera. Vid torkning krusar algen ihop sig och lossnar lätt från marken. Vinden kan då fatta den och föra den bort. (Anemochor spridning.)

De i cellväggen uppträdande slingriga längsstrimmorna äro enligt FRITSCH möjliga skydd mot cellernas intorkning. Huruvida detta är fallet må lämnas därför. Det må anmärkas att även vattenalger, t. ex. *Cladophora*, uppvisa dylika strimmor i cellväggarna. Hos högre växter brukar en strimmig kutikula på överhuden närmast betraktas såsom ett skydd mot nedvätning av regn, genom att vatten sprides och således lättare avdunstar.

Prasiola crispa uppträder under olika former, som synas till en del vara endast utvecklingsstadier och vilka fölaktligen utan gräns övergå i varandra. Något större systematiskt värde tyckas dessa former i varje fall ej äga. De enkla formerna med en cellrad kallas f. *simplex* BRAND. Bliva trådarna bandlikt utbredda med flera cellrader i bredd, erhålla vi en f. *fasciata*. Denna form är troligen betingad av en rikligare näringstillförsel.

En union av *P. crispa* och *Chlorella vulgaris* med inblandning av *Oscillatoria* har jag iakttagit vid Medskogsbygget i Hede samt vid Lillvålven i Tännäs, på det senare stället även med en *Coccomyxa* sp.

En annan terricol synusie bildar *Nostoc commune* VAUCH., som uppträder efter regnväder (därför även namnet skyfallsalg) helst på hösten. Den har jag ej iakttagit så ofta inom området. Den är mest begränsad till små s. k. lokar på de kalkhaltiga fjällplatåerna mellan Axhögen och Helagsfjället, som under somrarna delvis uttorka. Utanför området, t. ex. på Ölands alvar, synes algen spela större roll som synusiebildare. Vacker *Nostoc commune*-societet har jag iakttagit även i botaniska trädgården i Uppsala på naken jord. Den bildar ej överdrag såsom flertalet aërofila alger utan bålen är i stället mer eller mindre bladlik, krusig med uppåtböjda flikar (grundtyp phyllider). Troligen är även denna algsynusie något nitrofil och gynnas även av kalk. Vid torkning skrumpnar den ihop och spelar ingen fysiognomisk roll. Som skydd mot uttorkning finna vi en slags differentiering inom bålen. De yttre lagren av gelé, som sammanhåller trådarna, äro fastare, trådarnas skidor äro även mer mörkfärgade, antydande en fastare konsistens. Detta märkes även vid t. ex. snittning genom bålen. Ytterpartiet tjänstgör med andra ord som ett slags hud över de innanför liggande trådarna med mjuka skidor.

Bland de på jord levande algerna kan upptagas även *Chlorella vulgaris*, ehuru den förekommer även på andra substrat. Den bildar societeter i form av tunna överdrag på marken, framträdande tydligt efter regn. Inom området har jag sett algen endast i samband med *Prasiola crispa*. Men den kan anträffas i rena societeter inom andra områden. Dylika har jag sett i Skellefteå på trottoarer.

Chlorococcum humicolum (Näg.) Rab. är en annan terricol alg, men den kan även växa på trädstammar. I Skellefteå på ett trädgårdsland i skugga har jag sett den tillsamman med en *Stichococcus*-liknande alg. Denna synusie fordrar troligen något högre grad av fuktighet än *Chlorella* och *Prasiola*. Den är mer beroende av vatten även såtillvida, som den bildar rörliga zoosporer.

Bland de *saxicola* aërofilerna är *Trentepohlia iolithus*-societen den allmännaste. Den förekommer inom urbergsområden ymnigt på stenar och block, som äga en så frisk brottyta, att de ännu ej kläts av mossvegetation. *T. iolithus* tyckes vara den första invandraren och kolonisten på dylika block, för att sedan efterträdas av larvar, ex. *Lecanora cinerea* (SERNANDER 1912 s. 808) och till sist av mossor. Enär söndersprängda block äro allmännare, där kulturen trängt in, blir även denna alg i viss mån en kulturföljeslagare men ingalunda en antropochor. Karakteristisk blir den för blocken utmed järnvägar och landsvägar, som äro anlagda i senare tid. Däremot ser man ej arten i stora skogar, som äro orörda av kulturen, likaså ej heller i fjällen. På dessa senare uppkomma emellertid friska brottytor genom frostsprängning, men uttorkningen är för stark, för att gynnsamma betingelser för algen skulle erbjudas. RABANUS (sid. 6) uppger likväl *T. iolithus* endast från de högre delarna av Schwarzwald. Den växer här yppigast på fuktiga, skuggiga ställen. Detta förekomstsätt är rätt olika det i Härjedalen och övriga Sverige vanliga, där arten lika gärna växer på för solen fullt exponerade block. Det är att märka att nederbördens i Schwarzwald är vida större än i våra fjäll, mer än en meter per år. Inom silurområden saknas arten eller uppträder endast på erratiska block av urberg, som söndersprängts och används till stängsel, stenmurar och dylikt. I Skåne blir arten därför sällsynt. Jag har där observerat den endast i trakten av Höör. Den är ej anträffad i västra Sverige, i Bohuslän och v. Västergötland.

Efter regn blir denna synusie starkt framträdande genom den kraftiga rödfärgning, som den åstadkommer på de block, den bildar överdrag på. Därför gör den sig gällande i landskapet rent fysiogno-

miskt. I torrväder träder den röda färgen tillbaka, och algen är nu gråaktig och föga framträdande.

Denna societet är den mest aérofila av *Trentepohlia*-societeterna. Detta ger sig tillkänna även i algens byggnad. Cellerna äro mer avrundade och kul-likা med tjockare väggar än hos de andra arterna av släktet.

Något mer fuktighet kräver *T. aurea*-societeten, som träffas på klippor, gärna vid vattenfall, där den är utsatt för stank och där vid kyligare luft dimbildung uppkommer. SERNANDER omnämner den från Andåfallen i Härjedalen (1899 sid. 21). Själv har jag sett den inom området endast på Henvålen i en bergsega. I överensstämmelse med algens större krav på fuktighet, är även anpassningen till aérofilt levnadssätt ej så starkt framträdande hos denna art. Cellerna äro mindre starkt rundade och ej så kraftigt tjockväggiga. Algen bildar ej så tätta krustor som *T. iolithus* utan mer filtlika, låga dynor (grundtyp stromatid) genom att algträdarna höja sig från underlaget. Därigenom kan vatten lättare kvarhållas. Utanför området är denna synusie känd från ett fåtal platser, t. ex. från bergen vid Jönköping. Den synes i motsats mot *T. iolithus* ej sky kalk.

Prasiola furfuracea (MERT.) Menegh. utgör bland saxicolae en motsvarighet till *P. crispa* bland terricolae. Den förekommer på toppar av block utmed kusten och mer sällan vid insjöar men utbredning ofullständigt känd. Sin nitrofila karaktär avslöjar den därigenom, att den utväljer block, som äro utsiktspunkter eller viloställen för tärnor, måsar o. dyl. och vilka impregneras med fåglarnas exkrement. SERNANDER uppgiver den från Grästöten i västra Härjedalen (1898 sid. 331). Dessutom är den känd från sjön Åsnen i Småland enligt BORGE (1897 sid. 210), varest den likaledes förekommer på »måsblock». Vid västkusten och Skånes södra och östra kust är den ersatt av *P. stipitata*-samhället inclusive f. *cornucopiae*-samhället. Om *P. furfuracea* växer så, att den nås av vågstank, känner jag ej, enär jag aldrig sett arten i naturen. *P. stipitata* däremot har jag funnit växa så, att den vätes av stank från vågorna. Den blir alltemellanåt översköld av svall och blir på det sättet nästan amfibisk.

Av alger, som växa på kalk, märka vi *Stichococcus bacillaris*. Den uppträder ofta på kalk, som blivit utlagd på åkrarna i och för kalkning, på murbruk i husväggar etc. Jag har i Skåne sett den vackrast utbildad under vinterhalvåret, då luftfuktigheten är störst. Då framträder den genom sin gröna färg och blir lätt i ögonen fallande. Under sommaren spelar den ingen fysiognomisk roll. Detta gör, att den

egentligen endast i södra Sverige blir av någon betydelse. I mellersta och nordliga Sverige har jag ej så ofta sett arten. Vintrarna bliva ogynnsamma, och somrarna äro för torra. Det skulle kunna väntas, att endast en tid på hösten vore lämplig, då algen skulle kunna hava sitt optimum. Huruvida den då kommer till utveckling, även i andra delar av landet, få framtida undersökningar avgöra. I Västerbotten har jag funnit den såsom en jordalg, även sedd på en gammal *Polyporus*. Vid ett tillfälle anträffade jag algen även på en bräda, som låg på marken och var övervuxen med ett grönt överdrag av luftalger. Denna alg uppträder således alldelens, som är att vänta: inom torrare områden på eller nära marken, men inom fuktigare såsom Skåne även högre upp över marken.

Nästa grupp bland de aërofila peltiderna utgöra *lignicola* e. Även inom den träffa vi en representant för *Trentepohlia*, nämligen *T. umbrina* (Kütz.) Born., som ej är ovanlig på trädstammar av diverse lövträd och även barrträd. Den gör sig ej särdeles märkbar, enär den är oansenlig i färgen. I väta äger den en brunröd färg, som i torka övergår till grågrön. Jag har ej sett den inom Härjedalen, men den torde förr eller senare anträffas där, enär den är träffad så nordligt som vid Östersund i Jämtland. I Norrbärke, Dalarne, har jag sett arten redan under vintern (februari 1921). Stundom uppträder den även på gammalt trä, såsom på gärdsgårdar, t. ex. Nontuna vid Uppsala.

I Tåsjö, Ångermanland, har jag sett *T. Bleischii* (RAB.) Wille var. *piceae* Wille, som har ett liknande förekomstsätt.

Den i södra och mellersta Sverige utan gensägelse vanligaste synusien bland lignicolerna är *Protococcus viridis*-societeten, som bildar peltider på basen av trädstammar, plank och liknande. I Norrland spelar den ingen fysiognomisk roll, utan är tvärtom sparsam. Cellerna äro hos denna art runda och bilda ej trådar, endast på sin höjd små cellförband eller paket på ett fåtal celler. Det är en xerofil, som väl tål kortare stark uttorkning. Cellerna innehålla emellanåt olja som skydd. Synusien synes vara gynnad av nitrat fastän ej i så påfallande grad som *Prasiola crispa*. Systematiken beträffande dessa gröna trädalger, hör till den mest svårutredda inom hela algologien. Det mesta av hithörande alger är väl den ovannämnda *Protococcus viridis* Ag. [syn. *Pleurococcus Nägelii* Chod., *Desmococcus vulgaris* (Näg.) Brand m. fl.], men även andra arter hava beskrivits såsom vanliga bland barkalgerna, t. ex. *Pleurococcus vulgaris* Menegh. Bland *Protococcus viridis* på ett plank i Tomelilla, Skåne, har jag sett en alg, som närmast överensstämmer med *Protococcus lobatus* (Chod.) Pasch. [syn. *Apato-*

coccus lobatus Boye Peters.] tillsamman med *Chlorella ellipsoidea* Gerneck.

Protococcus-synusien är praktfullast utvecklad i västra Skåne och på västkusten. Den gynnas uppenbarligen av det fuktiga oceaniska klimatet. I Norrland är den, som nämnts, sällsynt. Har ej iakttagits av mig inom Härjedalen, men den torde säkerligen finnas, fastän jag försummat att söka efter den. I Västerbotten har jag trots eftersökande endast funnit den ett par gånger på trädstammar, men dessutom på en trävägg mellan två tätt stående stugor i Bondstaden vid Skellefteå, likaså på fuktiga bräder, liggande på marken. Det synes, som om arten undveke fritt belägna lokaler, såsom trädstammar, som äro mer utsatta för torka. Luften i Norrland är i allmänhet betydligt torrare än söderut. De funna lokalerna verka dock relativt fuktiga. Arten är gent emot luftens torrhetsgrad betydligt känsligare än *Trente-pohlia iolithus*, som har en allmän förekomst just inom södra Norrlands och n. Svealands jämförelsevis nederbördsfattiga urbergsområden. Hur den förhåller sig i norra Norrland är okänt. Att låg vintertemperatur skulle för *Protococcus* vara avgörande såsom den uteliminande faktorn, torde knappast vara fallet. Arten träffas nämligen även inom arktiska trakter, t. ex. nordöstra och västra Grönland. Men man kan lätt förmås att tro, att den undviker kylan genom sin förekomst på mer skyddade platser, som täckas av snö om vintern. En kartläggning av artens hela förekomst, speciellt på trädstammar, över hela utbredningsområdet i Sverige, skulle säkerligen giva en intressant klimatisk gräns, som markerade en viss minimimängd i luftens medelfuktighet.

På ett avvikande substrat har jag funnit en synusie av *Protococcus* tillsamman med *Hormidium flaccidum* (Kütz.) A. Br. Den växte på ett halmtak i Tomelilla i Skåne, under snösmälningen. Sedermera försvann *Hormidium*, när lokalen torkade upp och endast *Protococcus* blev kvar. Denna union utgör tydlig en mer hydrofil variant. På halmtak i Danmark har BOYE PETERSEN utom dessa båda funnit ett dussintal andra arter, däribland fyra Diatomaceer.

Ehuru jag i det föregående i allmänhet ej medtagit andra algsarmhällen, än sådana, för vilka jag själv funnit representanter, vill jag här omnämna en alg, enär den både representerar en viktig grupp och även systematiskt intar en särställning bland aërofila alger. Det är rödalgen *Porphyridium cruentum* (Ag.) Nág., som utomlands anträffas på jord, bergväggar, murar etc., men i Sverige hittills iakttagits endast i växthus. LAGERHEIM har omnämnt, att han funnit arten på blomkrukor i

Kefvinge utanför Stockholm och nyligen har ISRAELSSON (1938) funnit den på jord i växthus utanför Uppsala.

Att *Porphyridium* hör till rödalgerna, har professor KYLIN slutgiltigt bevisat (1937) genom att spektroskopiskt påvisa, att phycoerytrinet hos den av honom nybeskrivna arten *P. marinum* Kyl. var det för rödalger typiska och ej cyanophycéerytrin. Han påvisade även att fylloxantin saknades, något som enligt honom är karakteristiskt för Rhodophyceerna.

Om förekomsten av *Porphyridium cruentum* i växthus beror på att arten kräver hög temperatur eller endast på att växthus genom sin fuktiga luft äro särskilt lämpliga för algens existens, låter sig för närvanande ej avgöra. Växthus äro ju särskilt omtyckta tillhåll för många aërofila alger.

Av e p i f y t i s k a aërofiler (=Epiphyllen GAMS 1918) har jag i naturen sett en *Mesotaenium macrococcum*-societet på *Polytrichum attenuatum* i bokskogen vid Lyckås i Högestad i Skåne, den $1/5$ 1922. Detta är en egendomlig förekomst. Eljest träffar man arterna av detta släkte huvudsakligen i bergsegor. — Fastän ej tillhörande de aërofila algerna, bör i detta sammanhang omnämñas ett fynd av en *Stigonema*, som jag vid ett tillfälle gjorde på en så xerofil mossa som *Schistidium gracile* på ett stenblock vid Bruksvallarna i Härjedalen.

Botrydina vulgaris Bréb. kan uppträda både som epifyt på mossor och på bark av träd. Den är tillsamman med *Nostoc* sp. som epifyt på *Dicranum* och *Polytrichum* av SERNANDER anträffad på Gråstöten i Härjedalen (1898, s. 331, 337, 338, 347). SERNANDER säger sid. 347: »Flere af *Dicranum*- och *Polytrichum*-exemplaren ledo genom de i medeltal 70μ i diameter hållande kolonierna af *Botrydina vulgaris* och i mindre grad af *Nostoc*, som i stor ymnighet omgivva bladen.» Utanför området har jag sett denna art dels på *Sphagnum* vid Växiö, dels på trädstammar i Linköping och vidare i Västerbotten, Skellefteå, som överdrag på torv på en gångstig i skog. Som miss ACTON påvisat, är denna alg egentligen en primitiv lav. Genom symbios mellan alg, här *Coccomyxa*, och svamp blir troligen denna dubbelorganism bättre skickad att utstå uttorkning, liksom de äkta lavarna, till skillnad från de i dem ingående gonidierna. Algen, som här tydligen är den dominerande, kan växa på näringsfattigt substrat, som t. ex. torv och *Sphagnum*. Om detta möjliggöres genom något kväveupptagande ur luften må lämnas därhän.

Ett något liknande uppträdande har även blågrönalgen *Schizothrix Friesii* (Ag.) Gom., som jag anträffat på gångstigar i skog i Tåsjö i

Ångermanland men även som blågröna tofsar, överklädande mossor i en bergbrant i Hyckstaberget i Täsjö.

Epifyter på löv av träd har jag ej funnit ute i naturen i vårt land men däremot i varmväxthus, t. ex. Uppsala botaniska trädgård. I tropikerna äro dylika epifyter vanliga i regnskogarna.

En intressant grupp utgöra de saccharofila algerna eller gruppen succicola, som förekomma i saftflöden från träd och stubbar. Det är arter ur släktet *Chlorella*, som slagit sig på detta levnadssätt. Av gruppen succicola har jag i Sverige funnit *C. protothecoides* Krüger i Örups almskog, Benestad (Skåne) i almsaft och *C. saccharophila* (Krüger) Nadson i Skellefteå på en björkstubbe, där algen bildade en tunn och skör, grön hud (9/7 1937). Inblandad bland Chlorellan fanns även en färglös organism (månné samma alg?), som ej längre behövde klorofyll utan kunde assimilera den sockerhaltiga trädsaften. *Chlorella*-cellerna voro 13,5 μ långa, en del något mindre, till formen runda eller ovala med tre skivformiga kloroplaster utan pyrenoider.

Om de från trädsaft kända arterna äro artskilda är ej alldeles säkert. Det faller sig svårt för mig att tänka, att *C. protothecoides* skulle kunna uppträda på så långt från varandra belägna lokaler inom Europa. Man skulle då nödgas antaga en spridning av diasporer över mycket stora avstånd, vilket mycket väl är tänkbart, men så skola dessa spridningsenheter hamna just på för dem lämpliga substrat, i detta fall så speciella lokaler som trädsaft. Liknande mycket sporadiska förekomster äro visserligen omnämnda i svamplitteraturen. Jag vill endast hänvisa till *Onygena*-arterna, t. ex. *O. corvina* Alb. & Schw., hittills funnen i Sverige på fyra mycket spridda lokaler (se DEGELIUS i Sv. Bot. Tidskrift 1938 s. 435). Men trots dessa analogier, synes det mig lättare att tänka sig, att *Chlorella protothecoides* endast är en ståndortsform av någon alg, som förekommer även på andra substrat. Närmast till hands ha vi *C. vulgaris* Beyerinck, en kollektivart, som förekommer på alla möjliga substrat och som troligen består av flera fysiologiska raser eller småarter.

De lägre algerna synas utgöra betydligt mer labila arter än högre växter och kunna lättare slå in i olika riktningar genom ändrade yttre förhållandens inverkan. En autotrof art kan jämförelsevis lätt bliva saprofyt. *C. protothecoides* skiljer sig från *C. vulgaris* genom saknaden av pyrenoider och större celldimensioner. Storleken hos lägre alger kan växla mycket, liksom även formen, vid odling i olika näringslösning. (Jfr t. ex. CHODATS undersökningar över *Scenedesmus* o. a.) Pyrenoiden är ej heller ett alltför viktigt systematiskt kännemärke,

fastän man ofta har tillmätt den stor betydelse såsom en artskiljande karaktär. Det är klart, att om en alg är fullständigt autotrof och be redet stärkelse, bör den äga pyrenoider. Men om algen erhåller kolhaltig näring på annat sätt än genom kolsyreassimilation, bli pyrenoiderna överflödiga. Dessa bli ej framträdande utan degenerera och kunna då lätt förbises eller ha kanske helt blivit osynliga.

Det är naturligtvis för systematikern en tråkig sak att ej genom enbart direkt undersökning i mikroskopet kunna särskilja arter utan först genom odling på olika näringssubstrat, men det förekommer ju stundom bland bakterierna. Detsamma kan vara fallet bland algerna. Nu blir det väl närmast en smaksak, om vi skola anse en *Chlorella*, som i trädsaft växer och får ett annat utseende än den vanliga på bark och jord och en vilken på naken jord förblir autotrof såsom en och samma art eller som olika arter. Bekvämare blir det kanske att taga upp alla olika former såsom särskilda arter, men då återstår svårigheten att känna igen den autotrofa moderformen, som givit upphov till den saprofytiska formen. Den liknar kanske alldeles en verkligt autotrof art, som ej kan ombildas. Detta under förutsättning, att de små gröna formerna på jord verkligen utgöra fysiologiskt skilda arter. Att de i saft levande *Chlorella*-arterna äro ombildade former av de vanliga autotrofa arterna, är tillsvidare endast en hypotes. Jag ämnar närmare studera dessa förhållanden genom att taga i kultur den vanliga gröna *Chlorella vulgaris* och se, hur den förhåller sig till olika näringssämnen. Men resultatet av dessa undersökningar kan ej lämnas nu, enär jag först nyligen erhållit material.

Ett mellanting mellan de aërofila och hydrofila algerna utgöra vissa alger på hastigt uttorkande lokaler, höljor, grunda diken, regnvattenssamlingar på vägar o. dyl. De kunna betraktas som a m f i b i s k a arter (BOYE PETERSEN 1915 och GAMS 1918 s. 339). Såsom ett exempel bör nämnas *Zygogonium* i höljor i torvmossar. Hela algen antager en violett färg, så att den lätt kan iakttagas. Den finnes även utanför området i flera norrländska myrar och även i Sydsverige, t. ex. Komosse, där den synes vara i ovanligt hög grad framträdande. Jag har där funnit den även på skogsväg. Även en del *Vaucheria*-synusier intaga en mellanställning, t. ex. *V. sessilis*, *terrestris* och *pachyderma*. Det märkliga är, att *V. terrestris* kan bilda synusier såväl på fuktig jord som i vatten. Betingelserna för *Vaucherians* trevnad äro troligen rik syretillgång och kalk. Detta starka syrebehov kan tillgodoses vid aërofilt levnadssätt. Blir algen hydrofil, måste den vegetera i syrerikt vatten. Jag har redan tidigare (1938 s. 365) påvisat, hurusom *Vauche-*

ria-arterna uppträda mest under den tidiga våren och sena hösten, medan vattnen ännu äro kalla.

De stakta ofta algerna, d. v. s. de i bergsegorna levande, som i viss mån likaledes intaga en mellanställning mellan hydrofila och aërofila alger, medtager jag ej i detta sammanhang, enär jag hoppas, att vid ett annat tillfälle få göra en översikt över dessa.

Ovanstående framställning över aërofila alger är synnerligen ofullständig och skulle egentligen ej ha publicerats nu. Men jag har likvälgjort detta, för att framhäva luckorna i vår bristfälliga kunskap om dessa alger i vårt land. De hava blivit i hög grad försummade. Säkerligen torde mycket vara att anträffa inom landets vidsträckta gränser, särskilt bland de terricola formerna. Likaså äro de i jorden levande geofila Diatomaceerna i vårt land praktiskt taget okända. Det skulle troligen vara en tacksam uppgift för algologer att göra en regional, ekologisk undersökning över hithörande alger. Tacksam, enär de klimatiska faktorerna kunna i högre grad göra sig gällande bland luftalgerna än bland de hydrofila algerna.

Litteratur.

- BORGE, O., Algologiska Notiser. 3. Zur Kenntniss der Verbreitungsweise der Algen. Bot. Not. 1897.
- BOYE PETERSEN, JOHS., Studier over Danske Aërofile Alger. — D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter. 7. Række, Naturv. og Mathem., Afd. XII, 7. København 1915.
- , The aërial Algae of Iceland. — The Botany of Iceland. vol. II, part II. Copenhagen, 1928.
- CEDERGREN, GÖSTA R., Bidrag till kännedomen om sötvattensalgerna i Sverige. I. Algfloran vid Upsala. — Ark. f. Botanik, Bd 13, 1913.
- , Die Algenflora der Provinz Härjedalen. — Ibidem, bd 25 A, 1932.
- , Reofila eller det rinnande vattnets algsamhällen. — Sv. Bot. Tidskrift, bd 32, 1938.
- DEGELIUS, GUNNAR, Nya fynd av svampen *Onygena corvina* Alb. & Schw. — Ibidem, bd 32, 1938.
- ESMARCH, FERDINAND, Beitrag zur Cyanophyceenflora unsrer Kolonien. — Jahrb. d. Hamburg. wissenschaftl. Anstalt. XXVIII, 1910, 3. Beiheft. Hamburg, 1911.
- DU RIETZ, G. EINAR, Classification and Nomenclature of vegetation units. — Sv. Bot. Tidskrift, 1930, 1936.
- GAMS, HELMUT, Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. — Vierteljahrsschrift d. Naturf. Ges. in Zürich. LXIII, 1918.
- ISRAELSSON, GUNNAR, *Kyliniella lativica*, in Schweden gefunden, nebst neue Fundorte für ein paar andere im Süßwasser auftretende Bangoideen. — Sv. Bot. Tidskrift, bd 32, 1938.
- KYLIN, H., Über eine marine Porphyridium-Art. — Kgl. Fysiogr. Sällsk. i Lund Förh. bd 7, 1937.

- PRINTZ, HENRIK, Subaërial Algae from South Africa. — D. Kgl. Norske Videnskabers Selsk. Skrifter 1920, nr. 1, Trondhjem, 1921.
- RABANUS, ADOLF, Beiträge zur Kenntnis der Periodizität und der geographischen Verbreitung der Algen Badens. — Diss. Naumburg a. d. S. 1915.
- SERNANDER, RUTGER, Studier öfver lalvarnes biologi. I. Nitrofila lalvar. — Sv. Bot. Tidskrift, bd 6, 1912.
- , Studier öfver vegetationen i mellersta Skandinaviens fjälltrakter. I. Om tundraformationer i svenska fjälltrakter. — Öfvers. K. V. A. Förhandl. 1898, nr. 6.
- , Idem, II. Fjällväxter i barrskogsregionen. — Bih. K. V. A. Handl. bd 24, III, nr. 11, 1899.

Fresh-Water Algae from the Petén District of Guatemala.

By WM. RANDOLPH TAYLOR (University of Michigan, Ann Arbor).

To date no account of fresh-water algae from Yucatan has appeared, so far as the writer is aware, and no extensive records from other parts of Mexico or northern Guatemala. There have been two short papers on such algae from southern Guatemala (CLARK 1909, TILDEN 1909). The Petén district at the base of the Yucatan peninsula, once important in the Maya civilization, has long been of the utmost interest because of the archeological researches which have so admirably shown the character of the people who at one time lived there. As it appears that material for such studies still exists in abundance buried in the forests, work will probably go on for many years and interest expand accordingly. Meanwhile, ethnological, medial and more recently pure biological studies have begun to appear (SHATTUCK 1935, BARTLETT 1935—36, PEARSE 1936, LUNDELL 1937). The botanical work which has so far been published chiefly deals with phanerogams, but some cryptogamic materials have been reported upon (in BARTLETT 1935—36).

The present unique group of water samples were collected by Dr. C. L. LUNDELL incidental to his botanical explorations in the district, upon the writer's suggestion. For his care in securing them, and for the data which accompanys the samples, the writer is greatly indebted. Altogether 19 samples from 7 localities were made available to the writer.

The plankton samples represent Lakes Petén and Zotz, Kantetul Arroyo and Chimah, Copo, Santa Cruz and Yaxnic Aguadas.¹ Lake Petén is the largest of these water bodies, being about 16 km long and 3 km wide, with the deepest water on the north where the land rises abruptly, and shallower on the other sides where the shores are low

¹ Information on the localities from which the algae were obtained was secured from Dr. LUNDELL's 1937 publication on the district, from his notebook records of these collections, and from conversation with him.

and swampy. On the island of Flores the city of the same name is the chief one in the district, with a considerable population, and other lesser settlements lie on the mainland shores of the lake. Water enters through a small river and two creeks, bringing in a large amount of water in the rainy season. The littoral supports a large growth of *Naias* and *Cabomba* as well as *Chara*, which extends into deeper water. Considerable floating mats of *Eichhornia* and *Pistia* occur. In the lake, plankton net collections were made (5 May 1933) directly east from the island of Flores (3107), from northwest to southeast across the lake east of the island (3109), and between the floating vegetation and the southern shore (3110), all taken between 6:30 and 7:40 A. M., accompanied by some dipped samples of unstrained water (3108, 3111). A further collection was made (6 May 1933) from the center of the lake between Remate and Flores (3161).

Lake Zotz lies about 27 km to the west of Flores, is smaller, less than a kilometer wide, originally surrounded by high forest which has now been broken up by agricultural clearings. Compact masses of *Cabomba* extend out from the marginal bog. About a fifth of the lake area is covered by a floating mass composed chiefly of growing sedges and ferns. There is little contamination by sewage or farm wastes here, in contrast to conditions in the parts of Lake Petén where collections were made. Plankton samples were taken (18 May 1933) with a net at 7:00 A. M. in open water (3284, 3286) and by dipping (3285); at about 25—75 yards from the bank at 8:00 P. M. on a dark night with the net (3287), and by dipping (3288); along the edges of floating islands and over *Chara* beds in shallow water at 9:30 A. M. with the net (3289), and picked by hand from the edges of the islands (3290).

Kantetul Arroyo (2 May 1933, collection 3162) by dipping) is a small dry-season pool in the rainy-season drainage channel near Kantetul Sabana which leads to Rio San Pedro de Martir. It lies a little north of Lake Petén, and was not conspicuously affected by the watering of cattle, but was used by a few nearby settlers.

Chimah Aguada (11 May 1933, collection 3232 by net, 3233 by dipping) lies in the high forest, but was used by cattle.

Copo, Santa Cruz and Yaxnic Aguadas all lie near La Libertad in low xerophytic forest savanna country, and are very much used by roaming cattle and settlers. The shores are of trampled mud, and the muddy bottom is constantly disturbed, so that marginal water plants cannot get a foothold. The dates and numbers of the collections are: Copo Aguada, 29 April 1933 collection 3070 of green scum by dipping,

8 May 1933 collection 3226 by net from the edge, 7 June 1933, collection 3686 by net from the bank. Santa Cruz Aguada, at dusk on 13 May 1933 collection 3245 from holes at the edge with the net, 3246 by dipping. Yaxnic Aguada 29 April 1933 collection 3071 from along the edge by dipping, and 7 June 1933 at 10:30 A. M. by net from the shore collection 3685.

The algal samples with one exception are all presumptively of plankton, but because of the small size of many of the water bodies unattached littoral algae were always expected contaminants. None were taken quantitatively, and statements of abundance are only relative. Three of the stations can be dismissed with a few words. These, representing the Chimah, Santa Cruz and Yaxnic Aguadas, contained moderate to abundant zooplankton of crustacea and rotifers, but no recognizable phytoplankton. This is probably a seasonal phenomenon, but it is possible that small and thin-walled organisms, such as green flagellates, were originally present, but had disintegrated during the 5 years which have elapsed since the material was preserved. The very great pollution of the water by cattle may also have had a deterrent effect. Copo Aguada showed a marked phytoplankton of *Botryococcus*. In April the zooplankton was secondary, being very small in amount, but it had increased in May and in June dominated the sample. Kantetul Arroyo showed little life, but the scant phytoplankton was of *Euglenophyceae* and *Protococcales* with colonial *Myxophyceae*. There was almost no zooplankton.

The two lakes involved in the plankton samples yielded much the most varied populations. Of these Lake Petén, though largest and represented by numerous samples, was not the richest. A zooplankton of crustacea and rotifers dominated. The phytoplankton was secondary, a mixed one with *Botryococcus* the major element. Lesser but important constituents were in one collection *Pediastrum* and in another *Staurastrum*. Lake Zotz showed abundant zooplankton and phytoplankton, the latter richer and more varied than at any other place. It was dominated by desmids.

As will be seen from the classified list, the plankton algae of these Yucatan lakes and aguadas contain a considerable proportion of species which are wide-spread in North America and often in Europe as well. Since the watering places of this and neighboring districts are widely separated in the dry seasons of the year they were focal points of the communication systems of the ancient population, as to a considerable extent they still are, and it may be assumed that there has been frequent

contamination of the aquatic population of one by wandering cattle or mules travelling from one to another. Major local differences in environment, rather than isolation, will then account for the differences in population observed.

Myxophyceae.

Chroococcaceae.

Aphanocapsa sp. Small indeterminate colonies were frequent in Kantetul Arroyo, coll. 3162.

Chroococcus turgidus (Kütz.) Nág. Rare; Lake Petén, colls. 3107, 3110.

Coelosphaerium Kuetzingianum Nág. Kantetul Arroyo, coll. 3162, numerous colonies; Lake Petén, coll. 3110, colonies rare.

Gomphosphaeria aponina Kütz. Lake Petén, colls. 3107, 3109, 3110, colonies infrequent to rare.

Merismopodium tenuissimum Lemm. Kantetul Arroyo, coll. 3162, occasional colonies.

Microcystis sp. Fragments or scattered small colonies were occasional in several collections and in Lake Zotz at times were relatively frequent. Lake Petén, coll. 3109; Kantetul Arroyo, coll. 3162; Lake ZOTZ, colls. 3286, 3287.

M. aeruginosa Kütz. Relatively frequent when present; Lake Petén, coll. 3161; Lake ZOTZ, colls. 3284, 3286.

Oscillatoriaceae.

Lyngbya sp. Lake ZOTZ, coll. 3290, trichomes infrequent.

L. Lagerheimii (Möb.) Gom. Kantetul Arroyo, coll. 3162, trichomes frequent.

Spirulina gigantea Schmidle. Kantetul Arroyo, coll. 3162, trichomes rare but distinctive, det. F. DROUET.

Scytonemataceae.

Scytonema figuratum v. *Leprieurii* Born. & Flah. In considerable clumps, not in the plankton, Lake ZOTZ, coll. 3290, det. F. DROUET.

Rivulariaceae.

Gloiotrichia sp. Infrequent quite juvenile colonies, Lake ZOTZ, colls. 3289, 3290.

Chlorophyceae.

Volvocaceae.

Eudorina elegans Ehrenb. This plant was widespread in the samples, though usually rare in each. Lake Petén, colls. 3107, 3109, 3161; Lake ZOTZ, colls. 3284, 3286 occasional, 3287, 3289 common.

Chaetophoraceae.

Chaetophora elegans (Roth) C. Agardh. With littoral material, probably infrequent. Lake Zetz, coll. 3290.

Hydrodictyaceae.

Pediastrum Borgianum v. *longicorne* Reinsch. Kantetul Arroyo, coll. 3162, rare.

P. duplex v. *clathratum* Al. Braun. Kantetul Arroyo, coll. 3162, rare.

P. duplex v. *gracillimum* W. et G. S. West. Kantetul Arroyo, coll. 3162, rare.

P. duplex v. *reticulatum* Lagerh. Lake Petén, coll. 3109; Kantetul Arroyo, coll. 3162, both rare.

P. duplex v. *reticulatum* f. *rectangulare* Bohlin. Generally infrequent, but widespread in the lake samples. Lake Petén, colls. 3107, 3109, 3110; Lake Zetz, colls. 3284 rare, 3287, 3289 rare.

P. duplex v. *rotundatum* Lucks. Lake Petén, coll. 3107 frequent, 3110 infrequent.

Sorastrum americanum (Bohlin) Schmidle. Lake Zetz, colls. 3284, 3289, in each rare.

Coelastraceae.

Coelastrum cambricum Archer, f. Kantetul Arroyo, coll. 3162 rare; Lake Zetz, colls. 3284, 3286, in each infrequent.

C. microporum Nág. Lake Petén, coll. 3107 rare; Lake Zetz, colls. 3284, 3287.

C. proboscideum Bohlin. Lake Zetz, coll. 3289, infrequent.

Oöcystaceae.

Ankistrodesmus falcatus (Corda) Ralfs. Kantetul Arroyo, coll. 3162, infrequent; Lake Zetz, coll. 3286, rare.

A. falcatus v. *mirabile* G. M. Smith. Kantetul Arroyo, coll. 3162, rare.

Kirchneriella lunaris (Kirchn.) Möb., f. These specimens appeared to be small for this species, being barely 2.5 μ wide in the center, with the tips hardly bent closer than a parallel position; however, they were not as slender as the v. *Dianae* Bohlin. Lake Zetz, coll. 3289, rare.

Selenastrum Bibraianum Reinsch. Kantetul Arroyo, coll. 3162, rare.

S. gracile Reinsch. Lake Zetz, coll. 3289, colonies rare.

Tetraedron sp. These specimens were much like the following, but the first forking of the arms was close to the body and the arms were solid to this point, the body 23 μ diam., total width 52 μ . Lake Zetz, colls. 3284, 3286, 3287, in each rare.

T. gracile (Reinsch) Hansg., f. These specimens were a little more slender and larger than the species as usually reported, having a body 13 μ in diameter, while the maximum diameter from tip to tip of the arms reached 57 μ ; the arms were solid almost down to the first fork. Lake Zetz, coll. 3284, rare.

T. regulare v. *incus* Teil. Kantetul Arroyo, coll. 3162, infrequent.

T. trigonum (Näg.) Hansg. Sides slightly convex, angles not produced, vertical view rounded oval, spines strong. See Smith 1920, pl. 23. Body 12 μ diam., max. diam. 29 μ . Lake Zotz, coll. 3289, rare.

Westella botryoides (W. West) De Wildeman. Kantetul Arroyo, coll. 3162, rare.

Scenedesmaceae.

Scenedesmus abundans v. *longicauda* G. M. Smith. Kantetul Arroyo, coll. 3162, occasional.

S. acuminatus (Lagerh.) Chod. Kantetul Arroyo, coll. 3162, occasional.

S. dimorphus (Turp.) Kütz. Kantetul Arroyo, coll. 3162, rare.

S. opolensis v. *carinatus* Lemm. Kantetul Arroyo, coll. 3162, occasional.

S. quadricauda (Turp.) DeBréb. Kantetul Arroyo, coll. 3162, occasional.

Oedogoniaceae.

Bulbochaete sp. A fair quantity of material assignable to this genus grew on fibrous plant remains, not of plankton origin, in Lake Zotz, coll. 3290, but it was all sterile.

Oedogonium sp. Two species at least, respectively 37 μ and 11 μ diam., appeared in Lake Zotz, colls. 3289, 3290, but were probably not of plankton origin and were sterile.

Zygnemataceae.

Mougeotia sp. Infrequent sterile filaments, Lake Zotz, coll. 3290.

Spirogyra sp. Occasional filaments of a small species, sterile, Lake Petén, coll. 3161; Lake Zotz, coll. 3289.

Mesotaeniaceae.

Cylindrocystis diplospora near v. *major* W. West. The pyrenoids are rather elongate, not spherical as figured by the Wests (1904 p. 61, pl. 4). L. 109 μ , w. 48 μ , isth. 46.5 μ . Lake Zotz, coll. 3289, rare.

Desmidiaceae.

Cosmarium Botrytis Menegh., near v. *depressum* W. & G. S. West. Lake Zotz, rare in colls. 3289, 3290. L. 63 μ , w. 60 μ , isth. 14 μ .

C. difficile Lütkem., f. These small plants seemed near v. *sublaeve* Lütkem., but the scrobiculations were obscure. Lake Zotz, coll. 3289. L. 29 μ , w. 17 μ , isth. 5.7 μ .

C. granatum DeBréb. Lake Zotz, colls. 3289 common, 3290 infrequent. L. 40 μ , w. 25 μ , isth. 7 μ ; punctulations often very obvious.

C. guatemalense n. sp. Fig. 1: 1—3. Of moderate size, in face view the semicells rather broadly oval, polar region depressed, sides rounded, sinus closed within, open without, wall thick; the face of each semicell centrally a little swollen with many large shallow pits which may be somewhat scattered or more characteristically in 5—7 irregular longi-

tudinal rows between which the membrane is perforated by numerous small pores and is slightly thickened outwardly into irregular low ridges; above this facial area arches a row of widely conical rounded or acute projections which may be separate or fused into a serrated ridge, where, in the intervals between the teeth, there are very large and distinct pores; in the middle line each side of the semicells shows about 4 blunt conical projections and toward the face a submarginal row of 2—4 additional but less distinct; in polar aspect oval with a few conical projections on the ends, the arched suprafacial row showing as marginal or submarginal; in end view the semicells subspherical, somewhat truncate, the projections of the suprafacial row more or less pronounced, sometimes extending beyond the facial curve, sometimes less prominent, but increasing the truncate aspect. L. 59—69 μ , w. 48—56 μ , th. 34—40 μ , isth. 12—14 μ .¹ Lake Zotz, coll. 3284, infrequent, 3286 frequent, 3287 occasional, 3289 (type) very common, 3290 rare. Types in herb. Univ. Michigan, and of the author.

This alga resembles somewhat *Xanthidium paraguayense* Borge (1903 p. 104, pl. 4, fig. 3). It is smaller, has less spinelike projections and the face of the cell is differently ornamented. In the same paper BORGE described *X. ornatum* with yet longer spines, but later (1918 p. 37) he transfers this to *Cosmarium* as *C. horridum*, nevertheless retaining *X. paraguayensis* in *Xanthidium* (1925 p. 35). It is very remarkable how similar to this *Xanthidium* is his *Cosmarium paraguayense* (BORGE 1903 p. 89, pl. 2, fig. 16). Perhaps they are not distinct. The ornamentation is the same as that of *X. paraguayense*, but the cells are a little smaller and the projections less spinelike. The writer feels that his is a related plant and that it belongs in the genus *Cosmarium*. NORDSTEDT (1870 p. 208, pl. 3, fig. 21) describes *C. urnigerum* with similarly placed projections and facial pores in rows, but with considerable specific differences from the Guatemalan plants.

C. Lundellii Delp., approaching v. *ellipticum* W. West. The plant appearing in coll. 3289, Lake Zotz, appears to be rather small for this northern form. L. 58 μ , w. 41 μ , isth. 12 μ .

C. margaritatum f. *minor* (Boldt) W. & G. S. West. Frequent in Lake Zotz, coll. 3289. L. 52 μ , w. 48 μ , isth. 15 μ .

C. moniliforme v. *limneticum* W. & G. S. West. Lake Zotz, coll. 3289, rare. L. 46 μ , w. 24 μ , isth. 12 μ .

C. ornatum Ralfs. Lake Zotz, coll. 3289, rare. L. 28 μ , w. 30 μ , isth. 9 μ .

C. Portianum Archer. Lake Zotz, coll. 3289, occasional; 3290 frequent. Somewhat large for the species as usually reported. L. 48 μ , w. 35 μ , isth. 12 μ , th. 23 μ .

C. protractum (Näg.) DeBary, f. Lake Zotz, coll. 3289, rare. These plants differed from the species chiefly in the presence of a nodule very close

¹ *Cosmarium guatemaleense* spec. nov. — Cellulae paululo longiores quam latiores, media parte alte constrictae, sinu intus linearis; semicellulis sub-ellipticis, aspectu polari ovalibus, a latere visis rotundato-truncatis, lateraliter late rotundatis, marginibus ambolus papillas 4 conicas ferentibus; ad semicellulæ centrum excavationibus latis haud profundis 4—7-seriatim ordinatis inter costas poriferas, poris parvis.

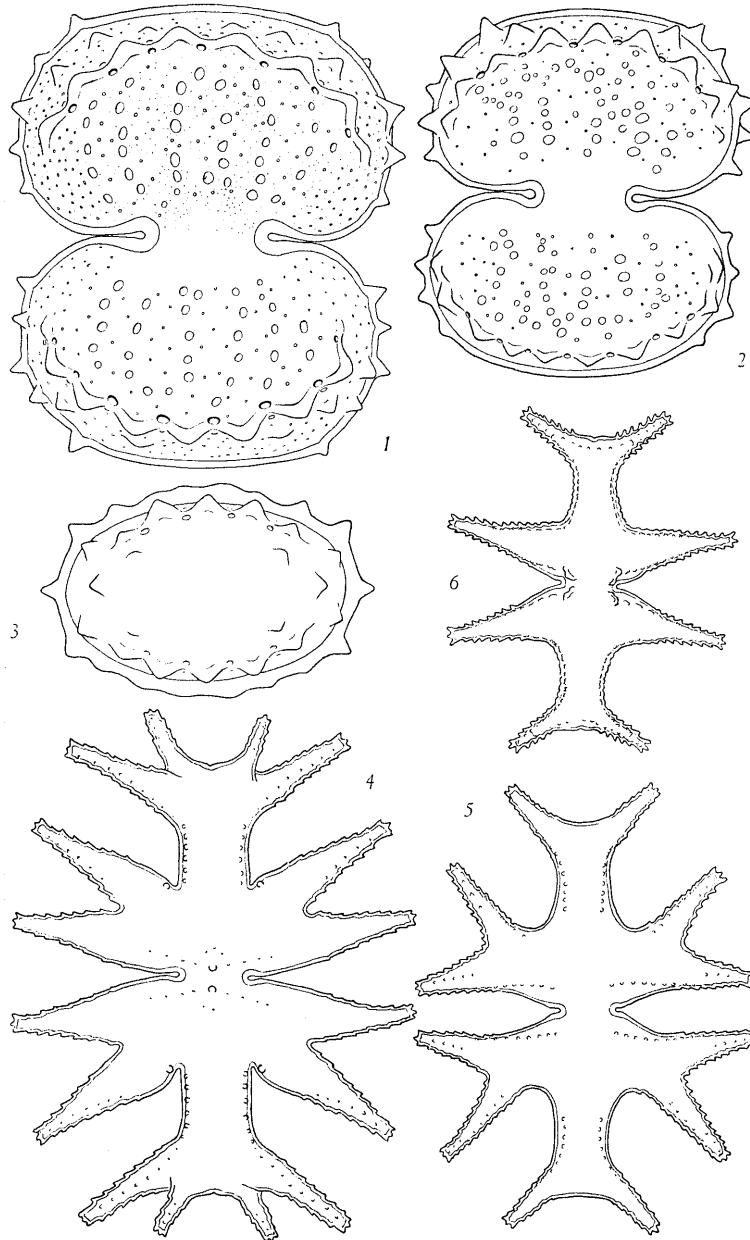


Fig. 1: 1—3. *Cosmarium guatemalense*. $\times 940$. 2 $\times 760$. 3, polar aspect $\times 760$.
 4. *Micrasterias Mahabaleshwarensis* $\times 380$. 5. *Micrasterias ringens* $\times 380$.
 6. *Micrasterias tropica* v. *dentata* $\times 380$.

to the isthmus on each face in the median line. L. 63—69 μ , w. 58—69 μ , isth. 11.5 μ , w. polar lobe 22—23 μ , th. 34 μ .

C. pseudoconnatum Nordst. These plants were a little larger than as originally described (NORDSTEDT 1870 p. 214, pl. 3, fig. 17), and near Borge's *f. paulo major* (1903 p. 93). The wall was very faintly punctulate and the chromatophores somewhat fibrate as BORGE (1903 pl. 3, f. 6) figures them. Lake Zotz, coll. 3289, rare. L. 54 μ , w. 38 μ , isth. 35 μ .

C. Quadrum Lund. Lake Petén, coll. 3110, rare; Lake Zotz, colls. 3284, 3286, both rare, 3289, 3290, both common. L. 51 μ , w. 46 μ , isth. 19 μ , th. 20 μ . Walls thick, lateral margins straight, more broadly rounded toward the pole than at the isthmus, the sides of opposite semicells aligned or meeting at an angle of about 345°. In polar view the sides appeared markedly flattened.

C. Regnesi Reinsch, f. Cells a little large, angles truncate and a little produced, polar area retuse, face of the semicells apparently smooth. L. 14 μ , w. 13 μ , isth. 4 μ . Lake Zotz, coll. 3289, rare.

C. reniforme v. *elevatum* W. & G. S. West. Lake Zotz, coll. 3289 frequent. L. 48 μ , w. 31 μ , isth. 11 μ , th. 21 μ .

C. scrobiculosum Borge. Fig. 2: 1. In the original discussion of this species (BORGE 1903 p. 87) the ornamentation is treated as consisting of warts separated by scrobiculations. The scrobiculations are deep, sharp and pore-like; the membrane between them is hardly arched at all in these Petén specimens, and certainly there is nothing warted about the specimens. Nevertheless the similarity to BORGE's figures and accord with his measurements makes the identification certain. His isthmus measurement does not agree well with his figure; the Petén specimens agree better with the figure in this respect. L. 71—74 μ , w. 50—53 μ , isth. 18.5 μ , th. 36—40 μ .

Desmidium Aptogonum v. *acutus* Nordst. Lake Petén, coll. 3107, filaments rare. L. 20 μ , w. 36 μ .

Hyalotheca dissiliens (Wm. Sm.) DeBréb. Lake Petén, colls. 3107, 3109 both rare, 3110 frequent filaments; 3284, 3287 both rare, 3289 infrequent.

Micrasterias Mahabaleshwarensis Hobs. Fig. 1: 4. Details of the ornamentation are uncertain on the figures given by HOBSON (1863 p. 168), but the Petén form must be very close to the type in shape. In size it is rather larger than most recorded forms, even the Swedish specimens (HOBSON 1863 p. 168; WALLICH 1860 p. 277 as *M. morsa* var. δ ; LUNDELL 1871 p. 15; TURNER 1892 p. 95). L. 236 μ , w. 179 μ , isth. 22 μ , w. base polar lobe 23 μ . Lake Petén coll. 3110 rare; Lake Zotz colls. 3284, 3286 infrequent, colls. 3287, 3289 frequent.

M. pinnatifida (Kütz.) Ralfs. Lake Petén, colls. 3107, 3110, both rare. L. 69 μ , w. 75 μ , isth. 11 μ , w. base polar lobe 11 μ , w. tip polar lobe 50 μ .

M. radiata Hass., f. Differing little from the ordinary form, but the ends of the arms very slightly inflated at the forked tips. L. 162—172 μ , w. 150 μ , th. 34 μ , isth. 15 μ , w. base polar lobes 21 μ . Lake Petén colls. 3107, 3110 both rare; Lake Zotz coll. 3284 occasional, 3286 infrequent, 3287, 3289 occasional, 3290 rare.

M. radiososa v. *ornata* Nordst. Frequently deformed and encrusted, in this

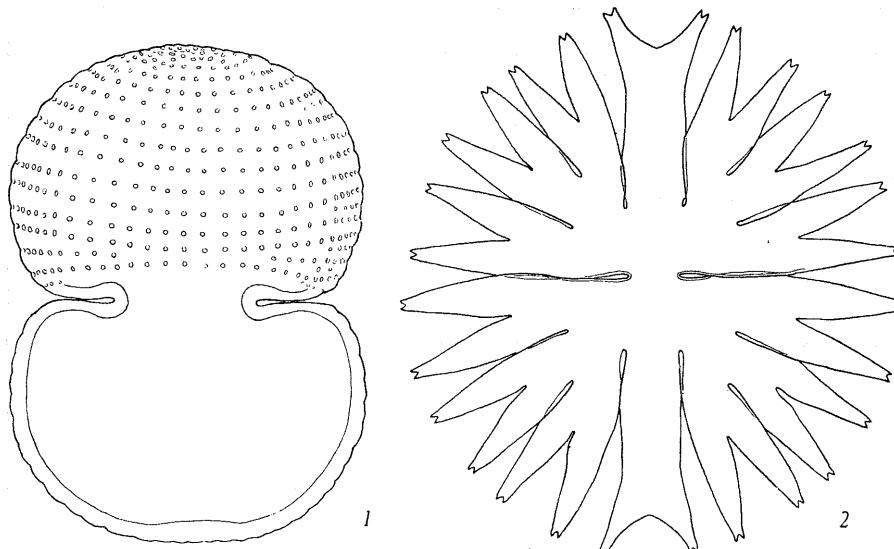


Fig. 2: 1. *Cosmarium scrobiculosum*, cell showing characters of ornamentation, $\times 760$. 2. *Micrasteris Torreyi*, cell showing lobulation, $\times 184$.

differing from the other species of *Micrasterias* in these collections. The plants are larger than described for the type, and the radial segments less undulate. L. 217—252 μ , w. 198—228 μ , isth. 18—25 μ , w. base polar lobe 20 μ . Lake Zotz, colls. 3284, 3287, 3289, in each rare.

M. ringens Bailey. Fig. 1: 5. Very similar to *M. Mahabuleshwarensis* except for the omission of the oblique secondary polar lobes. The sinus is rather open and the row of little spines does not continue across the midline near the isthmus. This is undoubtedly close to BAILEY's plant (1851 p. 37, pl. 1, fig. 11) though the polar lobes are more transversely placed in his specimens. The var. *serrulata* Wolle (1892 p. 123, pl. 39, fig. 1, 2, pl. 47, fig. 15) is probably not essentially different from the species. L. 149 μ , w. 115 μ , isth. 17 μ , min. w. of polar lobe 17 μ . Lake Petén, coll. 3110, rare.

M. Torreyi (Bailey) Ralfs. Fig. 2: 2. These plants differ from any of WOLLE's figures in that all lobes are bidentate at the tips (1892 p. 118, pl. 34, figs. 1—8); RALFS' copy of BAILEY's drawing (1848 p. 210, pl. 25, fig. 5) shows the polar lobes and intermediate lateral lobes simple; SMITH (1924 p. 49, pl. 62, fig. 2) shows highly irregular lobulation. L. 383 μ , w. 367 μ , isth. 18 μ , w. base polar lobe 33 μ . Lake Zotz, coll. 3289, very infrequent.

M. tropica Nordst., v. *dentata* var. nov. Fig. 1: 6. These Petén specimens differ from the figure of WALLICH (as *M. expansa* var. 1860 p. 276, pl. 13, fig. 9) and TURNER (1892 p. 90, pl. 5, fig. 1) in that the rows of little spines do not cross the middle line near the isthmus, but terminate near the sinus apex in large, rather truncate teeth.¹ NORDSTEDT's figure (1870 p. 219,

¹ *M. tropica* var. *dentata* var. nov. — *Planta a forma speciei typica differt spinulis parvis prope isthnum certo nullis sed pro his cum dentibus magnis utrinque prope sinus apicem praeditis.*

pl. 2, fig. 15) is of the polar aspect only, but he refers to WALLICH (*loc. cit.*). This variety is similar to, but larger than, *M. tropica* v. *gujanense* Raciborski (1895. Die Desmidieenflora des Tapacoomasees. Flora 81: 30—35, pl. 3/4, fig. 15), and it has more divergent lateral arms and only one row of tiny teeth on each face near the polar area. L. 103—126 μ , w. 97—108 μ , isth. 17 μ , w. tip of polar lobe 50—56 μ , narrowest w. of polar lobe 17 μ , th. 28—30 μ . Lake Zotz, colls. 3286 rare, 3284 and 3289 occasional. This, *M. ringens* and *M. Mahabulleshwarensis* certainly give the impression of being closely related, but no intergrades were found and they have long been recognized as independent species.

Onychonema laeve Nordst. L. 13 μ , w. without spines 18.5 μ , isth. 3.5 μ . Lake Zotz, colls. 3284 filaments rare, 3286 occasional, 3287 frequent, 3289, 3290 both occasional.

Pleurotaenium eugeneum (Turn.) W. & G. S. West, f. This plant shows too many apical granules for *P. Ehrenbergii*, which it otherwise resembles, and is rather small for *P. eugeneum*. The wall was very faintly rugulose, with one clear and 1—2 fainter basal undulations. WEST (1914 p. 1032) describes a slender form from Colombia. L. 478—540 μ , isth. 20 μ , w. basal swelling 31—36 μ , w. pole 22—26 μ , w. middle of semicell 28 μ . Lake Zotz, colls. 3286, 3287, 3289, in each rare.

Staurastrum dubium West, f. L. 27 μ , w. 35 μ , isth. 10 μ . Lake Zotz, colls. 3284 rare, 3286 occasional, 3289 rare, 3290 infrequent.

S. leptocladum Nordst. Fairly close to the plant figured by NORDSTEDT (1870 p. 228, pl. 4, f. 57). L. 40 μ , w. 81 μ , isth. 4.5 μ . Lake Zotz, coll. 3289, rare.

S. Rotula Nordst. These plants agree excellently with the original figures of NORDSTEDT (1870 p. 227, pl. 4, fig. 38), but are somewhat smaller than he describes (L. 48 μ , s. 77—96 μ). L. 35 μ , w. 70 μ , isth. 8 μ . Lake Petén colls. 3107 occasional, 3109 infrequent, 3110 frequent, 3161 very common; Lake Zotz colls. 3286 common, 3289 very frequent, 3290 infrequent.

