

## Sexuelle Fortpflanzung bei der braunen Krustenalge *Pseudolithoderma extensum*

Akira F. Peters

*Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation;  
D-2192 Helgoland, Bundesrepublik Deutschland\**

**ABSTRACT:** Sexual reproduction in the crustose brown alga *Pseudolithoderma extensum*. Reproduction was studied in *Pseudolithoderma extensum* (Crouan et Crouan) Lund (Lithodermataceae, Phaeophyceae) from Helgoland. Both gametophytes and sporophytes are crustose. Fertile gametophytes were found in nature in January and February. They released motile isogametes from plurilocular gametangia, each gamete leaving its locule through a separate opening. Plasmogamy was observed directly under the microscope. In laboratory culture, zygotes developed to crustose thalli, whereas unfused gametes died soon after germination. Sporophytes were found in nature with fertile unilocular sporangia in March. In culture, zoospores released from these sporangia also developed to crusts. Kuckuck's observation at the beginning of the century (1912a) that *P. extensum* exhibits an alternation of isomorphic generations and isogamy is thus confirmed.

### EINLEITUNG

Die krustenförmige Braunalge *Pseudolithoderma extensum* (Crouan et Crouan) Lund ist eine Bewohnerin des Sublitorals. Sie kommt erst in einigen Metern Tiefe vor und geht bis an die untere Grenze der euphotischen Zone. Kuckuck (1912a) fand sie bei Helgoland in 3–15 m Tiefe.

*P. extensum* ist in den arktischen und kalt-temperierten Bereichen des Nordatlantik beheimatet. Ihre südliche Verbreitungsgrenze liegt auf der europäischen Seite in der Bretagne, auf der amerikanischen Seite in Massachusetts. Im Norden ist sie von Nordnorwegen über Spitzbergen und Grönland bis zur kanadischen Arktis anzutreffen (South & Tittley, 1986). Neben *P. extensum* sind noch acht Arten der Gattung *Pseudolithoderma* beschrieben. *P. paradoxum* Sears et Wilce, *P. roscoffense* Loiseaux und *P. rosenvingii* (Waern) Lund kommen ausschließlich im Nordatlantik vor (South & Tittley, 1986). *P. subextensum* (Waern) Yoneshigue wurde zusätzlich in Japan gefunden (Tanaka & Chihara, 1981; South & Tittley, 1986) und ist als *P. subextensum* var. *intermedia* Rays et Dor auch aus dem Roten Meer bekannt (Rays & Dor, 1963). Weitere Arten sind *P. adriaticum* (Hauck) Verlaque aus dem Mittelmeer (Verlaque, 1988), *P. nigra* Hollenberg aus Kalifornien (Hollenberg, 1969), *P. moreirae* Yoneshigue et Boudouresque aus Brasi-

---

\* Privatanschrift: Humboldtstr. 13, D-3107 Hambühren  
Anschrift bis Ende 1989: Instituto de Botánica, Universidad Austral de Chile, Cas. 567, Valdivia, Chile

lien (Yoneshigue, 1985) und *P. australis* Womersley von der Südküste Australiens (Womersley, 1987).

Bereits Anfang des Jahrhunderts (1912a) beobachtete Kuckuck bei *P. extensum* von Helgoland sexuelle Fortpflanzung. Im Winter gedrehte Krusten besaßen entweder plurilokuläre Gametangien, die Isogameten entließen, oder sie hatten unilokuläre Sporangien. Kuckuck dokumentierte mit Zeichnungen die Struktur der terminalen plurilokulären Gametangien, deren Gameten durch schräge Wände voneinander getrennt sind und durch jeweils eigene Austrittsöffnungen entlassen werden. Er belegte die von ihm wiederholt beobachtete Verschmelzung von Gameten und verfolgte die Entwicklung von Zygoten über mehrere Wochen. Schwärmen und Keimung von Zoosporen aus unilokulären Sporangien beobachtete er nicht.

Die Beobachtungen von Kuckuck gerieten später in Vergessenheit. So wurden sie etwa in Sears & Wilce (1973) und Fletcher (1978) nicht mehr erwähnt. Kulturstudien, ausgehend von Plurisporen von *P. roscoffense* (Loiseaux, 1968; Fletcher, 1978), zeigten einen "direkten" Entwicklungsgang, d. h. ohne Sexualität und Generationswechsel. Kuckuck war es in Kultur nicht gelungen, aus Zygoten von *P. extensum* fertile Sporophyten mit unilokulären Sporangien heranzuziehen, und zusätzliche Befunde, etwa Chromosomenzahlen, fehlen bislang. Obwohl die Art durchaus nicht selten ist (Fletcher, 1978), sind Kuckucks Untersuchungen bisher nicht wiederholt worden. Erneute Studien von *P. extensum* waren daher notwendig, um seine inzwischen angezweifelte Ergebnisse (Fletcher, 1987, p. 84) zu überprüfen.