S. orbiculare v. *depressum* Roy & Biss., f.? L. 27 μ , w. 24 μ , isth. 11 μ . Lake Zotz colls. 3289 frequent, 3290 occasional.

S. setigerum Cleve. L. 40 μ , w. max. 63 μ , w. body 43 μ , isth. 12 μ . Lake Petén, coll. 3110 rare. Lake Zotz, coll. 3289 rare.

S. cuspidatum v. *divergens* Nordst.? L. 17 μ , w. max. 18 μ , w. body 12 μ , isth. 3.5 μ . Lake Zotz, coll. 3289, rare.

S. pseudosebaldi v. *unguiculatum* Borge? L. 45 μ , w. 75 μ , w. above isthmus 14 μ , isth. 8 μ . Lake Zotz, coll. 3284, 3286 both infrequent; coll. 3287, 3289 rare.

S. Sebaldi v. *ornatum* Nordst. L. 57 μ , w. 103—109 μ , isth. 22 μ . Lake Zotz, colls. 3284, 3287, 3289, in each frequent.

Xanthidium antilopaeum v. *canadense* Josh. Our plants are very much like those figured by BORGE (1925 p. 35, pl. 4, figs. 6—8), but are a little smaller and the spines a little shorter in proportion. However, the faces of the cells are unarmed. L. body 60 μ , l. over spines 91 μ , w. body 62—63 μ , w. over spines 105—110 μ , th. 37 μ , isth. 29 μ . Lake Zotz, coll. 3289, rare.

Euglenophyceae.

Euglena sp. It is possible that this genus was originally common in these samples, but that the cells have been destroyed by the preservative. Occasional cells of an *Euglena* were found in Kantetul Arroyo.

Phacus sp. Lake Petén, coll. 3110, rare.

P. longicauda (Ehrenb.) Dujard. Lake Zotz, coll. 3289, rare.

P. pyrum (Ehrenb.) Stein. Lake Zotz, coll. 3289, rare.

Xanthophyceae.

Botryococcus Braunii Kütz. This plant was often a dominant constituent of the flora. Lake Petén, colls. 3107, common and dominant, 3109 frequent, 3110 infrequent; Copo Aguada, coll. 3070, common and the only element in the phytoplankton, 3686, abundant, small; Lake Zotz, 3286 common, 3289 dominant.

Bacillariophyceae.

No attempt was made to identify the diatoms in these samples; they were a very minor element indeed. However, the one mentioned here was worthy of record as it is so commonly a characteristic plankton element elsewhere.

Melosira granulata Ehrenb. Kantetul Arroyo, frequent filaments, coll. 3162.

Bibliography.

- BAILEY, J. W. 1851. Microscopical observations made in South Carolina, Georgia and Florida. Smithson. Contr. Knowl., 2(8): 1—48. 1850.
- BARTLETT, H. H., STANLEY, P. C., MAINS, E. B., HEDRICK, J., TAYLOR, W. R., MORTON, C. V., SWALLEN, J. R., LEONARD, E. C. and KILLIP, E. P. 1935—1936. Botany of the Maya area, Miscellaneous Papers I—XIII. Carnegie Inst. Washington Publ. 461. 328 pp.
- BORGE, O. 1903. Die Algen der ersten Regnellschen Expedition, II. Desmidaceae. Ark. Bot., 1(4): 71—138.
- 1918. Die von Dr. A. Löfgren in São Paulo gesammelten Süßwasseralgen. Ark. Bot. 15(13): 1—108.
- 1925. Die von Dr. F. C. Hoehne während der Expedition Roosevelt-Rondon gesammelten Süßwasseralgen. Ark. Bot. 19(17): 1—56.
- CLARK, H. W. 1908. The holophytic plankton of lakes Atitlán and Amatitlán, Guatemala. Proc. Biol. Soc. Washington 21: 91—106.
- HOBSON, J. 1863. Notes on Indian Desmidiae. Quart. Jour. Micros. Sci. 1863: 168—170.
- LUNDELL, C. L. 1937. The vegetation of Petén. Carnegie Inst. Washington Publ. 478. 244 pp.
- LUNDELL, P. M. 1871. De Desmidaceis, quae in Suecia inventiae sunt, observationes criticae. Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsala. iii, 8: 1—100.

- NORDSTEDT, C. F. 1870. Desmidiaceae, in E. WARMING, *Symbolae ad floram Brasilie centralis cognoscendum, Particula V.* Vidensk. Medd. Naturhist. Foren. Kjøbenhavn. 1869 (14—15): 195—234.
- 1877. Nonnullae algae aquae dulcis brasiliensis. *Öfvers. Kongl. Vetensk.-Akad. Förhandl.* 1877 (3): 15—28.
- PEARSE, A. S., CREASER, E. P., and HALL, F. G. 1936. The cenotes of Yucatan, a zoölogical and hydrographic survey. Carnegie Inst. Washington. Publ. 457. 304 pp.
- RALFS, J. 1848. The British Desmidiaceae. London. 226 pp.
- SHATTUCK, G. C., and others. 1933. The peninsula of Yucatan: medical biological, meteorological and sociological studies. Carnegie Inst. Washington. Publ. 431. 576 pp.
- SMITH, G. M. 1920, 1924. Phytoplankton of the inland lakes of Wisconsin. I, Myxophyceae, etc. II, Desmidiaceae. Wisconsin Geol. Nat. Hist. Surv. 57 (1): 1—243. 57 (2): 1—227.
- TILDEN, J. E. 1908. Notes on a collection of algae from Guatemala. Proc. Biol. Soc. Washington. 21: 153—156.
- TURNER, W. B. 1892. Algae aquae dulcis Indiae orientalis. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 25 (5): 1—187.
- WALLICH, G. C. 1860. Descriptions of Desmidiaceae from lower Bengal. Ann. and Mag. Nat. Hist. iii, 5: 183—197, 273—285.
- WOLLE, F. 1892. Desmids of the United States, and list of American Pediastrums. Second Edition. Bethlehem, Pa.
- WEST, W. and G. S. A monograph of the British Desmidiaceae. I, 1904; II, 1905; III, 1908; IV (1911), 1912. Ray Society, London.
- WEST, W., WEST, G. S., and N. CARTER. A monograph of the British Desmidiaceae. V, 1923. Ray Society, London.

The heterotrichous habit.

By F. E. FRITSCH.

One of the significant advances in our knowledge of the comparative morphology of the Algae, which has also contributed to a clearer taxonomy of the simpler forms, is the recognition of the far-going parallelism that exists between the simpler types of plant-body in the diverse classes (12, cf. also 2). The degree of parallelism is often striking, and it indicates that in the evolution of the cellular plant progression has taken place along much the same lines in each of the several classes of Algae at present distinguished. Less attention has been paid to the existence of a parallel development among the more advanced types of multicellular body to be found among the Algae. Yet, here too, the same phenomenon, indicating a general trend in the evolution of the vegetative body is abundantly evident. Of special importance in this connection is that type of organisation which I have designated by the name heterotrichous (2, p. 111) and with whose varied development and evolutionary significance the present article deals.

The simplest and probably the most primitive type of heterotrichous habit is that presented by the heterotrichous filament, well exemplified by *Stigeoclonium* and *Trentepohlia* (Chlorophyceae), *Ectocarpus* and *Sphaerelaria* (Phaeophyceae), *Erythrotrichia Boryana* and other species of this genus (Bangiales), and *Acrochaetium* (Florideae). In many, though not in all, species of the genera mentioned the plant-body is composed of two portions, — the one prostrate and serving as a means of attachment to the substratum, though usually composed of photosynthetic cells, the other arising from this creeping part and projecting freely into the water or air. For the sake of brevity these two parts of the thallus will, in the following, be spoken of as the prostrate and erect systems respectively. The former, which is usually the first-formed part of the plant (not e. g. in some species of *Acrochaetium*) and probably always extends by apical growth, may either appear as a limited system of loosely branched filaments (*Stigeoclonium tenue*,

many species of *Ectocarpus*), or the latter may be ramified to such an extent that they form a more or less compact stratum or even a one-layered disc in which, however, the filamentous construction generally remains recognisable (*Stigeoclonium farctum*, *Ectocarpus terminalis*, many species of *Sphaerelaria* and of *Acrochaetium*, e. g. *A. Daviesii*). Its degree of development, as compared with the erect system, varies greatly in different species, and in *Stigeoclonium*, and probably also in the other genera with a heterotrichous filament, even in different individuals under different habitat-conditions. Whatever may be the range in the individual species, it is certainly clear that in the genera named we have on the one hand species with a well-developed, often richly branched system of erect threads arising from a scantily developed prostrate system, and on the other hand species with an elaborate prostrate system bearing only few and often short erect threads which are little or not branched. Moreover, in certain species of these genera (probably in some species of *Stigeoclonium*, but more frequently in *Acrochaetium*, e. g. *A. parvulum*) the prostrate system is altogether lacking and the erect filaments are attached by special basal holdfasts or by rhizoids emanating from the lower cells.

In other words the Algae possessing heterotrichous filaments show a remarkable fluctuation in the relative development of the two parts in their diverse species, and the opposite tendencies thus indicated would appear in all the three classes involved to have been the starting-points for modifications leading to genera with markedly contrasting habits. Thus, among the allies of *Stigeoclonium*, there are a considerable number of genera in which the prostrate system alone or with but little remains of the erect system has been retained. Such are most species of *Coleochaete*, *Endoderma*, *Chaetonema*, *Aphanochaete*, *Pringsheimia*, etc. and indications are not wanting also in other respects that such genera are to be regarded as specialised. The sexual reproduction of *Aphanochaete*, *Chaetonema*, and *Coleochaete*, for example, is far more specialised than that of *Stigeoclonium*. Among the allies of *Ectocarpus*, *Streblonema*, *Ascocyclus*, and *Mikrosyphar* afford similar instances, while several of the minute epiphytic species of *Acrochaetium* (e. g. *A. Nemalionis*) exhibit the same phenomenon among the Red Algae (cf. also *Erythrocladia*, 14, p. 71, among *Bangiales*). Reduction of the erect and retention of the prostrate system is thus a very widespread evolutionary feature, probable parallels for which are to be met with also in other classes [*Heterococcus* (*Monocilia*) and *Heteropedia*

(13, p. 66) among *Heterocontae*; *Thallochrysis* among *Chrysophyceae*, see 3, p. 554].

A special development of the heterotrichous habit that is very widely distributed is that exhibited by the crust-forming types. Here we have a primary prostrate system, usually in the form of a compact disc with radiating filamentous structure, in which the majority of the cells, except at the extreme margin, produce often short, erect, little or not branched filaments with a marked tendency towards congenital fusion. A relatively simple type is seen in *Myrionema* (*Ectocarpales*)¹ and *Pseudulvella* (*Chaetophorales*) in which the upright threads, though numerous in the former, are independent of one another. But in most such forms there is complete cohesion of the upgrowing filaments so that a compact crust is formed. Examples are *Pseudopringesheimia* (*Chaetophorales*), *Ralfsia* and *Lithoderma* (*Ectocarpales*), *Hildenbrandia*, *Cruoriaceae*, *Squamariaceae*, and *Lithothamniaeae* (*Florideae*), and *Phaeodermatium* (*Chrysophyceae*). Moreover, such crusts are well exemplified in the series of the *Chamaesiphonales* (e. g. *Pleurocapsa*, *Oncobrysa*) among Blue-green Algae. The crust-forming types are probably a special development of the multiaxial construction referred to below.

On the other hand, in all heterotrichous series we find further developed the opposite tendency referred to above, viz. elimination of the prostrate and sole development of the erect system. This is seen in *Draparnaldia* and *Draparnaldiopsis* among *Chaetophorales* where the simple filamentous construction is retained, whilst in *Phaeophyceae* and *Rhodophyceae* such simple types are uncommon or lacking, since the upright habit is here usually combined with a higher degree of elaboration of the erect system. Of particular interest in this connection are the *Florideae*, where the heterotrichous habit is generally plainly visible in the young stages (4, 7) of *Nemalionales* (*Bonnemaisonia*, *Gloeosiphonia*), *Cryptonemiales* (*Halymenia*, *Dudresnaya*), is somewhat more obscured in many *Gigartinales* and *Rhodymeniales*, while in *Ceramiales*, as far as present evidence goes, growth is always erect from the first, although secondary dorsiventrality combined with a creeping habit is not uncommon. *Callithamnion* and its immediate allies are members of *Ceramiales* with essentially uniseriate filaments, but with an erect habit from the first, and in this respect they contrast markedly with many species of *Acrochaetium*. It may be noticed in

¹ Throughout this article the *Ectocarpales* are taken in the wide sense as defined by OLMANNS (10).

passing that the obvious heterotrichous habit of the species of *Rhodochorton* is another argument in favour of the reference of this genus to *Nemalionales*.

Thanks largely to the work of SAUVAGEAU (17, 18, 19) and KYLIN (8, 9) the early development of many *Ectocarpales* and *Sphacelariales* is now known, while BERTHOLD (1), KILLIAN (4) and KYLIN (7) among others have provided data for a number of the less specialised *Florideae*. There are few instances among *Ectocarpales* in which the germlings from the swarmers have not been found to consist of creeping threads with more or less numerous erect branches; they are usually described as ectocarpoid or myrionemoid. Wherever the development of the mature diploid plant has been studied, it primarily takes this form (cf. e. g. SAUVAGEAU, 15, on *Castagnea Zosterae*) and the massive plant-bodies seen in such families as *Mesogloeaceae*, *Leathesiaceae*, and *Punctariaceae* appear practically in all cases as an elaboration of the erect system of a primary heterotrichous filament. It is by the further development of one (*Mesogloea*, *Spermatochnus*) or of a group of the erect filaments (*Castagnea*) that the mature thallus is built up.

It will be familiar that SAUVAGEAU (16) has shown that the majority of the larger *Ectocarpales* persist during the period of absence of the macroscopic plant in the form of such minute heterotrichous filaments. These he designates by different names according to their further development. When the swarmers from the plurilocular sporangia which they bear exhibit sexual fusion, he speaks of the structures in question as *protothalli*. When there is no evidence of sexuality on the part of these swarmers, the filamentous stages, whether derived from the swarmers of the plurilocular or unilocular sporangia of the macroscopic (diploid) plant, are designated as *plethy smothalli*. Where such stages give rise to a new macroscopic plant as a lateral outgrowth, i. e. vegetatively, they are termed *proto nemata*; such stages may at the same time bear and reproduce with the help of plurilocular sporangia. While fully recognising the scientific importance of his discovery, it appears to me that, in defining these categories in this way, SAUVAGEAU has confused the issue.

Heteromorphic alternation is now established for certain members of diverse families of the more advanced *Ectocarpales*. The data are by no means always complete, but enough is known to make the alternation reasonably certain; in five of the species concerned the occurrence of reduction in the unilocular sporangium has been established and the gametophyte is invariably a small filamentous form

of an ectocarpoid habit. It is certainly not unreasonable to suppose that in other members of the families in question reduction also occurs in the unilocular sporangia of the macroscopic plant and that the filamentous stages produced from the swarmers of these sporangia are to be regarded as gametophytes, i. e. prothalli in SAUVAGEAU's sense. I have little doubt that this interpretation should be extended to all *Ectocarpales* except where there is decided evidence to make it doubtful (e. g. *Striaria attenuata*). Similar views have frequently been expressed by KYLIN.

In this connection it is noteworthy that, wherever the fate of the swarmers from unilocular sporangia has been followed among the more specialised *Ectocarpales*, the resulting prothalli bear plurilocular sporangia only. Frequently, however, the swarmers from these sporangia have failed in cultures to afford any evidence of sexuality, but have germinated direct to give similar minute filamentous stages with plurilocular sporangia, and in certain species several generations of these have been obtained. These are some of the plethysmoothalli of SAUVAGEAU. They are, however, in my opinion quite different in nature from the plethysmoothalli originating from the swarmers of the plurilocular sporangia of the macroscopic sporophyte (cf. below) and should to my thinking be regarded as potential gametophytes (prothalli). It is possible that, as in cultures, extensive apogamous development of the gametes they bear may take place in nature, leading to the production of a succession of gametophytes of which the ultimate ones form gametes capable of sexual fusion resulting in the establishment of the diploid plant. Perhaps this is one means of perpetuation during the period of absence of the macroscopic plant.

The fact, however, that sexual fusion has so rarely been observed in cultures cannot be taken as a definite indication of its scarcity or non-occurrence in nature, since the conditions in cultures of marine Algae are only too likely frequently to be abnormal. Attention may be drawn to the fact that SAUVAGEAU (17, p. 385) failed to observe sexual fusion in *Asperococcus bullosus*, but this has since been established (5), and the same is true of *Mesogloea vermiculata* (11, p. 36). There may be some factor, at present unknown, conditioning sexual fusion or apogamous development of the gametes in the *Ectocarpales*.

It is a familiar fact that the macroscopic (diploid) plant in *Ectocarpales* often bears both plurilocular and unilocular sporangia and, on the basis of present evidence, the swarmers liberated from the

former must be diploid and will give rise only to diploid stages. There is a distinct tendency in some of these forms to eliminate the plurilocular sporangia on the sporophyte, as in *Nemacystus divaricatus*, *Spermatochonus paradoxus*, *Dictyosiphon foeniculaceus*, etc. This tendency is significant, since it marks a trend towards the condition attained among the higher *Phaeophyceae* where the sporophytes bear unilocular sporangia only. The diploid swarmers from the plurilocular sporangia of the sporophyte in *Ectocarpales* give rise to minute filamentous stages, quite similar to the gametophytes dealt with above. Their diploid character is *inter alia* indicated by the fact that, although many have been studied, sexuality has never been reported on the part of the swarmers which they produce. It is for these probably diploid filamentous stages that in my opinion the term *plethysmothallus* should be reserved. As a general rule they bear plurilocular sporangia, from which a succession of such presumably diploid plantlets can be produced, but they may also bear unilocular sporangia (*Litosiphon pusillus*, *Myriotrichia*). Moreover, and this is very significant of their diploid nature, such ectocarpoid stages, produced from the swarmers of the plurilocular sporangia of the macroscopic plant, have quite commonly been found to give rise sooner or later directly to a new sporophyte. In cultures one, therefore, either obtains a succession of these plethysmothalli or sporophytes are produced at an early stage. Which of these two occurs, no doubt depends not only on the season of the year in which the cultures are undertaken, but also, and perhaps more generally, on conditions in the cultures being suitable for the development of the macroscopic plant.

In some instances it has been found that the plethysmothallus gives rise to the macroscopic plant without itself producing any reproductive organs, and here SAUVAGEAU speaks of a protonema. The adult thallus is, however, merely as in all other instances among *Ectocarpales* an erect branch (or branches) of the primary heterotrichous filament constituting the so-called protonema. It does not differ in origin where the plethysmothallus bears plurilocular sporangia at the same time as it gives rise to the macroscopic plant. I am of the opinion that these differences are fortuitous, that the plethysmothallus may or may not bear reproductive organs according to circumstances, and that no importance is to be attached to such differences.

The diploid plethysmothallus is to be regarded as a sporophyte which remains for long periods arrested at the juvenile ectocarpoid stage, during which it can multiply by swarmers from plurilocular

sporangia; similarly, it may continue to form such swarmers on the primary filaments, when some of its erect branches are developing into an adult sporophyte. The succession of plants formed from the diploid swarmers of the plurilocular sporangia of an *Ectocarpus siliculosus* or other simple filamentous form are just as much plethysmothalli, but here owing to the non-elaboration of the diploid plant there is in general complete morphological identity. In other words, the primary condition in practically all *Ectocarpales* is a heterotrichous filament. This represents the final stage in the gametophyte (except in a few isomorphic types, e. g. *Nemoderma*) and in many plethysmothalli, but it gives rise by more or less marked elaboration of the erect system to the large sporophyte found in many genera. In *Desmarestia* (20) and the *Laminariales* the gametophyte is similarly an ectocarpoid heterotrichous filament, although in the sporophytes all traces of the prostrate system have disappeared. The obvious conclusion to be drawn from these facts, viz. that in all *Phaeophyceae* the two alternating generations are descended from an isomorphic ancestry, cannot be pursued further here.

The fact that among *Phaeophyceae* the heterotrichous habit forms the starting-point for all the later evolutionary development is equally patent among *Florideae*. The presence of a distinct prostrate system in the early stages of development of most *Nemalionales* and *Cryptonemiales* has already been mentioned. In the production of the mature thallus, just as in *Ectocarpales*, a single (uniaxial types) or several (multiaxial types) filaments of the erect system are involved. This is the only essential difference between the two types of construction; OLTMANNS (10, p. 254) has already drawn attention to the fundamental resemblance between the early stages of the multiaxial *Platoma* (6, p. 199, fig. 15) and the uniaxial *Gloeosiphonia* (10, fig. 464), and many other similar instances could be found (cf. *Halymenia* and *Dudresnaya*, 4, fig. 7, 8). The so-called *Chantransia*-stages of *Batrachospermum* and *Lemanea* are likewise heterotrichous, and the only important difference in development, as compared with other related *Florideae*, lies in the fact that the adult thallus is usually (not always) a lateral branch of an erect thread, whereas the threads forming the mature thalli of most of the less specialised *Florideae* are generally direct outgrowths of the prostrate system. Commonly, however, the latter bears erect threads other than those which develop into the mature thallus and in a considerable number of forms it produces asexual reproductive organs. The parallel with the early filamentous stages of many *Ectocarpales* is obvious.

The heterotrichous habit is thus widely spread in *Chlorophyceae*, *Phaeophyceae* and *Rhodophyceae*, in each of which it appears in a number of different developmental forms, while in several other classes of Algae it is also recognisable, although there exemplified only in certain of its manifestations. I have endeavoured to show that this habit underlies the construction of the less specialised Brown and Red Algae, and that it must be regarded as the starting-point for the entire evolution of these two classes. The simpler members of *Ectocarpales* on the one hand, and of *Nemalionales* and *Cryptonemiales* on the other hand, obviously show a marked degree of parallel in these respects, both with one another and with the *Chaetophorales* among *Chlorophyceae*. It is the appearance of the heterotrichous habit in the last-named order that has led me to separate it from the *Ulotrichales*, and I am of the opinion that such a contrast must be of taxonomic importance, in view of the significance of this habit in the other great classes of Algae. The many points of resemblance between the less specialised members of *Ulotrichales* and *Chaetophorales* no doubt imply a relationship and possibly a common origin (3, p. 249), and it is remarkable that forms comparable to the simplest *Ulotrichales* are not found either in *Phaeophyceae* or *Rhodophyceae* (although there is parallel with the *Ulvaceae*).

In conclusion it may be emphasised that the heterotrichous habit marks a very significant evolutionary step among the Algae, representing the highest stage reached among *Chlorophyceae* and, in its simpler manifestations, the most primitive stage among *Phaeophyceae* and *Rhodophyceae*. It has clearly led to the evolution of contrasting erect and prostrate types, sometimes found even in the two phases of the same plant, and it may well have been the starting-point for the evolution of the higher terrestrial plants.

Literature.

1. BERTHOLD, G., 1884. Die Cryptonemiaceen des Golfes von Neapel, etc. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, etc., 12.
2. FRITSCH, F. E., 1929. Evolutionary Sequence and Affinities among Protophyta. Biol. Reviews, 4, 103—151.
3. —, 1935. The Structure and Reproduction of the Algae. Vol. I.
4. KILLIAN, K., 1914. Ueber die Entwicklung einiger Florideen. Zeitschr. f. Bot., 6, 209—278.
5. KNIGHT, M., BLACKLER, M. C. H., and PARKER, M. W., 1935. Notes on the Life cycle of Species of *Asperococcus*. Trans. Liverpool Biol. Soc., 79—97.
6. KUCKUCK, P., 1912. Ueber *Platoma Bairdii* (Farl.) Kck. Wiss. Meeresunters., N. F., 5, Abt. Helgoland, 187—204.

7. KYLIN, H., 1917. Ueber die Keimung der Florideensporen. *Arkiv f. Bot.*, **14**, No. 22.
8. —, 1933. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. *Lunds Univers. Årsskr.*, N. F., II, 29, No. 7.
9. —, 1934. Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte einiger Phaeophyceen. *Ibid.*, II, 30, No. 9.
10. OLTMANNS, F., 1922. Morphologie und Biologie der Algen. Zweiter Band.
11. PARKE, M., 1933. A Contribution to Knowledge of the Mesogloeaceae and associated Families. *Publ. Hartley Bot. Labor.*, No. 9.
12. PASCHER, A., 1914. Ueber Flagellaten und Algen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **32**, 136—160.
13. —, 1937. Heterokonten. *Rabenhorst's Kryptogamenflora*, **11**, Lief. 1.
14. ROSENVINGE, K. L., 1909. The marine Algae of Denmark. *K. Dansk. Vidensk. Selsk. Skrift.*, VII, 7.
15. SAUVAGEAU, C., 1927. Sur le *Castagnea Zosterae* Thur. *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, **24**, 369—431.
16. —, 1928. Sur les Algues Phéosporées à éclipse ou Eclipsiophycées. *Rec. Trav. Bot. Néerland.*, **25 A**, 260—270.
17. —, 1929. Sur le Développement de quelques Phéosporées. *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, **26**, 253—420.
18. —, 1931. Sur quelques Algues Phéosporées de la rade de Villefranche. *Ibid.*, **28**, 7—168.
19. —, 1936. Second Mémoire sur les Algues Phéosporées de Villefranche-sur-Mer. *Ibid.*, **33**, 117—204.
20. SCHREIBER, E., 1932. Ueber die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung der Desmarestiaceen. *Zeitschr. f. Bot.*, **25**, 561—582.

Studien über Entwicklung und Systematik in der Gattung *Enteromorpha*. II.

VON CARL BLIDING.

Enteromorpha prolifera J. Agardh erw.

Diejenigen Enteromorphen mit Zellen von mittlerer Grösse, die sich habituell *E. intestinalis* (L.) Link und *E. compressa* (L.) Grev. anschliessen, sich aber von diesen dadurch unterscheiden, dass ihre Zellen wenigstens in unteren Thallusteilchen eine deutlich reihenförmige Anordnung zeigen, sind in AHLNERS *Enteromorpha*-Monographie unter den Namen *E. compressa* (L.) Ahlner und *E. tubulosa* Kg (mit der Varietät *pilifera* Kg) zu finden. AHLNERS *compressa* umfasst sowohl einfache (b. *capillacea*) als auch proliferierende Formen (c. *racemosa* und d. *prolifera*).

In J. G. AGARDHS Ulvaceen-Abhandlung ist dieselbe *Enteromorpha*-Gruppe in folgenden in Schweden vorkommenden Arten eingeteilt: *E. flexuosa* (Wulf.) J. Ag., *E. tubulosa* Kg und *E. prolifera* (Fl. Dan.) J. Ag. AGARDH nimmt in seinem Synonymenverzeichnis (S. 129) AHLNERS *tubulosa* β *pilifera* als mit *E. prolifera* J. Ag. identisch auf.

Nach AGARDHS Beschreibung ist *flexuosa* unverzweigt, hat wohlgeordnete Zellen mit ein wenig verdickten Innenmembranen; *E. tubulosa* ist einfach oder durch Prolifikationen verzweigt, hat wohlgeordnete Zellen ohne verdickte Membranen; *E. prolifera* schliesslich unterscheidet sich nach AGARDH anatomisch von *tubulosa* hauptsächlich durch ihre kleineren in dem Hauptstamme fast ohne Ordnung liegenden Zellen.

Die meisten Algologen sind der AGARDHSchen Einteilung gefolgt, bei einigen sind jedoch *tubulosa* und *prolifera* zu einer Art geführt (z. B. REINBOLD S. 117, ROSENVINGE S. 960, HYLMÖ S. 9). HAMEL (S. 63) betrachtet *E. tubulosa* Kg und *E. flexuosa* J. Ag. (von HAMEL *E. compressa* var. *flexuosa* genannt) als identisch.

Ich habe früher eine Form der in Rede stehenden Gruppe hinsichtlich ihrer Entwicklung untersucht (1933 S. 240). Während der letzten

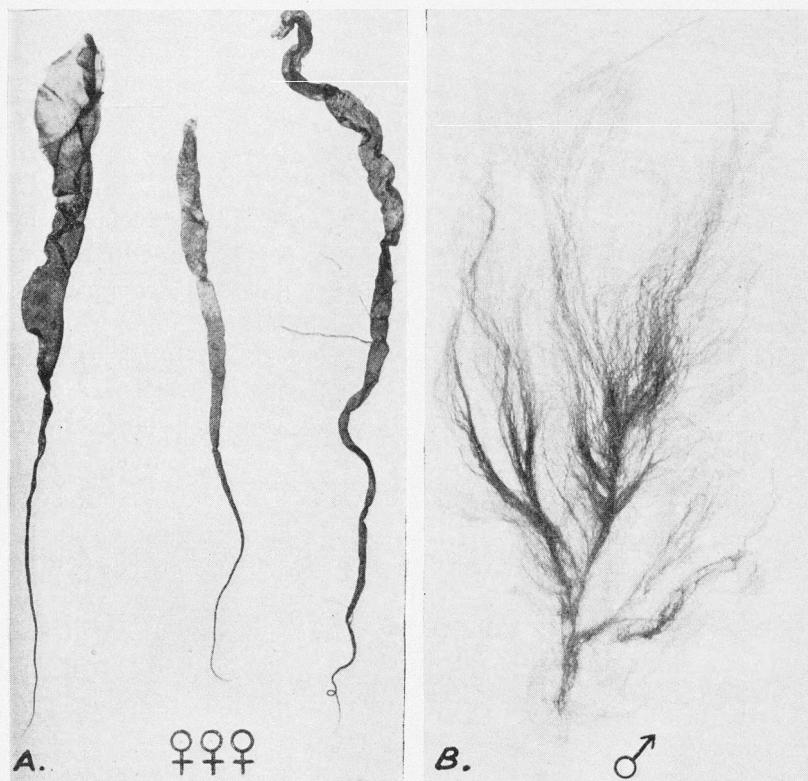


Fig. 1. *Enteromorpha prolifera*. A *flexuosa*-Form, 3 weibliche Pflanzen. — $0,78 \times$ nat. Grösse. B stark proliferirende Form, männliche Pflanze. — $0,64 \times$ nat. Gr.

Jahre habe ich dieser formenreichen *Enteromorpha*-Gruppe fortgesetzte Untersuchungen mit lebendem Material sowohl von der Westküste als von der Ostseeküste Schwedens gewidmet.

An der biologischen Station Kristineberg im Gullmarsfjord habe ich im Juni 1935 eine Form gefunden, die zusammen mit *intestinalis* in eutrophem Wasser wuchs, und habituell dieser Art sehr ähnlich war (Fig. 1 A). Die Exemplare waren einfach oder hatten kleine Prolifkationen. Die Zellen waren in dem unten meist sehr dünnen Stipes schön gereiht, auch in übrigen Thallusteilen waren sie in mehr oder minder deutlichen Reihen geordnet. Der scheibenförmige Teil war bis zu 15 mm breit, am Rande oft kraus und wellenfaltig (*flexuosus*).

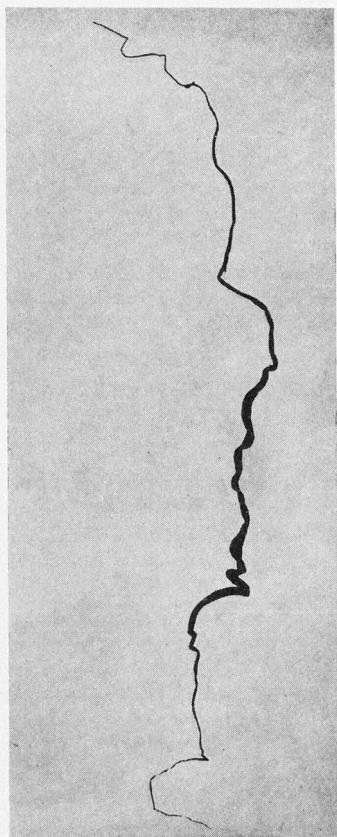


Fig. 2. *E. prolifera. tubulosa*-
Form. — $0,8 \times$ nat. Gr.

resultat, dass die habituell sehr ähnlichen *flexuosa* und *intestinalis* mit einander keine Zygote n bilden können.

Mit derselben *flexuosa*-Form und *E. prolifera* (Fl. Dan.) J. Ag., mit meinem Untersuchungsmaterial des Jahres 1933 identisch (BLIDING 1933 S. 240 beschrieben) und in demselben Lokal, Stockevik im Gullmarsfjord, gesammelt, wurden zu derselben Zeit Kopulationsversuche ausgeführt. Es erwies sich da, dass die *prolifera*-Form (Fig. 1 B) und die *flexuosa*-Form (Fig. 1 A) — so verschieden sie auch habituell waren — unter reger Gruppenbildung kopulierten und entwicklungsähnliche Zygote n reichlich bildeten.

Ich will hervorheben, dass meine *prolifera*-Form in anatomischer

Die zwei Wände der Scheibe waren nicht selten in der Mitte mit einander verwachsen (Fig. 3 E; Vgl. *E. Linza!*).

In dem AGARDHSchen *Enteromorpha*-System wäre diese Form zu *E. flexuosa* J. Ag. zu rechnen, in dem AHLNERSchen zu *E. compressa* Ahln. Meinen Untersuchungen nach ist sie mit Bestimmtheit mit Nr. 326 a und b, *E. compressa* (L.) Link (= *E. compressa* Ahln.), im Exsikkatwerk WITTROCK u. NORDSTEDTS identisch. Von KYLIN (1907 S. 8) sind auch diese Exsickat-Nummer unter *flexuosa* (Wulf.) J. Ag. aufgenommen. HYLMÖ (S. 7) führt Nr. 326 b zu *flexuosa* J. Ag., Nr. 326 a dagegen — weil sie unten ein wenig verzweigt ist — zu einer anderen Art.

Mein Material von dieser *flexuosa*-Form (= *E. flexuosa* J. Ag.) wurde auf ihre Fortpflanzungskörper untersucht. Es bestand aus männlichen, weiblichen und zoosporentragenden Pflanzen (Fig. 3). Die zusammen mit ihr wachsende *E. intestinalis* war auch fertil. Viele Versuchsserien (sie wurden auch mit Material von demselben Lokal im Juni und August 1938 wiederholt) ergaben als Re-

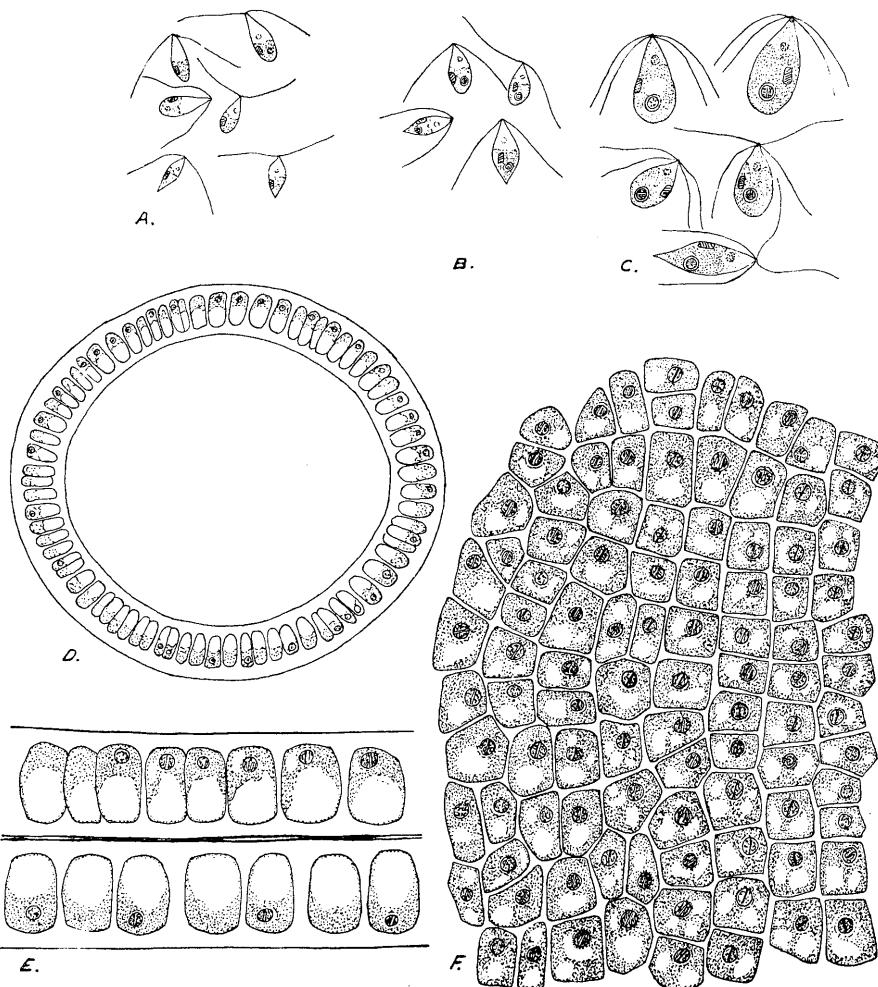


Fig. 3. *E. prolifera*. A ♂-Gameten. B ♀-Gameten. C Zoosporen. D Querschnitt durch den unteren Teil des Stipes. E Querschnitt durch den oberen Teil des Thallus. F Flächenansicht. — Vergr. A, B, C $\times 1040$, D $\times 230$, E—F $\times 690$.

Hinsicht genau mit der von AGARDH (l. c. S. 129) gegebenen Artbeschreibung von *prolifera* übereinstimmt. Sie ist auch mit der an der französischen Küste vorkommenden *E. prolifera* J. Ag. — wie sie unter dem Namen *E. compressa* var. *prolifera* von HAMEL beschrieben wurden — übereinstimmend.

Zwischen diesen zwei habituell extremen Typen — der *flexuosa*- und der *prolifera*-Form — habe ich alle Übergangsformen gesehen.

Von besonderem Interesse ist eine Zwischenform, die in Fig. 2 abgebildet ist. Sie ist einfach oder sehr schwach verzweigt. Von einem haarfeinen, langen, oft schraubenförmig gewundenen Stipes erweitert sich der Thallus zu einer Breite von etwa 1 mm und wird dann gegen die Spitze wieder dünner. Diese hohlcylindrische Form ist meiner Meinung nach *E. tubulosa* Kg (Tab. phyc. VI, Taf. 32, Fig. II) identisch. Ich habe sie auch in meinen Kulturen aus einer typischen *prolifera*-Form erhalten (1933 S. 243, Fig. 10). Diese *tubulosa*-Form kopuliert sowohl mit *flexuosa*- als *prolifera*-Formen.

Hinsichtlich ihrer Anatomie sind diese drei Formen und ihre Zwischenformen im wesentlichen übereinstimmend.

Die Zellengröße ist — innerhalb gewisser Grenzen — sehr variierend. Sogar bei demselben Exemplare können verschiedene Teile des Thallus eine überraschend wechselnde Zellengröße haben. Bei einem Exemplare von *flexuosa*-Typus waren die erwachsenen Zellen im unteren Teil der Scheibe etwa $9\text{ }\mu$ lang, im mittleren Teil etwa $14\text{ }\mu$. Als durchschnittlichen Wert eines grossen Materials habe ich die Zellengröße $12 \times 11\text{ }\mu$ erhalten. Oft sind die Zellen quadratisch (Fig. 3 F), etwa $10 \times 10\text{ }\mu$.

Für artentrennendes Merkmal hat AGARDH auch die Verdickung der Zellenmembranen gehalten. Ich bin indessen beim Züchten der Enteromorphen zu der Auffassung gekommen, dass die Dicke der Zellenwände sehr modifizierbar ist (vgl. HYLMÖ S. 10, BLIDING 1938 S. 85). Auch können die Wandverdickungen, wie die Fig. 3 D—E zeigt, sogar bei demselben Individuum zwischen $7\text{ }\mu$ (im unteren Teil des Stipes) und $2,5\text{ }\mu$ (im oberen, scheibenförmigen Teil) variieren. Im allgemeinen war in meinem Material von den drei Formen und ihren Zwischenformen die Dicke der Zellenwände im oberen Thallusteil $1,5—3\text{ }\mu$.

Es ergibt sich aus dem Obigen, dass mein Untersuchungsmaterial zu derselben Art geführt werden soll, für die der AGARDHSche Artenname *prolifera* am besten ist. Weil sie mit *E. intestinalis* (L.) Link, *E. compressa* (L.) Grev. und *E. clathrata* (Roth) J. Ag. nicht gekreuzt werden kann, muss ich sie als eine selbständige Art auffassen.

E. prolifera hat folgende Kennzeichen: Thallus hellgrün bis dunkelgrün, mit einem deutlichen Hauptstamm, der entweder einfach und dann oft breit ist oder mit Prolifikationen mehr oder minder reichlich besetzt; Stipes in der Regel fadenfein ausgezogen; Zellen von mittlerer Größe ($8—18 \times 7—13\text{ }\mu$),

mit 1 zentralen Pyrenoid, meist quadratisch oder rektangulär, im unteren Teil und in den Prolifikationen in deutlichen oft schräg verlaufenden Reihen, die im oberen Teil des Hauptstamms oft weniger deutlich sind; mit Generationswechsel, ♂-Gameten $5,7 \times 2,2 \mu$ (mittlere Grösse), ♀-Gameten $6,2 \times 2,9 \mu$ (m. Gr.), Zoosporen $9,1 \times 4,4 \mu$ (m. Gr.).

Sie umfasst: *E. prolifera* (Fl. Dan.) J. Ag., z. B. Nr. 13869 (Süsswasserform) in AGARDHS Herbarium; *E. flexuosa* (Wulf.) J. Ag., z. B. Nr. 13824 und 13818 in Ag. Herb.; *E. tubulosa* Kg, z. B. Nr. 13844 in Ag. Herb.; *E. intestinalis* (L.) Link f. *prolifera* Hauck S. 427; *E. compressa* (L.) Ahlner.

E. prolifera habe ich an der schwedischen Westküste von April bis Oktober fertil gesehen und das Material in der Nähe von Kristineberg im Gullmarsfjord, im Hafen Gottskär unweit Gothenburg und in Varberg gesammelt. An der Ostseeküste Schwedens habe ich sie im Hafen bei Sölvborg in Blekinge angetroffen. Auch das Ostsee-Material enthielt sowohl einfache als proliferirende Exemplare, nur waren die *flexuosa*- und *prolifera*-Formen nicht so extrem ausgebildet (f. *flexuosa* nur 3—4 mm breit). Die Anatomie war mit derjenigen des Westküsten-Materials übereinstimmend. Die sexuellen Exemplare aus Sölvborg kopulierten auch unter Gruppenbildung mit in meinen Kulturgläsern aufgezogenen Pflanzen, die aus Zoosporen der im Gullmarsfjord eingesammelten *prolifera*-Pflanzen stammten.

Enteromorpha Linza (L.) J. Ag.

Über die Fortpflanzung und die Entwicklung bei *E. Linza* habe ich früher (1933 S. 234) berichtet. In meinem Material aus der schwedischen Westküste fand ich als Fortpflanzungskörper nur 4-geisselige, neutrale Schwärmer. Dieselbe Fortpflanzung hat sie an der norwegischen Küste (LEVRING 1937 S. 19). YAMADA und SAITO (1938 S. 40) bestätigten, dass sie auch an der japanischen Küste sich nur ungeschlechtlich fortpflanzt.

Da wir nun ihre Fortpflanzung und Entwicklung kennen, ist es auch möglich, ihren Artumfang sicher festzustellen.

SJÖSTEDT (1920 S. 9) und LEVRING (l. c. S. 19) haben schon nachgewiesen, dass HYLMÖ (S. 11) unter dem Namen *E. Linza* J. Ag. *intestinalis*-Formen beschrieben hat. Von PRINTZ (S. 227) und sicherlich auch von LAKOWITZ (S. 125) ist *E. Linza* unrichtig aufgefasst.

E. Linza nähert sich habituell sowohl *Ulva Lactuca* als auch besonders breiten Formen von *E. intestinalis-compressa*. Anatomisch ist sie natürlich von *Ulva* dadurch leicht zu unterscheiden, dass sie — als eine typische *Enteromorpha* — einen hohlen Thallus besitzt. Von gewissen *intestinalis-compressa*-Formen (solche Formen habe ich vorzüglich im eutrophen Wasser der Häfen, z. B. bei Lysekil, Träslöv, Limhamn gefunden) ist sie anatomisch nicht immer ebenso leicht abzugrenzen. Das in diesem Falle am besten unterscheidende anatomische Merkmal ist nach meiner Meinung, dass bei *Linza* die Zellen im unteren Teil des Thallus ziemlich geordnet sind (Fig. 4). Dies ist auch von AGARDH betont worden (»cellulis in stipite longitudinaliter subseriatis«), spätere Forscher haben es aber nicht aufgenommen. Da-

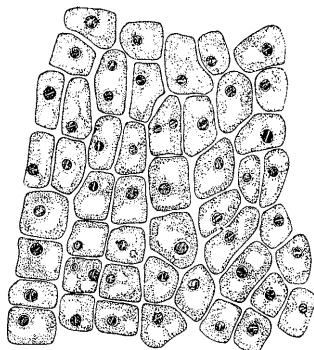


Fig. 4. *E. Linza*. Flächenansicht, vom unteren Teil des Stipes. — Vergr. X 400.

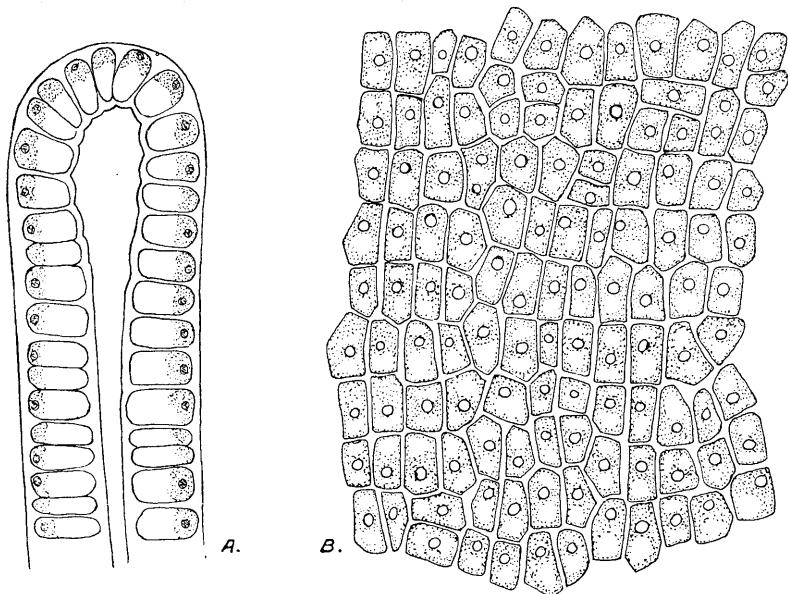


Fig. 5. *E. Linza*. A Querschnitt durch den Rand der Scheibe. B Flächenansicht, vom oberen Teil der Scheibe. — Vergr. X 390.

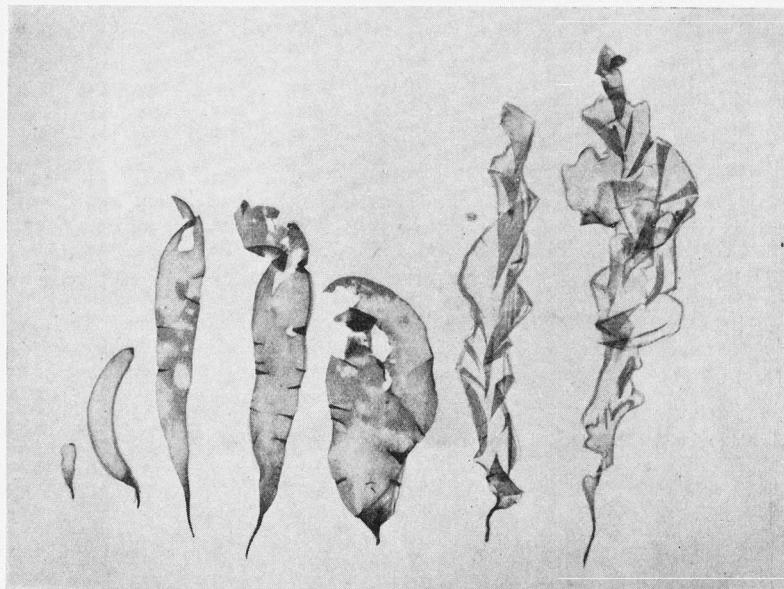


Fig. 6. *E. Linza*. Exemplare aus offener Küste. — $0,75 \times$ nat. Gr.

gegen sagt z. B. HAMEL (S. 60): »Cellules sans ordre». Auch im oberen, scheibenförmigen Teil sind die Zellen, die in der Regel bedeutend grösser als bei *intestinalis-compressa* sind, mehr oder minder geordnet (Fig. 5 B). Auf dieselbe Weise ist *E. Linza* sehr leicht von *Ulva Lactuca* zu unterscheiden. Diese hat nämlich ungeordnete Zellen mit einer abweichenden Struktur. Dazu kommt als wichtigstes Merkmal, dass *E. Linza* nur 4-geisselige, neutrale Schwärmer hat, während *Ulva Lactuca* und *E. intestinalis-compressa* ausserdem 2-geisselige Gameten haben.

An der schwedischen Westküste kommt *E. Linza* in zwei habituell sehr verschiedenen Formen vor. Die typische Form wächst an der offenen Küste, ist schön seideglänzend, als erwachsen oft am Rande wellenförmig gekraust (Fig. 6). Die andere Form (Fig. 7) habe ich in Häfen erbeutet (bei Lysekil im Gullmarsfjord und Träslöv in Halland). Sie ist dunkler grün (sie wächst nämlich in eutrophem Wasser und am meisten im Schatten) und erinnert sehr an gewisse Formen von *intestinalis-compressa* (Fig. 7 oben). Grössere Exemplare (Fig. 7 unten) können *Ulva* sehr ähnlich sein. Die beiden Formen sind mit einander anatomisch sehr gut übereinstimmend, nur sind in der Regel bei

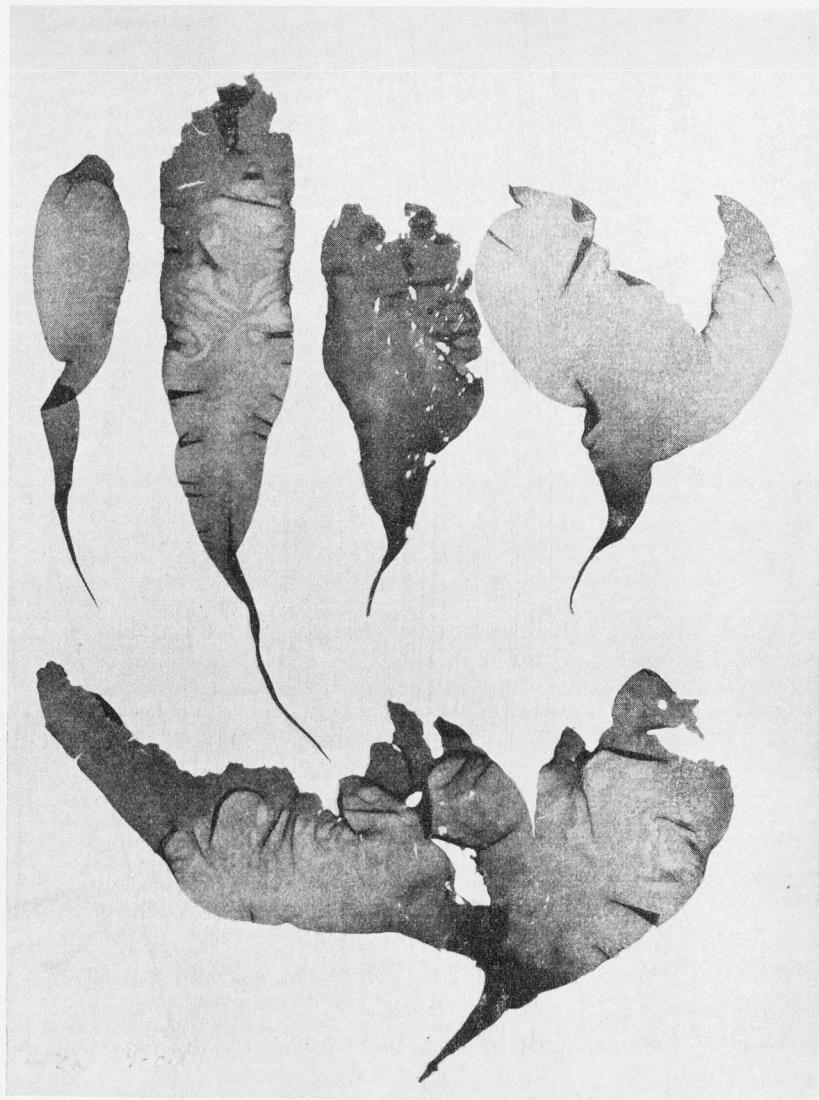


Fig. 7. *E. Linza*. Hafen-Form. — $0,93 \times$ nat. Gr.

der typischen Form die Zellen ein wenig grösser (etwa 20μ lang) als bei der Hafen-Form (etwa 17μ).

E. Linza ist von SETCHELL und GARDNER wieder in die Gattung *Ulva* versetzt worden, und ihnen sind einige Forscher gefolgt. Für diese Umstellung scheint es eine entscheidende Rolle gespielt zu haben,

dass sie *Ulva* habituell ähnlich ist (siehe SETCHELL und GARDNER S. 263: »since the habit . . .»).

Anatomisch ist indessen *Linza* mit ihrem röhrligen Thallus eine typische *Enteromorpha*. Freilich sind oben in dem scheibenförmigen Teil die zwei Thalluswände in der Mitte fest verwachsen; dies kann aber auch bei anderen *Enteromorpha*-Arten vorkommen, bei *prolifera* (oben S. 136), bei *compressa* (KÜTZING Tab. phyc. VI, Taf. 39, a"; AHLNER *E. complanata* S. 26).

Schliesslich ist sie betreffs ihrer Entwicklung und ihrer Fortpflanzungskörper mit einer anderen *Enteromorpha*-Art, *E. procera* (BLIDING 1933 S. 248) vollständig übereinstimmend.

Es gibt also gar keine Gründe dafür, sie zu *Ulva* zu führen und dadurch die Grenzen zwischen den Gattungen *Ulva* und *Enteromorpha* zu verwischen.

Borås im November 1938.

Literaturverzeichnis.

- AGARDH, J. G. Till algernas systematik. VI *Ulvaceae*. — Lunds Univ. Årsskrift 19. Lund 1882—83.
- AHLNER, K. Bidrag till kännedomen om de svenska formerna af algläktet *Enteromorpha*. Akad. Afhandl. — Stockholm 1877.
- BLIDING, C. Über Sexualität und Entwicklung bei der Gattung *Enteromorpha*. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 27. H. 2. Uppsala 1933.
- . Sexualität und Entwicklung bei einigen marinen Chlorophyceen. — Ibidem. Bd. 29. Uppsala 1935.
- . Studien über Entwicklung und Systematik in der Gattung *Enteromorpha*. I. — Bot. Not. Lund 1938.
- BÖRGESEN, F. The marine Algae of the Faeröes. — Botany of the Faeröes. Bd. 2. Kjøbenhavn 1902.
- COLLINS, F. S. The Green Algae of North America. — Tufts College, Mass. 1909.
- HAMEL, G. Chlorophycées des côtes françaises. — Revue algolog. Fasc. 1. T. 6. Paris 1931.
- HAUCK, F. Die Meeresalgen Deutschlands und Oesterreichs. — RABENHORST, Kryptogamenflora von Deutschland. Bd. 2. Leipzig 1885.
- HYLMO, D. E. Studien über die marinen Grünalgen der Gegend von Malmö. — Arkiv f. Bot. Bd. 14. Stockholm 1916.
- KÜTZING, F. T. Tabulae phycologicae. — Bd VI. Nordhausen 1856.
- KYLIN, H. Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. — Akad. Abhandl. Uppsala 1907.
- . Über Heterogamie bei *Enteromorpha intestinalis*. — Ber. d. d. Bot. Ges. Bd. 48. Berlin 1930.
- LAKOWITZ, K. Die Algenflora der gesamten Ostsee. — Danzig 1929.
- LEVRING, T. Zur Kenntnis der Algenflora von Kullen an der schwedischen Westküste. — Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2. Bd. 31. Lund 1935.

- LEVRING, T. Zur Kenntnis der Algenflora der norwegischen Westküste. — Ibidem.
Bd. 33. Lund 1937.
- REINBOLD, T. Die Chlorophyceen der Kieler Föhrde. — Kiel 1889—91.
- ROSENVINGE, L. KOLDERUP-. Grönlands Havalger. — Medd. om Grönland. Bd. 3.
Kjøbenhavn 1893.
- SETCHELL, W. A. and GARDNER, N. L. The marine Algae of the pacific coast of
North America. — II. Chlorophyceae. Univ. Calif. Publ. Vol. 8. Berkeley 1920.
- SJÖSTEDT, G. Algologiska studier vid Skånes södra och östra kust. — Lunds Univ.
Årsskr. N. F. Avd. 2. Bd. 16. Lund 1920.
- SVEDELIUS, N. Studier öfver Östersjöns hafsalgflora. — Uppsala 1901.
- WITTROCK, V. B. et NORDSTEDT, O. Algae aquae dulcis exsiccatae . . . Lund, Stock-
holm, Uppsala 1877—1903.
- YAMADA, Y. and SAITO, E. On some Culture Experiments with the Swarmers of
Certain Species Belonging to the Ulvaceae. — Fac. of Sci. Hokkaido Imp. Univ.
Vol. II. 1938.

Illumination in Algal Habitats.

By W. R. G. ATKINS (Marine Biological Laboratory, Plymouth).

In fresh water the algae are usually small and planktonic or filamentous forms, floating or attached, while the banks are mainly occupied by aquatic phanerogams. But in the oceans, in spite of their individual minuteness, the planktonic algae constitute by far the greater bulk, though the size of the algae which cover the shores is often great and in clear water they extend to considerable depths.

Since photosynthesis and respiration are opposing processes, for each alga there must be an intensity of illumination at which the two just balance; this has been termed the »compensation intensity» (PETTERSSON 1934). But for continued life a greater intensity will be needed to make up for periods of lesser intensity and darkness; this value is the »compensation point» (MARSHALL and ORR 1928). Furthermore for growth a still greater intensity is required. One may try to measure the illumination at which respiration and photosynthesis balance over a short period. But before considering in detail special themes it is well to survey the problem of illumination in general.

When we speak of illumination we imply an estimation of radiation according to the visual scale. But for plant physiology such a scale is quite arbitrary and has many disadvantages. Sunlight, outside the earth's atmosphere consists of radiation mainly between 0.2 and $2\ \mu$ though extending further, especially on the long wave side. It shows a pronounced maximum at $0.47\ \mu$, in the blue. The most exact way of stating the intensity of such radiation is to give the total, throughout the spectrum, in terms of gram calories falling on each square centimetre each minute, or in absolute units, watts per square centimetre (One watt = 10^7 ergs/sec. One gram cal. = 4.183×10^7 ergs. Radiation at the rate of $1.00\ \text{g.cal. cm.}^{-2}\ \text{min.}^{-1}$ is equal to 69.7 milliwatts cm.^{-2} ; note that while a g.cal. and an erg are quantities of energy, a watt involves time, namely is a rate, ergs per second). But since chemical action due to light can be brought about only by those wave-lengths which are absorbed, the distribution of the energy within the spectrum

is obviously of great importance. One requires therefore to know the energy radiated in each spectral region, such as infra-red — beyond 760 m μ ; deep red 760—700 m μ ; red 700—600; orange yellow, 600—540; green, 540—490; blue 490—420; violet 420—380; ultra violet 380 downwards to 300 or 295 under very clear conditions.

Of especial importance for animal physiology is the antirachitic region of the ultra-violet, 313 m μ downwards. Atmospheric oxygen is converted into ozone by certain ultra-violet waves, accordingly solar radiation reaches the earth's surface with these very much weakened or eliminated.

For ecological studies one may be content with a lesser number of spectral bands and much useful information may be obtained by measuring, not the actual energy radiated, but this quantity expressed as a percentage of what is found under some standard condition, such as full sunlight in the open, skylight, both together or the light just below the surface of a smooth sea or lake.

For complete information concerning the energy available for photosynthesis in any algal habitat one would require to integrate the energy received in each spectral band over a considerable period of time; because not only are the fixed algae subject to the daily variations of day and night, but they are also affected by variations in the depth of water covering them. These changes in depth due to the tides are of small magnitude in enclosed seas, such as the Mediterranean, where the strength of the prevailing wind is of greater importance. But in other places, such as around the British Isles, changes in tide level may easily amount to four or five metres. The tides undergo two cycles in intensity each month, from spring to neap and back, and the time of high water changes from day to day. Only on floating objects such as ships and buoys can one study the growth of fixed algae at constant depth of immersion.

When a beam of monochromatic light traverses a liquid it is diminished in intensity according to the relation $I = I_0 e^{-\mu x}$, where I_0 indicates the illumination at entry and I at exit, x is the length of the column in metres and the base of the natural logarithms, $e=2.718$; μ is a value defined by the above equation and termed the extinction coefficient, a non-committal term used to include true absorption and scattering. In the sea the exact length of the path is unknown, since the surface is usually broken and there is always a certain amount of scattering. It has become customary to speak of the vertical extinction coefficient, μ_v , in which the depth is taken as the path.

An idea of the submarine illumination with different values of μ_v may be obtained as follows: — In Cawsand Bay, Plymouth Sound, on a rough day when the bottom deposits were stirred up $\mu_v=0.81$ for blue light, whereas on a calm day the value $\mu_v=0.165$ was obtained. Since $I=I_0e^{-\mu x}$, when $x=10$ metres, the percentage of the sub-surface illumination is

$$I=100 \times \frac{1}{2.718^{0.165} \times 10} \text{ for the clear day and}$$

$$I=100 \times \frac{1}{2.718^{0.81} \times 10}$$

for the turbid day; these give respectively 19.2 and 0.033 %. Alternatively we may say that the turbid water reduces the illumination to $\frac{1}{e}$, viz. to 0.368 in 1.23 metres, and so on for each of the 8.1 times the 1.23 is contained in 10. But the clearer water reduces the illumination to 0.368 in 6.06 metres, and this process is only repeated 1.65 times in the 10 metres. For working out results one can read off values of e^{-x} from a table, if x be known, or μ can be determined from the percentage illuminations at any two depths; denoting these by p_1 and p_2 and the difference in depth by δ , and transforming from natural logarithms to the base ten,

$$\text{then } \mu = \frac{2.3}{\delta} (\log_{10} p_1 - \log_{10} p_2).$$

If now calculations be made at a series of depths taking $\mu=0.10$, a value for blue light in very clear water, it is possible to write down the percentages transmitted for greater or lesser values of μ , merely by inspection, for even multiples or sub-multiples of μ ; thus with $\mu=0.20$, the value $1/e$ is reached at 5 m instead of at 10 m, and with $\mu=0.05$ it is reached at 20 m. Table 1 shows the percentages of the sub-surface illumination transmitted to certain depths for various values of μ . The depths 244 and 435 m were included since they were the depths reached in the bathysphere in dives Nos. 7 and 10 (BEEBE and HOLLISTER, 1930).

In the last column $\mu_v=0.08$ is an approximation to the value found for the clearest considerable water column in the English Channel, viz. 0.077. The table, therefore, covers a wide range of values for blue light; these vary from 0.8 found for turbid inshore waters to what seems a possible value, 0.025, for the clearest ocean water; that for pure water transmitting blue light has been given by SAWYER (1931),

as 0.015 between 460 and 490 $m\mu$. If we take a high, though quite possible value, 100 thousand metre candles (100 kilolux) for the sub-surface illumination, it may be calculated that the light seen by BEEBE at 435 m could scarcely have been more than the blue portion of slightly under 2 metre candles, and such blue light is of low luminosity.

Table 1.

The percentage of the sub-surface light transmitted to various depths for different values of μ .

m	$\mu = 0.80$	0.40	0.20	0.10	0.05	0.025	0.08
1	45.0	67.0	81.9	90.5			
2		45.0	67.0	81.9	90.5		
3			54.9	74.1			
4			45.0	67.0	81.9	90.5	
5			36.8	60.7			
6				54.9			
7				49.7			
8				45.0	67.0	81.9	
9				40.7			
10	0.033	1.83	13.5	36.8	60.7	77.9	45.0
15		0.248	4.98	22.3			
20		0.033	1.83	13.5	36.8	60.7	
25		0.004	0.674	8.20			
30			0.248	4.98	22.3		
40			0.033	1.83	13.5	36.8	
50			0.004	0.674	8.20		
60				0.248	4.98		
70				0.091			
80				0.033	1.83	13.5	
90				0.012			
100				0.004	0.674	8.20	0.0335
110				0.001			
200						0.674	0.000,001
300						0.0553	
400						0.0045	
435						0.0018	
244						0.224	

As far as plant growth is concerned the low intensities are unimportant, since they lie far beyond the compensation point, taking this as the depth at which photosynthesis and respiration balance on a twenty four hours average.

It is of interest to see how penetration through sea water affects the different wave-lengths. According to POOLE and ATKINS (1937) in clear water in the English Channel, where the depth was 55 m the Secchi disc could be seen down to 16 m in spite of a slight swell and small waves. Under such conditions the infra-red was eliminated

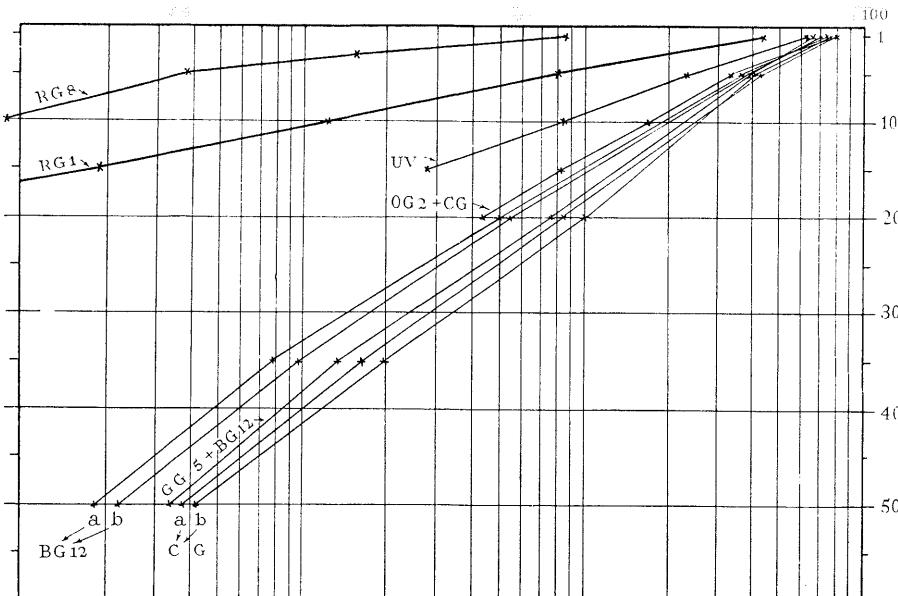


Fig. 1. Ship drifting 1—3 miles east of Eddystone, 21 September 1936, depth about 55 m, wind light south-west, slight swell and small waves. Sky uniformly overcast with visibility only $\frac{1}{2}$ mile at start, sun out with blue sky and clouds later. Secchi disc seen to 16 m. Jena colour filters under opal flashed disc; R G 8, deep red; R G 1, red; U V, Chance's ultra violet red-purple; O G 2 + Corning sextant green, yellow green; B G 12, blue; G G 5 + B G 12, blue green; C G, Corning green, two determinations at 12.30 and 1.20 p. m., the two for B G 12 were at 11 a. m. and 2.30 p. m.

in less than 2 m, giving $\mu_v = 2.2$. The deep red, all light longer than 700 m μ is reduced to under 0.1 % at 10 m, with μ_v about 0.72. Red above 600 m μ shows $\mu_v = 0.42$ —0.28, decreasing with depth as the average wave-length is altered by absorption. The intensity at 10 m is only slightly above 1 %; at this depth the ultra violet, close to the extreme border of the visible, is reduced to 8 %, with $\mu_v = 0.26$ —21. A narrow band in the yellow green 580—555 m μ is reduced to 4.4 % at 20 m, beyond which it could not be studied, since the selective filter combination cut down the available energy so heavily. The blue, with violet, penetrates better, about 0.2 % reaching 50 m, with μ_v 0.17—0.10, followed by a blue of longer average wave length, 450—480 m μ , of which 0.35 % reaches 50 m, with μ_v 0.11—0.10. Very close to this but slightly higher, comes green, around 530 m μ , with 0.4 % transmitted to 50 m. The results of such a series of measurements are shown in Fig. 1.

Nearer shore, about 2 km from land, with depth 35 m, the Secchi disc was visible at from 7—10 m on the days when light transmission was studied. The water was definitely green in colour, instead of blue green. The transmission was markedly decreased, except for red light, and green was now transmitted considerably more than blue.

Measurements made near Plymouth Breakwater Lighthouse in 13 m of water, showed that the light as measured with a thin film caesium cell without any filter, save the opal diffusing disc, was reduced to 1 % at 10 m, and the red light was down to 1 % at 4.5 m.

The foregoing results were obtained with various photoelectric cells and a potentiometer null method involving the use of a telephone and amplifier. In the more turbid waters of an estuary such a Plymouth Sound and the Hamoaze, COOPER & MILNE (1938) have shown that extinction coefficients may be determined satisfactorily by a visual method using the Zeiss Pulfrich photometer and colour filters. Inasmuch as this is a comparative method, against distilled water, certain values must be accepted for the latter, in order to enable one to calculate the extinction coefficient of the river water from the observations.

Table 2 shows the highest and lowest values of μ found at two estuarine stations, of which Neal Point is the higher limit of the observations. The value of μ is not exactly comparable with that of μ_v as previously reported; but the minor differences, occasioned by the methods of measurement, are unimportant in a comparison of such widely different waters.

The intensity of incident daylight in the Hamoaze appears always to be reduced to 1 % within 4 m, often in less than 2 m and at low water when the rivers are in spate in less than 0.5 m. It may be noted that the lowest extinction coefficients in both the lower and upper regions of the estuary, namely those for the clearest water, show a minimum extinction in the green, just as in coastal waters; but the

Table 2.

Highest and lowest values of μ at two estuarine stations. (COOPER and MILNE).

Colour	m μ	Hamoaze No. 1 Buoy.		Neal Point Buoy.	
		Lowest μ	Highest μ	Lowest μ	Highest μ
Blue	440—480	1.48	5.01	1.87	16.5
Green	515—550	1.23	4.28	1.58	14.6
Red	610—640	1.35	3.94	1.69	12.7
Dark red	710—760	1.44	3.69	1.85	12.1

estuarine extinction is enormously greater. The blue in these cases is slightly more heavily extinguished than the dark red.

For the most turbid conditions in each case the dark red shows the smallest extinction, but the extinctions were very great. Thus in February at low water with a surface salinity of 7.8 ‰ the intensity of red and blue light entering the water was cut down to one-thousandth within 0.6 and 0.4 m respectively.

These measurements have been applied to the calculation of the daylight percentage reaching the boundaries of the algal zones on the estuarine buoys. Three such zones are well marked. The percentages are weighted so as to be correct for vertical white light having the spectral composition of mean noon sunlight.

The zones and their daylight percentages vary little within Plymouth Sound, mean figures for which are given. The similarity of the daylight percentages in the Sound and at No. 7 Buoy in the Hamoaze shows that variations in illumination are adequate to account for the zonation found. The plants in Zone I require a surprisingly high proportion of daylight. Even at the top of Zone II a daylight percentage as high as 67 can occur.

The algae composing Zone III were found in a flourishing condition right to the bottom of each buoy. Table 4 gives the percentages at the bottom of the two deepest buoys. Neither surface losses nor shading by the buoys has been taken into account.

Table 3.

Daylight percentages at boundaries of algal zones 1 and 2 on buoys, calculated on sub-surface illumination. (COOPER and MILNE).

	Zone I		Zone II	
	Plymouth Sound	Hamoaze No. 7 Buoy	Plymouth Sound	Hamoaze No. 7 Buoy
Depth of bottom of zone m.	0.18	0.10	0.36	0.22
Daylight percentage June 17 (high water)	83.6	84.6	68.5	67.4
June 23 (low water)	80.8	80.6	65.5	60.4
Feb. 18 (high water)	69.0	72.2	47.2	47.3
Feb. 16 (low water)	64.6	54.6	42.3	25.3

According to A. MILNE, Zone I consists of a narrow belt of filamentous algae. Zone II is a slightly wider belt occupied by *Ulva*, from the sea into the lower estuary, and by *Enteromorpha* onwards to Neal Point. Zone III is much wider and usually *Polysiphonia elongata* is dominant, but is replaced completely by *Callithamnion corymbosum* at Neal Point.

Table 4.

Daylight percentages and wave-length of maximum transmission, at bottom of two buoys. (COOPER and MILNE).

Date and tide	Plymouth Sound, depth 2.19 m.		Hamoaze No. 7 Buoy, depth 2.47 m.	
	Per cent	m μ	Per cent	m μ
June 17, high water	10.2	570	1.35	580
June 23, low water	7.6	580	0.42	630
Feb. 18, high water.....	1.2	580	0.035	650
Feb. 16, low water	0.6	650	0.00009	720

It may be seen that save for the up river buoy with turbid flood water the algae growing on the bottom were receiving from 0.4—10 per cent of daylight. In a wood there is little growth when the daylight factor is below 4 per cent, but this is a percentage of the diffuse light (upon which plant distribution in a wood depends), whereas the percentage in the present case is of the light from both sun and sky.

Having now obtained some idea of the conditions of illumination which are found under water, let us consider the positions in which algae occur in the sea, taking for granted the usual zonation of green, brown and red algae. It must be remembered that light is by no means the only factor concerned in such zonation. Green algae abound in brackish waters at the landward side of the strip between high and low water mark. On the sea coasts, if present at all, it is usually where a trickle of water flows out from the land for, unlike the brown and red algae, certain green algae can endure large and rapid fluctuations in salinity. Ability to resist desiccation, and resistance to wave action are other important factors. Thus the great masses of *Ascophyllum nodosum*, so common in estuaries, disappear on the open coasts, save in sheltered spots.

The distance to which the various classes of algae extend is dependent very markedly upon the latitude. On the Egyptian coast the narrow inter-tidal zone is devoid of algal life, owing to the great heat, whereas round the British Isles this zone is one of luxuriant vegetation. Indeed on the exposed coasts of the Faroe Is. algae extend in places for more than 30 metres from the highest water mark. The depth to which they penetrate varies also with latitude, owing to the lower altitude of the sun, resulting in lower illumination and probably also to the greater amount of sediment retained in suspension by the water

of the rougher northern seas. Thus BOERGESEN (1903) considers that in such waters only a sparse vegetation is found below 36 metres.

HAMEL (1923) records that in the English Channel the »Porquoi Pas?« dredgings brought up nothing but species of *Melobesia* from depths greater than 35 m but the latter persisted down to 45 m. WALTHER (1894) cites the finding of a fairly abundant flora of red algae at 130 m in the Mediterranean at Capri. Indeed off the Egyptian coast large quantities of even the phanerogam *Posidonia oceanica* flourish among the sponge beds down to 20, 25 and even 35 m (OSTENFELD 1918) and appear indirectly to constitute the food supply of the latter. It is of interest to note that under these conditions the Secchi disc was visible to about 35 m also. As shown by POOLE and ATKINS (1929) the blue and green portion of the light is then about one sixth of that in air at the surface. In fresh waters the shallow marginal areas are characterised by a vegetation in which phanerogams are dominant rather than algae. In Alpine lakes PASCHER (1923) records that *Chlorophyceae* decrease among the shore algae till in the zone from 7—12 m they are replaced by diatoms and blue green algae, with flagellates. Red forms become more numerous and increase in colour from red spotted olive green to deep red finally. Reddish to red *Cyanophyceae* of all families are found. In spite of this it is true in a general sense that there is no great development of red algae in fresh water simply because (ATKINS and POOLE 1926) at the depth at which the water, as such, would have left light preponderatingly green or blue, the gross particles would have reduced the illumination to less than that at which plants could survive. In European fresh-water lakes the Secchi disc is visible at depths of 3—10 m, whereas in coastal waters its visibility may extend to 22 m and values up to 50 m are not uncommon in the ocean. As pointed out previously in coastal water red light is reduced to 1 % by 10 m, or in harbour water to 1 % by 4.5 m.

It has been tacitly assumed in the foregoing that light, whatever its intensity, is beneficial to algae. But it was found (ATKINS 1922) that when *Ceramium* sp. epiphytic on *Fucus serratus*, was exposed to sea-water rendered alkaline by the active photosynthesis of *Ulva latissima* an immersion of two and a half hours at 27° C sufficed to render its cells permeable and to kill the plant. The *Ceramium* was entirely surrounded by the thallus of *Ulva*, so that it received no direct sunlight and the water increased in alkalinity from pH 8.2—9.4, namely more than ten-fold. Obviously a much smaller increase would have an injurious effect upon the red alga.

GAIL (1919) has shown that *Fucus evanescens* never grows in tide pools or where *Ulva* is found in any considerable quantity, and also that the growth of the young plants is very much inhibited in sea-water at pH 8.4, and almost completely ceases at pH 8.6. Rock pools are often found as alkaline as pH 8.6 and fresh water ponds in places may be up to pH 9.6.

MOORE, WHITLEY and WEBSTER (1922), also GAIL (1922) found that various brown and red algae carry on photosynthesis most actively, not at the surface, but at the reduced illumination of considerable depths, as deep as 15 m for *Desmarestia ligulata*. Similar results have been reported for pure cultures of diatoms by MARSHALL and ORR (1928). This work has been extended by Miss JENKIN (1937), making use of the simultaneous measurements of illumination performed by the writer. For the diatom *Coscinodiscus excentricus* Ehr. it was found that when the energy flux during the exposures is less than 7.5 joules or 1.8 g.cal. per cm^2 per hour, the oxygen production is directly proportional to the energy. With a greater flux oxygen production is gradually inhibited. Contraction of the chloroplasts appears to begin at a flux of about 40 joules or 9.6 g.cal. per hr., causing a marked fall in the rate of photosynthesis. A limit to this contraction appears to be reached at 60 joules per hr., after which oxygen production remains nearly constant. The »compensation point», averaged over a 24 hour run, was for *Coscinodiscus* 0.55 joule or 0.13 g.cal., per cm^2 per hr. This is roughly equivalent to the energy in visible daylight of about 360 lux. SCHOMER and JUDAY (1935, p. 187) found higher intensities of energy at the compensation point for green algae in Wisconsin lakes, varying from 0.25 to 0.95 g.cal. per cm^2 per hr. Their measurements were direct, with thermopiles, whereas the Plymouth results are based on the summation of the energy in the several spectral regions as calculated from the photo-electric measurements. It is, however, not unlikely that *Coscinodiscus* has a lower compensation point energy value than the green algae studied by SCHOMER and JUDAY.

A rough estimate of the rate of growth of *Coscinodiscus* under optimum conditions of illumination was made by Miss JENKIN. The 24 hour period July 12—13 averaged 13 joules or 3.1 g.cal. per cm^2 per hour during the hours of daylight at the depth, 10 m, which proved to be the optimum. The number of cells increased by 25 per cent in the 24 hours. In July a bright day at Plymouth might receive a total radiation of 450 g.cal. per cm^2 on a horizontal surface or a mean 28 g.cal. per hour of daylight. Since approximately 50 per cent of this

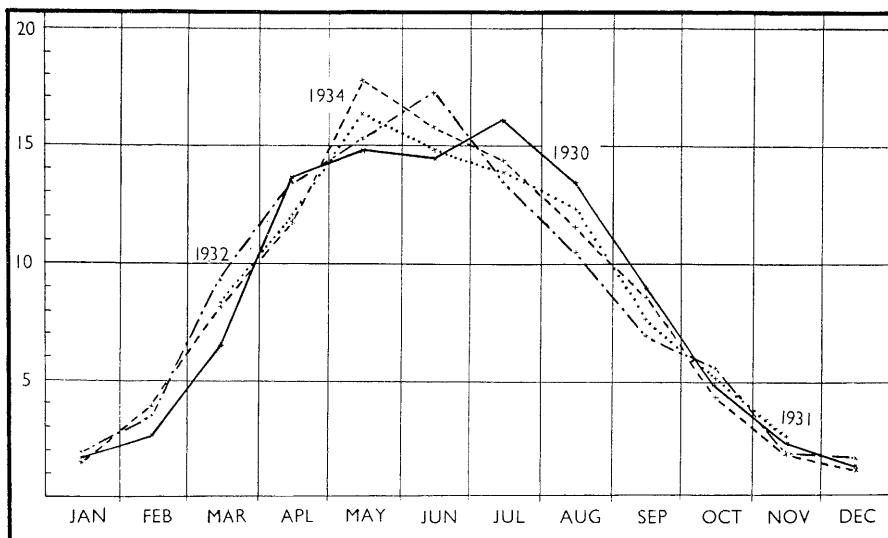


Fig. 2. Based on daily records of the vertical component of daylight at the violet end of the spectrum. The percentages, ordinates, are calculated on the total illumination in each year, so that in any year the sun is one hundred. The total in different years is not necessarily the same.

is infra-red, not utilized in photosynthesis, the optimum for *Coscinodiscus* is slightly over one fifth of full daylight, and the compensation point is around one per cent.

The illumination to which algae are subjected varies with the season of the year and with the clearness of the water. As regards the first, records have been obtained at Plymouth using a sodium cell, which in mean noon sunlight is mainly influenced by light of wave length 0.41μ , namely in the violet where the eye is of low sensitivity. But since there is ordinarily no great change in the colour composition of daylight, the records may be taken as fair measure of the changes in intensity of the whole visible spectrum. By measuring the areas of these daily records the illumination integrals of the vertical component of daylight may be obtained in kilolux-hours. Obviously the area takes into account variations both in intensity and length of day. Thus an illumination of 10,000 lux (metre candles) for 2 hours is 20 kilolux hours and is equivalent to an intensity of 5,000 lux for 4 hours. It was found that at Plymouth (ATKINS 1938) between 1930 and 1937 the illumination varied from 307 to 414 kilolux hours a day, but five of these years averaged 309 kl. hours. The daily values varied from 14.5

to 1323 kl. hrs. The mean monthly values may, for each year, be expressed as a percentage of the total for that year. Such values varied from about 1.5 per cent for December to from 15—18 per cent for the brightest month, May, June or July. As may be seen from Fig. 2, the brightest months are April—August, but with the addition of September these six summer months receive from three quarters to four-fifths of the annual daylight, an amount which increases with increasing latitude.

But such variations may be either reduced or intensified by alterations in the clearness of the sea, as shown in Table 5 (POOLE and ATKINS, 1928).

Table 5.

Illumination in lux, or blue green portion of illumination in lux under water. Station E 1, well outside Eddystone English Channel, Sept. 7, October 3. Near Eddystone other series.

Depth in metres	Sept. 7	Sept. 12	Oct. 3	Dec. 14, 1927
Air	88,000	45,000	56,000	14,000
10	3,430	6,250	9,000	3,280
20	239	1,240	2,850	1,160
35	24	102	640	364
45	6.5	23.5	260	—
60	2.5	—	55	—

The variations throughout the year in the clearness of the water are irregular. The clearest water found was in mid April, 1928, when the phytoplankton outburst was near its maximum. Reasons have been adduced for thinking that turbidity in the sea is quite unconnected with living organisms (ATKINS and POOLE, 1933) but is rather to be sought in suspended mineral matter.

References.

- ATKINS, W. R. G. 1922. The influence upon algal cells of an alteration in the hydrogen ion concentration of sea water. *J. Marine Biol. Assoc. of the U. K.* 12, 789—91.
- , 1938. Photo-electric measurements of the seasonal variations in daylight around 0.41 μ from 1930—1937. *Proc. Roy. Soc. London A* 165, 453—65.
- , & POOLE, H. H. 1926. The distribution of red algae in relation to illumination. *Nature* 118, 155.
- & — 1933. The photo-electric measurement of the penetration of light of

- various wave-lengths into the sea and the physiological bearing of the results. Phil Trans. Roy. Soc. London, B 222, 129—164.
- BEEBE, W., and HOLLISTER, GLORIA, 1930. Log of the bathysphere. Bull. New York Zool. Soc. 33, 249—264.
- BOERGESEN, F. 1903—1908. Botany of the Faeroes. Part 2, 339—532. Pt. 3, 683—834.
- COOPER, L. H. N. and MILNE, A. 1938. The ecology of the Tamar Estuary. II. Under-water illumination. J. Marine Biol. Assoc. of the U. K. 22, 509—528.
- GAIL, F. W. 1919. Hydrogen ion concentration and other factors affecting the distribution of *Fucus*. Publ. Puget Sound Biol. Station 2, 287—306.
- , 1922. Photosynthesis in some of the red and brown algae as related to depth and light. As above 3, 177—194.
- HAMEL, G. 1923. Sur la limite de la végétation dans la Manche, d'après les dragages effectués par le »Porquoi Pas?» Compt. rend. Acad. des Sc. Paris 176, 1568—70.
- JENKIN, P. M. 1937. Oxygen production by the diatom *Coscinodiscus excentricus* Ehr. in relation to submarine illumination in the English Channel. J. Marine Biol. Assoc. of the U. K. 22, 301—43.
- MARSHALL, S. M. and ORR, A. P. 1928. The photosynthesis of diatom cultures in the sea. J. Mar. Biol. Assoc. 15, 321—60.
- MOORE, B., WHITLEY, E., and WEBSTER, T. A. 1922. Studies of photosynthesis in marine algae. Trans. Liverpool Biol. Soc., 36th. Ann. Report, 32—45.
- OSTENFELD, C. H. 1918. Sea-grasses. Rep. Danish Oceanogr. Exped. 1908—10 2 K 2, 1—18.
- PASCHER, A. 1923. Ueber das regionale Auftreten roter Organismen in Süßwassersseen. Bot. Archiv 3, 311—14.
- PETTERSSON, H., HOGLUND, H. and LANDBERG, S. 1934. Submarine daylight and the photosynthesis of phyto-plankton. Göteborgs Vetensk. Samh. Handl. 5. B, Bd. 4 (5), 3—17.
- POOLE, H. H. and ATKINS, W. R. G. 1928. Further photo-electric measurements of the penetration of light into seawater. J. Mar. Biol. Assoc. 15, 455—483.
- and — 1929. Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year. As above 16, 297—324.
- and — 1937. The penetration of light of various wavelengths as measured by emission of rectifier photo-electric cells. Proc. Roy. Soc. London 123, 151—165.
- SAWYER, W. R. 1931. The spectral absorption of light by pure water and Bay of Fundy water. Contrib. Canadian Biol. and Fisheries 7, 73—89.
- SCHOMER, H. A. and JUDAY, C. 1935. Photosynthesis of algae at different depths in some lakes of northeastern Wisconsin. Trans. Wis. Acad. Sci. Lett. 29, 173—93.
- WALTHER, S. 1894. Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. Jena.

Zur Kenntnis einer Protococcale aus den salzhaltigen Mooren Franzensbads.

Von A. PASCHER.

Die im Nachstehenden beschriebene Protococcale verdient wegen der vegetativen, wie auch sexuellen Schwärmer und auch wegen ihrer Zygogenkeimung eine Darstellung. Die Alge, deutlich aerophil, wurde auf den feuchten Stirnflächen der Mooranschnitte und Moorgräben in Franzensbad gefunden. Da sie sich in anderen Mooren bis jetzt nicht gefunden hat, ist anzunehmen, dass vielleicht der hohe Salzgehalt der Franzensbader Moore ihr Vorkommen bedingt. Die Moore werden hier durch CO_2 -haltige Quellen, welche verschiedene Salze enthalten, durchbrochen und sind mit diesen Salzlösungen getränkt. An den genannten Stellen des Franzensbader Moores trat die Alge in der Form kleiner, grüner, gelbgrüner bis orangeroter Pünktchen auf (Durchmesser $1\frac{1}{2}$ —3 mm), die zum Teil ineinander verfloßen und deren Aussehen dadurch etwas verschieden war, dass die einen Fleckchen mehr mehlig, andere mehr glasigen Glanz hatten. Vor allem hatten die orangeroten Flecken mehr mehlig Glanz. Niemals trat die Alge in der Form »angewehter Anflüge« auf. Diese manchmal orangeroten »Anflüge« waren meist gebildet aus Chaetophoraceen, vielleicht *Stigeoclonium*, die im Begriffe waren in Aplanosporen oder Akineten zu zerfallen.

Die kleinen grünen bis orangeroten Flecken aber setzten sich aus einer protococcoiden Grünalge zusammen, deren Zellen einzeln oder zu Zweien oder Vieren durch die Muttermembran zusammengehalten wurden. Die Membran der Zellen war nicht selten, besonders in den mehr grünen Lagern leicht verquollen.¹ In diesen hatten die Zellen meistens auch einen ausgesprochen topfförmigen Chromatophoren und ein basales Pyrenoid. Die Ränder des Chromatophoren waren meist ungleichmäßig gelappt. Dagegen waren die Membranen der Zellen in den orangeroten Lagern nicht gequollen, sondern fest und derb bis schlüferig. Die Zellen waren hier auch mehr voneinander isoliert. Darauf

¹ Die Alge konnte wie fast alle Mooralgen nicht kultiviert werden.

geht auch das verschiedene Aussehen der Lager zurück, die orangeroten hatten mehr mehliges, die grünen mehr gallertigen, glasigen Glanz. In den orangeroten Lagern war der Chromatophor oft sehr undeutlich, nicht selten war von seiner Topfform nicht sehr viel zu sehen; er war auch oft mehr oder weniger aufgelöst in Bänder, welche wieder untereinander verbunden waren, sodass der Chromatophor ein bandförmiges, netziges Aussehen bekam. Karotene waren ungemein angereichert und auch insoferne war ein Unterschied zwischen den grünen und orangefarbenen Lagern, als in den grünen Zellen sehr viel Stärke, in den andern aber keine Stärke, dafür aber grosse orangefarbene Oeltropfen vorkamen. Die grünen Zellen waren viel mehr in Teilung begriffen als die orangefarbenen, die nur wenige Teilungsstadien aufwiesen und mehr den Charakter aerophiler Ruhestadien zeigten. Auffallend war in den orangefarbenen Zellen das Auftreten von Kristallchen, die sich oft in grösserer Menge anreicherten. Ihre chemische Natur konnte nicht völlig sicher erfasst werden. Vieles spricht aber für oxalsäuren Kalk, dessen Bildung im Zusammenhang mit der Umbildung von grünen in orangefarbene Zellen und der damit verbundenen Wasserverschiebung stehen könnte.

Die Grösse der Zellen schwankte etwas: runde Zellen massen ca 15—22 μ , doch kamen vereinzelt auch grössere Zellen vor.

Die hauptsächlichste Vermehrung der Alge bestand in der Bildung von zwei oder vier Autosporen. Waren vier gebildet, so lagen sie meist tetraedrisch. Diese zwei, resp. vier Tochterzellen wurden durch die Mutterzellmembran zusammengehalten. Bezogen auf die Form des Chromatophoren konnte gesagt werden: die Teilung erfolgt umso lebhafter, je ausgesprochener die ursprüngliche Topfform des Chromatophoren erhalten war und fiel ab, je mehr der Chromatophor verändert resp. undeutlich wurde. Auch dieser Umstand spricht für die Auffassung der orangefarbenen Zellen als Hemmungsstadien, die zur Dauerstadienbildung überleiten.

An ausgestochenen Moorproben hielt sich die Alge im Laboratorium längere Zeit, vorausgesetzt, dass die ausgestochenen Moorstücke nicht zu jäh austrockneten. Bei genügender Wasserzuführ, besonders wenn Nährösungen (am besten Erddekokt in verdünnter Form und in Spuren) zugesetzt wurde, färbten sich die orangefarbenen Lager um, das Oel wurde rückgebildet, die netzigen Chromatophoren nahmen wieder Topfform an und färbten sich grün.

War genügend Feuchtigkeit vorhanden, so kam es nicht zur Autosporenbildung, sondern der ungeteilte Protoplast oder häufiger die beiden Teilprotoplasmata der Zelle, die sonst zu Autosporen geführt hat-

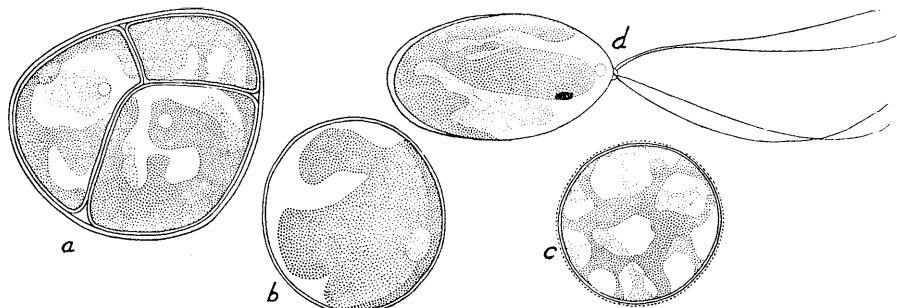


Fig. 1. a. Gruppe von vier tetraedrisch angeordneten vegetativen Zellen, die als Autosporen gebildet, noch durch die gemeinsame Mutterzellhaut zusammengehalten werden. b. Einzelne Zelle mit einfacher Haut; topfförmiger, stark gelappter Chromatophor und deutliches Pyrenoid. Zelle rein grün. c. Orangegelbe, doch noch nicht sehr intensiv verfärbte Zellen mit dicker Membran; Oeltropfen weggelassen. Aus dem topfförmigen Chromatophor ist ein bandförmiges Netz geworden, Pyrenoid undeutlich bis völlig unsichtbar. d. Vegetative Schwärmer mit stark gelapptem Chromatophor. Membran basal etwas abgehoben, vorne zu einer halbkugeligen Papille verdickt.

ten, traten als ellipsoidisch-eiförmige Schwärmer aus. Die Schwärmer hatten eine zarte Membran, die vorne zu einer manchmal undeutlichen, halbkugeligen Papille mit vier, anderthalb mal körperlängen und gleichlangen Geisseln verdickt war. Der Chromatophor zeigte im Allgemeinen Topfform, war aber oft, wie bei den vegetativen Zellen, sehr stark zerlappt bis fast zerteilt, niemals aber war er netzförmig. Auch dieser Umstand, dass die Schwärmer niemals netzförmige Chromatophoren zeigten, zeigt an, dass der netzförmige Chromatophor im Zusammenhang mit der Umbildung der vegetativen Zellen in die orangefarbenen, vegetativ gehemmten Zellen steht. Am Vorderrand des Chromatophoren bzw. eines Chromatophorenlappens lag das grosse Stigma. Es waren zwei kontraktile Vakuolen vorhanden. Das Pyrenoid war umso deutlicher, je topfförmiger der Chromatophor war. Diese viergeisseligen Schwärmer waren ausgesprochen vegetativ. Sie schwärmteten kurze Zeit herum (oft nur wenige Sekunden) stiessen die Geisseln paarweise ab, um sich abzurunden und in vegetative, unbewegliche Zellen umzuwandeln. Bemerkt sei die Tatsache, dass die Membran der Schwärmer nicht immer, vielleicht niemals zur Membran der vegetativen Zelle wurde. Meist schlüpfte der Protoplast des Schwärmers aus, um sich neu zur unbeweglichen Zelle zu behäuten, in anderen Fällen war an der behäuteten, bewegungslosen Zelle der Rest der Schwärmerhaut zu erkennen.

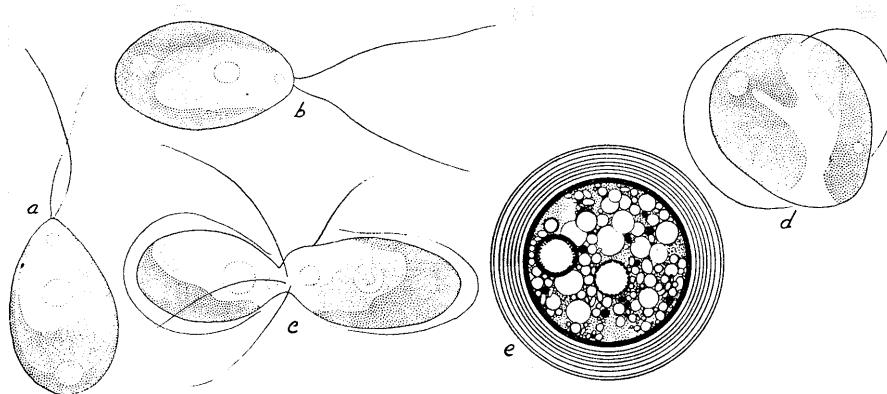


Fig. 2. a u. b. Gameten ohne Papille mit kürzern Geisseln als die vegetativen Schwärmer. Chromatophor meistens ausgesprochen topfförmig, manchmal tief ausgeschnitten, meistens das Pyrenoid deutlich. Im Verhältnis zu den vegetativen Schwärzern Stigma sehr klein. c u. d. Kopulationsstadien. e. Zygote. Innere Membran sehr derb. Außenmembran sehr stark geschichtet. Stärkekörper und Oeltropfen.

Das Studium dieser Alge ergab die merkwürdige Tatsache, dass im gleichen Material sowohl Autosporenbildung wie auch die Bildung der vegetativen Schwärmer, aber auch die Bildung der Planogameten, also der sexuellen Schwärmer stattfinden konnte. Mitten unter den viergeisseligen Schwärzern traten nicht selten zweigeisselige Schwärmer auf; diese zweigeisseligen Schwärmer zeigten fast immer die Topf-form des Chromatophoren und auch meistens das Pyrenoid. Sie besaßen eine sehr zarte, enganliegende Membran, die sich aber vorn nicht zu einer Papille verdickte. Die zwei Geisseln waren nur etwas mehr als körperläng. Das Stigma war sehr klein und punktförmig, meistens nur gelblich und nie rot und oft kaum zu bemerken.¹ Es lag ebenfalls im vorderen Drittel des Protoplasten. Diese zweigeisseligen Schwärmer gehen mit Sicherheit ebenfalls auf die behandelte Protococcale zurück: sie konnten vor dem Austritt wie auch beim Austritt aus den Zellen gesehen werden.

Da die zwei- wie die viergeisseligen Schwärmer im gleichen Materiale gebildet wurden, müssen die Außenbedingungen, welche ihre Bildung auslösen, fast die gleichen sein. Wahrscheinlich ist der Zustand

¹ Diese Rückbildung der Augenflecke an den sexuellen Schwärzern ist nicht selten auch bei anderen Algen zu sehen. Sie ist bei den sexuellen Schwärzern verständlich: diese sind, bezogen auf die vegetativen Schwärmer, mehr chemotaktisch als phototaktisch eingestellt.

der Alge massgebend dafür, ob Gameten oder vegetative Schwärmer gebildet werden.

Die zweigeisseligen Schwärmer legten sich mit ihren Vorderenden aneinander (die beiden Geisselpaare stehen dann gekreuzt zueinander), es erfolgt dann Abstossung der Membranen und Verschmelzung der Protoplasmata. Leider konnte nicht festgestellt werden, ob die einer Zelle entstammenden Gameten miteinander kopulieren können. Die Zygote hatte verschiedenes Aussehen. Vielfach war sie von einer vielschichtigen Membran, die leicht verquollen erschien, umgeben. In diesen Fällen war die Zygote voll von rotem Oel. In anderen Fällen war die Zygote grün, ihre Membran recht zart und es war wenig oder kein Oel, sondern Stärke eingelagert. Zwischen diesen Extremen gab es alle Übergänge.

Besonders bemerkt werden muss, dass die Zygoten in allen diesen Ausbildungen keimen konnten, dass also für die Keimung die Umbildung der Zygoten in derbhäutige, mit Oel versehene Ruhestadien, nicht notwendig war. Im gleichen Materiale, in dem vegetative Zellen, vegetative und sexuelle Schwärmer und Zygotengeneration zu sehen waren, konnte auch vielfach die Keimung der Zygoten gesehen werden, und zwar bei Zygoten mit derben wie zarten Membranen (bei letzteren wie begreiflich in der Mehrzahl).

Aus der Zygote traten niemals vier Keime, sondern immer nur zwei, seltener nur ein Keim, immer innerhalb einer stark erweiterten Blase, aus, welche morphologisch der innersten zarten Hautschicht der Zygotewand entspricht. Durch Aufreissen dieser zarten Blase wurden die Keime frei. Da innerhalb dieser Blase neben den beiden Keimen gelegentlich zwei amorphe Ballen gesehen wurden, ist anzunehmen, dass nach der Reduktionsteilung von den regulären vier Keimen zwei, bzw. drei Keime zugrundegegangen sind. Die Keime hatten meist die Form der vegetativen Schwärmer, die sehr bald die Geisseln abwarf und sich in unbewegliche Zellen umwandelten. Gelegentlich kam es aber erst gar nicht zur Bildung dieser vegetativen Schwärmer. Die zwei, bzw. der eine Keim wandelte sich noch innerhalb der Blase in eine behäutete, vegetative unbewegliche Zelle um. Diese behäuteten Zellen wurden ebenfalls durch Aufreissen der Blase entleert und wuchsen entweder direkt zu den typischen Zellen unserer Alge heran oder aber ihr Inhalt trat wieder als Schwärmer mit vier Geisseln aus, der erst nach einiger Schwärmezeit zur Ruhe kam und sich zu einer vegetativen Zelle behäutete.

Dieses merkwürdige Verhalten, dass bei einer Chlorophycee aus der

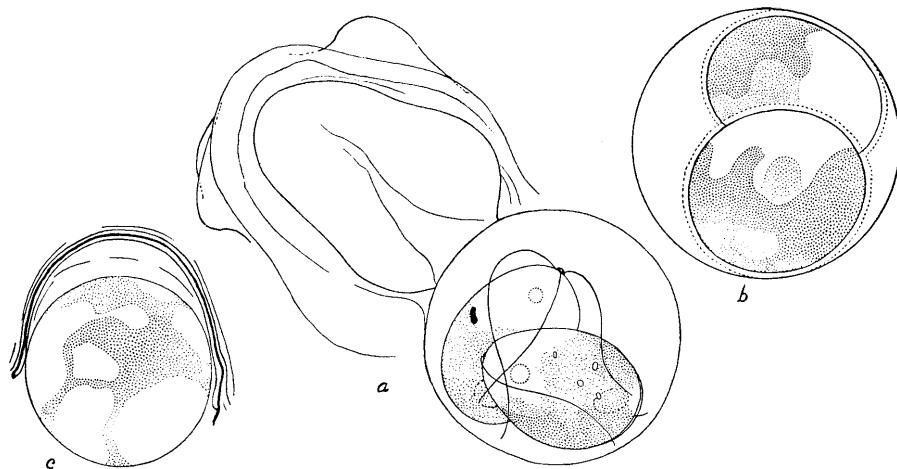


Fig. 3. a. Derbwandige Zygote, die eine Blase entlässt, innerhalb welcher zwei Keime: vegetative Zoosporen sich befinden. b. Sehr zartwandige Zygote, in der die beiden Keime als behäutete unbewegliche grüne Zellen gebildet werden. Solche aus der Zygote entleerte unbewegliche Zellen wachsen entweder direkt zu vegetativen Zellen heran oder entleeren vorher den Protoplasten als viergeisseligen Schwärmer. c. Ziemlich derbwandige Zygote, aus der nur ein Keim in der Form einer zartbehäuteten Zelle austritt.

Zygote nicht wie üblich, Schwärmer, sondern unbewegliche, behäutete Zellen entleert werden, steht unter den Chlorophyceen nicht vereinzelt dar. Es sei hier auf die Beobachtungen von MAINX (1931, 509) verwiesen, nach denen aus den Oosporen von *Oedogonium* vier behäutete Zellen austreten, die jede einen Schwärmer bilden oder auf die von PASCHER (1939, ab 208), der aus den Oosporen von *Sphaeroplea* bereits behäutete Keimlinge und nicht Schwärmer austreten sah.

Einige der beobachteten Tatsachen sollen hier kurz besprochen werden:

1. Viergeisseligkeit der vegetativen Schwärmer.

Die bis jetzt untersuchten Protococcalen zeigten mit ganz wenigen Ausnahmen die Uebereinstimmung, dass ihre vegetativen Schwärmer zweigeisselig sind. Viergeisselige vegetative Schwärmer hat die von GERNECK beschriebene *Planophila*, ferner die von PETROVA und mir beschriebene, festsitzende, winzige Protococcale *Tetraciella*. Dazu kommt die hier besprochene neue Protococcale.¹ In einer späteren

Veröffentlichung soll eine festsitzende Protococcale mit viergeisseligen Schwärmern behandelt werden.

Mit diesen Befunden wird aber der Nachweis erbracht, dass sich Zwei-, bzw. Viergeisseligkeit fast bei allen Chlorophyceenordnungen findet. Für die Volvocales ist dies schon lange bekannt. Zweigeisselig sind z. B. *Chlamydomonas*, *Sphenochloris*, *Chlorogonium*, *Thorakomonas*, *Dunaliella*, *Phacotus*, *Coccomonas* u. Anders; viergeisselig sind z. B. *Tetrachloris*, *Carteria*, *Scherffelia*, *Pyramimonas*, *Spirogonium*, *Fortiella*. Merkwürdigerweise sind alle kolonialen Volvocalen, wenn wir von dem sehr fraglichen *Spondylomorum* absehen, zweigeisselig.

Unter den Tetrasporales sind viergeisselig: *Prasinocladus*, ferner, wie SCHERFFEL (1908, 792/3) gezeigt hat, auch *Schizochlamys* und die von mir beschriebene *Malleochloris*. Alle anderen bis jetzt beschriebenen Tetrasporalen sind zweigeisslig.

Auch unter den fadenförmigen Chlorophyceen gibt es viergeisslige und zwei geisselige Ausbildungen (siehe die Tabelle auf S. 165).

Der Gegensatz viergeisslig—zweigeisselig, falls von einem Gegensatz gesprochen werden kann, durchzieht also die ganze Algenreihe der Grünalgen, mit Ausnahme der Siphonalen, bei denen viergeisselige Schwärmer bis jetzt nicht mit Sicherheit aufgezeigt werden konnten.

2. Zweigeisseligkeit der sexuellen Schwärmer.

Während die zweigeisseligen Grünalgen die Zweigeisseligkeit sowohl bei den vegetativen wie sexuellen Schwärmern zeigen, verhalten sich die viergeisseligen Grünalgen darin verschieden. Ich verweise hier auf meine zusammenfassende Darstellung aus dem Jahre 1907. Bei einigen Ulotrichalen sind beide Schwärmertypen viergeisselig, bei anderen Ulotrichalen mit viergeisseligen vegetativen Schwärmern haben aber die sexuellen Schwärmer nur zwei Geisseln: *Ulothrix*, *Stigeoclonium*, *Chaetophora* usw. siehe die Tabelle (S. 000). Diese Verminderung der Geisselzahl an den sexuellen Schwärmern hängt nicht mit der Reduktionsteilung zusammen. Sowohl die in den vegetativen Schwärmern vier- wie auch die zweigeisseligen Ulotrichalen bilden aus den Zygogen (die zumeist Dauerzygoten sind) vier Keime. Die Geisselzahl steht auch in keinem Zusammenhang mit der Lebensform der Alge, ob Haplont oder Diplont. Die tetrakonte *Ulothrix* ist trotz der zweigeisseligen, sexuellen Schwärmer haploid. Die diploiden *Cladophora*-Individuen bilden nach der Reduktionsteilung nicht zwei-, sondern viergeisselige Schwärmer aus. Ihre sexuellen Schwärmer sind zweigeisselig.

Uebersicht über einige fädige Chlorophyceen, zusammengestellt nach der Begeisselung ihrer verschiedenen Schwärmtypen.

eutatrakont:	hemitetrakont	dikont
Veg. Schwärmer 4 Sex. Schwärmer 4	Veg. Schwärmer 4 Sex. Schwärmer 2	Veg. Schwärmer 2 Sex. Schwärmer 2
<i>Stigeoclonium</i> zum Teil <i>Draparnaudia</i> <i>Chaetophora</i> <i>Chaetonema</i> <i>Phaeophila</i> <i>Gonatoblaste</i> <i>Gomontia</i> <i>Trichophilus</i> <i>Sprocladus</i> <i>Pseudendoclonium</i> <i>Ochlochaele</i> <i>Pringsheimia</i> <i>Pseuduvella</i> <i>Aphanochaete</i> u. andere	<i>Ulothix</i> <i>Stigeoclonium</i> zum Teil <i>Endoclonium</i> <i>Chaetophora</i> <i>Endoderma</i> <i>Cladophora</i>	<i>Hormidium</i> <i>Iwanoffia</i> <i>Pseudulothrix</i> <i>Ectochaete</i> <i>Bulbocoleon</i> <i>Chloroclonium</i> <i>Didymosporangium</i> <i>Gongrosira</i> <i>Pleurothamnion</i> <i>Zoddaea</i> <i>Chlorotylium</i> <i>Pleurastrum</i> <i>Endophyton</i> <i>Microthamnion</i> <i>Protoderma</i> <i>Ulvella</i> <i>Phycopeltis</i> <i>Cephaleuros</i> <i>Dicranochaete</i> <i>Coleochaete</i> u. andere

¹ *Stigeoclonium* ist eine künstliche, lediglich nach dem Habitus umgrenzte Gattung, aus der ich schon seinerzeit die Formen mit zweigeisseligen vegetativen Schwärmern als *Iwanoffia* herausgehoben habe.

In meiner Arbeit aus dem Jahre 1907 bezeichnete ich jene viergeisseligen Chlorophyceen, deren sexuell Schwärmer zweigeisselig sind, als hemitetrakont. Die behandelte Protococcale erweist nun, dass hemitetrakonte Formen unter den Chlorophyceen nicht auf die fadenförmigen Ausbildungen beschränkt sind, sondern auch bei Protococcalen¹ auftreten.

3. Verminderung der in der Zygote gebildeten Keime.

Wir kennen unter den grünen wie braunen Algen Formen, bei denen von den im Zusammenhang mit der Reduktionsteilung gebildeten vier Keimen nur zwei oder einer erhalten bleiben: Unter den Grünalgen

¹ Ich kenne eine *Carteria*, eine viergeisselige, behäutete Chlamydomonadine, deren Gameten nicht vier-, sondern zweigeisselig sind.

vor Allem die Volvocales und die Conjugaten. Bei *Gonium* und *Pandorina* treten aus der Zygote zumeist noch vier Keime aus, bei *Eudorina* meist nur zwei oder einer, bei *Volvox* immer nur einer. Die Conjugaten zeigen Aehnliches, bei den meisten Saccodermen vier Keime, bei den Plakodermen zwei, bei den Zyg nemalen nur einer. Dasselbe bei den pennaten Diatomeen, bei denen nach der Reduktionsteilung zwei oder drei Kerne zugrunde gehen und demnach aus einer Zelle nur zwei oder nur ein Gamet gebildet werden. Für das weibliche Geschlecht ist ja diese Verminderung auf einen haploiden Kern bzw. Zelle sowohl bei den Tieren wie bei den höheren Pflanzen die Regel geworden.

Unsere Protococcale stellt einen weiteren Beleg vor dafür, dass sich diese Erscheinung zu wiederholten Malen und unabhängig voneinander bei den verschiedensten Organismengruppen und auch an Einzellern herausgebildet hat und nur bedingten systematischen Wert hat.

Bei dieser Verminderung in der Zahl der haploiden Keime besteht zunächst keine Beziehung zur Form der geschlechtlichen Fortpflanzung, ob Iso- oder Anisogamie, auch keine Beziehung zur Lebensform des betreffenden Organismus, ob Diplont oder Haplont.

Im Uebrigen stellen gerade die Fälle, bei denen nach der Reduktionsteilung aus der Zygote nur zwei oder nur ein Keim austreten, einen überzeugenden Beleg dafür dar, dass die ursprüngliche Funktion der geschlechtlichen »Fortpflanzung« nichts mit der Vermehrung zu tun hat. Der Umstand, dass bei vielen »höheren« Organismen geschlechtliche Vorgänge und Vermehrung gekoppelt sind, lässt sich in keiner Weise im Sinne einer ursprünglichen Beziehung zwischen beiden Vorgängen auswerten. Es ist daher nicht glücklich, die geschlechtlichen Vorgänge schlechthin als geschlechtliche »Vermehrung« zu bezeichnen. Auch der Ausdruck geschlechtliche »Fortpflanzung«, der mehr von den Tieren und vom Menschen abgeleitet ist, ist nicht ganz einwandfrei. Gerade bei sehr vielen Pflanzen folgt auf den Geschlechtsakt nicht das, was man als Fortpflanzung bezeichnet.

Die behandelte Protococcale zeigte die Eigenart, dass die Bedingungen für die verschiedenen Erscheinungen der Vermehrung und des Geschlechtsvorganges sehr nahe aneinander zu liegen scheinen. Nur so ist es verständlich, dass im gleichen Material die Bildung von Auto- und Zoosporen, der Gameten, ihre Kopulation und die Keimung der Zygoten gesehen werden konnte. Meistens liegen die Bedingungen für diese biologischen Vorgänge auseinander und meist umso weiter auseinander, je spezialisierter die Algen leben. Mir sind nur wenige

Algen bekannt, bei denen wie bei unserer Protococcale die Bedingungen so nahe aneinander liegen. Darüber soll später zusammenfassend berichtet werden. Bei solchen Algen des Festlandes, handelt es sich fast immer um Algen aus salzhaltigen Stellen. Ebenso liegen ja auch bei vielen Organismen des Meeres oder Brackwassers die Bedingungen nahe beisammen. Ich konnte dies besonders bei marinen Polyblepharidinen feststellen.

Im Gegensatz dazu liegen bei den meisten, ausgesprochenen Süßwasseralgen (besonders bei den Chlorophyceen, doch auch bei anderen) die Bedingungen für vegetative Vermehrung, Gametenbildung und Zygotenkeimung oft ausserordentlich weit auseinander. Zum Teil hängt dies damit zusammen, dass die Zygote meist als Dauerspore ausgebildet wird, die auf ein Ruhestadium eingestellt ist. Das hängt wieder mit dem viel leichteren und grösseren Schwanken der Verhältnisse im Süßwasser zusammen, das im Gegensatz zum Meerwasser einer viel grösseren Beeinflussung durch die Aussenfaktoren unterliegt, was wieder mittel- oder unmittelbar mit den jahreszeitlichen Veränderungen im Zusammenhang steht.

Auch unsere Alge bestätigt dies mittelbar. Die CO_2 - und Salzhaltigen Quellen des Franzensbader Moores fliessen jahraus jahrein mit annähernd gleicher Temperatur und nur wenig schwankendem Gehalt an Salzen. Die Aussenfaktoren schwanken nur in geringem Masse. Die Bedingungen für die einzelnen Ausbildungen liegen sehr nahe bei einander.

Systematische Stellung, Beschreibung der Alge.

Die Zugehörigkeit zu den Chlorophyceen, im besondern zu den Protococcalen, ist ausser Zweifel. Innerhalb der Protococcalen kann sie, vielleicht vorläufig in die Gattung *Planophila* eingereiht werden, deren freilebende, einzeln oder in Zweier- wie Vierergruppen vorkommenden Zellen sich durch viergeisselige Schwärmer und Autosporen vermehren.

Planophila sphagnothermallis nov. spec.

Zellen einzeln lebend oder zu Zweien bis Vieren durch die Membran der Mutterzelle zusammengehalten (15—22 μ gross o. grösser); in grösserer Menge kleine, grüne bis orangefarbene Lager an feuchten Moorflächen bildend. Membran zart bis derb, doch dann meist leicht verquollen. Chromatophor zunächst topfförmig, meist stark gelappt bis netzförmig, mit deutlichem Pyrenoid. Zellen mit Stärke oder (bes. die derbwandigen Stadien) mit grossen Tropfen orangefarbenen Oeles. Vermehrung durch Bildung von zwei bis vier Autosporen, die meist noch eine Zeitlang von den gedehnten Membranen der

Mutterzelle zusammengehalten werden. Vegetative Schwärmer meist zu zweien gebildet, viergeissig (Geisseln ein einhalbmal körperlang) mit grossem topfförmigen oft gelappten Chromatophoren, der ein deutliches rotes Stigma hat. Membran der Schwärmer zart, vorne zu einer meist deutlichen Papille verdickt. Die Schwärmer kommen bald zur Ruhe und bilden wieder vegetative Zellen, wobei aber die Haut des Schwärmers nicht zur Haut der vegetativen Zelle wird, sondern abgestossen wird. Sexuelle Schwärmer meist zu zweien gebildet, mit zarter Haut ohne Papille und zwei körperlangen Geisseln. Das Stigma anscheinend zurückgebildet, klein und nur gelblich, oft nur schwer zu sehen. Morphologische Isogamie. Zygote kugelig, mit zarter bis derber, dann mehrfach geschichteter Haut, grün oder mit viel rotem Oel. Bei der Keimung, die in allen Stadien der Zygotentwicklung eintreten kann, werden nur zwei oder nur ein Keimling entleert. Diese Keimlinge treten entweder in der Form von vegetativen Schwärmern oder behäuteten und unbeweglichen Zellen aus. Die Schwärmer wandeln sich nach kurzer Schwärmezeit in unbewegliche, vegetative Zellen um, während die als unbewegliche Zellen austretenden Keimlinge entweder unmittelbar zu vegetativen Zellen auswachsen oder vorher noch je einen Schwärmer entleeren.

Bis jetzt nur sehr vereinzelt auf den Stirnflächen von Abstichen und Gräben des Franzensbader Mineralmoores im Sudetengau. (1927.)

Botanisches Institut d. Deutschen Univ. Prag. — — — biol. Arbeitsstelle in Franzensbad. Dez. 1938.

Literatur.

- MAINX, F. (1931). Physiol. und genetische Untersuchungen an *Oedogonium* I. Zeitschr. f. Botanik, 24, 481—527.
- PASCHER, A. (1907). Studien über die Schwärmer einiger Grünalgen. Bibl. Bot. 67. —, (1939). Ueber die geisselbewegliche Eier, mehrköpfige Schwärmer und vollständigen Schwärmerverlust bei *Sphaeroplea*. Beih. Bot. Centralblatt 59 A, 188—213.

Kvantitativ Bestemmelse af Vækststoffer af Auxin-gruppen ved Hjælp af Diffusionsmetoden.

Af P. BOYSEN-JENSEN (København).

Naar man anbringer en Agartærning, som indeholder Vækststof, paa den ene Side af en dekapiteret *Avena*-Koleoptile, vil Vækststoffet vandre ned langs den ene Side af Koleoptilstumpen og bevirke, at denne vokser hurtigere end den modsatte Side, saaledes at der opstaar en Krumning. Man kan nu maale Størrelsen af de Krumninger, som givne Vækststofmængder (maalt i absolut Maal eller i Vækststofenheder) fremkalder, og saaledes konstruere en Kurve, der angiver Sammenhængen mellem Vækststofkoncentrationen og Krumningsstørrelsen; denne Kurve kaldes Vækststoffets Virkningskurve.

Ønsker man nu at bestemme Vækststofmængden i en Plantedel, maa Vækststoffet fra Plantedelen føres over i en Agarplade. Denne kan fremstilles ved at hælde 2,5 ccm af en smeltet Agaropløsning ud paa en Glasplade, som er 5×5 cm, saaledes at Tykkelsen bliver 1 mm. Naar Vækststoffet er overført i en Agarplade af passende Størrelse, skærer man Tærninger med en Størrelse paa $2 \times 2 \times 1$ mm ud af Agarpladen, og disse sættes ensidigt paa dekapiterede *Avena*-Koleoptiler. Naar man da maaler Størrelsen af de Krumninger, som Agartærnerne fremkalder, kan man ved Hjælp af den ovennævnte Virkningskurve bestemme Vækststofkoncentrationen i Agartærnerne og derigennem i Plantedelen.

Overførelsen af Vækststof til Agarpladen kan ske paa to forskellige Maader, enten ved, at det secerneres direkte fra Plantedelen over i Agarpladen, eller ved, at man først ekstraherer det fra Planten og dernæst overfører det i Agar.

Ved den første Metode anbringes Plantedelen, en Koleoptilspids, Rodspids eller et Stængelstykke, paa en Plade eller Tærning af ren Agar eller Dextroseagar. Efter nogen Tids Forløb fjernes Plantedelen, og Vækststofindholdet i Tærningen bestemmes. Med denne Metode maaler man, hvor meget Vækststof, der afgives i en vis Tidsenhed fra et vækststofholdigt Planteorgan. Derimod faar man ikke Oplysning

om den absolute Vækststofkoncentration i Plantedelen, da den Vækststofmængde, som afgives, er afhængig af, om der nydannes Vækststof eller ikke, samt af den Hastighed, hvormed Vækststofsekretionen foregaar. For visse Planters Vedkommende er Metoden behæftet med ganske uberegnelige Fejl, da Vækststoffet for at komme over i Agaren maa passere en Snitflade, hvor der kan finde en Vækststofdestruktion Sted.

Ved den anden Metode ekstraheres Vækststoffet med Kloroform eller Æter. En afmaalt Mængde af Ekstraktet afdampes; Afdampningsresten, som indeholder Vækststoffet, opløses i 0,5 ccm Æter og suges ved Drejning af en Skrue ind i en Pipette, fra hvilken det derafter ligeledes ved Drejning af Skruen Draabe for Draabe presses ned paa en Agarplade paa 1 qcm, der ligger over et Vandbad med en Temperatur paa 40° , idet der samtidig blæses tør Luft hen over Agarpladen. Æteren bringes derved til at fordampe paa denne, og det i Æteren opløste Vækststof gaar over i Agaren og bestemmes dernæst paa den ovenfor anførte Maade.

Forudsætningen for, at denne Vækststofbestemmesmetode skal kunne anvendes, er dog, at Vækststofopløsningen er nogenlunde ren. Dette vil i Almindelighed ikke være Tilfældet, idet Æterekstraktet vil indholde alle de æteropløslige Stoffer i Planteorganet. Visse af disse Forureninger, som er til Stede i større Mængder, f. Eks. Fedt, bevirker, at de opløste Stoffer under Drypningen let flyder ud over Agarpladen, andre opløste Stoffer synes at virke hæmmende paa Vækststofreaktionen i *Avena*-Koleoptilen.

Det vil derfor i Almindelighed være nødvendigt før Bestemmelsen at rense Vækststofekstraktet. En stor Del af Forureningerne kan bortskaffes, idet man benytter sig af det Forhold, at Vækststoffet i et System af Æter og Vand samler sig i den vandige Fase, naar denne er alkalisk, men derimod i den æteriske Fase, naar Vandet er surt. Man gaar frem paa følgende Maade:

30 ccm af det oprindelige, æteriske Planteekstrakt udrystes to Gange med 10 ccm mættet Dextroseopløsning + 0,5 ccm 8 % NaHCO_3 -opløsning i 5 Minutter ad Gangen. Vækststoffet gaar da over i den vandige Opløsning, medens Fedtet bliver tilbage i Æteren. Til den vandige Opløsning sættes dernæst 1 ccm 10 % Vinsyreopløsning, saa at Reaktionen bliver sur, og Opløsningen udrystes tre Gange med 15 ccm Æter i 5 Minutter ad Gangen. Vækststoffet gaar da over i Æteren. Vækststoftabet ved denne Rensning synes at være relativt lille.

Den æteriske Vækststofopløsning, som man derved faar frem, er

befriet for Fedt og andre Urenheder, men indeholder i visse Tilfælde Stoffer, som virker hæmmende paa Vækststofreaktionen i *Avena-Koleoptilen*. Disse synes vanskelig at kunne bortskaffes ved Opløsnings- og Fældningsmidler uden store Tab af Vækststof. Den eneste Mulighed for en yderligere Rensning af Vækststoffet synes derfor at bestaa i Anvendelsen af fysiske Rensningsmetoder; blandt disse vil man først og fremmest have Opmærksomheden henvendt paa en Diffusion af den urene Vækststofopløsning i Agar, idet det er ret nærliggende at tænke sig, at Vækststoffet har en anden Diffusionshastighed end Hæmningsstofferne; der vilde i saa Fald være Mulighed for i vidtgaaende Grad at rense Vækststoffet.

Diffusionsmetoden har tidligere været anvendt til Molekularvægts-bestemmelse af Vækststof (WENT, KÖGL, HAAGEN SMIT und ERXLEBEN, HEYN). At den ogsaa med Fordel vil kunne anvendes til Rensning af Vækststof fremgaar af nogle endnu ikke publicerede Undersøgelser af R. H. GOODWIN, hvori det vises, at et Vækststofekstrakt af Majs, som er renset ved Overførelse af Vækststoffet i alkalisk Opløsning og paa-følgende Udrystning med Æter, efter at Opløsningen er gjort sur, ikke giver en normal Vækststofgradient ved et Diffusionsforsøg, medens det derimod giver omrent den rigtige Værdi for Molekularvægten, naar det er renset ved Diffusion gennem tre Agarlag. Det synes altsaa, at Forureningerne har en mindre Diffusionshastighed end Vækststoffet.

Fremgangsmaaden ved Anvendelsen af Diffusionsanalysen til kvantitativ Vækststofbestemmelse i urene Vækststofopløsninger er følgende.

1) Konstruktion af Virkningskurven for det ved Dialyse rensede Vækststof. Fremgangsmaaden er følgende: Der fremstilles en Agarplade, som indeholder en vis Mængde af det urene Vækststof; ovenpaa denne (Plade I) lægges tre Plader af ren Agar og der diffunderes i en passende Tid. Det Vækststof, som efter Afslutningen af Diffusionen findes i den øverste Plade (Plade IV), er da rent, og det vil, naar Diffusionsbetingelserne er konstante, altid udgøre samme Procentdel af den oprindelige Vækststofmængde i Plade I. Naar man da bestemmer d-Værdier for Plade IV i en Række Forsøg med varierende Vækststofkoncentration i Plade I, kan man konstruere en Virkningskurve for det rene Vækststof, udtrykt i Vækststofenheder.

2) Bestemmelse af Værdien $\frac{h^2}{4kt}$ for det givne Vækststof. Da Vækststoffet forudsættes at være urent, maa denne Bestemmelse ske ved en dobbelt Diffusion. Det urene Vækststof bringes over i en Agarplade af 1 mm's Tykkelse, ovenpaa denne Agarplade lægges 3 Plader af ren

Agar, ligeledes af 1 mm's Tykkelse, og der diffunderes i en passende Tid. Den øverste Plade (Pl. IV), der indeholder rent Vækststof, benyttes da som nederste Plade i et nyt Diffusionsforsøg paa samme Maade som ovenfor. Naar Diffusionen er sluttet, bestemmes Vækststofindholdet i de fire Plader, og af Vækststofgradienten beregnes ved Hjælp af KAWALKIS Tabeller Værdien $\frac{h^2}{4kt}$, hvor h betegner Agarpladernes Tykkelse i cm, k Diffusionshastigheden og t Tiden i Døgn.

3) Naar man kender de under 1 og 2 anførte Størrelser, kan man bestemme Vækststofkoncentrationen, selv i urene Vækststofopløsninger, paa følgende Maade. En afmaalt Portion af Vækststofopløsningen adampes og Afdampningsresten bringes over i en Agarplade paa 1 mm's Tykkelse. Ovenpaa denne lægges 3 Plader af ren Agar. Da man kender Værdien af Størrelsen $\frac{h^2}{4kt}$ for det paagældende Vækststof, kan man ved Hjælp af KAWALKIS Tabeller beregne, hvor mange Procent af den samlede Vækststofmængde, der efter en bestemt Diffusionstid skal findes i de forskellige Plader. Man foretager da en Bestemmelse af d-Værdien for Plade IV. Ved Hjælp af Virkningskurven kan man dernæst finde dens Vækststofkoncentration, udtrykt i Vækststofenheder. Har man nu f. Eks. fundet, at der i Plade IV, som skal indeholde 14,8 % af den samlede Mængde, findes 0,8 WAE, maa den samlede Vækststofmængde, som er dryppet paa den nederste Plade, være 5,4 WAE.

Inden man gaar over til at anvende denne Metode paa Plantedele, vil det være nødvendigt først at undersøge dens Brugbarhed; til disse Undersøgelser vil det være formaalstjenligt at anvende β -Indolyl-Eddikesyre, der let kan skaffes i ren Tilstand, og der skal i det følgende gøres Rede for en Undersøgelsesrække, der er udført med dette Stof.

1) Den til de følgende Forsøg benyttede Virkningskurve er gengiven i hosstaaende Tabel:

β -Indolyl-Eddikesyre, γ opløst i 100 ccm	3	4	5	6	7	8	9
Agar (ingen Diffusion).							
d	0,25	0,49	0,71	0,92	1,07	1,18	1,26

2) Bestemmelse af Størrelsen $x = \frac{h^2}{4kt}$ for β -Indolyl-Eddikesyre. Der blev fremstillet Agarplader af 1 mm's Tykkelse, som indeholdt 24 γ β -Indolyl-Eddikesyre pr. 100 ccm. Paa en saadan Agarplade blev der lagt 3 Agarplader af samme Tykkelse og der blev diffunderet ved 20° i 1 Time, hvorefter Mængden af β -Indolyl-Eddikesyre i de enkelte Plader blev bestemt. Resultatet af 4 Forsøg er gengivet i hosstaaende

Tabel 1. Tallene udenfor Parentesen angiver Koncentrationen i γ pr. 100 ccm, Tallene i Parentes det til Forsøgene benyttede Planteantal.

Tabel 1.

	Gennemsnit							
Plade I	8,2	(10)	8,3	(9)	7,8	(6)	8,3	(9)
» II	5,4	(10)	5,5	(8)	5,6	(7)	6,5	(7)
» III	4,4	(8)	4,6	(9)	4,1	(6)	4,8	(8)
» IV	3,3	(9)	3,3	(9)	3,3	(5)	3,0	(8)
								3,2

Af de i Tabel 1 angivne Gennemsnitsværdier beregnes $\frac{h^2}{4kt}$ paa den i Tabel 2 angivne Maade:

Tabel 2.

	γ	$\%$	$\frac{h^2}{4kt}$	p	$\frac{h^2}{4kt} \cdot p$
Plade I	8,2	38	0,134	1,2	0,161
» II	5,7	26,5	0,063	0,6	0,038
» III	4,5	20,8	0,110	0,6	0,066
» IV	3,2	14,8	0,112	1,2	0,134
Sum	21,6	100,1		3,6	

Den gennemsnitlige samlede Mængde β -Indolyl-Eddikesyre, som er fundet i de fire Forsøg er 21,6 γ , altsaa 10 % mindre end det tilsatte; dette kan hidrøre fra, at der er destrueret noget af β -Indolyl-Eddikesyren ved Fremstillingen af Pladerne. I anden Kolonne er fremstillet den procentiske Fordeling af Vækststoffet i de fire Plader; heraf findes ved Hjælp af KAWALKIS Tabeller de tilsvarende Værdier for $\frac{h^2}{4kt}$; disse fire Værdier har ikke den samme Grad af Paalidelighed; dette udjævnes ved at tillægge dem den i fjerde Kolonne angivne Vægt (p.). Man faar

da den gennemsnitlige Værdi for $\frac{h^2}{4kt}$ ved at beregne Størrelsen $\frac{\sum \frac{h^2}{4kt} \cdot p}{\sum p}$; denne findes at være lig 0,111.

I Følge ØHOLM faar man ved Multiplikation af Diffusionshastigheden med Kvadratrodens af Molekularvægten en konstant Værdi, som er lig med 7. Ifølge dette skal Diffusionshastigheden for β -Indolyl-Eddikesyre være 0,5291 og $\frac{h^2}{4kt}$ skal da for $h=0,1$ og $t=1/24$ være 0,1135, hvad der stemmer godt med den ovenfor fundne Værdi.

3) Bestemmelse af β -Indolyl-Eddikesyre gennem Diffusionsanalyse. Som ovenfor nævnt beror Anvendelsen af Diffusionsanalyesen til Vækst-

stofbestemmelse i urene Vækststofoplosninger paa, at man, naar man kender k , for givne Værdier af h og t kan beregne det procentiske Vækststofindhold i Plade IV, saaledes at man gennem en Bestemmelse af Vækststofindholdet i denne Plade kan beregne den samlede Vækststofmængde. At dette er rigtigt, fremgaar af de ovenfor anførte Forsøg med β -Indolyl-Eddikesyre. Der blev i Plade IV med en Lagtykkelse paa 1 mm og en Diffusionstid paa 1 Time fundet et gennemsnitligt Vækststofindhold paa 3,2 γ pr. 100 ccm. Under de givne Betingelser skal Plade IV indholde 14,8 % af den samlede Mængde; denne beregnes da at være 21,6 γ pr. 100 ccm. Summen af de i de fire Plader fundne Mængder er ligeledes 21,6 γ pr. 100 ccm.

For yderligere at godtgøre Metodens Rigtighed, blev der anstillet nogle Diffusionsforsøg med en Lagtykkelse paa 2 mm og en Diffusions-tid paa 3 Timer. Værdien af $\frac{h^2}{4kt}$ skal da for β -Indolyl-Eddikesyre være $\frac{0,04 \cdot 8}{4 \cdot 0,5291} = 0,151$, og Plade IV skal indholde 10,6 % af den samlede Mængde. Der blev i en Agarplade opløst 60 eller 70 γ pr. 100 ccm. Koncentrationen blev bestemt dels ved Bestemmelse af β -Indolyl-Eddikesyren i Plade IV efter 3 Timers Diffusion, og dels ved, at en vækststofholdig Agarplade blev anbragt med fire Agarplader paa hver Side, indtil Koncentrationen var ensartet, saaledes at den oprindelige β -Indolyl-Eddikesyrekoncentration blev fortyndet til $\frac{1}{9}$. Resultatet er gengivet i Tabel 3.

Tabel 3.

	(1) Antal γ opløst pr. 100 ccm	(2) Vækststofind- hold i Pl. IV efter 3 Timers Diffusion, γ pr. 100 ccm	(3) Samlet Vækst- stof mængde (2)x9,4. γ pr. 100 ccm	(4) Vækststof efter Fortynding til $\frac{1}{9}$. γ pr. 100 ccm	(5) Samlet Vækst- stof mængde (4)x9. γ pr. 100 ccm
1.	70	6,3	59	7,5	68
2.	70	6,6	62	7,4	67
3.	70	6,8	64	7,3	66
4.	60	5,3	50	6	54

Det fremgaar af Tabel 3, at der ved Fortyndingsmetoden er fundet ca. 94 % af den opløste Mængde af β -Indolyl-Eddikesyre. En Sammenligning af Kolonne 3 og 5 i Tabellen viser, at der ved Diffusionsmetoden er fundet 92 % af den Mængde, som er fundet med Fortyndingsmetoden. Denne Nøjagtighed maa betegnes som tilfredsstillende,

og det er hermed godtgjort, at Diffusionsmetoden i den angivne Form kan anvendes til kvantitative Vækststofbestemmelser.

Litteratur.

1. BOYSEN-JENSEN, P., *Planta* (Berl.) 26, 584 (1937).
2. HEYN, A. N. J., *Proc. Acad. Sci. Amsterdam* 38, 1074 (1935).
3. KAWALKI, W., *Ann. d. Physik und Chemie* N. F. 52, 166 u. 300 (1894).
4. KÖGL, F., HAAGEN SMIT, A. J. und ERXLEBEN, H., *Z. physiol. Ch.* 228, 104 (1934).
5. WENT, F. W., *Rec. trav. néerl.* 25, 1 (1928).

Vom System der Wasserversorgung abhängige Stoffwechselcharaktere.

Von M. G. STÄLFELT.

Bei den oberirdischen Pflanzen ist die Wasserversorgung nach zwei verschiedenen Systemen organisiert, die im folgenden als das hydraturstabile und das hydraturlabile bezeichnet werden.

1. **Hydraturstabile Pflanzen.** Das Wasser wird hauptsächlich aus dem Boden entnommen; oberirdische Teile mit Kutikula oder Periderm bekleidet; Wasseraufnahme durch Wurzeln (ausnahmsweise durch Absorptionshaare an oberirdischen Teilen) und Wasserleitung durch spezielle Leitgewebe; sowohl Aufnahme als Leitung wenigstens zum Teil durch Veränderungen der osmotischen Kräfte physiologisch reguliert; Wasserabgabe teils physiologisch reguliert (die stomatäre Fraktion), teils unreguliert und rein physikalisch (die kutikuläre Fraktion); der Zellturgor in mechanischer Hinsicht von grosser Bedeutung und Festigungsgewebe hochentwickelt.

2. **Hydraturlabile Pflanzen.** Die Vertreter dieser Gruppe sind vor allem bei den Moosen, Flechten und Algen zu finden. Das Wasser wird dampfförmig oder fliessend direkt aus der Luft (Regen, Nebel, Tau, Wasserdampf) aufgenommen; sowohl Wasseraufnahme als Wasserabgabe rein physikalisch und nur durch Kapillarität, Quellung und Dampfdruckunterschied bestimmt (vgl. z. B. STOCKER 1927, MÄGDEFRAU 1931, RENNER 1932); eine plasmatisch-osmotische Regulierung der Wasserökonomie und der Wasserleitung scheint nicht vorzukommen (vgl. BENDER 1916, RENNER 1932); der Zellturgor wahrscheinlich ohne mechanische Aufgabe, Festigungseinrichtungen überhaupt primitiv entwickelt.

Ein Vergleich zwischen den beiden Systemen zeigt folglich, dass anatomische, morphologische und physiologische Merkmale weitgehend und manchmal sogar prinzipiell verschieden sind. Dadurch werden auch Unterschiede im Wasserhaushalt der beiden Pflanzengruppen bedingt. Sie gestalten sich hauptsächlich folgenderweise.

Bei den hydraturstabilen Pflanzen entstehen und verschwinden die Wasserdefizite relativ langsam, und sie bleiben normal auf relativ niedrige Werte beschränkt. Zwar verlieren Plasma und Zellsaft bei den grössten, normal eintretenden Wasserverlusten eine beträchtliche Menge Wasser, das meiste bleibt aber zurück, und die Stoffwechselprozesse können, obwohl in verändertem Masse, fortfahren. Die Pflanzen sind trotzdem gegen Änderungen des Wasserdefizits sehr empfindlich. Jeder Wasserverlust bedeutet verminderter Turgor, und bei grösseren Verlusten tritt das Stadium ein, das als Welken bezeichnet wird. Die Welkungserscheinungen sind anfangs reversibel, werden aber bei fortschreitenden Wasserverlust, oder wenn sie lange dauern, irreversibel. Am meisten empfindlich scheinen die Schattenpflanzen (MAXIMOW und KRASNOSEL'SKY-MAXIMOW 1924, MAXIMOW 1923) und die Laubhölzer (PISEK und BERGER 1938) zu sein. Die Blätter der Laubhölzer ertragen Wasserverlusten von höchstens etwas mehr als ein Drittel des Wassergehaltes während es unter den Nadelhölzern und Ericaceen Beispiele gibt, wo der entsprechende Verlust sogar 64—70 % betragen kann (PISEK und BERGER 1938). Sobald die kritischen Grenzen überschritten worden sind, verlaufen die Lebensfunktionen nicht mehr normal, und Zellen in verschiedenen Organen fangen an zu sterben. Zunächst verlieren die Stomatazellen ihre Regulierbarkeit, und Schliesszellen und Wurzelhaare sterben ab (ILJIN 1922, MAXIMOW 1923).

Vor dem völligen Absterben der Pflanze beginnt der Kampf um das Wasser, und die ältesten Blätter und Zweige werden dabei zuerst geopfert.

Bei den hydraturlabilen Pflanzen sind die Schwankungen des Wasserdefizits sowohl durch einen viel schnelleren Verlauf gekennzeichnet als dadurch, dass sie nahezu den ganzen Wasservorrat umfassen. Nach HOLLE (1915) und RENNER (1932) entstehen dabei in Bau und Funktion des Plasmakörpers tiefgreifende Veränderungen. Die Zellen werden beim Austrocknen deformiert, ihre Wände schrumpfen, Plasma und Zellsaft verlieren grosse Mengen Wasser, und an dessen Stelle treten, besonders in grossen und dickwandigen Zellen, Luftblasen auf. Ob dabei kleine Reste konzentrierten Zellsafts erhalten bleiben oder nicht, ist nicht klar (RENNER l. c. 236, 240; bei ihm auch ältere Literatur). Gleichzeitig geht die Semipermeabilität des Plasmas verloren (HOLLE l. c. 112, HÖFLER 1918, 38). Bei Wasserzugabe werden Zellen und Gewebe wieder straff, manchmal sogar augenblicklich oder im Laufe we-

n i g e r S e k u n d e n. »Eingedellte Zellwände entfalten sich, das Plasma quillt, etwa vorhandene Luftblasen verschwinden, die Chloroplasten nehmen ihre normale Lage ein, und auch die Vakuolen werden wieder hergestellt» (RENNER I. c. 240). Auch die normale Semipermeabilität erscheint, z. B. bei Moosblättern, in wenigen Minuten wieder (HOLLE I. c. 112).

Mit den hydraturstabilen Pflanzen verglichen, zeigen folglich die hydraturlabilen eine weit grössere Trockenhärtc. Durch die physiologischen Veränderungen, die sich bei grossen Wasserdefiziten einstellen, wird das Leben der hydraturlabilen zunächst in ein latentes Stadium übergeführt. In diesem Stadium können viele Algen, Flechten und Moose Wochen und Monate, ja sogar Jahre hindurch aushalten (vgl. z. B. ILJIN 1927, 948). Erst wenn das Austrocknen sehr weit getrieben wird, z. B. wenn Moose über konzentrierter Schwefelsäure getrocknet werden, tritt das Absterben schnell ein (IRMSCHER 1912).

Im Vergleich damit gehen die vegetativen Organe der höheren Pflanzen schon frühzeitig und bei mässigen Wasserverlusten zugrunde. Dass Sporen und Samen sich in mancher Hinsicht dem hydraturlabilen Typus anschliessen, soll nur nebenbei bemerkt werden.

Warum die Pflanzen untereinander so grosse Unterschiede in der Dürrerezistenz aufweisen, wissen wir nicht. ILJIN (1927, 960) meint, dass die Unterschiede mit den verschieden ausgebildeten Vakuolen und damit zusammenhängender mechanischer Deformation des Protoplasmas verknüpft sind (vgl. KALTWASSER 1938, und BIEBL 1938). Nach MAXIMOW (1929 a 395, 1929 b) soll das Problem eher von kolloid-chemischer Natur sein (vgl. auch WALTER 1929, 153).

Es ergibt sich somit, dass die Unterschiede in bezug auf Wasserhaushalt und Trockenhärtc zwischen den hydraturstabilen und den hydraturlabilen Pflanzen nicht nur durch anatomische und morphologische, sondern auch durch physiologische Eigenschaften bedingt sind. Der hydraturlabile Typus unterscheidet sich physiologisch von dem hydraturstabilen unter anderm dadurch, dass die Quellungsveränderungen des Plasmas viel weiter gehen können, ohne ihre Reversibilität zu verlieren, und dadurch, dass die bei der Entquellung des Plasmas zerstörte Semipermeabilität wieder hergestellt werden kann. Es ist zu erwarten, dass diese wichtigen Unterschiede, die den Wasserhaushalt und die Trockenhärtc der Pflanze bedingen, auch für andere Stoffwechselprozesse von Bedeutung sind, und dass sich die Lebensprozesse daher in das System der Hydratur-

stabilität eingeordnet haben. Mit anderen Worten, es ist zu erwarten, dass viele Stoffwechselprozesse vom System der Wasserversorgung abhängig sind, und dass ihr Verlauf daher bei den hydraturlabilen und den hydraturlabilen Pflanzen Unterschiede aufweisen wird. Unsere Kenntnisse von diesen Prozessen sind jedoch meistens noch zu lückenhaft, um einen gründlichen Vergleich im obigen Sinn zu gestatten. Einige Tatsachen können aber vorgeführt werden.

Bei den Flechten sind eine grosse Anzahl Säuren und Farbstoffe für die Stoffwechselprozesse charakteristisch. Von diesen stehen jedenfalls die Säuren im Dienste der Wasserversorgung, da sie das Benetzen der Lufthyphen und dadurch die Wasserimbibition der Luftwege verhindern (GOEBEL 1926, 160). Vielleicht wird es auch möglich sein, eine Beziehung zwischen der Trockenhärt'e der hydraturlabilen Moose, Algen und Flechten und vielen für diese Pflanzen spezifischen Stoffen (Farbstoffe, Kohlenhydrate) aufzufinden.

Unter den Stoffwechselprozessen sind es eigentlich nur die Kohlensäureassimilation und die Atmung, die so weit durchgearbeitet worden sind, dass sie einen Vergleich zwischen den beiden Pflanzengruppen ermöglichen.

Die Beziehung zwischen Atmung und Wasserhaushalt ist bei den hydraturlabilen Pflanzen relativ gut bekannt. Pflanzen wie Moose und Flechten, die mit Wasser gesättigt sind, zeigen bei sinkendem Wassergehalt Atmungsgrössen, die zunächst entweder unbeeinflusst erscheinen (PLANTEFOL 1927 bei *Hypnum triquetrum*) oder eine schwache Zunahme aufweisen (MAYER-PLANTEFOL bei Moosen, zit. nach STOCKER 1927, S. 538; FRAYMOUTH 1928 bei *Parmelia physodes* und *Hypnum*; STOCKER-HOLDHEIDE 1937 S. 32 bei Meeresalgen). Im letzteren Falle soll die Ursache in sekundären Umständen liegen und zwar in den Wasserschichten, die die Zellwände überziehen und als Diffusionshindernisse wirken (MAYER-PLANTEFOL l. c., FRAYMOUTH l. c.). Grössere Wasserverluste rufen eine Abnahme der Atmungsintensität hervor, die etwa proportional der Entwässerung verläuft (SMYTH 1932, S. 792 bei *Peltigera*-Arten). Bei lufttrockenen Objekten ist sowohl eine schwache Atmung (STOCKER 1927, S. 365) als gar keine Atmung (JUMELLE 1892, PLANTEFOL 1927, STOCKER-HOLDHEIDE l. c.) angegeben worden. Moose und Flechten sind hygroskopische Organismen, deren Wassergehalt im lufttrockenen Zustand folglich je nach der herrschenden Dampfspannung der Atmosphäre innerhalb der weitesten Grenzen wechseln kann. Bei den höchsten Wasserdefiziten, die Algen, Moose und Flechten während des Sommers aufzuweisen haben,

dürfte die Atmung jedenfalls in der Nähe des Nullwertes liegen. Dass die Veränderungen der Atmung unter diesen Umständen jedoch reversibel sind, geht daraus hervor, dass die Objekte wiederholt befeuchtet und ausgetrocknet werden können, ohne ihren normalen Atmungsverlauf zu verlieren.

Untersuchungen an höheren Pflanzen über die Beziehung zwischen Atmung und Wasserbilanz haben bisher keine eindeutigen Ergebnisse geliefert. Nach WALTERS (1928, S. 532; 1929, S. 154) Versuchen mit *Helodea canadensis* wirkt ein Wasserentzug (Saugung durch Zuckerslösung) »nicht wesentlich« auf die Atmung ein. JOHANSSON (1926, S. 147) findet aber, »dass die Schwankungen der Atmungsintensität und des Wassergehaltes im Laufe des Tages zwei bei den Blättern der Farne im ganzen parallel verlaufende Erscheinungen sind«, d. h. die Atmung ist wie der Wassergehalt morgens und abends am höchsten. ILJIN (1923, S. 388), der verschiedene Pflanzen in dieser Hinsicht untersucht hat, teilt seine Objekte in zwei Gruppen ein und zwar in Bewohner von feuchten Standorten und Xerophyten. Die ersten zeigen bei fortschreitendem Wasserverlust zunächst eine gesteigerte Atmung, während die Xerophyten im Gegenteil »eine Tendenz zur Abschwächung« aufweisen (S. 388). Er betont aber (S. 391), dass die Ergebnisse auch anders gedeutet werden können, falls die Wasserdefizite einen optimalen Wert haben. Leider sind seine Versuche nicht so umfangreich, dass das Vorhandensein eines derartigen Optimums geprüft werden kann. Falls seine Hypothese über den erwähnten Unterschied zwischen den Xerophyten und den Hygrophyten zu Recht besteht, würden sich wahrscheinlich die Xerophyten betreffs der Beziehung zwischen Atmung und Wasserdefizit den hydraturlabilen Pflanzen nähern, und der Unterschied zwischen den beiden Pflanzengruppen könnte dann als ein nur quantitativer aufgefasst werden. Zeigt aber das Wasserdefizit auch bei den höheren Pflanzen ein Optimum, dann dürfte dieses Optimum von ganz anderer Natur als dasjenige der hydraturlabilen Pflanzen sein, da die Diffusionshemmung durch eine äussere Wasserschicht bei den höheren Pflanzen nicht als Erklärung in Betracht kommen kann.

Es geht aus dem Obigen hervor, dass die Abhängigkeit der Atmung von der Wasserbilanz in mancher Hinsicht noch nicht analysiert worden ist. Die bisherigen Untersuchungen haben jedoch gezeigt, dass die Atmung der hydraturstabilen Pflanzen im Vergleich mit derjenigen der hydraturlabilen gegenüber Änderungen des Wasserdefizits empfindlicher ist.

Der Zusammenhang zwischen Wasserbilanz und Kohlensäureassimilation scheint etwas besser klargestellt zu sein. Es ist bekannt, dass die Hydratur auf wenigstens drei verschiedenen Wegen die Kohlensäureassimilation beeinflusst.

Erstens kann bei höchster Wassersättigung stomataführender Blätter eine Verminderung der Hydratur anfangs eine Öffnungsbewegung der Stomata und somit die CO_2 -Aufnahme der Blätter begünstigen. Diese Öffnungsbewegung — das passive Öffnen der Stomata — ist von mir früher näher untersucht worden (1929, S. 247).

Ferner greift die Hydratur in den Mechanismus der Spaltöffnungen in der Weise ein, dass Schliessbewegungen eintreten. Wie ich früher gefunden habe, tritt die hydroaktive Schliessreaktion der Stomatazellen bei *Faba*-Blättern (1929, S. 308) schon bei einem Wasserdefizit von 3 % des Frischgewichtes ein und erreicht bei 5 % einen Stärkegrad, der bei einer Beleuchtung von 8000 Lux zum vollständigen Schliessen führt. Dieselben Beziehungen wurden bei *Betula*-Blättern festgestellt (1932, S. 24). Später (1935) habe ich gefunden, dass die Empfindlichkeit der Assimilation gegen die Stomatabewegungen vor allem bei den niedrigsten Öffnungsweiten gross ist. Jede Änderung dieser Öffnungsweiten bedingt extreme Verschiebungen der CO_2 -Aufnahme.

Endlich wirkt die Hydratur auf die Assimilation auch durch Änderungen der Plasmaentquellung ein. WALTER (1928, 1929) konnte zeigen, dass Wasserentzug durch osmotisch wirksame Stoffe (Rohrzucker) eine Assimilationshemmung hervorruft, die proportional der Plasmaentquellung verläuft. Wurden die Versuchsobjekte (Sprosse von *Helodea canadensis*) dann in Wasser zurückgebracht, so trat anfangs eine noch stärkere Depression der Assimilationstätigkeit ein, worauf erst eine sehr langsame Erholung einsetzte. Für die schädigende Wirkung ist nicht die bei der Wasserentquellung eintretende Plasmolyse als solche, »sondern eher der Wasserentzug verantwortlich zu machen. Dabei spielt sowohl der Grad des Wasserentzuges als auch die Dauer des Wasserentzuges eine Rolle« (1929, S. 154). Bei sehr kurzer Plasmolysedauer konnten sich die Sprosse erholen, aber selbst eine Plasmolyse von nur 15 Minuten genügte, um nach 5 Tagen eine deutliche Nachwirkung zu zeigen (S. 152). Die physiologische Reversibilität wirkt daher viel langsamer als die äussere und morphologische. Nach WALTERS Auffassung können Plasmaentquellung und -quellung nicht als ganz reversible Vorgänge aufgefasst werden (S. 154). WALTER scheint auch der Meinung zu sein, dass der Tod der Zellen durch die schädigende Wir-

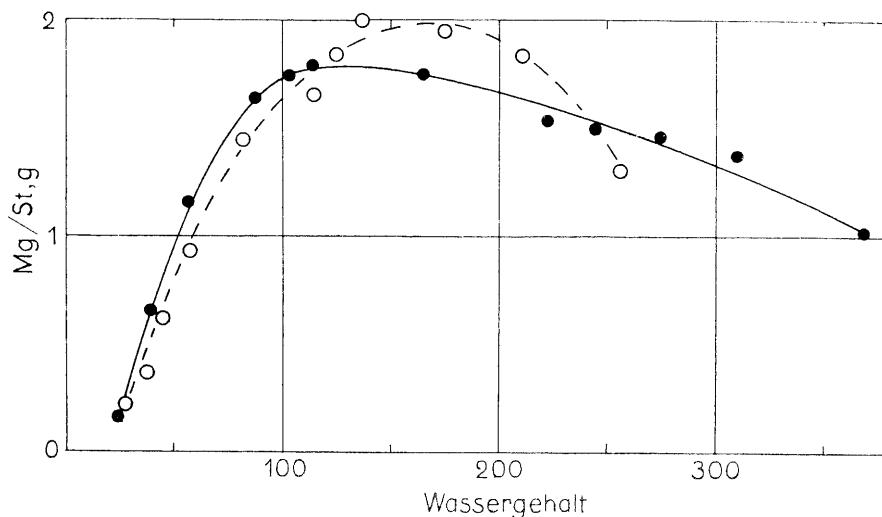


Fig. 1. *Ramalina farinacea* (Punkte) und *Usnea dasypoga* (Kreise). Die Beziehung zwischen Kohlensäureassimilation und Wasserdefizit. $Mg/St, g = mg$ assimilerter CO_2 pro Stunde und Gramm Trockengewicht. Wassergehalt = Wassergehalt in Prozenten des Trockengewichts. Temperatur $20^\circ C$. Lichtstärke 16000 Lux.

kung des Wasserentzuges auf die Assimilation zurückzuführen ist. »Sobald sich die Assimilation nicht rasch genug wieder erholt, müssen die Zellen verhungern» (S. 153).

Durch Änderungen der stomatären Öffnungsweite und der Quellung des Plasmakörpers wirkt folglich der Wasserfaktor auf die Kohlensäureassimilation der höheren Pflanzen ein.

Bei den hydraturlabilen Pflanzen kommen Spaltöffnungen nur spärlich vor, und ihre Funktion und Bedeutung im Gasaustausch dieser Pflanzen sind übrigens nicht klargelegt worden. Dass aber die labile Wasserökonomie weitgehende Schwankungen der Plasmaquellung hervorrufen kann, wurde im vorigen erwähnt, und es kann folglich erwartet werden, dass die Kohlensäureassimilation dieser Pflanzen mit der Hydraturveränderung eng verknüpft ist. Eine Untersuchung, die ich über diese Frage angestellt habe, soll hier kurz besprochen werden.

Abb. 1 stellt einige Versuche mit Flechten dar, die den Verlauf der Kohlensäureassimilation bei verschiedener Wassersättigung der Objekte anzeigen. Die Versuchsmethode ist von mir früher (1937, S. 31) beschrieben worden. Zuerst wurden die Objekte mit Wasser

gesättigt und dann bei fortschreitender Austrocknung untersucht. Die assimilatorische Leistung ist bei einem mittleren Wassergehalt am grössten und fällt bei verminderter Wassergehalt schnell, bei gesteigertem langsam herab. Dass die Assimilation der Flechten in dieser Weise durch ein Optimum des Wassergehalts bedingt ist, wurde schon von JUMELLE (1892), STOCKER (1927) und FRAYMOUTH (1928) gefunden, und in einer früheren Arbeit (1937) habe ich zeigen können, dass es auch bei den Moosen vorkommt. Auch die Meeresalgen weisen dieses Optimum auf, wie STOCKER und HOLDHEIDE (1937) gefunden haben.

Die Erniedrigung der Assimilation bei den höheren Werten des Wassergehalts dürfte ganz wie die entsprechende Erniedrigung der Atmung (siehe S. 179) als eine sekundäre Erscheinung, d. h. als Folge einer verstärkten Diffusionshemmung der CO_2 , erklärt werden können (STOCKER 1927, S. 360; FRAYMOUTH 1928; STOCKER-HOLDHEIDE 1937, S. 26). Mit Steigerung des Wassergehalts entsteht an der Oberfläche der Objekte ein Wasserfilm, das Wasser dringt in die Interzellularen ein, deren Volumen dabei durch die Quellung der Zellwände vermindert wird. Besonders bei den Flechten führt die Wassereinsaugung der Quellhyphen (v. GOEBEL 1926) zu einer derartigen Beschränkung der Kapillarräume der Rinde (STOCKER 1927, S. 361). Auch bei den Meeresalgen, deren Wassergehalt während der Ebbezeit schwankt, entstehen durch die Quellung der Rinde Diffusionshindernisse dieser Art (STOCKER und HOLDHEIDE 1927, S. 26).

Mit fortschreitender Austrocknung der Objekte sinkt die Assimilation schnell herab, wie Abb. 1 zeigt. Der Kompensationspunkt wird bei einem Wassergehalt von 20—30 Prozent des Trockengewichts erreicht, d. h. bei einer Austrocknung, die in den meisten Schönwettertagen des Sommers vorkommt.

Die hier beschriebene Beziehung zwischen Hydratur und Assimilation soll im folgenden als die begrenzende Wirkung des Wassers bezeichnet werden.

Ein Vergleich im obigen Sinn zwischen den hydraturstabilen und den hydraturlabilen Pflanzen zeigt folglich, dass die begrenzende Wirkung des Wassers in beiden Fällen ein Assimilationsoptimum bedingen kann, und dass die Abschwächung der Assimilation durch die höchsten Wasserwerte in Diffusionshindernissen ihren Grund hat. Im Bereich des Wasseroptimums sind die Veränderungen der Assimilation sowohl

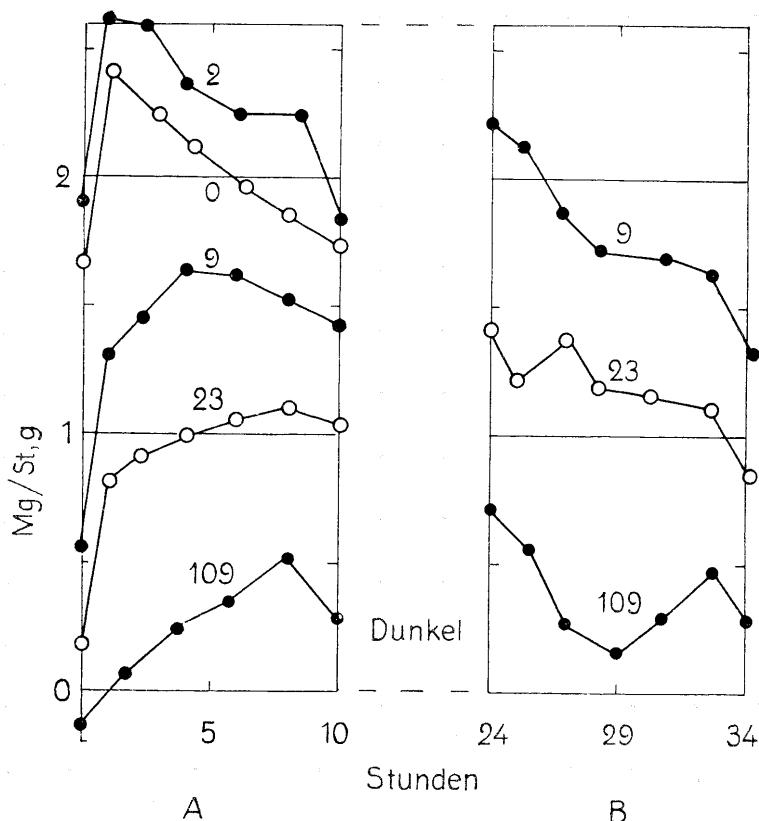


Fig. 2. *Ramalina farinacea*. Die Abhängigkeit der Kohlensäureassimilation von der Länge einer vorausgegangenen Trockenperiode. $Mg/St, g = mg$ assimilerter CO_2 pro Stunde und Gramm Trockengewicht. $O =$ Objekte, die unmittelbar vor dem Versuch nicht ausgetrocknet waren; 2, 9, 23, 109 = Objekte, die vor dem Versuch eine Trockenperiode von 2 bzw. 9, 23 und 109 Tagen hatten. A = Erster und B = Zweiter Versuchstag. Temperatur $20^\circ C$. Lichtstärke 16000 Lux.

bei den hydraturstabilen als bei den hydraturlabilen Pflanzen reversibel. Aus Versuchen wie den in Abb. 1 angegebenen scheint hervorzugehen, dass diese Reversibilität betreffs der hydraturlabilen auch bei den niedrigsten Werten des Wassergehalts besteht. Ob die Reversibilität hier vollständig ist oder nicht, soll erst später behandelt werden. Die hydraturstabilen Pflanzen sind empfindlicher. Nach WALTERS (l. c.) Untersuchung zu urteilen, dürfte ihre CO_2 -Assimilation bei einem Wassergehalt aufhören, der

viel höher als derjenige der lufttrockenen Objekte liegt.

Ausser dieser begrenzenden Wirkung des Wassers tritt bei den hydraturlabilen Pflanzen durch die Wirkung der Wasserbilanz eine andere Erscheinung zutage und zwar eine Inaktivierung der Assimilation. Flechten, die eine längere oder kürzere Zeit in lufttrockenem Zustand aufbewahrt worden sind, entwickeln nach Bewässerung nicht sofort ihre volle assimilatorische Leistung, sondern erst nach einer Zeit, die um so länger ist, je länger die Flechten vor dem Versuch trockengehalten worden waren. Abb. 2 zeigt Versuche dieser Art. Die lufttrockenen Objekte, die bei Zimmertemperatur und schwacher Belichtung aufbewahrt waren, wurden einige Minuten in Wasser gelegt und dann in die Assimilationskammern eingebracht. Jede Messung dauerte etwa eine halbe Stunde, und die erste Messung fällt in die ersten 40 Minuten nach der Bewässerung. Die Messungen wurden dann während 10 Stunden mit Intervallen von $1\frac{1}{2}$ Stunden wiederholt. In Abb. 2 ist durch die Ziffern 109, 23, 9, 2 und 0 die Anzahl Tage des Trockenliegens der verschiedenen Objekte angegeben. Flechten, die vor dem Versuch 109 Tage lang lufttrocken waren, assimilieren am schwächsten, die Assimilation steigt während der ersten 8 Stunden und geht dann zurück. Diese Abnahme der assimilatorischen Leistung in den letzten Stunden des Versuches ist die Folge eines Zeitfaktors, der am folgenden Tag (Abb. 2 B) eine gleich zu Beginn einsetzende Abnahme verursacht. Dieser Zeitfaktor hat mit den Beziehungen zwischen Assimilation und Hydratur nichts zu tun und soll daher hier nicht weiter besprochen werden. Eine Wiederholung der Versuche in den folgenden Tagen gibt stets Kurven wie die in Abb. 2 B angegebenen.

Der in Abb. 2 A mit 0 bezeichnete Versuch ist mit Objekten angestellt worden, die vor dem Versuch zwei Tage lang in schwacher Belichtung feucht aufbewahrt worden waren. Zwischen der ersten und zweiten Messung tritt hier eine Art Steigerung der Assimilation ein, die in der Literatur als Lichtinduktion oder Aktivierung durch Licht bekannt ist (vgl. z. B. HARDER 1933) und ihren Grund in der erhöhten Lichtstärke hat. Diese Erscheinung interessiert uns hier nur insofern, als sie wahrscheinlich den Verlauf der Kurven 2, 9, 23 und 109 (Abb. 2 A) beeinflusst, da die Objekte auch hier derselben Lichtverstärkung ausgesetzt waren. In den Versuchen »9», »23» und »109» wird aber die Steigerung vor allem durch die Bewässerung verursacht, d. h. sie ist wenigstens zum Teil die Folge einer Wasserinduktion oder

einer Aktivierung durch Wasser. Ich habe diese Aktivierung früher (1937, S. 35) bei den Moosen studiert und gefunden, dass sie um so länger dauert, je länger die Objekte vor dem Versuch trockengehalten worden waren. Auch bei den Flechten tritt diese Erscheinung hervor. Je länger die Trockenperiode ist, desto stärker werden die Assimilationsprozesse inaktiviert und desto länger dauert die nach der Bewässerung eintretende Aktivierung. Bei den Meeresalgen haben STOCKER und HOLDHEIDE (l. c., S. 28), MONTFORT (1937, S. 85) und KALTWASSER (1938, S. 498) eine Erscheinung gefunden, die wahrscheinlich derselben Natur ist.

Abb. 2 zeigt endlich, dass die Versuchsstoffe sich auch betreffs der Tagesausbeute der Assimilation unterscheiden. Die Tagesausbeute nimmt in der Reihenfolge 2, 9, 23, 109 ab, d. h. sie sinkt um so mehr, je länger die vorausgegangene Trockenperiode war. In den folgenden Tagen tritt eine Verbesserung der assimilatorischen Leistung ein, wie die Versuchsserien 9 und 23 gezeigt haben. Diese wurden in den folgenden vier Tagen fortgesetzt, und aus den Daten wurden Durchschnittswerte pro Tag und Stunde berechnet. Es geht daraus hervor (Tab. 1), dass eine nicht unbeträchtliche Steigerung der Assimilation stattfindet, und dass sie beim Objekt »23» am grössten ist, so dass die Assimilation sich hier derjenigen des Objekts »9» nähert. Diese Steigerung kann folglich als eine Erholung aufgefasst werden.

Tab. 1. *Ramalina farinacea*. Assimilation bei T 20° C und 16000 Lux, als durchschnittliche Grösse während der einzelnen Versuchstage angegeben. »9» und »23» = Objekte mit vorausgegangenen Trockenperioden von 9 bzw. 23 Tagen.

Tag	Ass. mg CO ₂ /St. g Trockengew.		
	»9»	»23»	»23» : »9»
1	1,34	0,85	0,63
2	1,60	1,17	0,74
3	1,80	1,22	0,68
4	1,57	1,07	0,68
5	1,32	1,12	0,85
Durchschnitt	1,52	1,08	0,71

Bei längeren Trockenperioden verschwindet die Assimilationsfähigkeit immer mehr. So zeigten in meinen Versuchen Pflanzen von *Cetraria islandica*, die 130 Tage lang trockengehalten worden waren, während des ersten Versuchstages keine, nach 9 Tagen aber etwa die Hälfte der normalen Assimilationstätigkeit. Eine Erholung trat folglich ganz

langsam ein. Einige Individuen von *Usnea dasypoga*, mit einer Trockenperiode von 180 Tagen und unter denselben Versuchsbedingungen behandelt, wiesen gar keine Assimilation auf. Ergebnisse derselben Art wurden von mir früher (1937, S. 37) auch bei den Moosen gefunden.

Es konnte ferner festgestellt werden, dass diese Abschwächung der Assimilation von letaler Natur ist, denn sowohl an Moosen als an Flechten, die viele Monate lang trockengehalten worden waren, wurden Merkmale eines Absterbens beobachtet. Sie zeigten z. B. nach Bewässerung zum Teil Entfärbung, wurden von Pilzen und Fäulnisprozessen befallen usw. Diese Folgen des Wassermangels können daher einfach als ein *Vertrocknen* bezeichnet werden. Dem *Vertrocknen* entspricht dann die oben erwähnte *Erholung*, d. h. die Verstärkung der Assimilationstätigkeit, die nach der Bewässerung der Pflanzen in von Tag zu Tag zunehmenden Masse hervortritt.

Betreffs des Verlaufs der beiden letzterwähnten Prozesse — *Inaktivierung* und *Vertrocknung* — und ihrer reversiblen Vorgänge, d. h. *Aktivierung* und *Erholung*, bestehen beträchtliche Unterschiede zwischen den hydraturstabilen und den hydraturlabilen Pflanzen. Zwar ist das *Vertrocknen* in beiden Fällen von Grösse und Dauer des Wasserentzuges abhängig. Die Trockenhärté ist aber sehr verschieden. Bei den hydraturlabilen verschwindet die Assimilationsfähigkeit erst bei den höchsten Wasserdefiziten und erst nach einer Zeit von Wochen und Monaten. Dasselbe Endstadium wird bei den hydraturstabilen schon nach einigen Stunden oder Tagen erreicht und bei Wasserdefiziten, die nur einen Teil, vielleicht nur etwa die Hälfte, des Wasservorrates betragen. Bei den hydraturstabilen Pflanzen fehlen außerdem völlig die Prozesse der hydraturbedingten *Inaktivierung* und *Aktivierung*. Diese Erscheinungen setzen ja eine weitgehende, bis zur Lufttrockenheit fortschreitende Entwässerung voraus. Dabei werden aber die Gewebe der höheren Pflanzen wegen des schnelleren Verlaufs der *Vertrocknung* getötet.

Wir haben somit drei Erscheinungen gefunden, die den Zusammenhang zwischen Assimilation und Wasserbilanz wiedergeben, und zwar die begrenzende Wirkung, die *Inaktivierung* bzw. *Aktivierung*

und das Vertrocknen bzw. die Erholung. Die Frage, inwieweit diese Erscheinungen in verschiedenen Prozessen ihren Grund haben, oder ob sie als verschiedene Ausdrücke derselben physiologischen Veränderung aufzufassen sind, soll etwas näher behandelt werden.

Bei Entstehung des Wasserdefizits werden Plasma und Zellsaft konzentriert, d. h. das Lösungsmittel der Reaktionskomponenten verschwindet immer mehr. Früher oder später ist infolgedessen eine regelmässige Abnahme der Assimilation zu erwarten. Wie wir in Abb. 1 gesehen haben, ist diese Abnahme bei den grösseren Wasserdefiziten tatsächlich nahezu linear. Auch bei den höheren Pflanzen hat WALTER (1929, S. 145) eine derartige lineare Beziehung zwischen Assimilation und Wasserentzug gefunden. Die begrenzende Wirkung des Wassers bei den niedrigeren Wasserdefiziten ist in diesem Zusammenhang von geringerem Interesse, da die Veränderungen der Assimilationen durch diese Wasserdefizite nur auf sekundären Umständen beruhen (siehe S. 183). Massgebend für die Beziehung zwischen Assimilation und Wasserhaushalt ist wohl zunächst der Wassergehalt der Chloroplasten, und erst bei den höheren Wasserdefiziten, d. h. wenn das magazinierte Quellwasser und Kapillarwasser verbraucht ist, dürfte der Wassermangel die Chloroplasten beeinflussen können.

Durch die begrenzende Wirkung der höheren Wasserdefizite greift der Wasserfaktor somit unmittelbar und wahrscheinlich durch Konzentrationsänderungen des Zellsaftes in den Assimilationsverlauf ein. Die Eingriffe sind reversibel, obwohl nicht immer momentan.

Ob dieselbe Reversibilität auch bei den höchsten Wasserdefiziten, d. h. bei den luftgetrockneten Objekten besteht, geht aus den Versuchen nicht hervor. Bei länger dauernder Trockenheit hört diese Form der Reversibilität jedenfalls auf. Es tritt ja in der Assimilation jene *Inaktivierung* zutage, deren Reversibilität, wie Abb. 2 zeigt, von der Dauer der Trockenperiode abhängt. Die Entquellungen und übrigen Veränderungen, die im Plasma und Zellsaft während des Austrocknens stattfinden, schreiten wohl bei lange dauerndem Trockenliegen des Objektes so weit fort, dass eine Rückkehr zum Anfangsstadium immer mehr erschwert wird und daher eine immer längere Zeit in Anspruch nimmt. Die Kohlensäureassimilation kann jedenfalls erst dann anfangen, wenn die Quellungs- und Lösungsvorgänge im Plasma und Zellsaft und die Wiederherstellung der Permeabilität so weit fortgeschritten sind, dass das Zusammenspiel der Reaktionskomponenten einsetzen kann. In den Kurven der Abb. 2 kommen diese Vorbereitungen in der *Aktivierungsphase* zum Ausdruck, und sie

dauern folglich um so länger, je länger die vorausgegangene Trockenperiode war. Bei Zellen, die einer längeren Trockenheit ausgesetzt worden sind, gehen die Veränderungen nicht mehr zurück, sondern enden mit dem Absterben der Zellen. Vielleicht fängt das *Vertrocknen* der einzelnen Zellen zu verschiedenen Zeiten an, d. h. ganz wie entsprechende Prozesse der höheren Pflanzen (siehe S. 177). Die nach Bewässerung eintretende *Erholung* könnte dann in einer Vermehrung der Zellen, z. B. der Gonidien, ihren Grund haben.

Über die Ursache des Absterbens sind nur Vermutungen ausgesprochen worden (vgl. S. 178). WALTER (1929, S. 153) meint, dass die Zellen bei gehemmter Assimilation verhungern, was wohl tatsächlich auch zutreffen muss, falls die Pflanzen genügend lange am Leben bleiben, um die Nahrungsreserven zu erschöpfen. Nach meinen Befunden scheint aber das Absterben viel früher einzutreten. Um dieser Frage nachzugehen habe ich Atmungsmessungen an den obigen Objekten vorgenommen. Es wurde dabei gefunden, dass die in Abb. 2 angegebenen Objekte während der vorausgegangenen Trockenperiode eine Atmung von 0,006 mg pro Stunde und Gramm Trockengewicht haben, d. h. 3,3 mg pro Gramm Trockengewicht und 23 Tage. Dieser Substanzverlust kann an der verminderten Assimilation nicht Schuld sein, da in anderen Fällen von mir gefunden wurde, dass feuchtgesättigte Pflanzen durch eine 36-stündige Dunkelperiode einen Substanzverlust von 18 mg pro Gramm Trockengewicht erfuhren, ohne dass die Assimulationsfähigkeit dadurch beeinflusst wurde. Die allmählich eintretende Abnahme der Assimilation, die mit dem Absterben der Objekte endet, geht folglich nicht mit tödend wirkenden Substanzverlusten parallel. Als Ursache des Absterbens dürften daher andere Erscheinungen in Betracht kommen. Es kann nur gesagt werden, dass der Wasserfaktor die als Inaktivierung bzw. Aktivierung und Vertrocknen bzw. Erholung bezeichneten Vorgänge bedingt, und dass er die Assimilation dabei nicht unmittelbar, sondern erst sekundär beeinflusst und zwar durch Veränderungen, die im physikalischen Zustand und in der Vitalität des Protoplasmas, als Folge der schwankenden Hydratur, eintreten.

In der Beziehung zwischen Assimilation und Wasserbilanz stimmen die hydraturstabilen und die hydraturlabilen Pflanzen miteinander vor allem dadurch überein, dass die begrenzende Wirkung des Wasserdefizits in beiden Fällen reversibel ist und durch Änderungen der Zellsaftkon-

zentration entsteht. Bei den hydraturstabilen Pflanzen können diese Prozesse im Bereich der höheren Wasserdefizite nicht untersucht werden, da das Vertrocknen der Zellen schon in diesem Bereich der Wasserbilanz einsetzt. Es kommen auch in den beiden Gruppen Erscheinungen vor, die den Charakter einer Erholung haben, und deren Natur in der Neubildung von Zellen erblickt werden kann.

Unterschiede der beiden Gruppen treten vor allem in den Erscheinungen der Inaktivierung und Aktivierung zutage. Diese Prozesse kommen nur bei den hydrurlabilen Pflanzen vor. Sie wurden als Folge der strukturellen Eigenschaften des Plasmakörpers und ihrer Veränderungen erklärt, da nur die hydrurlabilen Pflanzen imstande sind, das Austrocknen und die damit verbundenen Veränderungen in Quellung und Permeabilität zu vertragen. Unterschiede liegen auch betreffs des Vertrocknens vor. Die hydraturstabilen Pflanzen vertrocknen schon bei relativ hohen Wassergehalten und jedenfalls viel früher, als das Stadium der Lufttrockenheit erreicht wird. Sie vertrocknen ausserdem verhältnismässig schnell. Die Ursache des Absterbens ist wenigstens bei den hydrurlabilen Pflanzen nicht in einem Verhungern zu erblicken.

Zusammenfassung.

Nach dem System der Wasserversorgung können die oberirdischen Pflanzen in zwei Gruppen eingeteilt werden, und zwar einerseits die höheren Pflanzen, deren Wurzeln, Haulgewebe und regulierte Wassersaugung eine stabilere Hydratur bedingen, während andererseits niedrigere Pflanzen, wie Moose, Algen und Flechten, hochentwickelte Organe dieser Art entbehren und daher eine labile Hydratur aufweisen.

Im Vergleich mit den hydraturstabilen Pflanzen sind die hydrurlabilen durch eine viel grössere Trockenhärté gekennzeichnet. Sie können Wasser bis zur Lufttrockenheit verlieren, ohne dass die eintretenden physiologischen Veränderungen dabei ihre Reversibilität verlieren. Es ist zu erwarten, dass Stoffwechselprozesse, wie Atmung und Kohlensäureassimilation, dadurch beeinflusst werden.

Unsere Kenntnisse von der Beziehung zwischen Atmung und Wasserbilanz ist betreffs der höheren Pflanzen noch zu lückenhaft, um einen Vergleich zwischen den

beiden Pflanzengruppen zu ermöglichen. Es kann nur gesagt werden, dass der Atmungsverlauf der hydraturstabilen Pflanzen gegen Änderungen des Wasserdefizits empfindlicher ist als derjenige der hydraturlabilen.

Zwischen Assimilation und Wasserbilanz bestehen Beziehungen derart, dass drei verschiedene Erscheinungen unterschieden werden können.

1. Die begrenzende Wirkung des Wasserdefizits. Das Wasserdefizit bewirkt im Verlauf der Assimilation ein Optimum, dessen Ursache in Konzentrationsveränderungen des Zellsaftes und Änderungen der Kohlensäurediffusion erblickt wurde. Die Abschwächung der Assimilation bei den niedrigsten Wasserdefiziten hat ihren Grund in Diffusionshindernissen und zwar bei den hydraturstabilen Pflanzen in einem Stomataschliessen und bei den hydraturlabilen in der Hemmungswirkung der Wasserschichten. Sowohl in diesem Bereich des Wasserdefizits als im Bereich des Optimums sind die Veränderungen der Assimilation reversibel. Bei den hydraturlabilen Pflanzen besteht diese Reversibilität auch bei den höchsten bis zur Lufttrockenheit gehenden Wasserdefiziten. Die hydraturstabilen Pflanzen sind gegen die höheren und höchsten Wasserdefizite empfindlicher und verlieren relativ früh das Assimilationsvermögen.

2. Eine Inaktivierung der Assimilation tritt bei den hydraturlabilen Pflanzen ein, wenn sie in der Luft trocknen, d. h. sie entwickeln nach Bewässerung nicht sofort ihre volle assimilatorische Leistung, sondern erst nach einer Zeit, die um so länger ist, je länger die Pflanzen vor der Bewässerung getrocknet waren. Es wird angenommen, dass die Ursache der Inaktivierung und der nach Bewässerung eintretenden Aktivierung in den strukturellen Eigenschaften des Plasmakörpers und deren Veränderungen während des Austrocknens und des Wiederstraffwerdens der Zellen zu finden ist.

Inaktivierung und Aktivierung dieser Art kommen bei den hydraturstabilen Pflanzen nicht vor, da diese Erscheinungen eine weitgehende, bis zur Lufttrockenheit fortschreitende Entwässerung voraussetzen, wobei die Zellen der höheren Pflanzen absterben.

3. Im ausgetrockneten Zustand verlieren die hydraturlabilen Pflanzen allmählich (erst nach Wochen oder Monaten) ihre Assimilationsfähigkeit, d. h. sie vertrocknen. Diese Erscheinung hat ihren Grund nicht in einem Verhungern. Eine Erholung tritt ein, wenn das Vertrocknen nicht zu weit fortgeschritten ist.

Im Vergleich damit sind die hydraturstabilen Pflanzen empfindlicher. Sie vertrocknen schon nach einigen Stunden oder Tagen und bei Wasserdefiziten, die nur einen Teil, oftmals nur die Hälfte des Wasservorrates befragen.

Literatur.

- BENDER, F.: Der osmotische Druck in den Zellen der Moose. Diss. Münster 1916.
- BIEBL, RICHARD: Trockenresistenz und osmotische Empfindlichkeit der Meeresalgen verschieden tiefer Standorte. Jahrb. f. wiss. Bot. 1938, 86, 350.
- FRAYMOUTH, JOHN: The moisture Relations of terrestrial Algae, Ann. of Bot. 1928, 42, 75.
- v. GOEBEL, K.: Die Wasseraufnahme der Flechten. Ber. d. d. bot. Ges. 1926, 44, 158.
- HARDER, R.: Über die Assimilation der Kohlensäure bei konstanten Außenbedingungen. Planta 1933, 20.

- HOLLE: HANS: Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden. *Flora N. F.* 1915, 8, 73.
- HÖFLER, KARL: Eine plasmolytisch-volumetrische Methode usw. *K. Akad. d. Wiss. Wien* 1918, 95.
- ILJIN, W. S.: Über den Einfluss des Welkens der Pflanzen auf die Regulierung der Spaltöffnungen. *Jahrb. f. w. Bot.* 1922, 61, 670.
- : Über die Austrocknungsfähigkeit des lebenden Protoplasmas der vegetativen Pflanzenzellen. *Jahrb. f. w. Bot.* 1927, 66, 947.
- JOHANSSON, NILS: Ökologische Studien über den Gasaustausch einiger Landpflanzen. *Svensk bot. tidskr.* 1926, 20, 107.
- JUMELLE, HENRI: Recherches physiologiques sur les lichens. *Rev. gén. de bot.* 1892 4, 49, 168.
- KALTWASSER, J.: Assimilation und Atmung von Submersen als Ausdruck ihrer Entquellungsresistenz. *Protoplasma* 1938, 29, 498.
- MÄGDEFRAU, KARL: Untersuchungen über die Wasseraufnahme der Pflanzen. *Zeitschr. f. Bot.* 1931, 24, 423.
- MAXIMOW, N. A.: Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürreresistenz der Xerophyten. *Jahrb. f. w. Bot.* 1923, 62, 127.
- : *The Plant in relation to Water.* London 1929.
- and KRASNOSELSKY-MAXIMOW, T. A.: *Wilting of Plants in its connection with drought resistance.* The Journ. of Ecology 1924, 12, 95.
- MONTFORT, C.: Die Trockenresistenz der Gezeitenpflanzen und die Frage der Übereinstimmung von Standort und Vegetation. *Ber. d. d. bot. Ges.* 1937, 55, (85).
- PISEK, ARTHUR und BERGER, EDITH: Kutikuläre Transpiration und Trockenresistenz isolierter Blätter und Sprosse. *Planta* 1938, 28, 124.
- PLANTEFOL, L.: Étude biologique de l'*Hypnum triquetrum*. *Ann. des sci. natur. Bot. sér.* 1927, 10, 91.
- RENNER, O.: Zur Kenntnis des Wasserhaushalts javanischer Kleinepiphyten. *Planta* 1932, 18, 215.
- SMYTH, E.: A contribution to the Physiology and Ecology of *Peltigera canina* and *P. polydactyla*. *Ann. of Bot.* 1934, 48, 781.
- STÅLFELT, M. G.: Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktion von der Wasserbilanz. *Planta*, 1929, 8, 287.
- : Der stomatäre Regulator in der pflanzlichen Transpiration. *Planta* 1932, 17, 22.
- : Die Spaltöffnungsweite als Assimilationsfaktor. *Planta* 1935, 23, 715.
- : Der Gasaustausch der Moose. *Planta* 1937, 27, 30.
- STOCKER, OTTO: Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten. *Flora* 1927, 21, 334.
- : Über die Beziehungen zwischen Wasserhaushalt und Assimilationshaushalt. *Ber. d. d. bot. Ges.* 1937, 55, 370.
- und HOLDHEIDE, W.: Die Assimilation Helgoländer Gezeitenalgen während der Ebbezeit. *Zeitschr. f. Bot.* 1937, 52, 1.
- WALTER, HEINRICH: Die Bedeutung des Wassersättigungszustandes für die CO_2 -Assimilation der Pflanzen. *Ber. d. d. Ges.* 1928, 46, 530.
- : Plasmaquellung und Wachstum. *Protoplasma* 1929, 6, 113.

Zur Kenntnis der Polyphenolasen der Algen.

Vorläufige Mitteilung.

Von SIGFRID PETERSSON.

In Bezug auf das Vorkommen von Polyphenoloxidase im Pflanzenreich gibt es viele Untersuchungen; die meisten sind jedoch wenig eingehend. So herrscht einstweilen noch Ungewissheit in grundlegenden Fragen, wie in derjenigen wieviele verschiedene Polyphenoloxidasesen es gibt, sowie in Bezug auf den Umfang und die Begrenzung von deren Spezifität. SUTTER (1936) rechnet in seiner zusammenfassenden Darstellung nicht mit verschiedenen Polyphenoloxidasesen. Von grossem Interesse aber wenig beachtet und untersucht ist die Frage des Verhältnisses der Polyphenolasen zu den Diaminen, wie z. B. dem Nadi-Reagens. Hier wird von einigen vorläufigen Resultaten über Untersuchungen bezüglich Meeresalgen berichtet; diese zeigen das Vorkommen von zwei verschiedenen Polyphenolasen innerhalb dieser Pflanzengruppe. Die eine oxydiert ausser Polyphenole auch Diamine, die andere kann die letztere Oxydation nur indirekt über auf Chinone oxydierte Brenzcatechinderivate ausführen.

KEILIN (1929) zeigte, dass roher Kartoffelsaft eine starke oxydatische Wirkung hat, nicht nur auf Polyphenole, sondern auch auf das Nadi-Reagens, während ein mittels Alkoholfällung erhaltenes Enzympräparat zu der letzteren Oxydation nicht imstande ist. Er fand weiter, dass die Oxydation des Nadi-Reagens bei Kartoffeln wie auch die Guajakreaktion ein indirekter Prozess ist. Das Enzym oxydiert ein im Saft vorkommendes Brenzcatechinderivat auf Chinon, worauf dieses das Nadi-Reagens unter Rückbildung von Diphenol oxydiert. Das letztere löst sich leicht in Alkohol, weshalb ein mit diesem Fällungsmittel erhaltenes Enzympräparat das Nadi-Reagens oder andere Diamine nicht oxydiert.

YAKUSHIJI (1937) hat bei Pilzen zwei deutlich verschiedene Polyphenolasen gefunden und Präparate von denselben hergestellt. Die eine, von ihm Catecholoxidase genannt und identisch mit Kartoffel-

oxydase, soll nur orthohydroxylierte Polyphenole wie Brenzcatechin, Pyrogallol und Adrenalin oxydieren. Die andere, von YAKUSHIJI Laccase genannt, soll eine weite Spezifität haben und zusammen mit Polyphenolen mit Hydroxylen in ortho- oder para-Stellung auch das Nadi-Reagens und Cytochrom c oxydieren. Die Laccase aus dem Lackbaum soll sich von der letztgenannten Laccase durch Spezifitätsdifferenzen deutlich unterscheiden, ihr jedoch ziemlich nahestehend sein.

Eine Oxydase, die ebenso wie YAKUSHIJI's Pilzlaccase sowohl Polyphenole wie Diamine oxydiert, finden wir auch z. B. bei der Rotalge *Polysiphonia nigrescens*. Ein Extrakt von dieser Alge zeigt — ausser gegenüber den erwähnten Reagensen — eine starke oxydatische Wirkung auch gegenüber Guajak und Jodkalium-Stärkelösung. Reinigt man das Enzym durch Fällung mit Alkohol von Brenzcatechinderivaten, so verliert es ganz die Fähigkeit, Jodkalium zu oxydieren, aber erhält sie sofort wieder von neuem, wenn man etwas Brenzcatechin zusetzt. Die Guajakreaktion wird stark geschwächt, aber eine kleine Restreaktion verbleibt auch nach wiederholten Fällungen. Vielleicht liegt die Erklärung darin, dass Guajakharz kleine Mengen Brenzcatechinderivate enthält.

Dagegen ist die Fähigkeit, para-Diamine wie Nadi-Reagens, Benzidin und ortho-Tolidin zu oxydieren, bei der *Polysiphonia*-Oxydase von direkter Natur und braucht keine Brenzcatechinderivate als Zwischenglied. Fällung mit Alkohol schwächt diese Fähigkeit also nicht, solange als das Enzympräparat Pyrogallol und Brenzcatechin oxydert, oxydert es auch die Diamine. Man kann sich die Möglichkeit denken, dass wir im Extrakt zwei verschiedene Oxydasen haben, eine die Diamine oxydert und eine die Polyphenole oxydert. Um diese beiden hypothetischen Enzyme von einander zu unterscheiden, habe ich verschiedene Versuchsmethoden angewandt, wie Fällung mit Alkohol und Ammonsulfat, Adsorption, Hemmung mittels Aufwärmung, Cyankalium, Säure und Alkali, alles ohne Erfolg. Es ist deutlich, dass wir es mit einem einzigen Enzym zu tun haben, das eine weite Spezifität hat und der Pilzlaccase YAKUSHIJI's nahe steht.

Bei der Rotalge *Furcellaria fastigiata* habe ich ein polyphenol-oxydierendes Enzym gefunden, das der Kartoffeloxydase nahe steht. Ein frischer Extrakt aus dieser Alge gibt eine starke Oxydasereaktion mit Polyphenolen, para-Diaminen, Guajak und Jodkalium. Wenn das Enzym durch Alkoholfällung gereinigt wird, zeigt es sich, dass die Fähigkeit, Guajak, Jodkalium und Diamine zu oxydieren, gleichzeitig verschwindet, aber bei Zusatz von Brenzcatechin wiederkehrt. Hier ist

also die Fähigkeit, Diamine zu oxydieren, von indirekter Natur, im Gegensatz zu dem, wie es bei *Polysiphonia* der Fall ist.

Das Brenzcatechinderivat, welches das Zwischenglied bei den indirekten Oxydasereaktionen bildet, manifestiert sich bei *Furcellaria* sehr deutlich. Der am Anfang schwach gefärbte Extrakt dieser Alge nimmt allmählich eine rotbraune Farbe an. Wird die Flüssigkeit stark gesäuert, so verbleibt sie farblos. Dasselbe Resultat erreicht man, wenn die Flüssigkeit aufgekocht oder mit einer Spur Cyankalium versetzt wird. Es ist deutlich, dass die Färbung ein durch die Oxydase bedingter Oxydationsprozess ist.

Parallel mit Verstärkung der Farbe werden die indirekten Oxydasereaktionen mit Guajak, Jodkalium und Diamine geschwächt und verschwinden, während die direkten mit Brenzcatechin und Pyrogallol ungeschwächt fortbestehen. Das Brenzcatechinderivat, welches die indirekten Reaktionen ermöglicht, verschwindet dadurch aus der Lösung, dass es durch die Oxydase zu Chinon oxydiert wird, worauf die Chinonmoleküle zu hochmolekularen Produkten kondensiert werden, welche die Färbung der Flüssigkeit verursachen. Wenn ein frischer Extrakt sofort aufgekocht wird, so wird dieser Prozess verhindert, und die Flüssigkeit verbleibt farblos. Ein alter Extrakt bekommt von neuem die Fähigkeit, Diamine, Guajak und Jodkalium zu oxydieren, wenn er mit aufgekochtem, farblosem Extrakt versetzt wird. Denselben Effekt hat natürlich auch Brenzcatechin.

Das Vorkommen von Oxydase wechselt innerhalb verschiedenen Algengruppen. In Bezug auf eine geringe Anzahl Arten habe ich untersucht, inwieweit die Nadireaktion direkt oder indirekt ist. Es hat sich gezeigt, dass von diesen Arten bis jetzt nur *Furcellaria fastigiata* die letztere Alternative repräsentiert. Dieselben Verhältnisse wie *Polysiphonia nigrescens* zeigen u. a. *P. urceolata*, *P. Brodiaei*, *P. elongata*, *Rhodomela subfusca*, *Delesseria sanguinea*.

Bei den hier in Frage kommenden Untersuchungen habe ich in grosser Ausdehnung ortho-Toluidin angewandt, ein — soweit ich weiss — bei Oxydaseuntersuchungen früher nicht angewandtes Reagens, welches wenigstens bei nur qualitativen Untersuchungen grosse Vorteile gewährt. Dieses Reagens ist bedeutend empfindlicher als Benzidin und hat vor dem Nadi-Reagens den Vorzug, in der Luft nicht autoxydiert zu werden. In 95 %-igem Alkohol gelöst behält es bei diffusem Tageslicht seine Anwendbarkeit wenigstens eine Woche lang bei und ist wenig empfindlich für die Verunreinigungen, Spuren von schweren

Metallen und dergleichen, welche die Autoxydation des Nadi-Reagens katalysieren.

Wenn es sich z. B. darum handelt, das Vorhandensein oder die Abwesenheit von Enzym bei einer Anzahl Arten nachzuweisen, so ist Tolidin ein ausgezeichnetes Reagens. Ich bin dabei so zu Wege gegangen, dass ich ein Stück der Alge auf ein Objektglas placierte habe in einer mit Wasser verdünnten Alkohollösung von Tolidin, die mit Phosphatpuffer bei einem pH von 5,3 fixiert worden ist, wo die Tolidinreaktion optimal ist. Mit dem Mikroskop kann man die ev. Blaufärbung, die oft streng lokal gebunden ist, verfolgen. Bei *Ceramium rubrum* z. B. färben sich nur die Tetrasporangien. Bei den an Oxydase reichsten Algen, z. B. bei *Polysiphonia nigrescens* tritt schon nach 15 Sekunden Blaufärbung ein.

Das Vorkommen von Oxydasen bei den Rotalgen ist schon früher von u. a. GERTZ (1926) untersucht worden; seine Angaben kann ich bezüglich dieser Algengruppe in der Hauptsache bestätigen. Mittels der obenbeschriebenen Methodik konnte ich Oxydase bei ungefähr 70 % der untersuchten Arten nachweisen.

Bei den Grünalgen konnte ich dagegen nur in einigen wenigen Fällen Oxydase nachweisen und dieses in ganz geringer Menge. Erst nach 20 Minuten, resp. einer halben Stunde erhielt ich eine positive Reaktion.

In Bezug auf die Braunalgen missglückten alle Versuche, Oxydase nachzuweisen, bis es KYLIN (1929) zu zeigen gelang, dass diese in reichlicher Menge bei einigen Arten vorkommt. Nur in lebendem Zustande gibt die Alge jedoch eine positive Reaktion. In toten Zellen ist die Oxydasereaktion gehemmt. KYLIN zeigte, dass dies wahrscheinlich mit der Anwesenheit von einer stark reduzierenden Substanz, Fucosan, zusammenhängt. Diese findet man bei allen Braunalgen, und sie ist in den sog. Fucosanblasen eingeschlossen. Sobald die Zelle stirbt, platzen die Blasen, das Fucosan ergiesst sich und paralysiert die Oxydase. Das Nachweisen von Oxydase ist hier daher nur möglich mit einem Reagens, das nicht die Zellen tötet, wie z. B. Jodkalium-Stärkelösung.

Es ist mir jedoch gelungen, nach folgendem Verfahren ein Präparat der Oxydase bei *Laminaria digitata* herzustellen. Wenn die Alge in destilliertem Wasser liegen darf, stirbt sie bald, und die Oxydasereaktion verschwindet. Wenn die Alge ein paar Tage liegen darf und man das Wasser einige Male wechselt, tritt sie wieder hervor. Die hemmenden Substanzen scheinen sich schneller auszulösen als das Enzym. Ein besseres Resultat erreicht man, wenn man als Auswaschmittel gesättigte

Ammonsulfatlösung, durch die das Enzym niedergeschlagen wird, anwendet. Wenn die Auswaschung einige Tage lang vor sich gegangen ist, ergeben die Algenstücke eine starke Oxydasereaktion, und dann kann das Enzym extrahiert und weiter untersucht werden.

In Bezug auf die Bedeutung für die Lebensprozesse dieser oft sehr reichlich vorkommenden Oxydasen ist es ziemlich selbstverständlich, dass sie in die Zellenatmung eingreifen. YAKUSHIJI's Pilzlacease oxydiert auch Cytochrom c, und da MORI, OKUNUKI, YAKUSHIJI (1937) Parallelität zwischen der Fähigkeit, das Cytochrom und das Nadi-Reagens zu oxydieren, feststellen konnten, so muss man annehmen, dass auch die *Polysiphonia*-Oxydase diese Fähigkeit besitzt. Die *Furcellaria*-Oxydase hat ebenso wie die Kartoffeloxydase sicher nicht das Vermögen, auf diese Weise in die Atmungsprozesse einzugreifen. Zusammen mit dem Chromogen, welches deren natürliches Substrat ist, bildet sie auf einem anderen Wege ein System zur Ueberführung von aus dem Atmungsmaterial stammendem Wasserstoff auf den Sauerstoff der Luft. Weitere Untersuchungen bezüglich dieser Fragen sind in Vorbereitung.

Zusammenfassung.

Der Verfasser hat das Vorkommen von Polyphenoloxydase bei den Meeresalgen untersucht und zwei derartige mit verschiedener Spezifität gefunden. Die eine oxydiert ausser Polyphenole auch gewisse Diamine, die andere führt die letztere Oxydation nur indirekt über auf Chinone oxydierte Brenzcatechinderivate aus.

Literaturverzeichnis.

- GERTZ, O., Über die Oxydasen der Algen. *Bioch. Zs.* 169, 435 (1926).
KEILIN, D., Cytochrome and respiratory enzymes. *Proceedings of the Royal Society of London (B)* 104, 226 (1929).
KYLIN, H., Über das Vorkommen von Jodiden, Bromiden und Jodidoxydasen bei den Meeresalgen. *Zs. f. ph. Chemie*, 186, 50 (1929).
MORI, T. u. a., Über die katalytische Oxydation des Cytochroms c. *Acta phytochimica*, 10, 81 (1937).
SUTTER, H., Ergeb. d. Enzymfor., 5, 273 (1936).
YAKUSHIJI, E., Untersuchungen über die Polyphenolasen. *Acta phytochimica*, 10, 63 (1937).

Über künstlich erzeugte intrazellulare Anthochlor-körper.

Von OTTO GERTZ.

In einer im Jahre 1914 erschienenen Arbeit habe ich anlässlich einer Untersuchung über das Vorkommen von festem — kristallisiertem und amorphem — Anthokyan meine Beobachtung erwähnt, dass wenn man Anthokyan führende Blätter, z. B. die bläulich roten Winterblätter von *Galeobdolon luteum* Huds., in Bleiazetatlösung überträgt, so scheidet sich das in den Epidermiszellen vorhandene Anthokyan nach kürzerer oder längerer Zeit in Form von blaugefärbten Kugeln oder Körnern aus (GERTZ, 1914, S. 423, 431). Intrazellulare Niederschläge dieser Art, die äusserlich an die nativen Anthokyankörper gewisser Pflanzen auffallend erinnern, treten, wie weitere von mir ausgeführte, aber zwar noch nicht veröffentlichte Untersuchungen ergeben haben, auch bei anderen, in derselben Weise präparierten roten und blauen Pflanzenteilen auf. Näher erörtert sei hier nur das Verhalten der so entstandenen Anthokyankörper bei den Blüten von *Gentiana acaulis* L., bei roten, jungen Blättern von *Rosa multiflora* Thunb. und bei den rötlich gefärbten Gallen, die im Frühling *Neuroterus quercus baccarum* L. an männlichen Kätzchen von *Quercus pedunculata* Ehrh. hervorruft. Bei *Gentiana acaulis* (Fig. 1) treten solche Anthokyankörper, die sehr klein sind und eine grünliche Farbe besitzen, in überaus reichlicher Anzahl auf. Bei *Rosa multiflora* (Fig. 2) sind sie viel grösser, blaugrün gefärbt und von sphärischer Gestalt, und die Körper führen hier als Inhalt je einen vakuolartig ausgeschiedenen, wasserhellen Tropfen, was im Mikroskop den betreffenden Gebilden eine Form von dickeren oder dünneren Ringen erteilt.¹ An den *Quercus*-Gallen

¹ Gebilde der erwähnten Art können in vereinzelten Fällen auch als Inhaltskörper intakter, lebender Zellen auftreten, z. B., wie ich schon im Jahre 1906 nachweisen konnte, bei *Dracaena Yunghi* Hort., *Laelia Perrinii* Batem., *Maxillaria Henchmanni* Hook. und *Cobaea scandens* Cav. (GERTZ, 1906, S. 59, 75, 81, 343). Künstliche, auf andere Weise hervorgerufene Niederschläge, die an die oben beschriebenen Anthokyankörper gewissermassen erinnern, habe ich bei *Daucus Carota* L. beobachtet und im Jahre 1928 eingehend besprochen (GERTZ, 1928, S. 305, 306).

(Fig. 3) werden in den Epidermiszellen tief dunkelblaue, rundliche Anthokyankörper, die in verschiedener Grösse auftreten können, massenhaft durch das Bleiazetat ausgefällt.

In zwei kürzlich erschienenen Mitteilungen (GERTZ, 1938) habe ich die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, dass die Farbstoffe der Anthochlorgruppe in vielen Hinsichten mit den Anthokyianen genau übereinstimmen. In Anbetracht dieser weitgehenden Übereinstimmung, die somit zwischen der Anthokyian- und der Anthochlorgruppe besteht, schien es mir von Interesse zu sein, in der oben besprochenen Weise einige Anthochlor führende Pflanzen näher zu prüfen. Meine Vermutung, dass auch in diesem Falle ähnliche, durch Anthochlor gefärbte intrazellulare Niederschläge entstehen würden, wurde in der Tat bestätigt. Die Untersuchung ergab, dass eine Übereinstimmung zwischen den Anthochlor- und den Anthokyianfarbstoffen ebenfalls in Bezug auf ihr Verhalten gegen Bleiazetat herrscht und dass sich demnach intrazellulare Fällungen auch bei diesen Pflanzen auf die oben erörterte Weise hervorrufen lassen.

Untersucht wurden folgende Pflanzen: *Coreopsis verticillata* L. und mehrere andere Arten dieser Gattung, *Thelesperma filifolium* (Hook.) A. Gray, *Bidens anthemoides* (DC.) Scherff, *Cosmos sulphureus* Cav., *Dahlia variabilis* Desf. (gelbblütige sogenannte Pompon-Dahlien), *Baeria chrysostoma* Fisch. & Mey., *Guizotia abyssinica* Cass., *Antirrhinum majus* L. (mit gelben Blüten), *Linaria vulgaris* Mill.,¹ *Verbascum speciosum* Schrad., *Primula elatior* (L.) Schreb., *Limonium*

¹ *Linaria vulgaris* kommt in verschiedenen, wahrscheinlich genetisch bedingten Formen vor, die sich unter Anderem hinsichtlich der Intensität ihrer Blütenfarbe unterscheiden. Bei gewissen Individuen findet man beinahe weisse Blüten, die nur am Gaumen der Unterlippe ein blass gelbgefärbtes Feld zeigen, während bei der gewöhnlichen Form die Grundfarbe der Blüten eine gelbliche ist und der Gaumen eine dunklere, gesättigt dottergelbe Farbe aufweist. Die erst erwähnte Form, die sich demnach durch sehr reduzierten, beinahe völlig unterdrückten Gehalt an Anthochlor unterscheidet, ist von JAKOBASCH (1894, S. 87) als *f. albida* erkannt (HEGI, 1915, S. 26). Sie kommt in Schonen an mehreren Orten vor, z. B. in grosser Menge in der Umgebung von Höganäs, wo sie mit der gewöhnlichen *f. typica* eingemengt auftritt.

Bemerkenswert ist, dass die Haarzellen weisser Blütenteile bei *Linaria vulgaris* *f. albida* öfters Anthochlor, wenn auch in geringer Menge, enthalten. Bei *f. typica* ist auch dementsprechend die Anthochlorlösung dieser Haare kräftiger konzentriert als die der benachbarten Epidermiszellen.

Dass die Blüten von *Linaria vulgaris* einem Anthochlorfarbstoffe ihre Farbe verdanken, geht schon aus den Untersuchungen von SEWELL (1888, S. 286) hervor, was hier zur Vervollständigung der Anthochlorliteratur hinzugefügt sei.

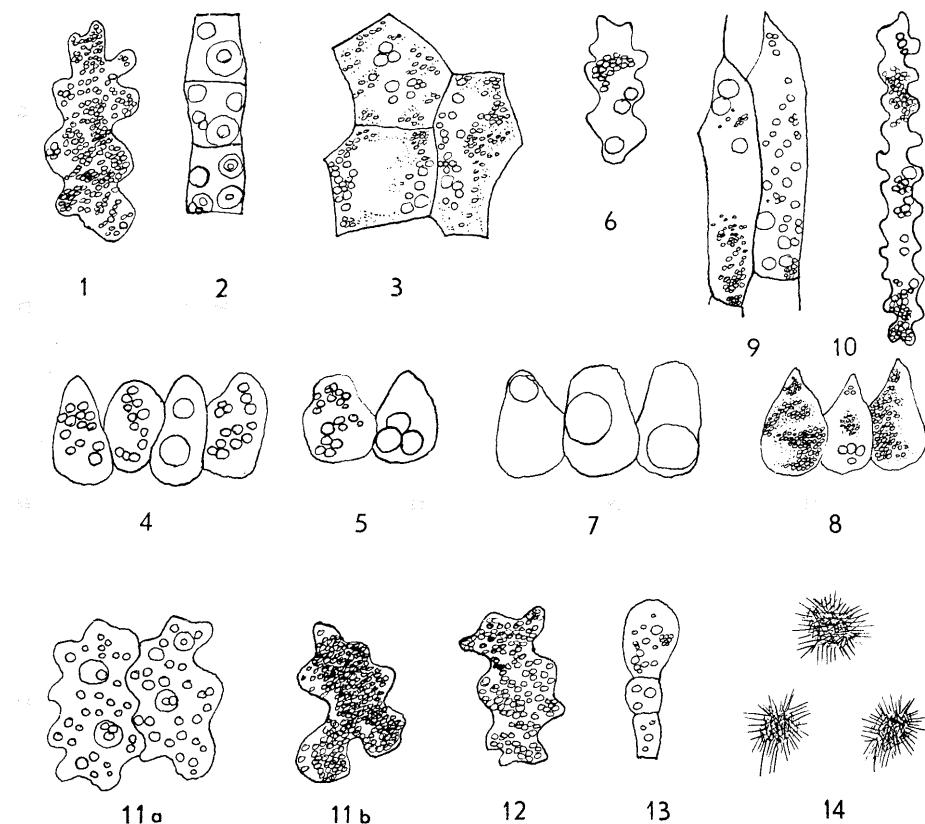


Fig. 1—3. Durch Bleiazetatlösung ausgefällte Anthokyankörper. — 1: *Gentiana acaulis* L., Corolla. Epidermiszelle der Unterseite, Tangentialschnitt. — 2: *Rosa multiflora* Thunb. Epidermiszellen der Unterseite eines jungen, roten Blatts mit z. T. vakuolisierten, schleimigen oder flüssigen Körpern. — 3: *Quercus pedunculata* Ehrh.; durch *Neuroterus quercus baccarum* L. (sexuelle Generation) hervorgerufene Galle. Epidermiszellen.

Fig. 4—10. Durch Bleiazetatlösung ausgefällte Anthochlorkörper. — 4: *Coreopsis pubescens* Ell. Zellen der oberen Epidermis einer Randblüte mit tropfenartigen Anthochlorkörpern. Querschnitt. — 5: *Thelesperma filifolium* (Hook.) A. Gray, Randblüte. Epidermiszellen der Oberseite. Tropfenartige Anthochlorkörper. — 6: *Bidens anthemoides* (DC.) Scherff, Randblüte. Epidermiszelle der Oberseite. Tropfenartige Anthochlorkörper. — 7: *Dahlia variabilis* Desf. (Pompon-Dahlia), Zungenblüte. Zellen der oberen Epidermis mit grossen, als Solitäre entwickelten Anthochlorkörpern. — 8: *Antirrhinum majus* L., Corolla. Epidermiszellen der Oberseite. Grössere und kleinere, z. T. winzige Anthochlorkörper tröpfchenartiger oder schwammiger Konsistenz. — 9: *Linaria vulgaris* Mill., Kronenröhre. Grössere und kleinere Anthochlorkörper flüssiger oder schwammiger Konsistenz. — 10: *Limonium Bonduellii* Lestib., Corolla. Epidermiszelle mit Anthochlorkörpern.

Bonduelli Lestib., *Lotus corniculata* L., *Dianthus Caryophyllus* L. (mit blass schwefelgelben Blüten), *Meconopsis cambrica* (L.) Vig. und *Papaver nudicaule* L.

Die Blüten bzw. Blütenstände, welche durchgehend durch Anthochlor gefärbt sind (GERTZ, 1938), wurden in eine wässrige Lösung von Bleiazetat (etwa 10 %) übertragen und etwa 24 Stunden lang in diesem Fixierbad gelassen. Es stellte sich dabei heraus, dass die Objekte infolge der durch die Fixierung bewirkten Veränderung des Zellinhalts eine andere Farbe annahmen. Gelbe Blütenteile wurden demnach dunkel- bis kupferrot oder bräunlich, und an weissen Fledern trat eine blass schwefelgelbe Färbung ein. Durch die so behandelten Objekte wurden Quer- bzw. Tangentialschnitte hergestellt, mit destilliertem Wasser gut ausgewaschen und im Mikroskop untersucht.

Beim Durchmustern der Zellen traten im Inhalt grössere oder kleinere Körper in wechselnder Anzahl hervor, die je nach der vorliegenden speziellen Anthochlorart eine gelbe, braungelbe oder eine rötliche bis dunkelbraune Farbe aufwiesen. Sie waren doch keineswegs bei allen Versuchspflanzen vorhanden. So versagte diese Reaktion stets bei *Verbascum speciosum*, *Dianthus Caryophyllus*, *Meconopsis cambrica* und *Papaver nudicaule*; bei *Meconopsis cambrica* war überhaupt die Reaktion auch in der Weise anomal, dass sich die Blumenblätter, in Bleiazetatlösung gelegt, binnen kurzem entfärbten.

Die Lage und die Anordnung der ausgefällten Körper waren verschieden. Im allgemeinen traten diese als winzige, gleichmässig oder regellos im Inhalt liegende zerstreute Körperchen auf, aber in vereinzelten Fällen waren sie zu grösseren Gruppen oder dichten Massen zusammengeballt oder auch als einzelne, scharf hervortretende Solitäre entwickelt. Das nähere Verhalten dieser Anthochlorkörper geht aus den mitgeteilten Abbildungen hervor (Fig. 4—10).

Die Fällung erfolgt aber nicht immer in der beschriebenen Form

Fig. 11—13. Durch Ammoniumkarbonatlösung ausgefällte Anthochlorkörper.
 11: *Coreopsis verticillata* L., Corolla einer Randblüte. Epidermiszellen der Unterseite. Die grösseren Anthochlorkörper (Fig. 11 a) zeigen sekundäre Vakuolisierung.
 — 12: *Guizotia abyssinica* Cass., Corolla einer Randblüte. Zelle der unteren Epidermis.
 — 13: *Primula elatior* (L.) Schreb., Corolla. Haarzellen der Unterseite mit ausgefällten Anthochlorkörpern.

Fig. 14. Intrazellulare, durch Glyzerin ausgefällte Anthochlorkristalle bei Randblüten von *Coreopsis verticillata* L. Einwirkung 14 Tage lang. Die Raphidenkomplexe treten massenhaft im Parenchym, besonders in der Umgebung der Gefässbündel, auf.

Vergrosserung: Fig. 1—13 335, Fig. 14 540.

von individualisierten Körpern. Bei *Antirrhinum majus* tritt oft infolge der Fixierung des Zellinhalts homogene Fällung ein, und bei manchen anderen Pflanzen, z. B. bei *Thelesperma filifolium*, *Guizotia abyssinica*, *Dahlia variabilis*, *Baeria chrysostoma*, *Primula elatior* und *Lotus corniculata*, erscheint der intrazellulare Niederschlag als eine schwammige, formlose Masse, die neben Körpern des oben erwähnten Typus ausgefällt wird.

Was weiterhin die Konsistenz der Niederschläge anbetrifft, so machen diese am meisten den Eindruck fester Körper. In gewissen Fällen zeigen sie jedoch vielmehr den Charakter einer Flüssigkeit, und es kommt auch vor, dass sie eine unbedingt flüssige Konsistenz besitzen, weil sie mitunter eine sekundäre Vakuolisierung aufweisen können.

Die chemische Qualität der besprochenen Gebilde ist zur Zeit nicht mit Sicherheit zu ermitteln. Immerhin stellen sie in Wasser unlösliche Verbindungen von Bleiazetat mit einem oder anderem, im Zellsaft vorhandenen Stoffe dar. Offenbar kann dieser Stoff Anthochlor sein. Aber es ist auch möglich, dass sich bei der Reaktion in erster Linie Substanzen anderer Art mit dem Bleiazetat verbinden, und dass die dadurch entstandenen Körper bei der Fällung das Anthochlor adsorbierten und der Lösung entreissen. Eine Möglichkeit, diese Frage mit voller Bestimmtheit zu erledigen, lag wie erwähnt nicht vor.

Weitere von mir gemachte Beobachtungen sprechen jedoch zu Gunsten der letzterwähnten Erklärung. Es hat sich nämlich herausgestellt, dass bei sämtlichen Pflanzen, die durch Anthochlor tingierte Präzipitate aufweisen, auch eine kräftige Reaktion auf Gerbstoff zu erkennen ist, während anderseits diejenigen Pflanzen, bei denen Niederschläge beim Behandeln mit Bleiazetat ausbleiben, ebenfalls von Gerbstoff frei erscheinen. Die Reaktion mit Eisenchlorid- und Osmiumsäurelösung versagte demnach bei *Verbascum speciosum*, *Dianthus Caryophyllus*, *Meconopsis cambrica* und *Papaver nudicaule*, während der Zellinhalt der anderen Versuchspflanzen bei dieser Prüfung eine tief schwarze Färbung annahm.

In lokalisatorischer Hinsicht von Interesse ist noch folgende Beobachtung, die man bei Behandlung mit Eisenchloridlösung beobachten kann. Bringt man in dieses Reagenz intakte Blüten, so findet man, z. B. bei *Thelesperma filifolium*, *Guizotia abyssinica* und *Limonium Bonduelli*, dass sich die Objekte schwarz färben, aber diese Erscheinung macht sich nur an den Teilen geltend, die das gelbe Anthochlor führen. Besonders scharf tritt dies bei *Guizotia abyssinica* hervor. Die untere Hälfte der Randblüten erscheint dabei in tief schwarzer Farbe,

während die obere unverändert bleibt, mit Ausnahme von den Nerven, die sich auch hier schwarz färben.¹ Bei *Limonium Bonduelli* zeigt nur der Kronensaum der Blüte eine schwarze Farbe; an der von Anthochlor freien Kronenröhre versagt aber diese Reaktion.

Bemerkenswert ist, dass bei der Einwirkung von Eisenchloridlösung tief schwarze Niederschläge in Gestalt rundlicher Körper zu stande kommen können, die äusserlich den durch Bleiazetatlösung aus gefällten ähnlich sind. Besonders deutlich treten solche Gebilde z. B. bei *Cosmos sulphureus*, *Guizotia abyssinica* und *Limonium Bonduelli* auf.

Auch in noch anderer Weise lassen sich Anthochlorkörper hervor rufen. Wie schon KLERCKER nachweisen konnte (1888, S. 42; ZIMMERMANN, 1892, S. 114; TUNMANN, 1913, S. 257), bewirken verdünnte Lösungen von Alkalikarbonaten eine Fällung von kugelförmigen Körpern in Zellen, die Gerbstoff enthalten. Dieselbe Erscheinung tritt, wie ich wiederholt beobachtet habe, in Anthokyian führenden Zellen ein. Prüft man nach der erwähnten Methode die durch Anthochlor gefärbten Blütenteile mit einer 1 %-igen Lösung von Ammoniumkarbonat, so findet man nach etwa einer Stunde in den Zellen eine Unmenge von aus gefällten, kugelförmigen Anthochlorkörpern, die oft lebhafte Molekular bewegung zeigen und die mit den erwähnten Anthokyankörpern genau übereinstimmen (Fig. 11—13). Wie diese stellen sie offenbar Niederschläge von Gerbstoff dar, die Anthochlor gespeichert haben und die demnach diesem Stoffe ihre Färbung verdanken. In der Tat tritt auch an den betreffenden Körpern eine kräftige Reaktion ein, wenn man dem Präparat Osmiumsäure hinzufügt.

Die erwähnten Präzipitate treten bei sämtlichen Versuchspflanzen auf, mit Ausnahme von *Verbascum speciosum*, *Dianthus Caryophyllus*, *Meconopsis cambrica*² und *Papaver nudicaule*, bei welchen diese Ge

¹ Dasselbe Lokalisationsbild ergibt sich beim Prüfen mit Osmiumsäure. In entsprechender Weise nimmt auch mit Bleiazetat die untere Hälfte der Blüten und daneben auch die Nerven der oberen eine rötliche Farbe an; im übrigen bleibt indessen die gelbe Farbe unverändert. In einer schon vorher veröffentlichten Mitteilung über das Anthochlor habe ich analoge Beobachtungen über lokale Um färbungen erwähnt, die sich mit Tabakrauch sowie auch beim Behandeln mit Ammoniak und mit Jodjodkaliumlösung geltend machen (GERTZ, 1938, 1, S. 6).

² Der Farbstoff dieser Pflanze, der sich daneben in anderer Hinsicht abweichend verhält, gehört offenbar einem ganz besonderen Typus der gelben, in Wasser löslichen Farbstoffe. Dies ergibt sich auch daraus, dass die Blüten beim Eintrocknen eine orange- bzw. ziegel- oder rosenrote Farbe annehmen, was mit den durch typisches Anthochlor gefärbten Blüten nicht der Fall ist.

Reaktion mit	<i>Coreopsis verticillata</i>	<i>Thelesperma filifolium</i>	<i>Bidens anthemoides</i>	<i>Cosmos sulphureus</i>	<i>Dahlia variabilis</i>	<i>Baeria chrysostoma</i>	<i>Gnizotia abyssinica</i>
Bleiazetat	++	++	++	++	++	++	++
Eisenchlorid	++	++	++	++	++	++	++
Osmiumsäure	++	++	++	++	++	++	++
Ammoniumkarbonat	++	++	++	++	++	++	++

Antirrhinum majus	<i>Linaria vulgaris</i>	<i>Verbascum speciosum</i>	<i>Primula elatior</i>	<i>Limonium Bonduellii</i>	<i>Lotus corniculata</i>	<i>Dianthus Caryophyllus</i>	<i>Meconopsis cambrica</i>	<i>Papaver nudicaule</i>
+	+	—	+	+	+	+	—	—
+	+	—	+	+	+	+	—	—
+	+	—	+	+	+	+	—	—
+	+	—	+	+	+	+	—	—

bilde völlig ausblieben. Auch in Bezug auf die letzterwähnte Reaktion ist demnach ein genauer Parallelismus mit dem Verhalten des Zellinhalts gegen Bleiazetat zu erkennen.

Die mit verdünnter Lösung von Alkalikarbonat erzielten Niederschläge, die wie erwähnt winzige Körperchen darstellen, ballen sich oft zu dichten Massen allmählich zusammen. Bei *Coreopsis verticillata* treten unter Umständen grössere, ausgefällte Körper auf, bei welchen man zuweilen eine sekundäre Vakuolisierung beobachten kann.

In der obigen Tabelle habe ich die durch Bleiazetat, Eisenchlorid, Osmiumsäure und Ammoniumkarbonat hervorgerufenen Reaktionen der Versuchspflanzen übersichtlich zusammengestellt. Aus den Einzelergebnissen geht hervor, dass die in Rede stehenden Reaktionen fast durchgängig parallel gehen. Negativ fielen sie bei *Verbascum speciosum*, *Meconopsis cambrica*, *Papaver nudicaule* und *Dianthus Caryophyllus* aus, was auch nach dem oben angeführten zu erwarten war.

Schon der Monograph der Anthochlorfarbstoffe, GUSTAF KLEIN, hat auf die überaus leichte Kristallisierbarkeit des Anthochlors hingewiesen. Auch innerhalb der Zellen ist das Anthochlor ohne Schwierigkeit zum Kristallisieren zu bringen. Wie ich gefunden habe, gelingt dies recht gut, wenn man die Anthochlor führenden Gewebe in eine Wasser absorbierende Flüssigkeit, z. B. Glyzerin, überträgt. Man findet dann nach einiger Zeit in den Zellen trichitische oder raphidenförmige, mehrmals zu Sphäriten vereinigte Kristallnadeln schwefelgelber Farbe. Dies tritt z. B. bei *Coreopsis verticillata* (Fig. 14) ein, und auch bei noch vielen anderen untersuchten Anthochlor-Pflanzen war dies der Fall.

Beim Fixieren grösserer Objekte in Glyzerin treten nach längerer Zeit grosse und prächtig entwickelte, gelblich gefärbte Sphärite auf, die sich durch ihre auffallende Ähnlichkeit mit den bekannten, durch Alkohol erzielten Inulinsphäriten gewisser Compositen auszeichnen. Die näheren Beobachtungen, die ich über die Entstehung und das Verhalten dieser Anthochlorsphärite angestellt habe, beabsichtige ich in einer folgenden Mitteilung näher zu besprechen.

Literatur.

- GERTZ, O. Studier öfver anthocyan. [Studien über das Anthokyan]. Lund 1906.
 —. Nya iakttagelser öfver anthocyankroppar. [Neue Beobachtungen über Anthokyankörper]. (Svensk Botanisk Tidskrift. Bd 8. 1914. S. 405).

- GERTZ, O. Om anthocyanblomman hos *Daucus Carota* L. [Über die Anthokyanblüte bei *Daucus Carota* L.]. (Botaniska Notiser. 1928. S. 297).
- . Über die Verbreitung des Anthochlors bei den Compositen. (Kungl. Fysiografiska Sällskapets i Lund Förhandlingar. Bd 8. Nr 6. 1938).
- . Über die Verwendung von Anthochlor in der botanischen Mikrotechnik. Ein Beitrag zur Kenntnis der verwandschaftlichen Beziehungen zwischen Anthokyan und Anthochlor. (Kungl. Fysiografiska Sällskapets i Lund Förhandlingar. Bd 8. Nr 7. 1938).
- . Über die Verwendung von Anthochlor als Indikator. (Kungl. Fysiografiska Sällskapets i Lund Förhandlingar. Bd 8. Nr 21. 1938).
- HEGI, G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd 6; 1. Hälfte. München 1915.
- JACOBASCH, E. Mitteilungen. 2. Farbenvarietäten von *Linaria vulgaris* Mill. (Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg. Bd 36. 1894. S. 87).
- KLEIN, G. Studien über das Anthochlor. I, II. (Akademie der Wissenschaften in Wien. Math.-naturw. Klasse. Sitzungsberichte. Abt. I. Bd 129, 1920, S. 341; Bd 130, 1921, S. 247).
- KLERCKER, J. AF. Studien über die Gerbstoffvakuolen. Inaugural-Dissertation. Tübingen 1888.
- SEWELL, PH. The Colouring Matters of Leaves and Flowers. (Transactions and Proceedings of the Botanical Society. Vol. XVII. Part II. Edinburgh 1888. p. 276).
- TUNMANN, O. Pflanzenmikrochemie. Berlin 1913.
- ZIMMERMANN, A. Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892.

Influence of growth-promoting chemicals on roots of Allium. I.

Effective concentration ranges of synthetic growth substances
and vitamins.

By GEORG BORGSTRÖM.

Introduction.

There has been much speculation on the supposed difference between the effects of auxins on the growth of shoots and that of roots. While promoting the elongation of the stem they appeared to inhibit the development of roots. Many hypotheses were put forward to explain this contradiction. Special mention should be made of CHOLODNY (1926) who presumed the production of a growth-inhibiting factor in the tip of the root and of CZAJA (1935) who postulated the existence of two opposite hormone streams in the root, partly inactivating each other. THIMANN (1936) concluded that the magnitude of auxin effect largely depended on the direction in which it was applied. In 1936 BOYSEN-JENSEN, however, suggests the possibility that the inhibiting effect might disappear in more dilute concentrations. GEIGER-HUBER and BURLET (1936) experimentally proved that excessively low concentrations actually accelerate the growth of excised roots of maize. The inhibition of growth was the result of an overdosage and the whole problem turned out to be a matter of quantity rather than of quality. A stimulation by extremely small concentrations was also obtained by GRACE (1937) with wheat and barley. In spite of this explanation ROBBINS and JACKSON (1937) drew the conclusion that these growth-chemicals increase the extensibility of the stem cells and decrease that of root cells. This result could not be confirmed by STEWART (1938). LEONIAN and LILLY (1937) go a step further and regard heterauxin as a growth-inhibiting substance. MACHT and GRUMBEIN (1937) working with seedlings of *Lupinus albus* could confirm that extremely low concentrations of indole acetic, indole butyric and naphthalene acetic acids stimulated the development of roots. They

succeeded in demonstrating this by exposing seedlings for a short time to dilute concentrations. As this problem is far from settled and it seems necessary to investigate other roots from this point of view, I decided to study the effect of growth-promoting chemicals on the development of *Allium* roots. I also think it valuable to make such a study of roots in their natural connection with the shoot and bulb.

Experimentation.

Method of approach. Bulbs of different *Allium*-species were placed in distilled water, after removing dry bulb-scales. In this way roots were grown out. When exposed to the solutions of growth-promoting chemicals only bulbs carrying on the average equally long roots were used. All roots which differed in size from this average were removed.

In the present investigation the influence of the following chemicals were studied: indole and phenyl acetic, phenyl propionic and indole butyric acids, naphthalene- α -acetic acid, ascorbic acid and thiamin (vitamin B₁). They were synthetically pure substances from different chemical industries in Germany.

All solutions, except of the vitamins, were prepared by dissolving the chemical in a small amount of ethyl alcohol and in most cases a stock solution (1 : 1 000) was used. Dilutions were made with distilled water. By using bulbs nutrient solutions were avoided. This is a great advantage in the experimental work, as the risk of biological contaminations is greatly diminished. All solutions were renewed each third day. The following species of *Allium* were used: *A. cepa* and *A. fistulosum*.

Allium cepa gave roots fit for use in five days and having a length of about 10 mm.

Allium fistulosum proved to be an excellent bulb for these purposes. Over night there appeared a number of uniform roots about 5 mm long. They were also more sturdy than roots of other species.

A few series were arranged with roots from bulbs of *Crocus*. These were not so convenient being rather short.

The results will be described for each chemical. It may, however, be added that this will not be a complete account of all the experimental series.

This paper is further only to deal with results pertaining to the question of inhibition or promotion of growth. Later on there will

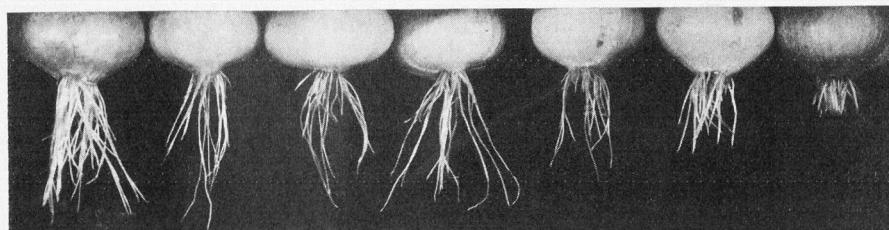


Fig. 1. *A. cepa*. Effect of naphthalene acetic acid. Conc. (left to right) aq. dest., 0,00001, 0,0001, 0,001, 0,01 (branching roots), 0,1 and 1 ppm.

follow observations on the growth of excised roots and a study of the physiological mechanism of these different effects. The results have been obtained in two different ways. One was to expose in between ten or twenty bulbs to each concentration, and the other was repeatedly to make complete series with a variety of concentration with one or two bulbs in each. Only when in this way identical results were obtained will you find them in the following account. Photographs were taken of most series and some elucidatory ones are published in this paper. Experiments have been made in the dark at a temperature of 20—21° C.

Results. The aim of this study was to determine the range of effective concentrations with special regard to the growth response, and also to fix the limit for toxic doses.

Effects of synthetic phytohormones: Naphthalene acetic acid. Range of concentrations studied: 100 ppm (parts per million)—0,00001 ppm.

Allium cepa (fig. 1). Toxic concentrations: > 50 ppm. Growth retarded: 10—0,01 ppm. Growth promoted: No observed effect.

A concentration of 0,01 ppm or 0,1 ppm elicited a specific response: several branching roots were formed. This may indicate the very limit for the inhibiting effect of this acid on *A. cepa*, being an amount just sufficient to initiate the formation of new lateral roots. These are also slightly inhibited in their further growth though not to an extent preventing their appearance. ZIMMERMAN and HITCHCOOK subjected aerial roots of *Cissus sicyoides* to various growth-promoting acids, and observed that inhibition of the further growth of the tip of the primary root favoured the formation of branching roots. In ordinary circumstances no lateral roots have been observed in my experiments, unless the tips of the primary root die off or cease growing on account of age.

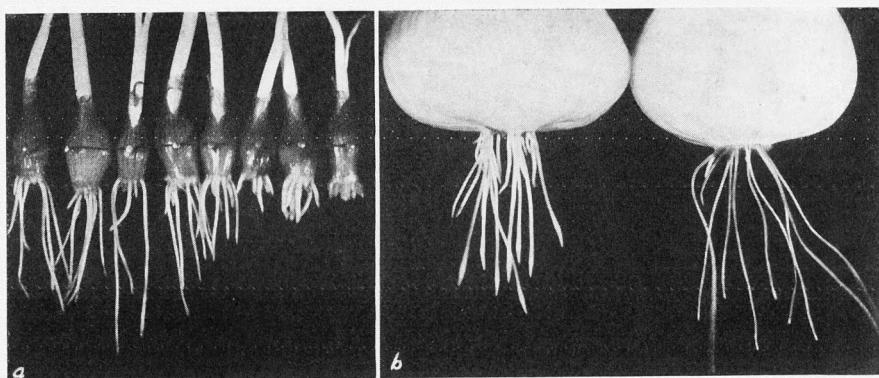


Fig. 2. Effect of naphthalene acetic acid. — a. *A. fistulosum*. Conc. (left to right) aq. dest. 0,00001, 0,0001, 0,001, 0,01, 0,1, 1, 10, and 20 ppm. — b. *A. cepa*. Exposed 25 min. in 1 ppm (left), water control (right).

By cutting off tips of roots of several bulbs branching roots were formed in four days.

It is interesting to compare this result with the one obtained in larger concentrations, where a remarkable thickening of the root is noticeable (fig. 1). This is not localized but manifests itself uniformly. By free hand sections it was shown that this swelling depends on an increase of the cortical parenchyma. It was also observed that through a concentration 1 ppm the roots originally exposed die away and new roots grow out, showing this swelling just mentioned. If the exposure is short, these roots survive and the swelling is localized to the end-part of the roots (see fig. 2 b). It is remarkable that this photograph is taken after 20 hours, which gives an idea of the rapidity with which these phytological effects appear. The uniform thickening certainly means that the roots have thoroughly grown out during the exposure to the growth-chemical. This swelling response is being studied from cytological point of view by LEVAN (1939).

Allium fistulosum (fig. 2 a, 3 a). Toxic concentrations > 50 ppm. Growth retarded: 20 ppm—0,0001 ppm. Growth promoted (slightly): 0,00001—0,0000001 ppm.

Roots of this species are more sensitive to the influence of this acid. Even concentrations of 0,0001 ppm exhibit a clear inhibiting effect and this presents itself even when roots are treated only for a short time (fig. 3 A). This is a remarkably high activity. GRACE (1937, 1938) was, however, able to obtain an accelerated root development at higher

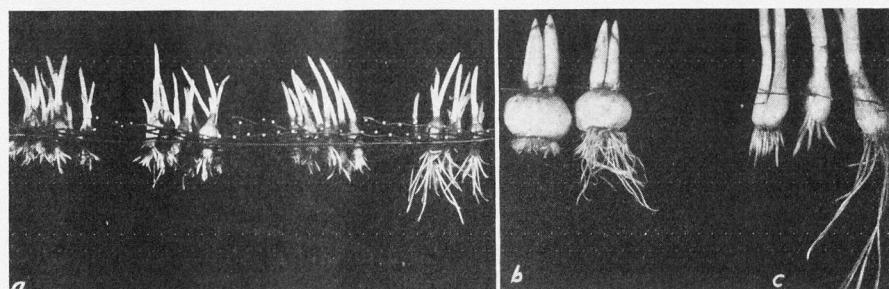


Fig. 3. — a. *A. fistulosum*. Effect of naphthalene-acetic acid at a short exposure (25 min.), afterwards in aq. dest. Conc. (left to right) 1, 0,1, 0,01 ppm and aq. dest. — b. *Crocus*-bulbs grown in naphthalene acetic acid 0,01 ppm (left) and aq. dest. (right). — c. *A. fistulosum* grown in indole acetic acid (1, 0,1 ppm) and aq. dest.

concentrations, but in this case he used a dust or sprinkling method. His results with hot water treatment may in other ways influence the subsequent response.

Crocus-roots were also clearly inhibited in their growth by a solution of 0,1 ppm (fig. 3 b).

Indole butyric acid. Range of concentrations studied: 100 ppm—0,00001 ppm.

Allium cepa. Toxic concentrations: > 75 ppm. Growth retarded: 50 ppm—0,1 ppm.

No apparent stimulation of growth noticeable. In some series roots were not grown out in water first, but bulbs were placed directly in solutions of the chemicals (100 ppm—0,01 ppm). Many roots then just protruded, but in no case did they grow out to any normal size except in water. Consequently growth is inhibited in this range of concentrations. 50 ppm—0,1 ppm elicit a swelling response.

Allium fistulosum (fig. 4 a). Toxic concentrations: > 100 ppm. Growth retarded: 75 ppm—0,1 ppm. Growth promoted: 0,01—0,001 ppm.

In the retarded range swellings occur. In 0,1 ppm this remains basal and branching roots appear after a few days in the swollen region. This concentration probably corresponds to the same balance-point mentioned above, when the inhibition of the growth of the tip of the primary root creates lateral roots as a correlative phenomenon.

Indole acetic acid. *Allium cepa.* Toxic concentration: > 100 ppm. Growth retarded: 75 ppm—0,1 ppm. No promotion of

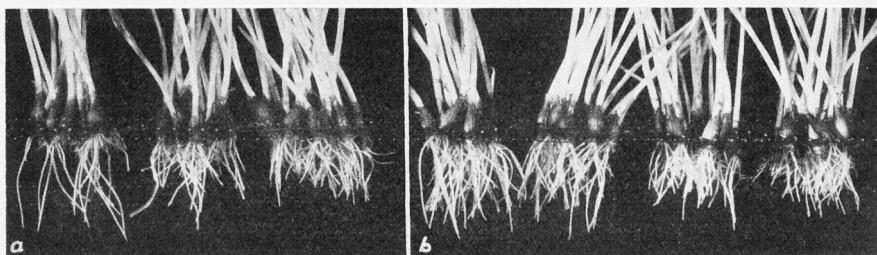


Fig. 4. *A. fistulosum*. Accelerating effect of: a. indole butyric acid (left to right: 0,005, 0,001 ppm and aq. dest.); b. indole acetic acid (left to right: 0,005, 0,001, 0,0001 ppm and aq. dest.).

growth observed. Range of concentrations studied: 200 ppm—0,0001 ppm.

Allium fistulosum (fig. 5, 4 b). Toxic concentrations: > 100 ppm. Growth retarded: 50 ppm—0,1 ppm. Growth promoted: 0,01 ppm—0,0001 ppm. The inhibiting effect of heteroauxin on root elongation has been observed several times (KÖGL 1934 MEESTERS 1936, MARMER 1937). An acceleration is noticed by AMLONG 1936, GEIGER-HUBER and BURLET 1936, GRACE 1938 and SEGELITZ 1938. In all these cases other plant species have been investigated and the promotion only occurred in extremely low concentrations.

In my experiments 10 ppm brings about swollen roots with a rough surface caused by fissures cutting through the epidermis and part of the cortical parenchyma. 0,5 ppm and 1 ppm show a basal thickening (fig. 5). With regard to the magnitude of concentration accelerating growth, it is in agreement with the results of GEIGER-HUBER and BURLET (1936), who fixed the optimal concentration for roots of maize to 0,02 ppm. There are, however, some restrictions necessary in comparing their results with mine which will be discussed later.

Phenylacetic acid. Range of concentrations studied: 200 ppm—1 ppm.

Allium fistulosum (fig. 6 a). Toxic concentrations: > 100 ppm. Retarded growth: 50 ppm—10 ppm. Promoted growth: 2 ppm—1 ppm.

The range of effective concentrations is in this case very narrow. Two other observations may be added. No swellings appeared on the roots inhibited in their growth and the promotion of growth occurring in greater dilution was far more marked than for the chemicals men-

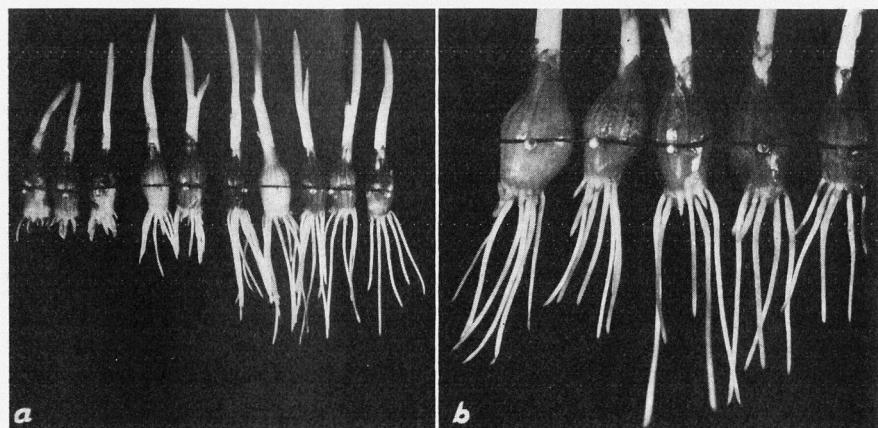


Fig. 5. *A. fistulosum*. Effect of indol-acetic acid. *a*. Conc. (left to right), 100, 20, 10, 2, 1, 0.1, 0.01, 0.001, 0.0001 ppm, and aq. dest. — *b*. Conc. (left to right) aq. dest. 0.001, 0.01, 0.1 and 1 ppm. Detail picture to show basal swelling.

tioned earlier. These phenomena were also noticed with the following acid.

Phenyl propionic acid (Hydrocinnamic acid). Range of concentrations studied: 200 ppm—0.1 ppm.

Allium fistulosum (fig. 6 *b*). Toxic concentrations: > 100 ppm.

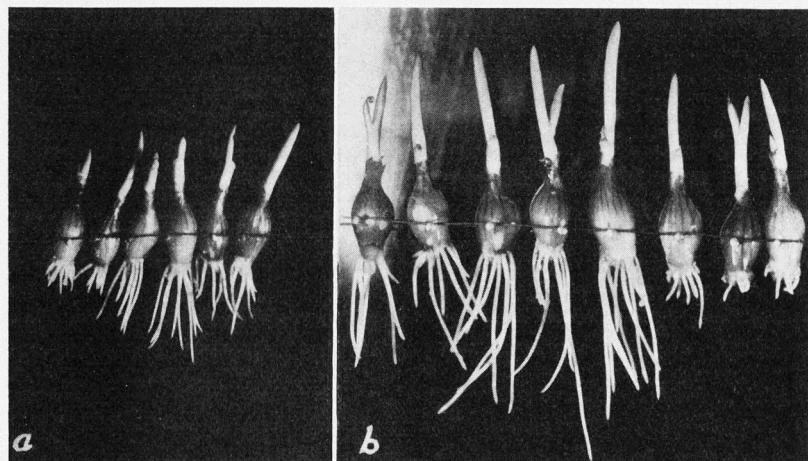


Fig. 6. *A. fistulosum*. Effect of: *a*. phenyl acetic acid. Conc. (left to right) 100, 20, 10, 2, 1, ppm, aq. dest. — *b*. phenyl propionic acid. Conc. (left to right) aq. dest., 0.1, 1, 2, 10, 20, 100, and 200 ppm.

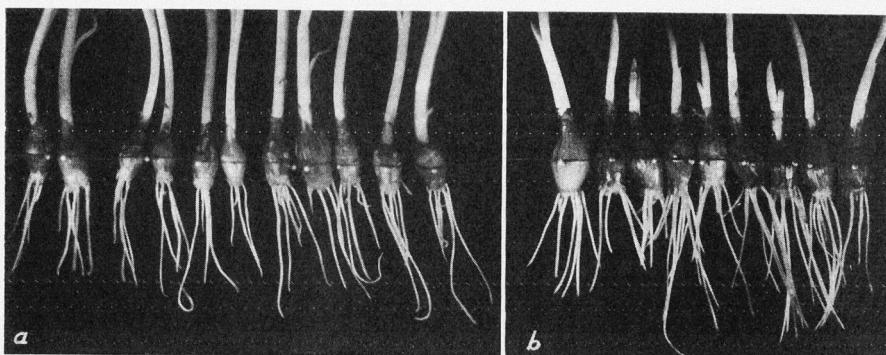


Fig. 7. *A. fistulosum*. Effect of: *a*. thiamin. Conc. (left to right) aq. dest. (two bulbs), 0,01, 0,1, 1, 10, 20 (two bulbs), 100 (two bulbs), and 200 ppm. — *b*. ascorbic acid. Conc. (left to right) aq. dest. (3 bulbs), 1, 2, 10, 20, 100, 200 ppm.

Growth retarded: 100 ppm—60 ppm. Growth promoted 50 ppm—0,2 ppm.

Effect of synthetic vitamins. Not only synthetics, which in their effect are related to the growth-hormones, auxins, were studied. Two vitamins were also investigated with regard to their influence on the growth of *Allium* roots. These were ascorbic acid (vitamin C) and thiamin (vitamin B₁). V. HAUSEN (1936) proved in her study on vitamin C the common occurrence of this vitamin in growing plants, and vitamin B₁ is not only a growth-promoting substance for fungi but apparently also for higher plants (BURGEFF 1936). WHITE (1937) proved its favouring influence on the development of excised root tips of tomato.

My investigation with *Allium* roots could confirm this effect with regard to both these substances. It is also remarkable that growth

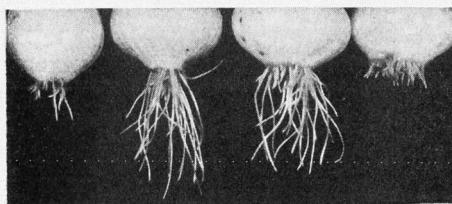


Fig. 8. *A. cepa*. Roots successively cut off, bulbs treated with indole acetic acid in the range 200 ppm—0,1 ppm for two days and then transferred to water. Treating concentration from left to right: aq. dest., 10, 20, and 200 ppm. Those treated in 0,1 and 1 ppm = aq. dest., 100 ppm = 200 ppm.

appears to be promoted to almost the same extent in a wide range of concentrations (fig. 7). The upper limit for both vitamin B₁ and vitamin C being one promille solution which is toxic. Both *A. cepa* and *A. fistulosum* gave these results.

Discussion and conclusions.

As already pointed out, this investigation has been undertaken with attached roots. This is quite naturally in one respect a disadvantage, rendering it impossible to study isolated the effect of the treatment of various chemicals. From this point of view culturing of excised root tips offers a superior method of approach. This investigation is also completed by such experiments. But it must be emphasized that even in such a case roots are not entirely lacking in growth-hormones, and from the physiological point of view it is of great value to study the growth effects as they appear, when the roots are supplied with the natural flow of nutrients and regulating substances. For this bulbs represent an excellent material.

Theoretically it is quite possible by certain chemicals to obtain influences on growth which do not specifically refer to these substances but are due to the lack of other substances normally reacting with them and supplied by the mother plant. To put it more clearly. Substance A causes phenomenon X in absence of a normally occurring substance B, but together with B leads chemical processes in quite another direction, resulting in phenomenon Y or no response at all. I am quite aware of the fact that this might happen in an analogous way with the chemical mechanism in an attached root. But I only think it necessary to emphasize that these possibilities make it urgent to let results obtained by these two methods complement each other to get a true picture of the physiology of roots.

Against this theoretical background it is an important fact that the results presented here confirm the observations of GEIGER-HUBER and BURLET (1936). The effect of heteroauxin and related acids on the growth of *Allium* roots follows a regular optimum curve. Inhibition in greater concentrations is followed by a slight promotion by more dilute ones. This acceleration was most pronounced in *A. fistulosum*, less in *A. cepa*. It is then necessary to remember that roots might be supplied with so much growth-hormone from the bulb as to cause a retardation of growth. In such a case no experimentally applied concentration will cause a promotion of growth. This question was

partly answered by decapitating roots. Actually, however, they grow only very slightly compared with intact roots. This does not contradict the observation that when bulbs were put in water for growing out roots, older roots earlier pulled off appeared first. This was certainly due to their preformed existence, for in a few days new roots grew past these older ones devoid of growing tips. One conclusion should be drawn from this: that the limits of concentrations for various growth reactions which are experimentally found might be slightly too narrow. They should actually be increased by the amount of the substances normally occurring in the root. No considerable changes in the magnitude of the concentrations of active solutions will, however, be the result of such corrections. The sensitivity to growth-substances depending on the normal concentration of auxin within the root must be kept in mind when comparing determinations of the limits for effective concentrations in different plant species. The observed swelling effects will be studied further and thus in connection with the formation of branching roots.

One aim of this investigation has also been to elucidate the quantitative connection between the acting amount of hormone and the corresponding reaction of the roots, and to determine the limits for the retardation or promotion of the growth. Genetically uniform material being used, it has also been possible to compare the different activity displayed by the individual chemicals. From this point of view the substances should be arranged in the following order with regard to their inhibitive effect on root elongation: naphthalene acetic acid, indole butyric acid, indole acetic acid, phenyl acetic and phenyl propionic acids. This is in agreement with the common rule that indole compounds are more effective than phenyl ones, and with the findings of ZIMMERMAN and WILCOXON (1935). They determined the effective concentration ranges with regard to some synthetic growth-substances on tomato. HITCHCOOK and ZIMMERMAN (1935) could also state that naphthalene acetic was the most toxic to root systems. MARMER (1937) concluded that the relative effectiveness of growth substances for inhibition of root elongation was due to the pH of the solution. This question is not considered in the present study.

It is also necessary to put the main question, whether growth-hormones are necessary for the growth of roots. My experiments cannot answer this question. But two critical remarks might be made to show that it is far from settled. GEIGER-HUBER and BURLET (1936 p. 245) and SÖDING (1938) drew the conclusion that the existence of an

optimum at small concentrations in the growth activity of heteroauxin and related acids is a sufficient proof of the necessity of these substances to growth. In studying BOYSEN-JENSEN (1936 p. 27) one might also get the impression that he has this conception of the problem. His diagram (p. 23), however, clearly shows that he means the essential point really to be whether the rapidity of growth after showing an optimum actually decreases and falls to zero as the amount of growth hormones diminishes. As far as I can see, this question has not yet been answered by any experiments or observations. I think it important to point out this fact, when recent investigations with excised tomato roots have reached the conclusion that a solution of nutrients (certain amino acids indispensable), accessory salts and thiamin supports continuous growth of tomato roots. This synthetic nutrient seems to be complete (WHITE 1937, 1938). So after all there is a possibility that the common growth hormone is not necessary for the growth of roots. From this point of view my results with ascorbic acid and thiamin have their interest. In a study on the localization of ascorbic acid in the cowpea plant (*Vigna sinensis*) REID (1937) showed the existence of a decreasing gradient from the tip of the root upwards. The tip contained almost four times the amount of other parts of the root. This may be one aspect of the growth-dominating influence of the tip, the elongating region of the root. This also contained more ascorbic acid than the stem. BONNER (1938) made a corresponding observation with thiamin. Root tips contain a considerable reserve of this vitamin. Another observation, I think important, is that the growth-promoting effect of these vitamins is not restricted to a small range of concentrations. This might also have an application in practice. These vitamins are more convenient and far safer to use as actually growth-promoting chemicals for roots. The common growth hormones (auxins, heteroauxin and related synthetic substances) have their main importance in favouring the initiation of new roots (further literature in WENT and THIMANN 1937, BORGSTRÖM 1939). This problem must be investigated closer and discussed in relation to the question of factors being in minima. These growth hormones and vitamins might effect different phases of cell-activity and cell-metabolism. The following experiment supports the opinion of phytohormones as an active agent for the initiation of roots.

Newly formed roots were repeatedly cut off, and through this the bulbs successively lost their capacity of forming new roots. Such bulbs were treated for 48 hours with indole and naphthalene acetic

acids in various concentrations, and then transferred to water. This is a procedure similar to the one used for rooting cuttings. The result of this treatment is shown on a photograph (fig. 8). In the range 200 ppm—20 ppm there appear an immense number of short, thickened roots, which grow quite ageotropically in all directions, often close to the base of the bulb. Those treated in solutions 10 ppm—0,1 ppm also obtain a considerable number of roots, which, however, grow out normally. In greater dilutions no favouring influence is observed. I interpret this by assuming that one or several substances in the bulb are consumed through the successive formation of new roots. By treating with growth-hormones, new reserves are mobilized, or one lacking substance is directly covered by these hormones, and the initiation of new roots takes place. More dilute doses do not suffice to activate the formation of roots. The existence of such a lower limit of the effective concentration is in full agreement with the results from work on rooting problems with growth substances. In such connection the distinction has sometimes been made between growth-promoting and growth regulating effects (e. g. NICOL 1938 p. 36). From this standpoint the common growth-hormones belong to this second group, while the two vitamins studied actually accelerate the growth.

Lastly, the question might be put whether these minimal doses affecting root elongation contain sufficient of the substances to explain their physiological activity from the physico-chemical point of view. Through calculations (GEIGER-HUBER and BURLET 1936, NICOL 1938) it is evident that even these extremely low concentrations put several thousand molecules at the disposal of each cell. NICOL (1938) however calls attention to the fact that in experiments with roots, these are bathed in large amounts of solution while limiting doses for stems are generally calculated per plant. This incomparability of results obtained for roots and shoots should, according to him, explain the paradox mentioned in the introduction. This is not the whole truth. The absolute amount of growth-substance determined in coleoptiles and growing stems has been larger than the corresponding figure for roots. My observations confirm the conception that this paradox in the growth response is a problem of quantity, roots being favoured in their growth by excessively low concentrations of growth substances; but at the same time it is made likely that other chemicals, i. e. some vitamins, play a vital role in their growth. Experiments are being continued to elucidate this problem further.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Eine Untersuchung wurde unternommen, um die wachstumsfördernde oder -hemmende Einwirkung der Wuchsstoffe auf das Längenwachstum von Wurzeln zu studieren. Zu diesem Zweck wurde *Allium*-wurzeln benutzt und die folgende Wuchsstoffe wurden untersucht: α -Naphtalinessigsäure, Indolyl-essigsäure, Indolylibuttersäure, Phenylsuccinsäure und Phenylpropionsäure. Die quantitativen Beziehungen zwischen wirkender Hormonmenge und entsprechender Reaktion des Organismus wurden klargelegt. Die Grenzen tödender, wachstumshemmender und wachstumsfördernder Konzentrationen wurden bestimmt für die oben angegebenen Wuchsstoffe. In allen Fällen wurde eine Wachstumshemmung in verhältnismässig höheren Konzentrationen beobachtet. *Allium cepa* zeigte kaum eine Wachstumsförderung, während bei *A. fistulosum* eine solche zu Tage tritt in Konzentrationen, die zwischen 1 : 10⁶ und 1 : 10¹² lagen. Der Wirkung entspricht also eine regelmässige Optimumkurve. Die verschiedenen Wuchsstoffe zeigten in diesem Fall eine ungleich grosse physiologische Aktivität.

Die beiden Vitamine B₁ und C gaben ein ganz anderes Bild. Diese wirkten innerhalb der weitesten Konzentration stets fördernd.

Eine theoretische Auseinandersetzung diskutiert die theoretische und praktische Bedeutung dieser Verschiedenheit der Wirkung. Die Notwendigkeit der Wuchsstoffe für das Wachstum der Wurzeln wird auch in Frage gestellt mit Berücksichtigung späterer Ergebnisse mit isoliert wachsenden Tomatenwurzeln (WHITE 1937, 1938). In diesem Zusammenhang wird die frühere Distinktion zwischen Anlage und Längenwachstum der Wurzeln unterstrichen. Ein Vergleich wird mit den Ergebnissen und Folgerungen GEIGER-HUBERS und BURLETS (1936) gemacht. Weitere Untersuchungen sind im Gang.

The Botanical Laboratory, University of Lund, Sweden, December 1938.

Literature cited.

- AMLONG, H. U. 1936. The question of the action of growth substance on the growth of roots. *Jahrb. Wiss. Bot.* Bd. 83: pp. 773—780.
- BONNER, J. 1938. Thiamin (vitamin B₁) and the growth of roots: The relation of chemical structure to physiological activity. *Amer. Journ. Bot.* Vol. 25. pp. 543—549.
- BORGSTRÖM, G. 1939. Phytohormones and root formation. A review. *Bot. Not.* 1939 (in press).
- BOYSEN-JENSEN, P. 1935. Die Wuchsstofftheorie. Jena.
- , 1936. Über die Verteilung des Wuchsstoffes in Keimstengeln und Wurzeln während der phototropischen und geotropischen Krümmung. *Det Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biolog. Meddel.* XIII, 1.
- BURGEFF, H. 1936. Samenkeimung der Orchideen. Jena.
- CHOLODNY, N. 1926. Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. wiss. Bot.* Bd. 65, pp. 447—459.
- CZAJA, A. TH. 1935. Wurzelwachstum, Wuchsstoff und die Theorie der Wuchsstoffwirkung. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.* Bd. 53, p. 221.

- GRACE, N. H. 1937. Physiologic curve of response to phytohormones by seeds, growing plants, cuttings, and lower plant forms. *Can. Journ. Res. Sect. C.* Vol. 15, p. 538.
- , 1938. Effect of phytohormones on seeds damaged by formaldehyde and other disinfectants. *Can. Journ. Res. Sect. C.* Vol. 16, pp. 313—329.
- HITCHCOOK, A. E. 1935. Indole-3-n propionic acid as a growth hormone and the quantitative measurement of plant response. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 7, pp. 87—95.
- and ZIMMERMAN, P. W. 1935. Absorption of synthetic growth substances from the soil as indicated by the responses of aerial parts. *Boyce Thompson Inst.* 7, pp. 447—477.
- KÖGL, F., HAAGEN-SMIT, A. J. and ERXLEBEN, H. 1934. Über den Einfluss der Auxins auf das Wurzelwachstum und über die chemische Natur des Auxins der Graskoleoptilen. *Zeitschr. f. Physiol. Chem.* Vol. 228: pp. 104—112.
- LEONIAN, L. H. and LILLY, V. G. 1937. Is heteroauxin a growth-promoting substance? *Amer. Journ. Bot.* 24: 135—139.
- LEVAN, ALB. 1939. Cytological phenomena connected with the root-swelling caused by growth substances. *Hereditas.* Bd. 25.
- MACHT, D. I. and GRUMBEIN, MARY L. 1937. Influence of indole acetic, indole butyric and naphthalene acetic acids on roots of *Lupinus albus* seedlings. *Amer. Journ. Bot.* Vol. 24. pp. 457—460.
- MARMER, D. R. 1937. Growth of wheat seedlings in solutions containing chemical growth substance. *Amer. Journ. Bot.* 24: 139—145.
- MEESTERS, A. 1936. The influence of heteroauxin on growth of root hairs and roots of *Agrostemma Githago*. *Kon. Akad. Weten. Amsterdam.* Vol. 39. pp. 91—97.
- NICOL, H. 1938. Plant growth substances. London.
- REID, MARY E. 1937. Localization of ascorbic acid in the cowpea plant at different periods of development. *Amer. Journ. Bot.* Vol. 24. pp. 445—447.
- ROBBINS, W. J. and JACKSON, J. R. Effect of 3-indole acetic acid on cellwalls of stem and root. *Amer. Journ. Bot.* Vol. 24. pp. 83—87.
- SEGELITZ, G. 1938. Der Einfluss von Licht und Dunkelheit auf Wurzelbildung und Wurzelwachstum. *Planta* Bd. 28. pp. 617—643.
- STEWART, R. 1938. Extensibility of cellwall material in indole-3-acetic-acid. *Amer. Journ. Bot.* Vol. 25. pp. 325—328.
- SÖDING, H. 1938. Ergebnisse und Probleme der neueren Wuchsstoffforschung. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* Bd 56.
- THIMANN, K. V. 1936. Auxins and the growth of roots. *Amer. Journ. Bot.* Vol. 23. pp. 561—569.
- WENT, F. W. and THIMANN, KENNETH V. 1937. Phytohormones. New York.
- WHITE, P. R. 1937. Vitamin B₁ in the nutrition of excised tomato roots. *Plant Physiology.* Vol. 12. pp. 803—811.
- , 1938. Accessory salts in the nutrition of excised tomato roots. *Plant Physiology.* Vol. 13. pp. 391—398.
- ZIMMERMAN, P. W. and HITCHCOOK, A. E. 1935. The response of roots to »root-forming» substances. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* Vol. 7. pp. 439—446.

Sur la présence d'amidon dans le sac embryonnaire chez les Angiospermes.

Deuxième communication.

Par K. V. OSSIAN DAHLGREN.

Il y a plus d'une dizaine d'années, j'ai publié un résumé des observations alors effectuées sur la présence d'amidon et de substance amylose dans les sacs embryonnaires des angiospermes. On avait trouvé de l'amidon dans pas moins de 54 familles, réparties sur tout le système, nombre qui peut maintenant être augmenté de plus d'une dizaine.

Comme je l'ai déjà relevé, la présence d'amidon dans le sac embryonnaire doit être un fait assez normal dans certaines familles, comme par exemple chez la *Crassulaceae*, la *Cactaceae*, l'*Asclepiadaceae*, etc. Il en est certainement de même de bien des espèces, même si on ne peut pas dire que la présence d'amidon dans le sac embryonnaire soit caractéristique des familles en question. Chez une et même espèce, il peut quelquefois arriver qu'on ne puisse pas constater la présence d'amidon dans tous les sacs embryonnaires comme BRINK (1925, p. 361) l'a signalé pour le maïs. Il est évident que la silicinoïsité peut varier selon l'âge du sac embryonnaire et ses différents états physiologiques. Il n'y a que D'HUBERT (1896) qui ait vraiment prêté attention à la présence d'amidon. Il soutient que celle-ci est caractéristique des plantes grasses, mais que d'autres plantes, au contraire, n'emmagasinent qu'assez rarement des grains d'amidon dans leurs macrogamétophytes. La dernière assertion est évidemment un peu exagérée.

Le moment de l'apparition et de la disparition de l'amidon peut varier. Quelquefois on peut observer des grains pendant toutes les phases du développement du sac embryonnaire. Dans bien des cas, au contraire, on ne les a observés que très tard (cf. DAHLGREN, 1927, p. 375). Chez *Albizia lebbek* (MAHESHWARI 1931, p. 248), on n'a donc jamais observé d'amidon dans les fleurs qui ne s'étaient épanouies qu'une ou deux heures avant la cueillette, mais on en a presque

toujours constaté dans celles qui avaient été fixées le matin après l'épanouissement. Chez *Neptunia oleracea*, on a observé de l'amidon après la fécondation, mais non pendant les premières phases du développement du sac embryonnaire (SINGH et SHIVAPURI 1935, p. 430).

Certaines plantes peuvent avoir leurs sacs embryonnaires bourrés d'amidon, de sorte que les noyaux paraissent quelquefois déformés (DAHLGREN 1927, p. 374). En général, l'emmagasinage de l'amidon semble atteindre son maximum immédiatement avant la fécondation, après quoi les grains disparaissent assez vite. Chez la loranthacée *Korthalsella opuntia*, les sacs embryonnaires à quatre noyaux sont pourtant tout remplis de grains d'amidon, mais ceux qui sont prêts à la fécondation n'en ont que peu (RUTISHAUSER 1937, p. 13; voir aussi DAHLGREN 1927, p. 376).

Selon une communication que nous devons à l'obligeance de M. J. MAURITZON, maître de conférences à Lund, la petite *Tillaea* (*Crassula aquatica* a, proportionnellement, en comparaison d'autres crassulacées, le plus d'amidon dans ses sacs embryonnaires. D'après le même auteur, il est possible que l'albumen puisse se développer très vite pour cette raison. Ce développement rapide doit naturellement être un avantage, parce que, quand l'eau s'épuise sur l'habitat, il faut que la plante parvienne, comme les podostémacées, en peu de temps à la maturité des graines. Cette espèce est aussi la seule de la famille où l'on ait observé de l'amidon après la première division de l'albumen, et même plus tard.

Dans les tubes polliniques, on rencontre souvent des grains d'amidon, et il est donc possible qu'ils soient transportés dans le sac embryonnaire pendant la fécondation. Dans un manuscrit que M. R. KADRY, le Caire, a mis à ma disposition, il dit au sujet du *Cardiospermum halicacabum*: »In many favourable sections, spherical starch grains were found filling the end of the pollen tube. The tube discharges its contents which advance directly towards the eggcell and the secondary nucleus.» Autour de cette cellule et du noyau en question »these grains were generally found scattered». Il peut pourtant être très difficile de constater qu'il y a eu transport de grains d'amidon du tube pollinique au sac embryonnaire. Chez l'*Oenothera*, ISHIKAWA (1918, p. 290) a pu nettement constater que de l'amidon pénétrait dans les synergides au moment de la pénétration du tube pollinique.

Comme on le sait, certains savants génétiques se sont opposés à la théorie, qui avait été émise par CORRENS et qui avait en vue de montrer que le panache de certains bâtardeau serait dû à l'élimination successive

de deux espèces différentes de plastides. Cette élimination serait en rapport avec les divisions des cellules. A la fécondation, des plastides ou des proplastides pourraient être transportés même à la cellule-œuf par le tube pollinique (peut-être situées aussi dans la cellule mâle). Ces plastides ou ces proplastides pourraient ensuite être éliminées dans l'embryon ou dans la plante en croissance des plastides maternelles, venant de l'œuf lui-même, au moyen de quoi des parties de tissus et des pousses entières de caractères différents pourraient prendre naissance. Bien que beaucoup de faits génétiques portent à croire qu'un transport de ce genre peut vraiment avoir lieu à la fécondation (Voir p. ex. DAHLGREN 1925 et RENNER 1930), ce n'est que tout récemment que nous avons eu la preuve cytologique tant attendue. KIYOHARA (1935) réussit à observer chez *Oenothera tetraptera* dans la cellule-œuf fécondée la même espèce de grains d'amidon en forme de fuseaux qui caractérisent le tube pollinique, et on pouvait même en voir les traces dans un embryon à quatre noyaux. Surtout dans les cellules meristématiques, il y a souvent, comme on le sait, ce qu'on appelle des chondriosomes ou des mitocondries. Il est évident qu'au moins un certain nombre d'entre eux deviennent des plastides. Il est sans doute inévitable que les formations en question pénètrent assez souvent dans la cellule-œuf à la fécondation (ANDERSON 1936).

Il faut ici noter en passant qu'on a souvent signalé la présence d'amidon dans les anthérozoïdes de quelques cryptogames (Voir MÜHL-DORF 1930).

Enfin, je pourrais dire en manière de curiosité qu'un faisceau de raphidies a parfois été observé dans le sac embryonnaire même chez *Aspidistra elatior* (GOLASZEWSKA 1934, image 100).

Après ces quelques mots d'introduction — une discussion plus détaillée de la matière se trouve dans ma rédaction monographique de 1927 — nous passons maintenant à l'énumération des nouveaux cas, qui ont été communiqués sur la présence d'amidon dans le sac embryonnaire des angiospermes.

Liliaceae: Bulbine annua. De nombreux grains d'amidon dans le sac embryonnaire (STENAR 1928, p. 150).

B. frutescens. Les granules du sac embryonnaire se composent probablement même ici d'amidon (STENAR 1928, p. 150).

Aspidistra elatior. De l'amidon dans le sac embryonnaire et aussi dans la cellule-œuf elle-même (GOLASZEWSKA 1934).

[*Eremurus spectabilis* var. *Regeli.* Il est possible qu'il y ait de

l'amidon chez cette espèce, étant donné que PROSINA (1930) cite mon œuvre de 1927 sans en parler dans le texte.]

Amaryllidaceae: Haemanthus Katharinae. Le plasma de la cellule-œuf est tout plein de gouttes d'huile et de gros grains d'amidon (WÓYCICKI 1929, p. 197).

Gramineae: Euchlaena mexicana. De l'amidon dans le sac embryonnaire et aussi dans la cellule-œuf elle-même, mais il semble qu'il n'y en ait pas dans les synergides et les antipodes (COOPER 1938, p. 545—546).

Zea mays. Comme l'espèce précédente (COOPER 1938, p. 548).

Zea mays \times *Euchlaena mexicana.* Il y a de l'amidon de la même manière que chez les plantes parents (COOPER 1938, p. 548).

Santalaceae: Osyris alba. SCHAEPPPI et STEINDL (1937, p. 389) ont aussi observé des grains d'amidon comme avant eux GUIGNARD. (»Um den Eiapparat heran, sowie im übrigen Embryosack verteilt, fand ich zahlreiche Gruppen von sehr kleinen Stärkekörnern.»)

Loranthaceae: Korthalsella Lindsayi, K. salicorniodes. Les mots de Miss STEVENSON (1934, p. 181): »The cytoplasm in the mature embryo sac is richly stocked with highly refractive globules» portent certainement à croire à la présence d'amidon. Comparez les deux espèces suivantes!

K. Opuntia. Pendant la phase à quatre noyaux, le sac embryonnaire est, comme nous l'avons dit dans ce qui précède, bourré de grains d'amidon, tandis que le sac embryonnaire prêt à la fécondation n'en a que peu (RUTISHAUSER 1937, p. 13).

K. Dacrydii. Cette espèce a aussi montré de l'amidon, bien que moins que l'espèce précédente (RUTISHAUSER 1937, p. 15).

Ginalloa linearis. Le sac embryonnaire est bourré de grains d'amidon (RUTISHAUSER 1937, p. 21).

Phoradendron flavescens var. *macrophyllum*, *Ph. villosum*. Pendant la phase à quatre noyaux, le sac embryonnaire chez les deux espèces est, comme nous l'avons dit dans ce qui précède, bourré de grains d'amidon, tandis que le sac embryonnaire prêt à la fécondation n'en a que peu (BILLINGS 1933, p. 267).

Chenopodiaceae: Chenopodium album. Le noyau secondaire du sac embryonnaire est toujours entouré de grains d'amidon (BHARGAVA 1935, p. 189).

Phytolaccaceae: Phytolacca decandra. Comme on a constaté de l'amidon chez l'espèce suivante du genre, il peut être juste de reconnaître que le rapport de LEWIS (1905) que nous avons précédemment

réfuté, désigne l'amidon. Il écrit (p. 39): »The region around the polar nuclei becomes packed with food granules, and at the time of fertilization the egg also is dense with food material».

Ph. octandra, *Rivinia humilis*, *Petiveria alliacea*. Ils ont tous beaucoup d'amidon dans leurs sacs embryonnaires comme probablement aussi deux autres espèces (Selon une lettre de M. MAURITZON).

Aizoaceae: *Trianthema monogyna*. Des grains d'amidon sporadiques autour de »fusion nucleus and the endosperm nuclei (figs 26—28)» (BHARGAVA 1935, p. 55).

Caryophyllaceae: *Dianthus sinensis*. Du moins dans le sac embryonnaire non fécondé, on a observé de l'amidon autour du noyau secondaire du sac embryonnaire (CAPPELLETTI 1927, p. 420).

Anonaceae: *Cananga odorata*. Il y a déjà un grand nombre de grains d'amidon pendant les phases les plus jeunes du sac embryonnaire (M^{me} LEOPOLDINE STARK, communiqué par SCHNARF 1931, p. 69).

Papaveraceae: *Papaver Rhoeas*. Près des antipodes, il y a de l'amidon dans des sacs embryonnaires non fécondés (CAPPELLETTI 1927, p. 424).

Capparidaceae: *Capparis frondosa*, *C. rupestris*, *Gynandropsis pentaphylla*. Ils ont tous beaucoup d'amidon dans leurs sacs embryonnaires selon une lettre de M. MAURITZON (Voir aussi MAURITZON 1934, p. 3!), qui en même temps a écrit: »Il est probable que même d'autres espèces parmi celles examinées ont de l'amidon, bien que des phases appropriées n'aient pas été examinées. C'est que les grains d'amidon manquent dans les sacs embryonnaires encore jeunes.»

Crassulaceae: Selon MAURITZON (1933, p. 33), le sac embryonnaire de la plupart des crassulacées est pourvu d'amidon comme substance de réserve. Dans une lettre, il a communiqué qu'il ne lui reste pas de notes indiquant les espèces chez lesquelles il a constaté la présence d'amidon mais qu'à la vérification de certaines préparations qui lui restent encore, il en a signalé chez les espèces suivantes:

Aeonium Lindleyi, *Cotyledon amithystinum*, *Crassula aquatica*, *Cr. Bolusii*, *Cr. columnaris*, *Cr. cordata*, *Cr. nemorosa*, *Cr. pseudolycopodioides*, *Cr. Smidtii*, *Echeveria Pittieri*, *Ech. pubescens*, *Rochea coccinea*, *Sedum acre*, *S. populifolium*, *S. fabaria*, *S. ternatum*, *Sempervivum* sp. (Hohe Tatra), *Tillaea aquatica*.

Saxifragaceae: *Astilbe grandis*. Le sac embryonnaire et aussi la cellule-œuf ont une abondance de substance amylose qui, du moins dans les préparations de microtome traitées de la manière habituelle,

prennent une couleur rougeâtre sous l'action de l'iode (DAHLGREN 1930, p. 431).

Cunoniaceae: *Cunonia capensis*. Selon une lettre de M. MAURITZON.

Rosaceae: *Prunus avium*. Quelques grains d'amidon ont été observés dans le sac embryonnaire adulte (TUKEY 1933, p. 439).

Mimosaceae: *Acacia Baileyana*. L'amidon se présente déjà dans les mégaspores. A la formation de l'œuf et des antipodes, les cellules renferment des grains d'amidon. Le sac embryonnaire adulte en est si bourré que les grains ronds d'amidon semblent en contact les uns avec les autres partout où cela se peut (NEWMAN 1934, p. 287).

A. discolor (NEWMAN 1934, p. 288).

Albizzia lebbek. L'amidon n'a été observé que pendant la phase à huit noyaux. Il y a eu des grains d'amidon dans des sacs embryonnaires fécondés, dont la cellule-œuf n'a pas encore subi de division mais dont les noyaux d'albumen étaient libres. Comme je l'ai mentionné dans ce qui précède, MAHESHWARI (1931, p. 248) n'a jamais observé d'amidon dans des fleurs non épanouies ni dans celles dont l'épanouissement n'a précédé la cueillette que d'une ou deux heures. Au contraire, il y avait presque toujours des grains d'amidon dans les fleurs fixées le matin suivant.

Neptunia oleracea. Après la fécondation, on a souvent pu constater la présence d'amidon, tandis qu'on n'a pas pu en signaler pendant les premières phases du développement du sac embryonnaire (SINGH et SHIVAPURI 1935, p. 430).

Papilionaceae: *Medicago sativa*. Il y a déjà des grains d'amidon pendant la phase à quatre noyaux, et, dans les sacs embryonnaires adultes, il y en a en abondance. Il y a aussi des grains d'amidon dans la cellule-œuf, mais ils manquent dans les synergides et les antipodes (COOPER 1935, p. 473; COOPER, BRINK et ALBRECHT 1937, p. 205. Voir aussi REEVES 1930, p. 242). Chez une espèce de plantes à la grenaison abondante, il y avait même de l'amidon dans l'embryon qui se composait après 48 heures de deux à trois cellules, ce qui n'était pas le cas chez une race dont la fécondité n'était pas si grande (COOPER etc. p. 210).

Meliaceae: *Sandoricum koetjape*. Avant la fécondation, il y a dans les sacs embryonnaires adultes un grand nombre de grains d'amidon, qui disparaissent en général après le fécondation (JULIANO 1934, p. 21). Il est possible que l'emmagasinage de grandes quantités d'ami-

don dans le sac embryonnaire de cette plante indique une fécondation retardée ou manquée (p. 22).

Sapindaceae: Cardiospermum halicacabum. A la fécondation, de l'amidon s'introduit dans le sac embryonnaire par le tube pollinique (Manuscrit de M. KADRY).

Balsaminaceae: Impatiens balsamina. D'après mes propres observations.

Elaeocarpaceae: Aristotelia racemosa, Ar. Maqui. Beaucoup d'amidon dans les sacs embryonnaires adultes (MAURITZON 1934, p. 5).

Sterculiaceae: Theobroma cacao. L'observation des graines d'amidon faite par M. CHEESMAN a été confirmée par M. HEYN (1930, p. 536).

Guttiferae: Hypericum acutum. Des grains d'amidon dans le plasme autour du noyau secondaire (STENAR 1938, p. 520).

Tamaricaceae: Tamarix dioica. Quand le sac embryonnaire dégénère — probablement par suite du non-développement de l'embryon — on y observe de l'amidon (JOSHI et KAJALE 1936, p. 425).

Flacourtiaceae: Kiggelaria africana. On a constaté la présence d'amidon dans les sacs embryonnaires fécondés (MAURITZON 1936, p. 102).

Cactaceae: Rhipsalis cassytha, Rh. capilliformis, Rh. virgata possèdent beaucoup d'amidon (MAURITZON 1934, p. 124).

Pereskia amapola var. *argentina.* Seulement des quantités peu considérables d'amidon (MARGARETE NEUMANN 1935, p. 23).

Lythraceae: Lawsonia inermis. Le sac embryonnaire adulte est rempli d'amidon (JOSHI et VENKATESWARLU 1935, p. 486).

Lagerstroemia indica, L. flos reginae. Contrairement à l'espèce précédente, les deux espèces de ce genre ne doivent avoir qu'une quantité peu considérable (sans »any notable amount») d'amidon (JOSHI et VENKATESWARLU 1935, p. 528).

Oenotheraceae: Taraxia ovata. Dans les sacs embryonnaires tout à fait normaux, il y a beaucoup de grains d'amidon. Au contraire, il y en a peu ou il n'y en pas du tout »in the common, intensely stained megagametophyte» (JOHANSEN 1931).

Gayophytum ramosissimum. Dans bien des sacs embryonnaires »well nourished», il y a beaucoup d'amidon dans la cellule-œuf et dans les synergides; et certains sacs embryonnaires, »which were especially well nourished», peuvent être bourrés de grands grains d'amidon (JOHANSEN 1933, p. 3).

Oleaceae: Jasminum simplicifolium. Beaucoup d'amidon dans

le sac embryonnaire. Même dans la cellule-œuf, il y a des grains d'amidon (ANDERSSON 1931, p. 60).

J. Beesianum. La quantité d'amidon est très variable (ANDERSSON 1931, p. 60).

Gentianaceae: *Voyriella parviflora.* Beaucoup d'amidon (OEHLER 1927, p. 682).

Apocynaceae: *Acokanthera spectabilis*, *Carissa arduina*, *Plumeria bicolor*, *Rauwolfia canescens*, *Odontadenia speciosa*, *Apocynum cannabinum*, *Nerium Oleander* (ANDERSSON 1931, p. 94 et 95).

Asclepiadaceae: *Cynanchum acutum.* A partir de la phase à quatre noyaux, il y a beaucoup d'amidon (FRANCINI 1927, p. 384).

Stapelia asterias, *St. variegata*, *St. pleniflora*, *St. mutabilis* ont surtout une grande abondance d'amidon autour des noyaux polaires (FRANCINI 1927, p. 405).

Verbenaceae: *Pityrodia Bartlingii.* Dans le sac embryonnaire, il y a beaucoup d'amidon (JUNELL 1934, p. 73).

Labiate: *Lallemantia iberica*, *Salvia horminum*, *S. tiliifolia*, *Horminum pyrenaicum*, *Ziziphora capitata*, *Elsholtzia cristata*, *Hyptis pectinata*, *Plectranthus Örtendahlii* présentent des grains d'amidon selon M. JUNELL (1937, p. 86 et 105). Chez huit autres espèces, au contraire, il n'a pas pu constater d'amidon dans le sac embryonnaire.

Solanaceae: *Nicotiana silvestris.* Autour du noyau secondaire du sac embryonnaire, il y a une agglomération de grains d'amidon (MARIA VENTURA 1929, p. 170).

Scrophulariaceae: *Alonsoa* sp. Dans le sac embryonnaire, il y a de nombreux grains d'amidon, et on en observe aussi pendant les premières phases de l'albumen (IYENGAR 1937, p. 104).

Gesneriaceae: *Haberlea rhodopensis.* Dans les sacs embryonnaires très jeunes, on n'a pas observé d'amidon; dans ceux à huit noyaux au contraire, il y a des grains qui prennent une couleur rougeâtre sous l'action de l'iode (GLIŠIĆ 1928, p. 12).

Rubiaceae: *Pentas carnea*, *Richardsonia pilosa*, *Cephalanthus occidentalis*, *Pavetta* sp., *Psychotria* sp. L'amidon se présente souvent en quantité énorme. Chez les deux premières, il apparaît déjà dans les sacs embryonnaires à un noyau et chez *Psychotria* également dans les cellules dyades (FAGERLIND 1937, p. 260).

Sambucaceae: *Sambucus nigra.* Dans le sac embryonnaire, on a observé quelques petits grains d'amidon (EICHINGER 1907, p. 89), fait que je n'ai pas mentionné dans mon étude précédente.

Uppsala, Laboratoire botanique, Decembre 1938.

Bibliographie.

- ANDERSON, L. E., Mitochondria in the life cyclus of certain plants. — American Journ. of Bot., 23. 1936.
- ANDERSSON, A., Studien über die Embryologie der Familien *Celastraceae*, *Oleaceae* und *Apocynaceae*. — Lunds Universitets Årsskrift. N. F., 27: 7. 1931. (Aussi thèse, Lund 1931).
- BILLINGS, F. H., Development of the embryo-sac in *Phoradendron*. — Annals of Bot., 47. 1933.
- BHARGAVA, H. R., The life history of *Trianthema monogyna* Linn. — Proc. Indian Acad. of Sci., 2. 1935.
- , The life history of *Chenopodium album* Linn. — Proc. Indian Acad. of Sci., 4. 1936.
- BRINK, R. A., Mendelian ratios and the gametophyte generation in Angiosperms. — Genetics, 10. 1925.
- CAPPELLETTI, C., Processi degenerativi negli ovuli in seguito ad impedita fecondazione. — Nuovo giornale bot. italiano, 34. 1927 (1928).
- COOPER, D. C., Macrosporogenesis and embryology of *Medicago*. — Journ. Agricult. Research, 51. Washington 1935.
- , Macrosporogenesis and embryo-sac development in *Euchlaena mexicana* and *Zea mays*. — Journ. Agricult. Research, 55. Washington 1937.
- , BRINK, R. A. and ALBRECHT, H. R., Embryo mortality in relation to seed formation in alfalfa (*Medicago sativa*). — American Journ. of Bot., 24. 1937.
- DAHLGREN, K. V. O., Die reziproken Bastarde zwischen *Geranium bohemicum* L. und seiner Unterart **deprehensum* Erik Almq. — Hereditas, 6. 1925.
- , Über das Vorkommen von Stärke in den Embryosäcken der Angiospermen. — Berichte d. Deutsch. Bot. Ges., 45. 1927.
- , Zur Embryologie der Saxifragoideen. — Svensk Bot. Tidskrift, 24. 1930.
- EICHINGER, A., Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Adoxa* und *Chrysosplenium*. — Mitteil. d. Bayerischen Bot. Ges. zur Erforsch. d. heimischen Flora, 2. München 1908.
- FAGERLIND, F., Embryologische, zytologische und bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme. — Acta Horti Bergiani, 11: 9. 1937.
- FRANCINI, E., L'embriologia del »*Cynanchum acutum* L.» — Nuovo giornale bot. italiano, 34. 1927.
- , L'embriologia del genere »*Stapelia*». — Nuovo giornale bot. italiano, 34, 1927.
- GLIŠIĆ, LJ. M., Development of the female gametophyte and endosperm in *Haberlea rhodopensis* Frič. — Bull. de l'Inst. et du jard. bot. de l'univ. de Belgrade, 1. 1928.
- GOLASZEWSKA, Z., Die Entwicklung der Embryosackes bei *Aspidistra elatior*. — Acta Soc. Bot. Poloniae, 11. 1934.
- HEYN, A. N. J., Die Befruchtung bei *Theobroma cacao*. — Proc. Koninklijke Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. 33: 5. 1930.
- D'HUBERT, E., Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses. — Ann. sci. nat. Bot. Ser. 8, 2. 1896.
- IYENGAR, G. V. KRISHNA, Development of embryo-sac and endosperm-haustoria in some members of the *Scrophulariaceae*. Part 1. An account of *Sopubia*

- delphinifolia* G. Don and *Alonsoa* sp. — Journ. of the Indian Bot. Soc., 16. 1937.
- ISHIKAWA, M., Studies on the embryo sac and fertilisation in *Oenothera*. — Annals of Bot., 32. 1918.
- JOHANSEN, D. A., Studies in the morphology of *Onagraceae*. III. *Taraxia ovata* (Nutt.) Small. — Annals of Bot., 45. 1931.
- , Studies in the morphology of *Onagraceae*. VII. *Gayophytum ramosissimum*. — Bull. Torrey Bot. Club, 60. 1933.
- JOSHI, A. C. and KAJALE, L. B., A note on the structure and development of the embryo-sac, ovule, and fruit of *Tamarix dioica* Roxb. — Annals of Bot., 50. 1936.
- and VENKATESWARLU, J., Embryological studies in the *Lythraceae*. I. *Lawsonia inermis* Linn. — Proc. Indian Acad. of Sci., 2. 1935.
- and —, Embryological studies in the *Lythraceae*. II. *Lagerstroemia* Linn. — Proc. Indian Acad. of Sci., 2. 1935.
- JULIANO, J. B., Studies on the morphology of the *Meliaceae*: I. *Sandoricum kvetjape* (Burm. f.) Merril. — The Philippine Agriculturist, 23. 1934.
- JUNELL, S., Zur Gynäceummorphologie und Systematik der Verbenaceen und Labiaten. — Symbolae botanicae Upsaliensis, 1: 4 1934. (Aussi thèse, Uppsala 1934.)
- , Die Samenentwicklung bei einigen Labiaten. — Svensk Bot. Tidskrift, 31. 1937.
- KADRY, ABD. EL RAHMAN, Embryology of *Cardiospermum halicacabum*. — Manuscrit pour thèse doctorale. Le Caire 1938.
- KIYOHARA, K., Zur Schimper-Meyerschen Theorie der Vermehrung der Chloroplasten. — Journ. of the Faculty of Sci., Imp. Univ. of Tokyo III: 4. 1935.
- LEWIS, J. F., Notes on the development of *Phytolacca decandra* L. — John Hopkins University Circ., 178. Baltimore 1905.
- MAHESHWARI, P., Contribution to the morphology of *Albizia lebbek*. — Journ. of the Indian Bot. Soc., 10. 1931.
- MAURITZON, J., Studien über die Embryologie der Familien *Crassulaceae* und *Saxifragaceae*. — Thèse, Lund 1933.
- , Die Embryologie einiger Capparidaceen sowie von *Tovaria pendula*. — Arkiv f. Bot. utg. av K. Svenska Vet.-akad., 26 A: 15. 1934.
- , Ein Beitrag zur Embryologie der Phytolaccaceen und Cactaceen. — Botaniska Notiser 1934.
- , Zur Embryologie der *Elaeocarpaceae*. — Arkiv f. Bot. utg. av K. Svenska Vet.-akad., 26 A: 10. 1934.
- , Zur Embryologie einiger *Parietales*-Familien. — Svensk Bot. Tidskrift, 30. 1936.
- MÜHLDORF, A., Über die Stärke in pflanzlichen Spermien. — Botan. Archiv, 30. 1930.
- NEUMANN, MARGARETE, Die Entwicklung des Pollens, der Samenanlage und des Embryosackes von *Pereskia amapola* var. *argentina*. — Österr. Bot. Zeitschrift, 84. 1935.
- NEWMAN, I. V., Studies in the australian Acacias IV. The life history of *Acacia Baileyana* F. V. M. Part 2. Gametophytes, fertilization, seed production and germination, and general conclusion. — Proc. Linn. Soc. New South Wales, 59: 5—6. 1934.

- OEHLER, E., Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceen. — *Planta*, 3. 1927.
- PROSINA, M., Embryologische Untersuchungen an *Eremurus spectabilis* M. B. var. *Regeli*. — *Planta*, 9. 1930.
- REEVES, R. C., Development of the ovule and embryo sac of alfalfa. — *American Journ. of Bot.*, 17. 1930.
- RENNER, O., Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. — *Flora*, 30. 1936.
- RUTISHAUSER, A., Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an den Viscoideen *Korthalsella Opuntia* Merr. und *Ginalloa linearis* Dans. — *Ber. d. Schweiz. Bot. Ges.*, 47. 1937.
- SCHAEPPI, H. und STEINDL, F., Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an *Osyrис alba* L. — *Ber. d. Schweiz. Bot. Ges.*, 47. 1937.
- SCHNARF, K., Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Berlin 1931.
- SINGH, B. and SHIVAPURI, T. N., The gametophytes of *Neptunia oleracea* Lour. — *Proc. Indian Acad. of Sci.*, 1. 1935.
- STENAR, H., Zur Embryologie der Asphodeline-Gruppe. Ein Beitrag zur systematischen Stellung der Gattungen *Bulbine* und *Paradisia*. — *Svensk Bot. Tidskrift*, 22. 1928.
- , Das Endosperm bei *Hypericum acutum* Moench. — *Botaniska Notiser* 1938.
- STEVENSON, G. B., The life history of the New Zealand species of the parasitic genus *Korthalsella*. — *Transact. and Proc. of the Roy. Soc. of New Zealand*, 64. 1934 (1935).
- TUKEY, H. B., Embryo abortion in early-ripening varietis of *Prunus avium*. — *Bot. Gaz.*, 94. 1933.
- VENTURA, MARIA, Contributo allo studio embriologico di una forma anomala di »*Nicotiana silvestris*» Spegazz. — *Annali di botanica*, 18. 1929.
- WÓYCICKI, Z., Die Entwicklung des Embryosackes bei *Haemanthus Katharinæ*. — *Acta Soc. Bot. Poloniae*, 6. 1929.

Der Zuwachs von *Rhodotorula glutinis* Harrison unter verschiedenen Kulturbedingungen.

Von E. RENNERFELT.

Bei Züchtung von *Rhodotorula*-Arten in Nährösungen habe ich wahrgenommen, dass sich nach einiger Zeit eine mehr oder weniger deutliche Haut, besonders am Rande der Kulturgefässer, bildet. Eine solche Neigung zur Hautbildung gibt auch LODDER (1934) als charakteristisches Merkmal für sämtliche Arten der Gattung *Rhodotorula* an. Dies hängt mit dem Sauerstoffbedürfnis zusammen. Sie können den freien Sauerstoff nicht entbehren und haben nicht, wie die echten Hefen, die Fähigkeit sich die notwendige Energie durch Gärung von Kohlehydraten zu verschaffen. Die Zufuhr von Sauerstoff kann durch Schütteln oder Durchlüftung der Kulturflüssigkeit erleichtert werden. Im Folgenden werden die Ergebnisse von solcher Variationen der Kulturbedingungen geschildert.

Der Pilz wurde in Erlenmeyerkolben von 100 ccm gezüchtet. Jeder Kolben enthielt 25 ccm einer 2 % Glykosalösung (Kahlbaum's puriss.) mit folgendem Salzgemisch (gemäss BOAS 1935) versetzt:

KH_2PO_4	1,5 g	Na_2SO_4	0,5 g
K_2HPO_4	0,5 g	FeCl_3 1 %	1 ccm
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	2,5 g	H_3BO_4 1 %	0,4 »
MgSO_4	1,5 g	MnSO_4 1 %	0,4 »
NaCl	0,5 g	ZnSO_4 1 %	0,4 »
CaCl_2	0,5 g	Aqua bidest	bis 1000 »

Vor der Impfung wurden die Kolben 20 Minuten bei 100° C sterilisiert.

SCHOPFER (1937) und später FROMAGEOT und TCHANG (1938) haben gezeigt, dass Aneurin einen befördernden Einfluss auf den Zuwachs hat. Ich habe jedoch dieses Vitamin nicht hinzugefügt, ein Wachstum hat trotzdem stattgefunden, wahrscheinlich doch nicht so kräftig wie in Anwesenheit von Aneurin. Möglicherweise können Spuren davon als Verunreinigung vorkommen. Der Zuwachs wird auch dadurch erleichtert, dass die Impfmenge ziemlich gross war. In

diesem Zusammenhang will ich auch die grosse Bedeutung einer guten Mineralsalzernährung hervorheben. Dies dürfte aus folgendem kleinen Versuch hervorgehen. *Rhodotorula glutinis* wurde in Kolben mit 2 % Glykose (Mercks pro Infusione) gezüchtet. Die Kolben enthielten von Mineralsalzen teils nur KH_2PO_4 , MgSO_4 , NH_4NO_3 und $\text{FeCl}_3(\text{A})$, teils die Salze, die in BOAS' Nährösung hineingehen (B). Nach einer Woche enthielten die Kolben mit Nährösung A 59,2 Millionen Zellen pro ccm, und das Trockengewicht pro Kolben war 24,0 mg, in B gab es 290 Millionen Zellen pro ccm, und das Trockengewicht war 74,0 mg. In BOAS' Nährösung war der Zuwachs also etwa dreimal besser, und das muss wohl grösstentils den in kleinen Mengen vorhandenen Schwermetallen zugeschrieben werden.

Die Kulturkolben wurden bei 22° C gehalten und 4 Parallelen sind benutzt worden. Der Zuwachs wurde in zweifacher Weise ermittelt. Teils wurde die Anzahl der Zellen durch Zählen in Buerker's Kammer erhalten, jedesmal wurden 144 Vierecke gezählt, in einigen Versuchen jedoch weniger. Diese Methode ist freilich zeitraubend, gibt aber wichtige Auskünfte, die nicht in anderer Weise zu erhalten sind, und nach RICHARDS (1932) ist es auch eine sehr zuverlässige Methode. Teils wurde die produzierte Menge von Trockensubstanz ermittelt. Dabei wurden 10 ccm der genau geschüttelten Pilzsuspension abpipettiert, durch einen Jenaer Glasfiltertiegel (G 4) gezogen, mit destilliertem Wasser gewaschen, bei 105° C getrocknet und nach Erkalten im Exsikkator gewogen.

Geimpft wurde immer mit einem ccm und die Impfmenge war in allen Versuchen ziemlich gross, etwa 0,50—1,2 Millionen Zellen pro ccm Nährösung. Kleine Schwankungen in der Impfzahl sind ohne Bedeutung, und auch sehr grosse Unterschiede in der Impfquantität sind ohne Einfluss, wenn nur die Versuchszeit genügend lang ist, wie aus folgendem Versuch hervorgeht. Drei Reihen von Kolben wurden mit Sporen im Verhältnis 1 : 10, 1 : 1 und 10 : 1 geimpft. Durch Zählen wurde festgestellt, dass die Anzahl der Sporen in den drei Reihen bzw. 0,12, 1,25 und 10,7 Millionen pro ccm war, also annähernd im theoretischen Verhältnis.

Die eine Hälfte der Kolben in diesem Versuch stand die ganze Zeit still und Proben wurden nur am Ende des Versuches genommen. Die Kolben der anderen Hälfte wurden zweimal täglich geschüttelt, und der Zuwachs wurde durch Probeentnahme einmal des Tages verfolgt. Wie aus Tab. 1 hervorgeht, ist die Zellenanzahl bei jeder Probeentnahme in den Kolben mit der dichtesten Impfung am grössten, danach

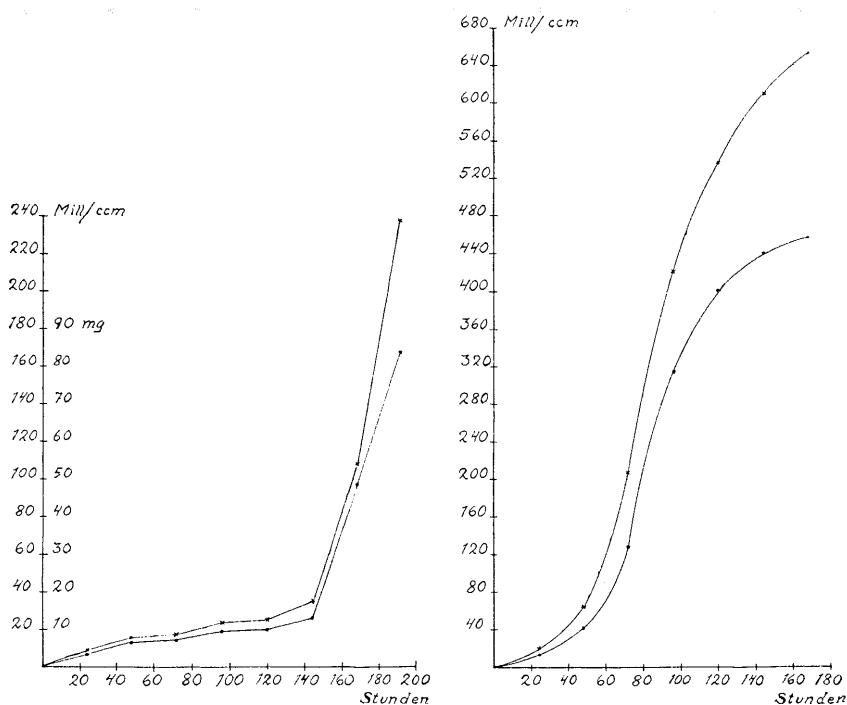


Fig. 1. Die Anzahl der Zellen von *Rhodotorula glutinis* pro ccm (—*—*) und das Trockengewicht der produzierten Zellen (—·—·) in stillstehender Flüssigkeit (links).

Fig. 2. Der Zuwachs von *Rhodotorula glutinis* in geschüttelten (—*—*) und durchlüfteten (—·—·) Flüssigkeiten (rechts).

in den Kolben mittlerer Impfung, und am wenigsten in den Kolben, die anfänglich die kleinste Impfmenge erhalten hatten. Am Ende des Versuches, nach 240 Stunden, ist jedoch der Unterschied recht unbedeutend, wegen geringer Konkurrenz ist die Zuwachsschnelligkeit in den Kolben mit der kleinsten Impfmenge anfänglich viel schneller gewesen. Die produzierte Trockensubstanz war auch von derselben Grössenordnung, in den Kolben mit der kleinsten Impfmenge jedoch etwas kleiner als in den beiden anderen, wo die Produktion annähernd gleich war (Tab. 2).

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, hat *Rhodotorula glutinis* eine Neigung dazu, eine oberflächliche Haut zu bilden. Bei täglichem Schütteln wird diese Haut nicht gebildet, sondern der Pilz bildet eine Suspension in der Flüssigkeit, woneben ein grosser Teil der Zellen am Boden der Kolben liegt. In stillstehenden Kolben wird nach 4—6 Tagen eine Haut gebildet, die nach und nach die ganze Ober-

Tabelle 1. Der Zuwachs von *Rhodotorula glutinis* in Kolben mit verschiedener Impfmenge.

Nr	Zeit in Stunden	Anzahl Zellen pro ccm		
		A 1:10	B 1:1	C 10:1
1	0	0,12	1,25	10,7
2	24	1,0	2,5	14,4
3	48	5,1	9,0	22,5
4	72	22,5	31,0	40,0
5	96	40,0	56,3	75,2
6	120	60,0	87,5	114
7	144	100	140	159
8	168	185	211	227
9	192	220	245	281
10	216	270	285	315
11	240	315	332	350

Tabelle 2. Die Menge Trockensubstanz von *Rhodotorula glutinis* usw. in Kolben mit verschiedener Impfmenge.

K o l b e	Anzahl Zellen in mill.		Gewicht in mg pro	
	pro ccm	pro Kolben	Kolben	1000 Mill.
A	315	7.875	92,8	11,8
B	332	8.300	98,0	11,8
C	350	8.750	98,1	11,2
A	574	14.350	106,8	7,4
B	583	14.575	110,0	7,6
C	596	14.900	109,5	7,4

fläche decken kann, wenigstens in den hier benutzten Kolben, wo die Fläche der Lösung etwa 20 cm^2 war.

Die eine Hälfte der Kolbenreihen hatte, wie schon erwähnt, die ganze Zeit stille gestanden. Nach 10 Tagen wurden die Kolben kräftig geschüttelt, und die Anzahl der Zellen durch Zählen bestimmt, und die Trockensubstanz durch Wiegen ermittelt. Aus Tab. 2 sehen wir, dass die Anzahl der Zellen in stillstehenden Kolben viel grösser ist, etwa 60 %, als in den täglich geschüttelten Kolben. Diesem grossen Unterschied in Anzahl entspricht jedoch keine ähnliche Gewichtszunahme. Die Trockensubstanz war nur etwa 10 % grösser. Hieraus muss folgen, dass die einzelnen Zellen im letzteren Falle kleiner sind. Das geht auch aus der letzten Kolumne in Tab. 2 hervor, wo das Gewicht von 1000 Millionen Zellen angeführt ist.

Tabelle 3. Der Zuwachs von *Rhodotorula glutinis* in stillstehender Flüssigkeit.

Nr	Zeit in Stunden	Anzahl pro ccm Mill.	Gewicht in mg pro	
			Kolben	1000 Mill.
1	0	0,48	0,2	16,6
2	24	8,40	3,4	16,2
3	48	15,6	6,5	16,7
4	72	16,8	7,0	16,7
5	96	23,4	9,5	16,2
6	120	24,8	10,0	16,1
7	144	34,2	13,2	15,4
8	168	108	38,9	14,4
9	192	237	84,0	14,2

Tabelle 4. Die tägliche Zellenproduktion von *Rhodotorula glutinis* usw. im Versuch in Tab. 3.

Nr	Tag	Anzahl Zellen in Millionen pro		Gewicht in mg pro	
		Kolben	Tag	Tag	1000 Mill.
1	0	12,0	—	0,2	16,6
2	1	210	198	3,2	16,2
3	2	390	180	3,1	17,2
4	3	420	30	0,5	16,7
5	4	585	165	2,5	15,2
6	5	620	35	0,5	14,3
7	6	857	237	3,2	13,5
8	7	2.700	1.843	25,7	13,9
9	8	5.920	3.220	45,1	13,6

Die Ergebnisse dieses Versuches veranlassten mich, eine nähere Untersuchung über den Zuwachs in stillstehender Lösung vorzunehmen. 36 Kolben, in gewöhnlicher Weise hergestellt, wurden mit dem Pilz geimpft. Jeder Kolben enthielt von Anfang an 0,48 Millionen Zellen pro ccm mit einer Trockensubstanz von 0,2 mg. Nach einem Tage wurde der Zuwachs untersucht, teils durch Zählen, teils durch Wiegen, wobei 4 Kolben aus der Versuchsreihe weggenommen wurden. Dieses Verfahren wurde jeden Tag wiederholt, bis nach 8 Tagen alle 36 Kolben verbraucht waren. Die Ergebnisse sind in den Tab. 3 und 4 sowie in der Fig. 1 zusammengestellt. Der Zuwachs ist während der ersten 6 Tage sehr langsam erfolgt und auch nicht regelmässig. Vom 3. zum 4. und vom 5. zum 6. Tage hat sich nur eine kleine Anzahl Zellen gebildet, was sowohl durch Zählen als durch Wiegen festgestellt

wurde (vgl. Tab. 4). Dieser stufenförmige Zuwachs hängt mit der Bildung der Haut zusammen. Der Zuwachs in der Flüssigkeit und am Boden der Kolben ging sehr langsam vor sich. Die Hautbildung begann nach dem vierten Tag, aber erst nach dem sechsten Tag trat eine dünne zusammenhängende Schicht über die ganze Fläche hervor. Nach dieser Zeit, also im Laufe der 7. und 8. Tage, war der Zuwachs sehr kräftig, und die Kurve, die die Zellenanzahl repräsentiert, zeigt nach Beendigung des Versuches noch keine abnehmende Tendenz. Die Gewichtskurve folgt anfänglich der Kurve der Anzahl sehr gut, steigt aber in den letzten Tagen weniger steil. Die durchschnittliche Grösse der Zellen muss dadurch kleiner werden. Sowohl in Tab. 3 als in Tab. 4 sind die Gewichte von 1000 Millionen Zellen ausgerechnet. Der Unterschied zwischen den Werten in diesen beiden Kolumnen ist, dass in Tab. 3 die Gewichte ein Mittel sämtlicher Zellen in den Kolben angeben, während die Zahlen in Tab. 4 das Gewicht der täglich produzierten Zellen jede für sich angeben. Wie besonders aus Tab. 4 hervorgeht, sind die in den ersten Tagen gebildeten Zellen durchschnittlich grösser, mit zunehmender Anzahl in der Flüssigkeit werden die Zellen immer kleiner. Dies hängt wohl teils mit schlechteren Ernährungsverhältnissen in der Nährösung, teils mit der Hautbildung zusammen. Bei *Saccharomyces cerevisiae* hat RICHARDS (1928) durch photographische Messungen gezeigt, dass die Hefezellen während der Züchtung ihre Grösse verändern, jedoch nicht so, dass die Zellen immer kleiner werden, wie dies anscheinend bei *Rhodotorula glutinis* der Fall ist. Es besteht auch die Möglichkeit, dass die Knospung und das Abtrennen der Knospen allmählich lebhafter wird. Statistische Untersuchungen in dieser Richtung habe ich nicht gemacht.

Bei einem dritten Versuch wurde die Entwicklung in Kolben, die teils stille standen, teils kontinuierlich geschüttelt wurden und teils durchlüftet wurden, untersucht. Beim Schütteln erhielten die Kolben alle 20 Sekunden einen Stoss, genügend um sie die ganze Zeit in Bewegung zu halten. Die Durchlüftung fand mit Hilfe eines Gebläses statt. Der Druck wurde mit einem Wassermanometer kontrolliert, und die Luft passierte erst eine Waschflasche mit Wasser zwecks Befeuchtung, und danach wurde sie durch ein Jenaer Gasfilter (G 1) filtriert, ehe sie die Kulturflüssigkeit passierte. Trotz der Befeuchtung konnte eine Verdampfung der Flüssigkeit nicht vermieden werden. In einem besonderen Versuch wurde ermittelt, dass der tägliche Weggang von Wasser etwa 1 ccm war. Diese Quantität sterilen Wassers wurde jeden Tag hinzugefügt, und nach Beendigung des Versuches wurde das zu-

Tabelle 5. Die Anzahl Zellen von *Rhodotorula glutinis* in geschüttelten und durchlüfteten Kulturen.

Nr	Zeit in Stunden	Anzahl Zellen in Millionen pro ccm	
		geschüttelt	durchlüftet
1	0	1,2	1,2
2	24	13,7	18,3
3	48	42,3	65,0
4	72	128	208
5	96	315	420
6	120	400	535
7	144	440	610
8	168	458	655

rückbleibende Volumen in den Kolben gemessen, und die erhaltenen Werte der Zellenanzahl wurde zu einem Volumen von 25 ccm korrigiert.

Der Zuwachs wurde nur in den geschüttelten und durchlüfteten Kolben durch tägliches Zählen verfolgt. Die Ergebnisse sind in Tab. 5 und Fig. 2 dargestellt. Die Zuwachskurve hat in beiden diesen Flüssigkeiten einen ganz anderen Verlauf als in stillstehender Lösung. Wir bekommen hier die für den Zuwachs von Hefezellen typische f -förmige Kurve. Besonders augenfällig ist der viel schnellere Zuwachs während der ersten Tage. Die Durchlüftung hat eine lebhafte Knospung gewährt, am Ende des Versuches waren in diesen Kolben im Mittel 655 Millionen Zellen pro ccm, die höchste Zellenanzahl, die gefunden wurde. Auch das Schütteln hat einen günstigen Einfluss auf die Zellenproduktion ausgeübt. Jedoch ist der Unterschied in Zellenanzahl in geschüttelten und stillstehenden Kolben bei *Rhodotorula glutinis* lange nicht so gross, wie KLEM (1933) es bei Kultur von *Saccharomyces cerevisiae* unter ähnlichen Umständen gefunden hat. Dies hängt sicher damit zusammen, dass *Rhodotorula glutinis* durch ihre Fähigkeit eine Haut zu bilden, auch in stillstehenden Flüssigkeiten recht gute Zuwachsverhältnisse finden kann.

Am Ende des Versuches wurde das Trockengewicht sämtlicher Kulturen ermittelt. Die Werte sind in Tab. 6 zusammengestellt. Wir ersehen daraus, dass die grösste Ausbeute in den durchlüfteten Kolben erhalten wurde, sie übertraf die Ausbeute in stillstehenden Kolben mit etwa 26 %, in geschüttelten Kolben war sie dagegen nur unbedeutend höher. Aus der Tabelle ist auch ersichtlich, dass kein Parallelismus zwischen Zellenanzahl und Gewicht besteht, in durchlüfteten Kolben sind die Zellen kleiner als in stillstehenden, was sich im geringeren Gewicht von 1000 Millionen Zellen zeigt.

Tabelle 6. Trockengewicht usw. von *Rhodotorula glutinis* in stillstehenden, geschüttelten und durchlüfteten Flüssigkeiten.

Kultur	Zeit in Stunden	Anzahl Zellen in Mill. pro		Gewicht in mg pro	
		ccm	Kolben	Kolben	1000 Mill.
Stillstehend	168	381	9.500	64,2	6,8
Geschüttelt	»	458	11.400	69,4	6,1
Durchlüftet	»	655	16.400	81,0	4,9

Aus diesen Versuchen ist hervorgegangen, dass *Rhodotorula glutinis* in stillstehenden, geschüttelten und durchlüfteten Kulturen ganz verschiedene Zuwachskurven aufweist. Mit Ausnahme von durchlüfteten Kulturen hat der Pilz jedoch ungefähr dieselbe Ausbeute, als Trockengewicht gemessen, gegeben. Die Ausbeute war in durchlüfteten Kolben um etwa ein Viertel grösser. Das beruht wohl erstens darauf, dass die Sauerstoffzufuhr in solchen Kulturen sehr befriedigend wird, und zweitens wird die Nährösung durch den Luftstrom in heftiger Bewegung gehalten, was die Anhäufung von giftigen Stoffwechselprodukten erschwert und die Pilze dauernd suspendiert hält. Bei Kultur von *Rhodotorula Sanniei* haben auch FROMAGEOT und TCHANG (1938) mit Durchlüftung gute Ergebnisse erhalten. In stillstehenden und geschüttelten Kolben ist die Produktion ungefähr dieselbe gewesen.

Was die Zellenanzahl betrifft, kommen dagegen grosse Variationen vor. Die grösste Zellenanzahl, 655 Mill/ccm, wurde in durchlüfteten Kolben nach 168 Stunden erhalten, während in den stillstehenden Kolben desselben Versuches die Anzahl nur 381 Mill/ccm betrug. Nach längerer Versuchszeit, 240 Stunden, wurde jedoch auch in stillstehender Flüssigkeit sehr viele Zellen gefunden, bis 596 Mill/ccm.

Es ist vorher gezeigt, dass keine Proportionalität zwischen Zellenanzahl und Trockengewicht besteht. Es gilt nicht ohne Ausnahme, aber in der Regel werden die Zellen kleiner, wenn die Anzahl davon pro ccm grösser wird, was sich aus den in den Tabellen angegebenen Gewichten von 1000 Millionen Zellen schliessen lässt. Wenn angenommen wird, dass das spezifische Gewicht der Zellen in allen Versuchen dasselbe ist, muss das Volumen der Zellen innerhalb recht weiter Grenzen variieren. Das niedrigste Gewicht von 1000 Millionen Zellen ist 4,9 mg, das höchste dagegen etwa 16 mg, also rund dreimal so gross. Das bedeutet im letzteren Fall ein dreimal grösseres Volumen jeder Zelle. In der Annahme dass die Zellen von *Rhodotorula glutinis* rund sind, was nicht ganz zutrifft, da die meisten Zellen eine ovale Gestalt

haben, bedeutet das Verhältnis 1 : 3 in Volumen 1 : 1,44 in Diameter. Die grössten Zellen haben also etwa 50 % grösseren Durchmesser als die kleinsten.

Um eine nähere Auffassung über die Zuwachsverhältnisse zu gewinnen, genügt es nicht, den Zuwachs nur auf eine Weise zu bestimmen. Wie GAUSE (1934) hervorhebt, ist das produzierte Zellenvolumen, nicht die Anzahl Zellen, der entscheidende Faktor. Wäre in diesen Versuchen der Zuwachs nur durch Zählen bestimmt worden, hätte man die Auffassung erhalten können, dass Durchlüftung gut 70 % grössere Ausbeute herbeiführe, während sie sich in der Tat nur auf 26 % beschränkt. Anderseits gibt das Zählen Auskunft über die Teilungsgeschwindigkeit der Zellen, die nicht in anderer Weise ermittelt werden kann.

Literatur.

- BOAS, F., Vergleichende Untersuchungen über Wachstumsanreger in einheimischen Pflanzen. Beiträge zur Wirkungsphysiologie einheimischer Pflanzen II. — Ber. d. deutsch. Bot. Ges., Bd 53 1935.
- FROMAGEOT, C., et TCHANG, J. L., Sur la Synthèse des Pigments caroténoides par Rhodotorula Sanniei. Archiv für Mikrobiologie. Bd 9, S. 434, 1938.
- GAUSE, G. F., The Struggle for Existence. — Baltimore 1934.
- KLEM, A., On the growth of populations of yeast. Hvalradets skrifter (Scientific Results of Marine Biological Research) Oslo. 7, p. 55, 1933.
- LODDER, J., Die Anaskosporogenen Hefen. — Amsterdam 1934.
- RICHARDS, O. W., Changes in sizes of yeast cells during multiplication. Botan. Gaz. 86, p. 93. 1928.
- , The second cycle and subsequent growth of a populations of yeast. Arch. Prostistenkunde. 78, p. 263. 1932.
- SCHOPFER, W. H., L'action des constituants sur des levures (Rhodotorula rubra et flava). — Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences, t. 205, p. 445, 1937.

Über den Einfluss von Aneurin und Biotin auf das Wachstum einiger Mykorrhizenzpilze.

Vorläufige Mitteilung.

Von ELIAS MELIN und GÖSTA LINDEBERG.

Wie der eine von uns (MELIN 1925 b) bereits früher nachgewiesen hat, geben sowohl Samen als Keimpflanzen von Kiefer und Fichte Substanzen ab, die das Wachstum von Mykorrhizenzpilzen bei diesen Bäumen stimulieren. Die damals untersuchten Pilze waren *Boletus luteus* und *B. variegatus* sowie die von Kiefer und Fichte isolierten *M. R. silvestris* β , *M. R. s.* γ und *M. R. Abietis*. Aus den Versuchen war hervorgegangen, dass die fraglichen Substanzen das Wachstum schon in sehr verdünnten Lösungen beeinflussen.

Die wirksamen Substanzen wurden für Phosphatide gehalten, weil HANSTEEN-CRANNER gerade nachgewiesen hatte, dass sowohl Samen als Keimpflanzen von Kiefer und Fichte diese Stoffe reichlich an das Substrat abgeben. Die Untersuchungen der folgenden Jahre haben indes gezeigt, dass die Zellen höherer Pflanzen u. a. Aneurin und Biotin enthalten. Deshalb musste die Natur der das Wachstum der Mykorrhizenzpilze oligodynamisch beeinflussenden Substanzen einer erneuten Prüfung unterzogen werden.

Im Botanischen Laboratorium zu Uppsala sind Untersuchungen über die Wirkung von Aneurin,¹ Biotin² und Inosit auf die Mykorrhizenzpilze der Bäume begonnen worden. Wenngleich die bisher vorgenommenen Untersuchungen nur orientierender Art waren, dürften die Resultate doch von gewissem Interesse sein.

Folgende Pilze wurden untersucht: *Boletus elegans* (Schum.) Fr., *Clitopilus Prunulus* (Scop.) Fr., *Lactarius delicious* (L.) Fr., *Rhizopogon roseolus* (Corda) Th. Fr., *Tricholoma albobrunneum* (Pers.) Fr., *T. imbricatum* Fr., *T. pessundatum* Fr.

¹ Von der Firma Merck, Darmstadt.

² Als Biotinmethylester, erhalten aus Prof. Dr. F. KÖGLS Laboratorium in Utrecht. Prof. MELIN spricht Herrn Prof. Dr. KÖGL seinen herzlichen Dank für die Überlassung dieses Präparats aus.

Von diesen ist, wie sich herausgestellt hat, *Boletus elegans* Mykorrhizenzahlner bei *Larix* (MELIN 1922, 1925 a), *Lactarius deliciosus* bei *Pinus silvestris* (MELIN 1925 b), bei *P. Strobus* (HATCH und HATCH 1933) und bei *Picea Abies* (MELIN 1925 b). *Clitopilus Prunulus* und *Rhizopogon roseolus* sind, wie O. MODESS¹ festgestellt hat, Mykorrhizenzahlner bei Kiefer und die drei genannten *Tricholoma*-Arten nach demselben Forscher¹ Mykorrhizenzahlner bei Kiefer und Fichte (*Pinus silvestris*, *P. montana*, *Picea Abies*).

Die Kulturen erfolgten in 100-ccm-Erlenmeyerkolben (Jena-Glas) mit 20 ccm Nährlösung. Die benutzten Impfstämme wurden in Petrischalen auf Malzagar gezüchtet (2,5 % Malzextrakt + 1,5 % Agar-Agar). Die Impfung fand in möglichst gleichförmiger Weise gemäss der von FRIES (1938) angegebenen Methodik statt. Die Impfstücke wurden mit grosser Vorsicht in die Kolben gebracht, so dass sie auf der Oberfläche der Flüssigkeit schwammen (ausgenommen *Lactarius deliciosus*). Die Kulturen wurden bei 25° C gehalten.

Bei einer Serie orientierender Versuche wurde folgende Nährlösung (I) verwendet:

Glykose	10	g	$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$	1,15	g
KH_2PO_4	0,35	g	$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,5	g
K_2HPO_4	0,15	g	FeCl_3 (1 %-ige Lösung) 10 Tropfen		
			Aqua dest.	1000	ccm.

Tabelle 1. Einfluss von Aneurin und Hefeextrakt auf das Wachstum einiger Mykorrhizenzahlner. Nährlösung I. Versuchszeit 25 Tage.

Versuchspilz	Kontrolle ohne Zusatz		1 γ Aneurin je Kolben		1 mg Hefeextrakt je Kolben	
	Trockengewicht mg	pH	Trockengewicht mg	pH	Trockengewicht mg	pH
<i>Boletus elegans</i>	1,5 ± 0,1 ¹	3,9	10,6 ± 0,7	3,1	15,6 ± 0,5	3,0
<i>Clitopilus Prunulus</i>	1,0 ± 0,1	4,6	18,0 ± 1,3	2,7	15,5 ± 0,4	2,7
<i>Lactarius deliciosus</i>	0,6 ± 0,1	4,9	1,4 ± 0,1 ¹	4,3	4,9 ± 0,3 ²	3,8
<i>Rhizopogon roseolus</i>	1,3 ± 0,3	3,6	28,3 ± 0,7	2,7	31,4 ± 0,2	2,6
<i>Tricholoma albobrunneum</i>	1,9 ± 0,2	3,9	4,0 ± 0,1	3,8	11,9 ± 0,3	3,2
» <i>imbricatum</i>	2,1 ± 0,4	3,5	8,1 ± 0,7	3,1	18,5 ± 0,8	2,8
» <i>pessundatum</i>	1,3 ± 0,2	4,1	5,7 ± 0,2	3,5	9,7 ± 0,2	3,3

¹ 3 Kulturen. ² 2 Kulturen.

Einem Drittel der Kolben wurde vor dem Autoklavieren 1 γ Aneurin und einem Drittel 1 mg Hefeextrakt (Trockensubstanz) je Kolben zu-

¹ Manuscript.

gesetzt.¹ Die pH-Werte der Nährösungen nach dem Autoklavieren (1 Atmosphäre Überdruck) waren folgende: in den Kontrollen 5,0, mit 1 γ Aneurin 5,0 und mit 1 mg Hefeextrakt 5,2. Die Versuchsdauer betrug 25 Tage. Das Resultat ist in Tab. 1 zusammengestellt. Die Werte der Myzelgewichte sind im allgemeinen Mittelwerte von 4 Kulturen.²

In den Kontrollkolben war das Wachstum sehr unbedeutend. Mit Aneurin oder Hefeextrakt wurde dagegen in sämtlichen Fällen mehr oder minder gutes Wachstum erzielt. Bei den meisten Arten war es in Nährösung mit Hefeextrakt am grössten. Nur *Clitopilus Prunulus* und *Rhizopogon roseolus* zeigten bei Aneurinzusatz ebenso gutes Wachstum wie mit Hefeextrakt. Ob das stärkere Wachstum, welches durch Hefeextrakt hervorgerufen wurde, ganz oder teilweise auf dem Vorkommen anderer oligodynamisch wirksamer Substanzen als Aneurin beruht, ist noch zu untersuchen.

In späteren Versuchen wurde auch die Wirkung von Biotin und Inosit studiert. Als Versuchsstoff dienten 4 der oben erwähnten Pilze, nämlich *Rhizopogon roseolus* und die drei *Tricholoma*-Arten. Die Versuche mit den letzteren waren von besonderem Interesse, weil diese Arten bei den vorhergehenden Versuchen mit Hefeextrakt besseres Wachstum gezeigt hatten als mit Aneurin. Die Nährösung (II) hatte bei diesen Versuchen folgende Zusammensetzung:

Glykose	10 g	MgSO ₄ · 7H ₂ O	0,5 g
NH ₄ -Tartrat	1,0 g	FeCl ₃ (1 %-ige Lösung) 10 Tropfen	
KH ₂ PO ₄	0,5 g	Aqua dest.	1000 ccm.

pH (nach Autoklavieren): 5,5

Das Autoklavieren (1 Atmosphäre Überdruck) erfolgte nach Zusatz der betreffenden Wuchsstoffe. Die Versuchsdauer für die verschiedenen Arten schwankte infolge ihrer verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeit zwischen 20 und 40 Tagen.

Das Resultat ist in den Tabellen 2—5 zusammengestellt. Die Werte der Myzelgewichte sind Mittelwerte von 8 Kulturen.³

¹ Der Hefeextrakt wurde folgendermassen hergestellt: 1 Teil Hefe wurde in 2 Teilen Wasser verrührt und autoklaviert, worauf der Extrakt durch ein Seitz-Filter filtriert wurde.

² In einigen Kolben wuchs kein Myzel von den Impfstücken aus, weshalb die Primärwerte in diesen Fällen kleiner als 4 sind.

³ Bei den Versuchen mit *Rhizopogon roseolus* fand in einigen Kolben kein Wachstum statt, weshalb die Primärwerte teilweise kleiner als 8 sind (Tab. 2).

Tabelle 2. Einfluss von Aneurin, Biotin und Inosit auf das Wachstum von *Rhizopogon roseolus* (Corda) Th. Fr. Nährlösung II. Versuchszeit 20 Tage.

Zusatz pro Kolben	Trockengewicht mg	pH am Ende des Versuches
Kontrolle	0,7 ± 0,1 ¹	4,9
1 γ Aneurin	11,2 ± 0,4 ²	4,3
0,05 γ Biotin	0,8 ± 0,1	4,9
1 mg Inosit	0,9 ± 0,1 ³	4,9
1 γ Aneurin + 0,05 γ Biotin	16,4 ± 0,3	4,1
1 γ Aneurin + 1 mg Inosit	22,7 ± 1,3 ⁴	3,9
0,05 γ Biotin + 1 mg Inosit	0,6 ± 0,1 ⁴	5,0
1 γ Aneurin + 0,05 γ Biotin + 1 mg Inosit	17,1 ± 0,5	4,0

¹ 6 Kulturen. ² 3 Kulturen. ³ 4 Kulturen. ⁴ 5 Kulturen.

Tabelle 3. Einfluss von Aneurin, Biotin und Inosit auf das Wachstum von *Tricholoma albobrunneum* (Pers.) Fr. Nährlösung II. Versuchszeit 35 Tage.

Zusatz pro Kolben	Trockengewicht mg	pH am Ende des Versuches
Kontrolle	4,8 ± 0,3	4,5
1 γ Aneurin	5,3 ± 0,3	4,6
0,05 γ Biotin	5,2 ± 0,2	4,4
1 mg Inosit	3,9 ± 0,3	4,4
1 γ Aneurin + 0,05 γ Biotin	3,7 ± 0,2	4,4
1 γ Aneurin + 1 mg Inosit	4,3 ± 0,3	4,4
0,05 γ Biotin + 1 mg Inosit	4,1 ± 0,3	4,4
1 γ Aneurin + 0,05 γ Biotin + 1 mg Inosit	5,0 ± 0,2	4,5

Tabelle 4. Einfluss von Aneurin, Biotin und Inosit auf das Wachstum von *Tricholoma imbricatum* Fr. Nährlösung II. Versuchszeit 35 Tage.

Zusatz pro Kolben	Trockengewicht mg	pH am Ende des Versuches
Kontrolle	4,8 ± 0,4	4,2
1 γ Aneurin	16,8 ± 0,8	3,8
0,05 γ Biotin	4,9 ± 0,6	4,1
1 mg Inosit	3,3 ± 0,5	4,4
1 γ Aneurin + 0,05 γ Biotin	18,8 ± 0,8	3,7
1 γ Aneurin + 1 mg Inosit	18,1 ± 0,7	3,7

Aneurin hatte eine kräftig stimulierende Wirkung auf das Wachstum von *Rhizopogon roseolus*, *Tricholoma imbricatum* und *T. pessundatum*. Was *T. albobrunneum* betrifft, konnte dagegen kein wachstumfördernder Einfluss von Aneurin nachgewiesen werden, im Gegensatz zu dem Verhalten bei den oben erwähnten Versuchen. Die Ursache der verschiedenen Resultate hinsichtlich der letztgenannten Art bei den

Tabelle 5. Einfluss von Aneurin, Biotin und Inosit auf das Wachstum von *Tricholoma pessundatum* Fr. Nährlösung II. Versuchszeit 40 Tage.

Zusatz pro Kolben	Trockengewicht mg	pH am Ende des Versuches
Kontrolle	2,5 ± 0,2	4,6
1 γ Aneurin	8,7 ± 0,2	4,5
0,05 γ Biotin	1,9 ± 0,2	4,6
1 mg Inosit	1,8 ± 0,1	4,7
1 γ Aneurin + 0,05 γ Biotin	7,5 ± 0,2	4,6
1 γ Aneurin + 1 mg Inosit	8,0 ± 0,2	4,5
0,05 γ Biotin + 1 mg Inosit	1,9 ± 0,1	4,6
1 γ Aneurin + 0,05 γ Biotin + 1 mg Inosit	7,8 ± 0,2	4,6

beiden Versuchsreihen muss einstweilen dahingestellt bleiben. Das geringe Wachstum deutet indes darauf hin, dass die Resultate durch einen oder mehrere unbekannte Faktoren beeinflusst worden sind, die im Minimum vorhanden waren.

Aus den vorgenommenen Versuchen geht nicht mit Sicherheit hervor, ob Zufuhr von Aneurin für das Wachstum der fraglichen Pilze notwendig ist oder nicht. Kulturversuche in synthetischer Nährlösung mit einer suboptimalen Menge Aneurin (FRIES 1938) dürften Klarheit in dieser Frage schaffen können. Solche Versuche sind indes noch nicht ausgeführt worden. Die relativ hohen Myzelgewichte in den Kontrollserien mit den drei *Tricholoma*-Arten sprechen aber dafür, dass wenigstens diese Arten die Nährlösung ohne Aneurinzufuhr assimilieren können.

Biotin für sich allein hat in keinem Fall eine stimulierende Wirkung auf die untersuchten Mykorrhizenpilze ausgeübt. Zusammen mit Aneurin hatte Biotin einen günstigen Einfluss auf das Wachstum von *Rhizopogon roseolus*.

Uppsala im Januar 1939.

Literatur.

- FRIES, N., Über die Bedeutung von Wuchsstoffen für das Wachstum verschiedener Pilze. — *Symb. Bot. Ups.*, III: 2, 1938.
- HATCH, A. B., and HATCH, C. T., Some Hymenomycetes forming mycorrhizae with *Pinus Strobus* L. — *Journ. Arnold Arb.*, 14, 1933.
- MELIN, E., Untersuchungen über die *Larix*-Mykorrhiza I. Synthese der Mykorrhiza in Reinkultur. — *Svensk Bot. Tidskr.*, 16, 1922.
- , Untersuchungen über die *Larix*-Mykorrhiza II. Zur weiteren Kenntnis der Pilz-symbionten. — *Ibidem*, 19, 1925 (a).
- , Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. Eine ökologisch-physiologisch Studie. — *Jena* 1925 (b).

Cytological studies in *Potamogeton*.

Preliminary note.

By OSCAR PALMGREN.

The statements in the literature concerning chromosome conditions in the genus *Potamogeton* are very scanty. This fact is all the more remarkable, as the species-number is great, according to HAGSTRÖM (1916) not less than 138, and the genus is represented in all continents.

The first notice about chromosome numbers was published by WIEGAND (1898), who in *P. foliosus* Raf. found the haploid number $n=7-8$. The development of the pollen grains in *P. perfoliatus* L. has been studied by WISNIEWSKA (1931), and she gives the number $n=»wahrscheinlich 24»$. Finally KULESZANKA (1934) in *P. fluitans* establishes a haploid number = 26. However, as the species name is not supplied with the author's initial it is impossible to understand to what this »*fluitans*» corresponds. The short German summary does not give any guidance in this connection.

For some years the author has collected material for cytological study of the *Potamogeton*-species found in Sweden, but of these *P. acutifolius* Link and *P. rutilus* Wolfgang. are still lacking in my collection. The species *P. densus* L. might not nowadays be counted as a member of the Swedish flora, but it is cultivated in the botanical gardens in Gothenburg and Uppsala and from these places I have got material. From Denmark originate the plants belonging to *P. coloratus* Vahl. In this connection I here wish to express my gratitude to all those botanists, who have rendered assistance.

In order to study the mitotic division I fixed root tips in NAWASCHIN's solution. Pollen mother cell have been fixed both in NAWASCHIN and in CARNOY (with chloroform). As a rule the former fixation gave the best results, above all when the spikes at first were dipped in CARNOY for a few minutes. After embedding in paraffin the material was cut into sections with a thickness of 10μ . Staining was generally done with gentian violet that proved better than HEIDENHAIN's haematoxylin.

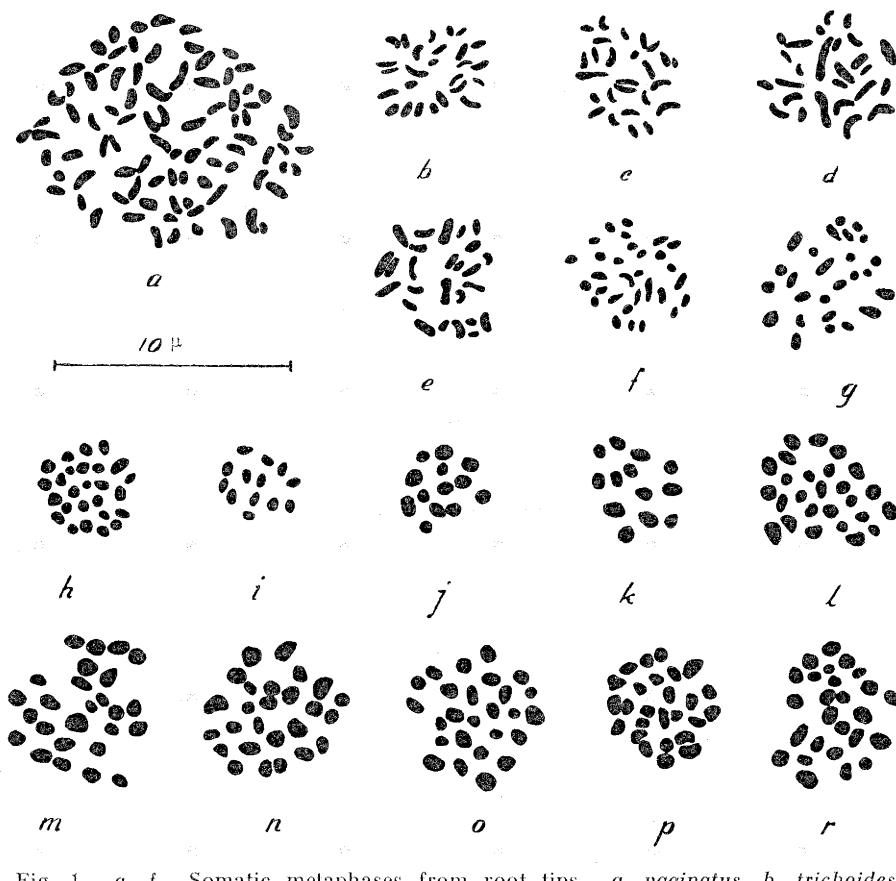


Fig. 1. a-f. Somatic metaphases from root tips. a. *vaginatus*, b. *trichoides*, c. *mucronatus*, d. *obtusifolius*, e. *pusillus*, f. *densus*. — g. Somatic anaphase from root tip of *panormitanus*. — h-r. Meiotic divisions in PMC. h-o. heterotypic metaphases. h. *crispus*, i. *zosterifolius*, j. *polygonifolius*, k. *coloratus*, l. *gramineus*, m. *lucens*, n. *praelongus*, o. *perfoliatus*, p-r. homootypic metaphases. p. *alpinus* r. *natans*.

As result of the investigation the chromosome numbers are given below. The systematics of the genus is according to HAGSTRÖM (1916).

	n	2 n		n	2 n
Sectio. I. <i>Connati</i>			<i>P. zosterifolius</i> Schum.	13	
<i>P. filiformis</i> Pers.	c:a 66		<i>P. trichoides</i> Cham. &		
Sectio. II. <i>Convoluti</i>			Schl.	26	
<i>P. vaginatus</i> Turez.	c:a 88		<i>P. mucronatus</i> Schrad.	26	
Sectio. IV. <i>Axillares</i>			<i>P. panormitanus</i> Biv.	26	
<i>P. crispus</i> L.	26		<i>P. obtusifolius</i> M & K.	26	

	n	2 n		n	2 n
<i>P. pusillus</i> L.		26	<i>P. lucens</i> L.		26
<i>P. alpinus</i> Balb.	26		<i>P. praelongus</i> Wulfen		26
<i>P. polygonifolius</i> Pourr.	13		<i>P. perfoliatus</i> L.		26
<i>P. coloratus</i> Vahl	13		Sectio V. <i>L a t e r a l e s</i>		
<i>P. natans</i> L.	26		<i>P. densus</i> L.		30
<i>P. gramineus</i> L.	26				

The numbers $2n=88$ for *P. vaginatus* and $2n=66$ for *P. filiformis* (no figure included) may be considered somewhat doubtful, since the material obtained was rather poor and gave but few satisfying chromosome plates. For the same reason I have not been able to give the number for *P. pectinatus* L.

Botanical Laboratory, University of Lund, January 1939.

Literature cited.

- HAGSTRÖM, J. O., Critical researches on the Potamogetons. — K. Sv. Vet. Akad. Handl., 55, 1916.
- KULESZANKA, J., Rozwój ziarn pylku u Potamogeton fluitans. (Die Entwicklung der Pollenkörner bei Potamogeton fluitans.) — Acta Soc. Bot. Poloniae, 11, 1934.
- WIEGAND, K. M., Notes on the embryology of Potamogeton. — Bot. Gaz., 25, 1898.
- WISNIEWSKA, E., Rozwój ziarn pylku u Potamogeton perfoliatus L. (Die Entwicklung der Pollenkörner bei Potamogeton perfoliatus L.) — Acta Soc. Bot. Poloniae, 8, 1931.

Über die Embryologie von *Marcgraviaceae*.

VON JOHAN MAURITZON.

Über die Embryologie der Familie *Marcgraviaceae* ist bisher sehr wenig bekannt. Was man durch JUEL'S Angaben von 1887 weiss, ist von SCHNARF (1931, S. 102) mit folgenden Worten zusammengefasst worden: »Die beiden Integumente (von *Marcgravia polyantha*) umschließen einen langgestreckten Nuzellus, dessen mikropylarer Teil aufgelöst wird, sodass der fertige Embryosack direkt an das innere Integument grenzt».

Zur weiteren Erforschung der Embryologie dieser Familie habe ich teils von München, teils aus Südamerika soviel Material wie möglich beschafft. Für das erstere sage ich hier dem damaligen Chef des Botanischen Gartens und Institutes, Professor Dr. WETTSTEIN, ehrerbietigen Dank. Abgesehen von der Tetrade habe ich hierbei alle Stadien von Bedeutung erhalten. Die von mir am genauesten untersuchte Art ist *Marcgravia umbellata*, wogegen *polyantha* nur nach der Befruchtung untersucht worden ist.

Figur 1 A zeigt eine junge Samenanlage, deren kleiner Nuzellus im Scheitel eine junge Embryosackmutterzelle enthält. Die Figur zeigt überdies, dass die Samenanlage zwei Integumente besitzt, von denen das innere zuerst angelegt wird, wächst und den Nuzellus überdeckt, bevor das äussere weit hinauf reicht. Diesen Vorsprung behält das innere Integument auch später, sodass es bis in recht vorgeschriftenen Endospermstadien ein beträchtliches Stück über das äussere hinaufreicht (Fig. 1 B—C, 2 N). Der neugebildete einkernige Embryosack liegt gewöhnlich so weit oben in der Samenanlage wie über dem oberen Rand des äusseren Integuments.

Beide Integumente werden zweischichtig angelegt, aber vor der Befruchtung entsteht eine weitere Schicht, sodass sie mit wenigen Ausnahmen, zur Zeit der ersten Teilungen im Endosperm dreischichtig sind (Fig. 1 C—E). Das äussere ist im Scheitel dicker als weiter unten, was teils darauf beruht, dass die Zellen in der Richtung des Radius gestreckter sind, teils in gewissen Fällen darauf, dass eine extra Zellen-

schicht hinzukommen kann (Fig. 1 E). Da die Wanddicke der Samenanlage an dieser Stelle kaum verändert wird, ist das innere Integument hier anstatt dessen zusammengedrückt. Weiter unten bestehen die zwei inneren Schichten im äusseren Integument aus platten, langgestreckten Zellen, während die grösseren, isodiametrischen Zellen der äusseren Schicht mit Gerbsäure gefüllt sind und später die Samenschale bilden.

Die innere, an das Endosperm grenzende Zellenschicht des inneren Integuments (rechts in den Figuren 1 D und E) besteht aus isodiametrischen oder radiär gestreckten Zellen, die dichtes Plasma haben und eine Mantelschicht bilden. Die ausserhalb dieser liegenden Zellen nehmen mit dem Alter an Volumen zu. Hierdurch nimmt die Samenanlage an Dicke zu, trotzdem unterdessen beide inneren platten Zellenschichten des äusseren Integuments zusammengedrückt werden, was gleichzeitig auch mit den Zellen der Mantelschicht geschieht. In einer Samenanlage des in Figur 2 N wiedergegebenen Alters oder in einer noch älteren besteht die Wand also nur aus der Epidermis sowie der innerhalb derselben liegenden zwei Schichten des inneren Integuments. Später werden auch die beiden letzteren zerstört. Eine dicke Kutikula bekleidet jenen vorspringenden Teil des inneren Integuments, der nicht vom äusseren bekleidet wird.

Man kann also in den meisten Samenanlagen die Grenze der beiden Integumente gegeneinander auf Grund der regelmässigen Zellenschichten verfolgen, aus denen sie — und vor allem aus das äussere — bestehen. Diese Grenze ist indessen in keiner Weise besonders durch irgend eine Kutikula oder dickere Zellenwände markiert. Anstatt dessen greifen häufig Zellen des einen Integuments etwas in das andere ein und das Ganze erscheint auf einen flüchtigen Blick als ein einziges Integument. In gewissen Partien der Wand einzelner Samenanlagen — z. B. der Mittelpartie von Figur 1 D — kann es sogar in mehreren Fällen schwierig sein eine sichere Grenze zwischen den beiden Integumenten zu unterscheiden. Selten oder niemals sieht man die gerade deutliche Grenze zwischen den beiden Integumenten, die bei so vielen Pflanzen häufig ist und in den mehr schematischen Figuren 1 B—C eingezeichnet worden ist. Ich erachte es daher wahrscheinlich, dass wir es bei *Marcgravia* mit einem der ersten Stadien des Verwachungsprozesses zwischen zwei Integumenten zu tun haben.

SCHNARF (1931) gibt keine Bezeichnung für den Nuzellus an. In jüngeren Stadien muss die Samenanlage entschieden als tenuinuzellat bezeichnet werden (Fig. 1 A, F—G). Darauf wächst dieselbe — vor

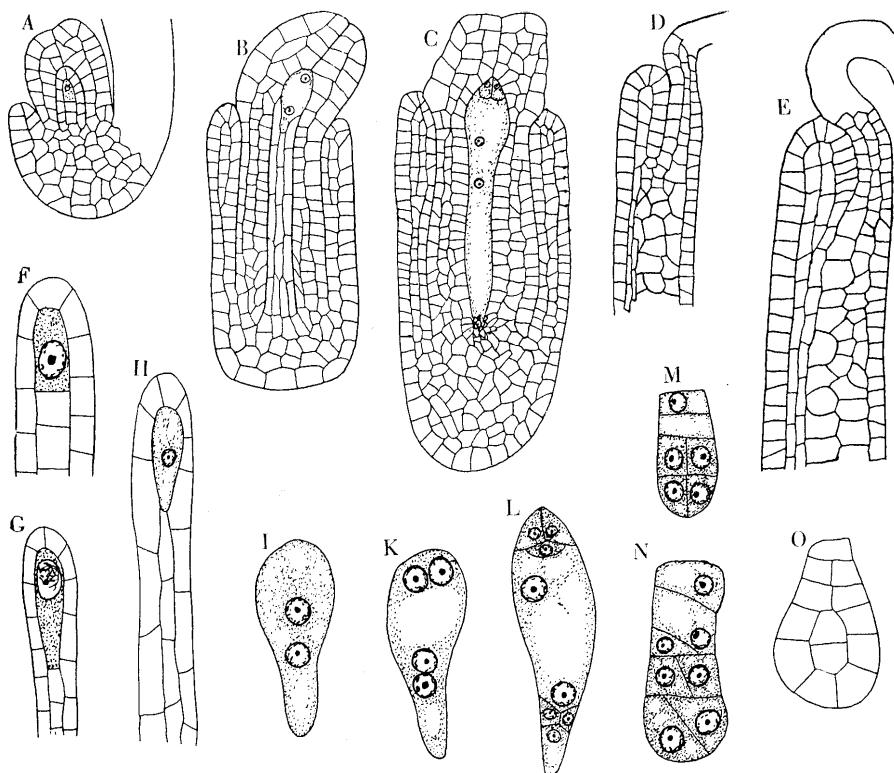


Fig. 1. *Marcgravia umbellata*. A—C. Bau und Entwicklung der Samenanlage. D—E. Der obere Teil der Wand der Samenanlage. F—H. Embryosackmutterzellen, bzw. einkerniger Embryosack im Nuzellus. I—L. Zwei-, vier- bzw. achtkerniger Embryosack. M—O. Embryonen. — A—B, D—E $\times 210$, C $\times 135$, F, I—K, M—N $\times 600$, G—H, L, O $\times 390$.

allem in ihrer Längsrichtung — und dadurch wird auch der Nuzellus lang und schmal und besteht nur aus Epidermis und innerhalb derselben aus einer einzigen zentralen Zellenreihe (Fig. 1 B, H). Im Scheitel des Nuzellus hat sich unterdessen ein Embryosack ausgebildet, der die Nuzellusepidermis zerstört und direkt an das innere Integument grenzt. Die Entwicklung des Embryosackes zu einem achtkernigen und seine schnelle Größenzunahme und die Zerstörung des ganzen, langen und schmalen Nuzellus erfolgen sehr schnell. Ich bin daher der Ansicht, dass die Samenanlage — trotzdem die basalen Teile des Nuzellus erst vom befruchtungsreifen Embryosack zerstört werden — als tenuinuzellat zu bezeichnen ist, wenn sie auch nicht dem ausgeprägtesten dieses Samenanlagetypus angehört.

Die Figuren 1 F und G zeigen eine junge und eine etwas ältere Embryosackmutterzelle. Wie ersichtlich ist keine Deckzelle vorhanden. In Figur 1 H befindet sich im Scheitel des nun langgestreckteren Nuzellus ein einkerniger Embryosack. Stadien zwischen den Figuren G und H gab es in dem von mir erhaltenen Material leider nicht. Es hat daher die Entstehung des Embryosackes aus der Embryosackmutterzelle nicht studiert werden können, nicht einmal indirekt durch ein Studium der Zellenreste, die man häufig oberhalb des einkernigen Embryosackes findet. Ihr Fehlen braucht indessen nicht zu bedeuten, dass es keine solchen gegeben hat, da sie ja degeneriert sein können. Denn alle die beobachteten einkernigen Embryosäcke sind nach dem Aussehen zu urteilen ziemlich alt, weshalb eventuelle Zellenreste ganz verschwunden sein können. Da überdies die Embryosäcke, zwei- und vierkernige, die bei der Embryosackbildung nach dem *Scilla*- und speziell nach dem *Lilium*-Typus entstehen, ihr besonderes Aussehen haben, will ich annehmen, dass die Embryosackentwicklung bei *Marcgravia umbellata* wahrscheinlich nach dem Normaltypus stattfindet.

Der Bau des fertigen achtkernigen Embryosackes ist in Figur 1 L wiedergegeben. Die Synergiden sind verhältnismässig klein sowie in den von mir beobachteten Stadien ohne Synergidenhaken. Die beiden Polkerne wachsen im Vergleich mit anderen Kernen stark. Die drei Antipoden sterben schnell ab und gleichzeitig wächst der Embryosack schnell nach unten und zerstört hierbei den ganzen Nuzellus bis hinab zur chalazalen Partie desselben. Der durch dieses starke Wachstum gebildete lange achtkernige Embryosack hat einen oberen, im vorspringenden Teil des inneren Integuments gelegenen Teil, und an der Einbuchtung zu seinem längeren, schmaleren, chalazalen Teil verschmelzen die beiden Polkerne (Fig. 2 A).

Der Zentralkern verbleibt auch hier oder er wandert ein Stück weiter nach unten, wo er geteilt wird. Zwischen seinen beiden Tochterkernen entsteht unmittelbar eine Wand (Fig. 2 B). Von den zwei Tochterkernen teilt sich der chalazale zuerst und auch diesmal durch eine Querwand, sodass nun drei Zellen in einer Reihe liegen (Fig. 2 C—E). Gleich darauf teilt sich die obere, primäre Tochterzelle, sodass nun vier Endospermzellen mit der ungeteilten Eizelle im Scheitel in einer Reihe liegen (Fig. 2 F). Die folgenden Figuren, 2 G—M, zeigen die darauf folgenden Querteilungen im langgestreckten Endospermkörper sowie dass sie meistens in seinem unteren, chalazalen Teil liegen sind. Ich habe nicht feststellen können, dass es eine bestimmte Ordnungsfolge für diese Teilungen gibt, aber die letzte Figur zeigt, dass

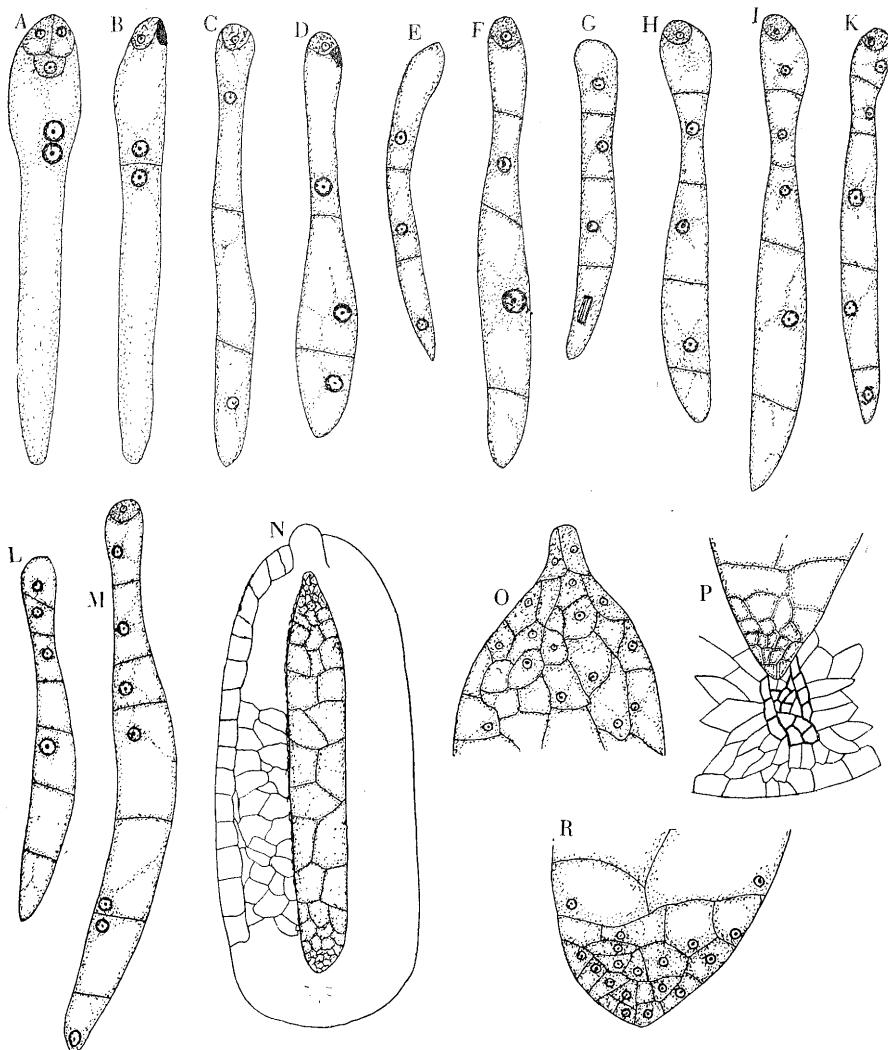


Fig. 2. *Marcgravia umbellata*. A. Embryosack. B—N. Die Entwicklung des Endosperms. O. Oberer Teil, P—R unterer Teil des Endosperms in einer älteren Samenanlage. In P der basale Teil der Samenanlage mitgenommen. A—C, O $\times 350$, D—M, P—R $\times 210$, N $\times 60$.

in der Samenanlage wenigstens sieben Endospermzellen in einer Reihe liegen, bevor Längswände entstehen.

Während, wie oben erwähnt worden ist, im befruchtungsreifen Embryosack der mikropylare Teil breiter ist als der chalazale (Fig. 2 A), werden während des Wachstums alle, aber vor allem die mittleren

Partien der Samenanlage breiter, sodass das Endosperm hier an Breite zunimmt, was aus den Endospermfiguren hervorgeht. Die Form des Endospermkörpers kann jedoch erheblich variieren.

Später treten im Endosperm längs- und schiefgestellte Wände auf (Fig. 2 N). Die so gebildeten Zellen sind in seiner Mitte am grössten, gegen die Mikropyle und die Chalaza aber kleiner. Hier erfolgen mehrere Teilungen und die gebildeten Zellen werden kleiner und plasmareicher. Diese Partien sind in den Figuren 2 O—R in stärkerer Vergrösserung wiedergegeben. In Figur 2 P ist ausserdem die chalazale Partie der Samenanlage aufgenommen um ihren Bau zu zeigen. Die Zellen an der Basis des Endosperms sind klein und haben sehr dicke Wände. Von denselben strahlen grössere, normal gebaute Zellen in allen Richtungen aus.

Es ist keine Haustorienbildung beobachtet worden, weder eine vom Endosperm noch eine vom Embryo herstammende.

Die ungeteilte Eizelle ist in allen jungen Endospermfiguren wiederzufinden. Sie wird darauf durch drei Querwände geteilt, worauf eine Längswand in den zwei chalazalen Zellen die Anlage zum eigentlichen Embryo ausbildet. Drei junge Embryonen sind in den Figuren 1 M—O abgebildet.

SZYSZYLOWICZ (1893) erwähnt in bezug auf die systematische Stellung der Familie *Marcgraviaceae*, dass sie von mehreren Forschern längere Zeit in die *Theaceae* untergebracht worden ist, mit welcher Familie sie sehr nahe verwandt ist. Im Zusammenhang mit dem Ausscheiden gewisser anderer Gattungen aus der letztgenannten Familie wurde auch die kleine, aber einheitliche, den *Theaceae* nahestehende Familie *Marcgraviaceae* errichtet.

SCHNARF (1931) erwähnt in seiner Zusammenfassung über die Ordnung *Guttiferales* (WETTSTEIN), dass die Familien *Ochnaceae*, *Marcgraviaceae*, *Theaceae* und *Guttiferae* weitgehende Übereinstimmungen aufweisen und den Kern in der Ordnung bilden, während die *Dilleniaceae* von diesen u. a. durch den Bau der Samenanlage abweichen. Bei den *Actinidiaceae* spricht die Embryologie für eine Unterbringung dieser Familie in einer anderen Ordnung, eventuell in den *Bicornes*.

In einem anderen Zusammenhang, bei Veröffentlichung einer Untersuchung meines Materials mehrerer Familien der Ordnung, werde ich versuchen darauf einzugehen, was die Embryologie der Familien für die Systematik bedeuten kann. Hier sei nur hervorgehoben, dass das zellulare Endosperm der *Marcgraviaceae* allerdings in keiner ern-

steren Weise die Einheit des oben erwähnten Familien-Quartettes stört — denn die langschmale Form des Embryosackes auch in anderen dieser Familien lässt eine Entstehung dieses Endosperm typus erwarten — aber es hat doch zur Folge, dass die *Actinidiaceae* in dieser Hinsicht in der Ordnung weniger isoliert dastehen. Die Andeutung einer eventuell beginnenden Verschmelzung der beiden Integumente bei *Marcgravia* kann auch als ein Übergang zum einzigen Integument der *Actinidiaceae* aufgefasst werden und daher eventuell eine fortwährende Unterbringung der letzgenannten Familie in den *Guttiferales* ermöglichen.

Ob SCHNARFS (1931) oben angedeutete Ansicht die richtige ist oder ob die *Actinidiaceae* — wie oben angedeutet ist — an ihrem jetzigen Platz im System beizubehalten sind, kann vielleicht durch eine eingehendere Untersuchung der Embryologie der Ordnung entschieden werden.

Lund, Botanisches Laboratorium im Oktober 1938.

Literaturverzeichnis.

- JUEL, H. O., Beiträge zur Anatomie der Marcgraviaceen. — Bih. Sv. Vet. Ak. Handl. 12, Avd. 3, Nr. 5.
- SCHNARF, K., Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Berlin 1931.
- SZYSZYLOWICZ, *Marcgraviaceae* in ENGLER-PRANTL III: 6, 1893.
-

Amphibivalent formation in *Allium cernuum* and its consequences in the pollen.

By ALBERT LEVAN, Hilleshög, Landskrona.

Segmental interchange between two non-homologous chromosomes in a diploid has its most striking effect in the pairing conditions of the interchange heterozygote. A ring or a chain of four chromosomes is formed, called an amphibivalent by HÅKANSSON (1931). The orientation of this amphibivalent at metaphase I is of importance for the further development of the gametes. If the orientation is zigzag the resulting gametes will obtain a complete chromosome set, but, on the other hand, if two neighbouring chromosomes of the amphibivalent are orientated towards the same pole (»non-disjunctional» orientation), the gametes will lack one chromosome piece. If these two types of orientation occur with the same frequency in the spore mother cells, the result will be semi-sterility of the gametes. It is evident that this semi-sterility is the total effect of the loss of the four different chromosome pieces participating in the interchange. Thus the absence of each of these four pieces is responsible for a gamete sterility of 12,5 %. From the opposite point of view it may be concluded that if 12,5 % of the gametes show a characteristic feature in their atrophying process, in contradistinction to the rest of the dying gametes, this condition is in all probability due to the absence of the same genes and the same piece of chromosome. In such a case it is therefore possible to distinguish one gamete class from the rest of the dying gametes and to study the effect of the loss of one particular chromosome part. This situation was recently found in one plant of *Allium cernuum* ROTH and deserves to be briefly reported.

Among numerous plants of this species, investigated last summer in connection with chromosome physiological work, I came across one plant with amphibivalent formation at meiosis. Since all the chromosomes of *Allium cernuum* are of about the same size and all have their centromeres located medially (LEVAN 1935), the appearance of the amphibivalent is very regular, often almost schematic. Fig. 1

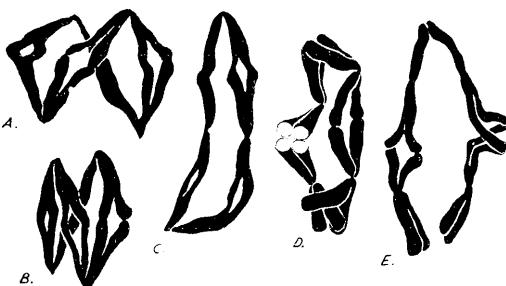


Fig. 1. The amphibivalent. A, B: zigzag ring, C, D: non-disjunctional ring, E: chain. — $\times 2000$.

Table I. Arrangement of the amphibivalent.

Arrangement	1.	2.	3.	4.	5.	6.	Total
Number of cases	27	5	30	2	6	9	79

shows some of the amphibivalent types found, and Tab. I gives a survey of the frequencies of the different types. The amphibivalent is missing only in 9 cells out of 79, and in those 9 cells it may be recognized as two rod-shaped bivalents. In 11 cases among the remaining 70, the amphibivalent is a chain, while in the rest of the cases it forms a ring.

The chiasma number of the amphibivalent agrees well with the conditions of normal bivalents in the species. These have normally one chiasma per chromosome arm. The terminalisation of chiasmata is unusually great as compared with other *Allium* species, and at metaphase I cross-arms with interstitial chiasmata occur very infrequently. The orientation of the amphibivalent may be zigzag (Fig. 1 A, B, Tab. I 1, 2) or non-disjunctional (Fig. 1 C—E, Tab. I 3—5). These two types of orientation occur with about the same frequency. In the counted cells their numbers were 32 and 38 respectively (to the first number should be added also the cells with exclusively bivalents).

On account of the equality in length of the chromosomes of the amphibivalent, their centromeres arrange themselves very regularly, two on each side of the equatorial plane in the corners of a quadrat or a rectangle. A deviating arrangement was found twice (Tab. I 4), and is represented in Fig. 1 C.

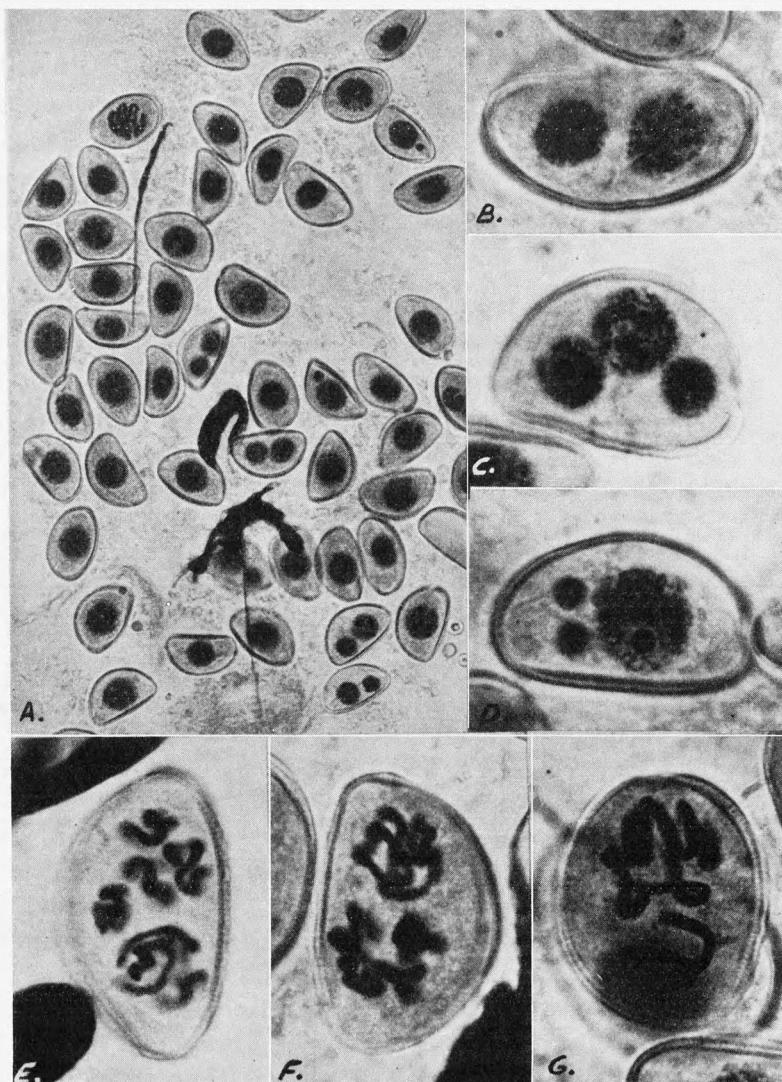


Fig. 2. Microphotograph of pollen grains. A: general view, B-G: single abnormal pollen grains, B-D: early prophase, E-G: later prophase stages. — A $\times 400$, B-G $\times 1400$. Microphoto OTTO MATTSSON.

Table II. Frequency of abnormal pollen grains.

2 large nuclei	1 large 1 small	3 large	1 large 2 small	1 large 3 small	2 large 2 small	Total abnormal cells	Normal cells	Total	Percentage abnormal cells
90	86	11	17	2	4	210	1614	1824	11,5

Already at telophase of the second division, and still more clearly in the young pollen, a type of pollen grain is observed, which is never present in normal plants with 7 bivalents. In these abnormal pollen grains the chromosomes are not included in one nucleus, but 2—4 micronuclei are formed. Tab. II gives a count of these conditions in three slides. As seen from this table, about 11,5 % abnormal pollen grains were counted. Fig. 2 A gives a general view of one of these slides. In the figured field of view 6 abnormal pollen grains are seen among some 50 grains, and that frequency may be taken as being representative of the slides investigated. Fig. 2 B—G are photographs of single abnormal pollen grains, A—C at early prophase, D—G at somewhat later prophase stages. The common feature of all these pollen grains is the occurrence of more than one nucleus. The conditions are in other respects rather variable. Often the 7 chromosomes are distributed equally among 2 or 3 nuclei of about the same size (Fig. 2 B F), but in several cases it may be gathered from the difference in the size of the nuclei that the distribution of the chromosomes among the different nuclei has been more unequal. In Fig. 2 D each of the small nuclei has probably only one chromosome, and consequently the large nucleus has 5 chromosomes. In Fig. 2 E the chromosomes can be clearly counted: 3+3+1, and in Fig. 2 G: 5+2 chromosomes.

This separation of the chromosomes into two or more micronuclei persists until very late prophase (Fig. 2 G), and at metaphase more than one spindle has been seen to function. After the pollen metaphase, however, the abnormality becomes more rare, and at the same time there is an increase in the number of dead pollen grains, which indicates that pollen grains with micronuclei atrophy early. In later stages the pollen sterility approaches 50 %.

The above interpretation of the cause of the abnormality of the pollen nuclei is of course somewhat hypothetical. But it is strengthened by the great regularity with which the meiotic divisions take place, which makes it hard to ascribe this pollen abnormality to purely mechanic disturbances. Fixations of control plants with 7 bivalents,

grown under the same conditions as the amphibivalent plant, showed normal pollen. Thus the abnormality is probably not due to external influences.

The conclusion may be drawn that one or more genes in one of the chromosome arms of the amphibivalent control the normal formation of the telophase nuclei. If this genic material is lost, a normal nucleus cannot be formed.

Hilleshög, November 1938.

Literature cited.

- HÅKANSSON, A. 1931. Über Chromosomenverkettung in *Pisum*. — *Hereditas* 15: 17—61.
- LEVAN, A. 1935. Cytological studies in *Allium*, VI. The chromosome morphology of some diploid species of *Allium*. — *Ibidem* 20: 289—330.

The Chromosome Numbers of Some Taraxacum Species.

By S. ERLANDSSON.

The discovery of the apomixis of the genus *Taraxacum* is a well-grounded motive of the dividing of *Taraxacum officinale* (WEB.) WIGG. into a lot of distinctly limited smaller species. Several hundred species of them are now described, although only a small number have been experimentally or cytologically investigated. Recent experimental studies have shown, that besides the purely apomictic species there are also sexual, though the majority of the species are apomictic. Cytological studies have shown, that the basic number is $n=8$. It has also been stated, that the somatic number of the sexual species is $2n=16$, the apomictic species having higher chromosome number which forming a series, where the somatic numbers 24, 32, 40 and 48 have been found (GUSTAFSSON 1932 a, 1932 b, 1933, 1934, 1935 a, 1935 b, 1935 c, 1937, PODDUBNAJA-ARNOLDI and DIANOVA 1934, SCHKORBATOW 1912). The somatic number $2n=48$ has with positivness been found only in *T. Nordstedtii* DAHLST. (GUSTAFSSON 1933, p. 245).

With the following note I wish to contribute to the knowledge of the chromosome numbers of some arctic and asiatic *Taraxacum* species, viz. *T. arcticum* (TRAUTV.) DAHLST., *phyumatocarpum* J. VAHL, *bicolor* DC., *vepallidum* HAGL. and *Sikkimense* HAND.-MAZZ. The different species are from the following localities:

T. arcticum: Spitzbergen, Advent Bay. K. J. FLOVIK, 1936.

T. phynatocarpum: Greenland, Disco Isl. the Arctic Station. M. P. PORSILD, 1936.

T. bicolor: China, Sikang, Kingtang (Tachienlu) Distr., Yüningkong ad fontem calidum, c:a 3000 m s. m. H. SMITH, 1934.

T. bicolor: Japan, Tokio: the Imp. Bot. Garden (cult.).

T. vepallidum: China, Prov. Kansu, in montibus Richthofen (Nan-Shan) in montibus austr. orient. a Jindire c:a 3000 m s. m. B. BOLIN, 1931.

T. Sikkimense: China, Sikang, inter Taining et Taofu ad viam prope Takuan, c:a 3800 m s. m. H. SMITH, 1934, no. 13169.

The three last-mentioned species have been cultivated by G. HAGLUND in the Botanic Garden of Lund.

The chromosome numbers were determined in root-tips which had been fixed in NAWASHIN's fixative according to MÜNTZING's modification. The thickness of the sections varied between 10 and 13 μ . The staining was carried out according to FEULGEN's method (diamant-fuchsin) with the exception of *T. arcticum*, which was stained with NEWTON's gentiana-violet-iodine method.

The species *T. arcticum* and *phyamatocarpum* belong to the *Arctica*-group. *T. arcticum* occurs in East Greenland, Spitzbergen, Novaja Semlja and arctic Siberia. The distribution of *T. phymatocarpum* is limited to the east part of Arctic America, West Greenland and East Greenland (DAHLSTEDT 1905).

GUSTAFSSON (1931) tried to determine the chromosome number of *T. arcticum* and found its somatic number to be $2n=44-49$. It thus ought to be hexaploid or hyperpentaploid. I had material of this species from Greenland at my disposal but in consequence of the failing of the fixation, it was impossible to determine the chromosome numbers of the Greenlandic individuals. My determination is founded on FLOVIK's material from Spitzbergen, in which material I found $2n=40$. The chromosome plates are however so distinct that a mistake as to the chromosome number is out of question. GUSTAFSSON (l. c.) is not sure that this species is apomictic. SØRENSEN, who investigated this case in Greenland, has informed me, that this species is altogether apomictic.

T. phymatocarpum has also the somatic number $2n=40$.

T. bicolor and *vepallidum* are by HAGLUND referred to the *Tatarica*-group, innovated by himself (HAGLUND in manus).

In *T. bicolor* I found throughout the whole material $2n=24$. *T. vepallidum*, however, has the somatic number $2n=40$. In spite of the different chromosome numbers of the two species, HAGLUND is of the opinion that there is no doubt about their belonging to the same group, as they stand very close to each other from a morphological point of view (information in a letter to the author). I had the opportunity of seeing the two species flowering at the same time in HAGLUND's land in the Botanic Garden of Lund. To me the two species seem to stand very close to each other.

If we take into close consideration the area of distribution we will find the explanation of the different chromosome numbers of these species. *T. bicolor* occurs in Central Asia from the Far East to the Great Pamir and from Siberia in the north to the Himalaya Mts. in the south. *T. vepallidum* is known only from the east part of Mongolia.

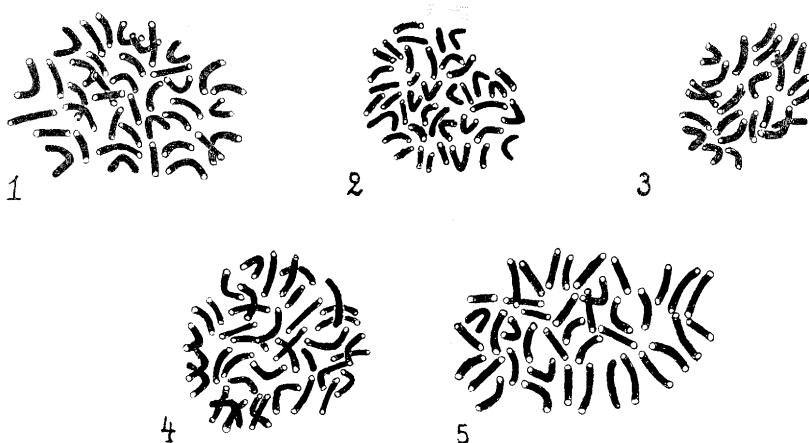


Fig. 1. Somatic metaphase plates of. 1. *Taraxacum arcticum* [$2n = 40$], 2. *T. phymatocarpum* [$2n = 40$], 3. *T. bicolor*, China [$2n = 24$], 4. *T. vepallidum* [$2n = 40$], 5. *T. Sikkimense* [$2n = 40$]. Magnif. 2400.

Because of its low chromosome number and its great area of distribution *T. bicolor* must be an old species, whereas the pentaploid *T. vepallidum* with its rather limited area of distribution must have originated later.

I found the chromosome number of *T. Sikkimense* to be $2n=40$. It is however still uncertain to which group this species is to be referred. HANDEL-MAZZETTI (1903) refers it to the *Erythrocarpa*-group but in a later paper (HANDEL-MAZZETTI, 1923), he places it in *Deducta* under the *Borealia*-group. *T. Sikkimense* is distributed in the W. China and adjacent parts of Tibet.

The chromosomes of the different species are short and thin. I have not found any especially pronounced chromosome types. The existence of trabants has not been observed.

Though only few cytological and experimental investigations of *Taraxacum* species have been carried out, they have nevertheless given many interesting results. When combining these with the results of purely taxonomic and phyto-geographical investigations, it is possible to gain further interesting results (GUSTAFSSON 1935 c).

As an example may be mentioned GUSTAFSSON's investigation (1932 a, 1935 b) into the chromosome numbers of some species of *Taraxacum* belonging to the *Spectabilis*-group. Only on morphological ground DAHLSTEDT and later on HAGLUND maintained, that this group was not uniform. DAHLSTEDT (1930) referred *T. Nordstedtii* to this group because it was the only one, to which it could possibly belong.

GUSTAFSSON's determination (1933) of the somatic chromosome number $2n=48$ also showed, that the type was a deviating one. On the same ground as DAHLSTEDT, HAGLUND maintained, that *T. praestans* and *maculigerum* hardly belong to this group. The determination of the chromosome numbers proved to be $2n=24$ for both of them. The other investigated species of the group have $2n=32$.

To Professor H. KYLIN, Lund, I beg to express my sincere thanks for his kindness to give me the opportunity of preparing my material in the Botanic Laboratory of Lund.

For material and information I am highly indebted to G. HAGLUND, Med. Kand., Lund, M. P. PORSILD, Mag. Sc., Disco Isl. Greenland, TH. SØRENSEN, Mag. Sc., Copenhagen and K. J. FLOVIK, Assistant, Tromsø. To these gentlemen I beg to express my sincere thanks.

Literature Cited.

- DAHLSTEDT, H., 1905. — Studier över arktiska *Taraxaca*. Ark. f. Bot. Bd. 4 N:o 8.
 —, 1921. — De svenska arterna av släktet *Taraxacum* I o. II. Acta Flora Sueciae Stockholm.
 —, 1930. — De svenska arterna av släktet *Taraxacum* VIII. Spectabila. Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl. 3:de ser. Bd. 9 N:o 2.
 DIANOVA, V., 1934, see PODDUBNAJA-ARNOLDI, V.
 GUSTAFSSON, Å., 1932 a. — Zytologische und experimentelle Studien in der Gattung *Taraxacum*. Hereditas XVI.
 —, 1932 b. — Spontane Chromosomenzahlenhöhung in P. M. Z. und die damit verbundene Geminibildungen. Hereditas XVII.
 —, 1933. — Zur Entstehungsgeschichte des *Rubus Bellardii* WHE et N. Bot. Not. 1933.
 —, 1934. — Secondary Association between Homologous Univalents. Sv. Bot. Tidskr. Bd. 28.
 —, 1935 a. — Primary and Secondary Association in *Taraxacum*. Hereditas XX.
 —, 1935 b. — Studies on the Mechanism of Parthenogenesis. Hereditas XXI.
 —, 1935 c. — The Importance of the Apomicts for Plant Geography. Bot. Not. 1935.
 —, 1937. — Över förekomsten av en sexuell population inom *Taraxacum vulgare*-gruppen. Bot. Not. 1937.
 HANDEL-MAZZETTI, H. FREIH. v., 1907. — Monographie der Gattung *Taraxacum*. Leipzig und Wien.
 —, 1923. — Nachträge zur Monographie der Gattung *Taraxacum*. Österr. Bot. Zschr. LXXII.
 PODDUBNAJA-ARNOLDI, V. und DIANOVA, V., 1934. — Eine zytoembryologische Untersuchung einiger Arten der Gattung *Taraxacum*. Planta Bd. 23.
 SCHKORBATOW, L., 1912. — Parthenogenetische und apogame Entwicklung bei der Blütenpflanzen. Entwicklungsgeschichtliche Studien an *Taraxacum officinale*. Trav. Soc. Nat. Univ. Imp. Kharkow. Bd. 45.

Über *Mucor rufescens* Fischer.

Von MALTE SJÖWALL.

Bei einer Untersuchung über einige Mucorineen gelang es mir, auf Pferdemist *Mucor rufescens* Fischer zu finden. Der Pilz wurde isoliert und auf Malzagar in Einsporkulturen gezüchtet. Als Standardnährboden habe ich einen 2 %-igen Agar mit 4 % Malzextrakt und 0,5 % Pepton gebraucht. Dieser Nährboden wird von ZYCHA anbefohlen, um eine möglichst einheitliche Beschreibung der Mucorineen zu erleichtern. Bei meinem Reinkulturverfahren bin ich den Anweisungen von HAGEM und ZYCHA gefolgt. Ich nahm etwas Sporenmaterial von der Rohkultur mit einer gebogenen Platinneedel und brachte es in einen Kolben mit ca. 25 cm³ sterilisiertem Wasser. Nach halbstündigem Umschütteln goss ich ein paar cm³ in einen zweiten Kolben mit Wasser, schüttelte noch einmal und brachte etwa ein cm³ in einen dritten Kolben. Nach tüchtigem Umschütteln goss ich etwa 3 cm³ in eine Petrischale mit erstarrtem Malzagar und goss dann das Wasser ab. Die Schale wurde dann 1¹/₂ bis 2 Tage bei gewöhnlicher Zimmertemperatur stehen gelassen. Dann wurde sie umgekehrt unter das Mikroskop gebracht, und die isolierten Kolonien wurden mit Tinte auf das Glas ausgemerkt. Mit einer sterilisierten Lanzette wurde eine Kolonie losgeschnitten und schnell in eine zweite Schale gebracht. Nach dem anderen Verfahren schnitt ich ein Teil des Randmyzels einer Rohkultur ab. Mit der neuen Kolonie verfuhr ich auf dieselbe Weise und erhielt nach vier Passagen eine Reinkultur. Die Kulturen wurden bei Zimmertemperatur und diffusem, mässig hellem Tageslicht gezüchtet. Nach fünf einwöchigen Passagen auf dem Standardnährboden unter den besprochenen Bedingungen wurde der Pilz untersucht und gemessen.

Von FISCHER wurde der Pilz zur Sektion *Monomucor* gestellt. Nach meinen Untersuchungen ist der Sporangienträger anfangs unverzweigt, später an der Basis verzweigt. ZYCHA hat (in Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Band VI a, Leipzig 1935) die Unhaltbarkeit der alten Mucorineeneinteilung besprochen, denn je nach dem Entwicklungszustand und dem Feuchtigkeitsgrad können bei ein und derselben

Art alle Formen der Verzweigung beobachtet werden. Anstatt der Sektionen *Monomucor*, *Racemomucor* und *Cymomucor* stellt er *Sphaerosporus*, *Ramannianus*, *Fragilis* (zu der er *Mucor rufescens* führt), *Hiemalis*, *Flavus* und *Mucedo*. Als ersteren Einteilungsgrund stellt er die Sporenmerkmale, weil sie die geringste Abhängigkeit von Aussenfaktoren zeigen, und als zweiten den Habitus des Rasens.

Die von FISCHER angegebenen Sporenmassen stimmten mit denen, die ich fand, sehr gut überein. Er gibt 4×10 bis $8 \times 21 \mu$ an, also 2,5 mal so lang wie breit. Nach meinen Beobachtungen waren sie 6×15 ($3,5 \times 9$ bis 10×25) μ , ebenso 2,5 mal so lang wie breit. Die Sporen waren in Seitenansicht genau plankonvex und in Flächenansicht langgestreckt oval (Abb. I), einzeln und gehäuft farblos, glatt. Die Farbe des Rasens war gelblich rostfarbig. Sporangienträger wie von FISCHER beschrieben mit Ausnahme der Verzweigung, also schätzungsweise 2—5 cm lang, 15—25 μ dick, oft mit regellosen Querwänden, durch welche die unteren entleerten und geknickten Teile abgegrenzt werden, mit farbloser Membran und vielen orangeroten Öltropfen im Inhalt. Sporangien kugelig, 100 (80—120) μ Durchmesser (FISCHER: 120—150 μ Durchmesser, schwach gelblichweiss). Sporangienwand hell olivefarbig, inkrustiert, durchsichtig, langsam zerfliessend (FISCHER: farblos). Kolumella nicht aufsitzend, kugelig bis ellipsoidisch, 50 (35—70) μ Durchmesser, mit intensiv goldgelb gefärbtem, dichtem Inhalt, durch die Sporangienhülle durchscheinend und die Farbe des Sporangiums bedingend. Kragen vorhanden, bei jüngeren Kulturen klein, durchsichtig, bei älteren grösser, schwarz und undurchsichtig (Abb. II u. III). Kolumellamembran hyalin, ungefärbt. (Dies ist deutlich zu sehen, wenn Plasmolys eingetreten ist, Abb. III.)

Die Grössenunterschiede der von FISCHER und der von mir untersuchten Sporangien sind vermutlich auf die ungleichen Nährboden zurückzuführen. Auch ist es möglich, dass die Sporangien, die von FISCHER untersucht wurden, etwas Quellwasser aus der Luft aufgenommen hatten. Dadurch würde auch das Übereinstimmen der Kolumellagrössen und der Unterschied der Sporangienwandfarben erklärt werden. Ich habe nämlich beobachtet, dass die Sporangienwand bei *Mucor rufescens* unter solchen Umständen schwach gelblichweiss, durchsichtig erscheint.

Die gelbroten Einschlüsse im Myzel nehmen bisweilen an Grösse zu und werden von einer Wand umgeben. Diese Bildungen sind gewiss als Chlamydosporen anzusehen. Sie kommen sowohl im Luft- als im Substratmyzel vor (Abb. IV). Im Letzteren sind oft Riesenzellen

vorhanden (Abb. V). Das Substratmyzel ist licht und schnellwüchsig, etwa zweimal das von *Mucor racemosus* Fresnius. Wenn man einige Sporen dieser beiden Arten mitten in eine Petrischale mit Malzagar impft, erhält man nach ein paar Tagen eine Kultur mit *Mucor racemosus* in der Mitte und *Mucor rufescens* in einem Kreis herum. Auf diese Weise können die beiden Pilze von einander getrennt werden. Nach noch einigen Tagen wird aber *Mucor rufescens* ganz von den steiferen und höheren *Mucor racemosus* überwuchert. Bei dem Auswuchs des Sporangienträgers kann man drei Stadien unterscheiden. Zuerst ist die Anlage des Sporangiums nach unten gekehrt, was dem Sporangienträger ein spazierstockähnliches Aussehen gibt (Abb. VI). Dann streckt er sich hinaus und wird gerade, und schliesslich wird er windend und während der Sporangienreife umsinkend (Wachstum nach BLAUWU). Ich habe keine Zygoten beobachtet. Es ist mir auch nicht gelungen, *Mucor rufescens* mit verschiedenen Stämmen von *Mucor hiemalis* Wehmer zu kreuzen.

Mucor rufescens ist bisher mit Sicherheit nur dreimal gefunden: Von FISCHER auf Elefantenmist 1892, von SUMSTINE auf demselben Substrat in New York 1910 und von SCHOSTAKOWITSCH (Substrat nicht angegeben) in Ostsibirien 1897. E. DALE beschreibt einen Pilz, den sie in England gefunden hat, unter den Namen *Mucor rufescens* Fischer. Nach ihren Abbildungen zu urteilen, ist der Pilz vermutlich eine gelbe Rasse von *Mucor hiemalis* Wehmer. Die Sporenbreite verhält sich nähmlich zur Länge wie 1 : 1,5. E. DALE hat von diesem Pilz zahlreiche Zygoten beobachtet. A. NIETHAMMER hat in Böhmen einen Bodenpilz isoliert, der vielleicht mit *Mucor rufescens* Fischer identisch ist. Weil sie keine Abbildungen von Sporen und keine Sporenmassen gegeben hat, ist es unmöglich, einige Schlüsse zu ziehen. Sie nennt

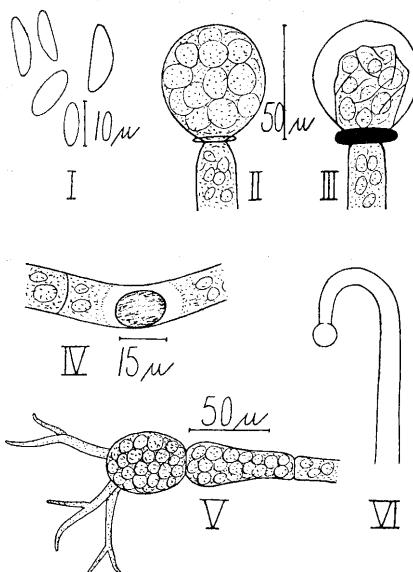


Fig. 1. *Mucor rufescens* Fischer. I: Sporen, II: Kolumella aus junger Kultur, III: Kolumella mit eingetretenem Plasmolys aus alter Kultur, IV: Chlamydospor im Substratmyzel, V: Riesenzellen, VI: Erstes Stadium bei dem Auswuchs des Sporangienträgers.

den Pilz *Mucor ruber rufescens* ohne Autorsnamen. Übrigens scheint er *Mucor rufescens* Fischer sehr in Habitus zu ähneln. *Mucor rubens* Vuillemin 1887 ist vielleicht mit *Mucor rufescens* Fischer identisch, freilich ist aber die Beschreibung des Autors zu unvollständig.

Literaturverzeichnis.

- DALE, E., 1912. On the fungi of the soil. I. (Ann. mycol.)
—, 1914. On the fungi of the soil. II. (Ann. mycol.)
FISCHER, A., 1892. Phycomycetes: Mucorinae. (Rabenhorst, Kryptogamenflora.)
HAGEM, O., 1908. Untersuchungen über Norwegische Mucorineen. I. (Christiania Vidensk.-Selsk. Skrift. I. Math.-naturv. Kl.)
LENDNER A., 1908. Les Mucorinées de la Suisse. (Matér. Flore crypt. Suisse. III.)
NIETHAMMER, A., 1935. Die Mucorineen des Erdbodens. (Ztschr. f. Pflanzenkrankheiten.)
ZYCHA, H., 1935. Mucorinae. (Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. VI a.)

Litteratur.

BOYSEN-JENSEN, P., *Plantefysiologi*. 446 sid., 159 textfig., 1 färgpl. Köpenhamn (Ejnir Munksgaards forlag) 1938. Pris danska kr. 17: 50 (häftad).

Till raden av goda naturvetenskapliga läroböcker för universitetssstadet, vilka utkommit vid Köpenhamnsuniversitetet, sluter sig nu BOYSEN-JENSENS framställning av växtfysiologiens grunddrag. Författarens rika forskar erfarenheter liksom hans förmåga till en pregnant och klar framställning har skapat en lärobok, som präglas av överskådlighet och fullständighet. Vad innehållet beträffar synes den sålunda i huvudsak famna allt man rimligen bör medtaga, även från moderna forskningsområden. Det goda helhetsintrycket förstärkes genom den personliga stil, förf. förmått lägga in i hela sin framställning, och som kommer denna att framstå som något avslutat helt. Man kan dock fråga sig, om tiden ej är kommen att bryta det klassiska läroboksschemat och radikalt bortsära vissa tyngande partier. Här åsyftas den allmänna inledningen om vetenskapernas hierarkiska indelning och principiella grundvalar, den elementära översikten över morfologien, cytologien och kolloidkemiens huvudteser. Kan det icke förutsättas att dessa kunskaper på ett annat sätt inhämtas av varje studerande i botanik?

Lärobokens förtjänsfullaste delar äro otvivelaktigt kapitlen om växternas tillväxt och retningsfysiologi. Detta område har ju förf. också främjat genom egna banbrytande specialundersökningar, men han har trots detta förmått att ur iakttagelsernas mångfald framskapa en översiktig och klar överblick. Här dokumenteras bäst hans pedagogiska talang. Utrymmet medger ej någon detaljgranskning. Man kunde önska att kapitlet om växternas näringförhållanden fått en utförligare behandling. De olika grundämnenas fysiologiska roll borde ha belysts mot bakgrunden av deras specifika brist- sjukdomar. Bilden av ärtväxternas kyävehushållning kan ej anses fullständig, då upptäckten av deras fortgående avsöndring av aminosyror förbigåtts. Detta rön har ju en betydande teoretisk och praktisk räckvidd. Man hade också önskat en modernisering av illustrationsmaterialet. Urvalet av nya bilder kunde säkerligen också skett mer ändamålsenligt (ex. fig. 104). Denna synpunkt kan måhända vinna beaktande vid en ev. tysk upplaga av läroboken.

GEORG BORGSTRÖM.

ELLIS, C. and SWANEY, M. W., *Soilless growth of plants*. 155 sid., 55 textfig., 3 färgpl. New York (Reinhold publishing corporation) 1938. Pris dollars 2: 75.

Två amerikanska kemister ha här åstadkommit en bok, vilken, samtidigt som den innehåller en utmärkt redogörelse över olika metoder för odling av

växter med artificiell tillförsel av näring, utgör en njutbar populär framställning av ett botaniskt forskningsområde, som man näppeligen väntat sig skulle få sådan praktisk betydelse. Här beskrives olika näringlösningar, vattenkulturmетодer samt odlingsanordningar i sand och aska. Man får också en god inblick i den praktiska tillämpningen härav; i mindre skala vid blomster- och grönsaksodling i hemmet samt i större skala för kommersiella syften. Ett kapitel behandlar växthormonernas näringfysiologiska roll, colchicinpåverkan m. m. Dessutom finnes en sammanställning av beprövade näringlösningar, vilka kommit till användning vid kända odlings- och förädlingsanstalter i Amerika. Boken har ett synnerligen smakfullt utförande och innehåller ett flertal goda illustrationer. Att beklaga är endast, att ej någon växtfysiolog fått granska manuskriptet och därmed undanröjt flera smärre oriktigheter i framställningen.

GEORG BORGSTRÖM.

NICOL, HUGH, *Plant growth substances. Their chemistry and application, with special reference to synthetics.* London (Leonard Hill Ltd) 1938. 108 sid. 6 fig. Pris 3 sh. 6 d.

Genom tillväxtforskingen ha med ens vissa grupper av kemiska ämnen, vilka i sina fysiologiska verkningar likna auxinerna, blivit högaktuella. Det gäller i främsta rummet homologer till heterauxin (indolylättisyra) och därmed närsbesläktade ämnen. NICOL, som är bakteriolog vid Rothamsteds försöksstation, lämnar här en redogörelse för dessa ämnen upptäckt, kemiska struktur och syntes och ger en kort översikt i populär form över deras användning och fysiologiska betydelse. Vissa av bokens kapitel tyngas av alltför många kemiska detaljfakta. Önskvärt hade också varit, att författarens hormonbegrepp reviderats i ljuset av senaste decenniets rön. Någon klar definitionsmässig gräns går ej längre att uppdraga mellan vitaminer och hormoner.

Även om framställningen ter sig heterogen — den utgör en serie artiklar i facktidskrifter — ger den en koncis bild av ett modernt och omfattande forskningsgebit och rekommenderas till envar, som önskar ett snabbreportage.

GEORG BORGSTRÖM.

Annales bryologici. A year-book devoted to the study of mosses and hepaticas. Edited by FR. VERDOORN. Vol. IX (1936), 160 s. Vol. X (1937), 160 s. Vol. XI (1938), 160 s. Leiden (Chronica Botanica Co.) 1937—38.

Av årsboken *Annales bryologici* har hittills utkommit 11 volymer, vol. I—IV med var sitt supplement. *Annales* avser liksom utgivarens *Manual of bryology* en allsidig behandling av bryologin och ett främjande av det internationella bryologiska samarbetet.

Av de tre volymer, som härmed blir föremål för anmälhan, inledes vol. IX med en orientering av H. DIXON över den planerade nya *Index bryologicus*, en efterföljare till PARIS' bekanta arbete. A. LE ROY ANDREWS, som studerat WARNSTORFS *Sphagnum*-herbarium i Berlin, kommer till slutsatsen, att släktet *Sphagnum* knappast kan uppskattas till mer än 100 arter. WARNSTORFS *Sphagnologia universalis* (1911) upptar 342 arter, och åtskilliga nya arter har beskrivits senare. P. W. RICHARDS publicerar en kollektion mossor från Azo-

rerna. Släktena *Drepanolejeunea*, *Radula* och *Taxilejeunea* är föremål för bearbetning av resp. TH. HERZOG, H. CASTLE och H. EIFRIG. G. CHALAUD redogör för giftverkan av nickel- och koboltklorur på groddknopparnas groning hos *Lunularia cruciata*.

I en redaktionell artikel i vol. II påtalas vissa mindre önskvärda förhållanden inom nutida japansk bryologi. H. BUCH, AL. W. EVANS & FR. VERDOORN lämnar en preliminär lista över de europeiska och nordamerikanska levermossorna. Av allmänt intresse är W. DEGENKOLBES på egna anatomiska och morfologiska undersökningar grundade översikt av levermossornas groddknoppar. CORDAS sällsynta Genera hepaticarum återfinnes i faksimiltryck.

Vol. XI, som tillägnats den kände hepatikologen A. W. EVANS på hans sjuttioårsdag, innehåller 27 originaluppsatser. Det största intresset tilldrar sig MARTHE ERNST-SCHWARZENBACHS förelöpande meddelande »Dimorphismus der Sporen und Zwergmännchenproblem in der Laubmoosgattung *Macromitrium*». Av innehållet i övrigt märkes P. ALLORGES & HERMAN PERSSONS bidrag om levermossfloran på Azorerna, N. ARNAUDOWS uppsats om med konst framställda ändringar hos mossperistomet, G. GAMS' studie över utbredning och släktskapsförhållanden hos några europeiska *Marchantiales* och V. SCHIFFNERS påbörjade monografi över levermossläktet *Cyathodium*.

Årsboken är rikt illustrerad och innehåller en välunderrättad notisavdelning. Redaktionskommittén, E. B. BARTRAM, H. BUCH, G. CHALAUD AL. W. EVANS, TH. HERZOG, F. KOPPE, P. W. RICHARDS, V. SCHIFFNER och F. STEERE, är en god borgen för att arbetet hålls på ett högt plan och kan rekommenderas till varje bryolog, som har intresse av den allmänna utvecklingen i facket.

ARNE HÄSSLER.

Manual of pteridology edited by FR. VERDOORN. XV+640 s. The Hague (Martinus Nijhoff) 1938.

Den 1932 av FR. VERDOORN under medverkan av ett flertal specialister utgivna Manual of bryology, vilken av fackmännen fick ett gynnsamt mottagande, har efterträts av ett motsvarande arbete över kärlkryptogamerna. Som utgivaren framhåller i en kort introduktion var intresset hos äldre systematiker i stort sett begränsat till växternas morfologi, anatomi, geografiska utbredning och ekonomiska betydelse. Numera är kännedom om experimentell morfologi, cytologi, ekologi och allmän biologi nödvändig förutsättning för systematiska utredningar.

Den digra handboken gör ingalunda anspråk på att vara en uttömmande monografi. Däremot har utgivaren instruerat medarbetarna att ägna vederbörlig uppmärksamhet åt nyare idéer på pteridofytforskningens område.

Ett referat skulle ta för stort utrymme. Listan av medarbetare ger emellertid en uppfattning om arbetets gedigenhet och allsidiga karaktär: IRMA ANDERSSON-KOTTÖ (genetik), LENETTE ROGERS ATKINSON (cytologi), H. BURGEFF (mykorrhiza), H. G. DU BUY & E. L. NUERNBERGK (tillväxt och rörelse), C. CHRISTENSEN (*Filicineae*), W. M. DOCTERS VAN LEEUWEN (zoocecidier), W. DÖPP (karyologi), H. GAMS (extratropiska arters ekologi), MARY J. F. GREGOR (parasitsvampar), MAX HIRMER (fossila arters geografiska utbredning, *Psilotinae*, *Articulatae*, *Pteridophyta incertae sedis*), R. E. HOLTTUM (tropiska

arters ekologi), R. KRÄUSEL (*Psilophytinae*), J. WALTON & A. H. G. ALSTON (*Lycopodinae*), KARL WETZEL (kemi och ämnesomsättning), HUBERT WINKLER (recenta arters geografiska utbredning) och W. ZIMMERMANN (fylogeni). Förordet har till författare F. O. BOWER.

VERDOORNS översikt bör stå som förebild för välskrivna och användbara vetenskapliga handböcker över de olika växtgrupperna. För pteridofytforskan är den oumbärlig.

ARNE HÄSSLER.

LUNDIN, P. E., Bidrag till kännedomen om Västervikstraktens kärlväxter. (Lokaler och frekvensuppgifter). Andra uppl. Tryckt som manuskript i 100 numrerade exemplar. 32 s. Göteborg 1936.

Uppgifterna i föreliggande arbete grundar sig på förf:s egena iakttagelser under åren 1890—97 och 1925—31. Under den första perioden åtnjöt förf. fördelen av att få medfölja den kände västerviksbotanisten fil. dr A. A. W. LUND på hans exkursioner i trakten.

Av de kritiska släktena är släktet *Hieracium* särskilt utförligt behandlat. I övrigt är för de sällsyntaste arterna resp. fyndorter angivna. Sett ut från den moderna floristiska växtgeografin hade emellertid specificerade lokaluppgifter för ett betydligt större antal arter varit på sin plats. Beträffande förekomsten av en del ruderatväxter göres jämförelser mellan de två ovan nämnda tidsavsnitten.

ARNE HÄSSLER.

LANGE, TH., Jämtlands kärlväxtflora. Acta botanica fennica 21 edidit Societas pro fauna et flora fennica. 204 s. Helsingforsiae 1938.

Förf. har förut i denna tidskrift (1935, s. 17—59) meddelat analyser av Jämtlands sydskandinaviska floraelement och ständortsanteckningar från landskapets sydberg.

I föreliggande arbetes början lämnas en historik över Jämtlands botaniska utforskande. P. OLSSONS växtförteckning över Jämtland (1885) utsattes på sin tid för kritik, då OLSSON visat alltför stor godtrogenhet mot sina meddelare, som i vissa fall (läroverkslärjungar) torde ha lämnat medvetet felaktiga uppgifter. Studier av LANGE m. fl. har emellertid visat, att de flesta uppgifterna hos OLSSON troligen är fullt korrekta.

Efter ett kapitel om naturförhållanden med avsnitt för topografi, berggrund och jordarter, klimat och fenologi presenteras provinsens med de geologiska huvudområdena sammanfallande vegetationsområden, fjällområdet (med regio silvatica, regio subalpina och regio alpina), silurområdet och ursbergsområdet (de två sistnämnda praktiskt taget endast med regio silvatica).

Lokal- och litteraturförteckningen är utförliga och mönstergillt utarbetade. Arbetets värde förhöjes genom prickkortar över 124 arters utbredning i Jämtland samt en större karta med utsatta sockennamn och sockengränsar.

ARNE HÄSSLER.