#### MATERIAL UND METHODE

Von November 1986 bis März 1987 wurde *P. extensum* nördlich der Jugendherberge Helgoland aus 4–15 m Tiefe wiederholt durch Taucher oder Dredschon gesammelt. Von fertilen Thalli wurden Kulturen isoliert. Dazu wurden kleine Thallusfragmente (Würfel mit weniger als 1 mm Kantenlänge) in Hängetropfen gebracht. Die festgesetzten Zoiden wurden mehrfach mit Kulturmedium (Provasoli-ES, nach Starr & Zeikus, 1987) abgespült und auf ihrem Substrat (Deckglas) in Petrischalen überführt. Auf diese Weise waren zumindest einzelne Isolate von Anfang an ohne jegliche Kontamination durch Diatomeen oder andere Algen. Die sauberen Isolate wurden auf ihrem Substrat weiterkultiviert. Beleuchtung der Kulturen erfolgte mit Weißlicht aus Leuchtstoffröhren der Typen Osram 19 und 25. Entsprechend dem sublitoralen Vorkommen von *P. extensum* wurden die Kulturen in gedämpftem Licht (ca.  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) gehalten, in fünf verschiedenen Bedingungen: 5°C 10:14 h (Kurztag), 5°C 16:8 h (Langtag), 10°C 10:14 h, 10°C 16:8 h, 15°C 14:10 h. Die Temperaturen variierten um  $\pm 1^\circ\text{C}$ .

#### ERGEBNISSE

Nach Kuckuck (1912a) bevorzugt *P. extensum* bei Helgoland Feuerstein als Substrat. Diese Beobachtung konnte ich nicht bestätigen, da die Krusten in meinen Proben häufiger auf Buntsandstein vorkamen. Die Art war auch nicht so dominant, wie von Kuckuck angegeben, und kam fast immer zusammen mit anderen lithophytischen Krusten [*Lithothamnion sonderi* Hauck, *Phymatolithon laevigatum* (Foslie) Foslie, *P. polymorphum* (L.) Foslie, *Peyssonnelia dubyi* Crouan fr.] vor. Von letzterer ist sie in

feuchtem Zustand mit bloßem Auge kaum zu unterscheiden. Beide Arten sind dünne, feste, schwarzbraune Krusten. Getrocknet behält *Pseudolithoderma extensum* ihre schwärzliche Farbe bei, während *Peyssonnelia dubyi* dunkelrot wird. Die Krusten von *Pseudolithoderma extensum* haben einen Durchmesser von wenigen mm bis mehreren cm. In meinen Proben wurden stets nur wenige fertile Exemplare unter zahlreichen vegetativen Thalli gefunden.

### Plurilokuläre Gametangien

Eine Kruste mit unreifen plurilokulären Zoidangien wurde am 6. 1. 87 gedredst. Von einem aus Substrat geschmiegtten Basallager erhoben sich aufrechte Filamente aus rechteckigen Zellen, die jeweils zahlreiche Plastiden ohne Pyrenoide enthielten. Die Filamente schlossen fest aneinander und ließen sich auch im Quetschpräparat nicht voneinander trennen. Jeder aufrechte Faden besaß ein terminales, 20–30  $\mu\text{m}$  langes, 8–10  $\mu\text{m}$  breites Zoidangium, über dem sich eine bis zu 10  $\mu\text{m}$  dicke Kutikularschicht befand (Abb. 1). Der Sorus war im Längsschnitt als weniger pigmentiertes Band oberhalb des vegetativen Thallus zu erkennen. Phaeophyceenhaare besaß die Alge nicht.

Am 3. 2. 87 wurden etwa 20 mit *P. extensum* bewachsene Steine gedredst. Auf einem fand sich ein Exemplar mit fertilen plurilokulären Zoidangien. Die terminale Kutikularschicht war nicht mehr vorhanden, und deutlich waren die zylindrischen bis keulenförmigen Zoidangien mit bis zu 8 Schwärmern zu erkennen (Abb. 2, 3). In einen Hängetropfen bei Raumtemperatur (15°C) gebrachtes Material der fertilen Kruste entließ zahlreiche Schwärmer. Jeder Schwärmer besaß eine separate Austrittsöffnung. In mehreren Fällen wurde beobachtet, daß einzelne Zoiden nicht entlassen wurden, während darunterliegende Schwärmer normal ihren Lokulus verließen (Abb. 4). Entleerte Zoidangien zeigten die schräge Anordnung der die Kammern trennenden Wände (Abb. 4, 5).

### Fusion von Gameten

Die Zoiden waren etwa  $6 \times 4 \mu\text{m}$  groß, besaßen eine längere Vorder- und eine kürzere Hintergeißel, einen bis zwei Plastiden und einen Augenfleck. Wenige Minuten nach Anfertigung des Hängetropfens ließen sich die ersten Schwärmer am Tropfenrand nieder und wurden von hinzukommenden weiteren Schwärmern befruchtet. Der Befruchtungsvorgang lief ab wie bei isogamen Braunalgen üblich und seit 1881 (Bertold) wiederholt beschrieben. Zwischen weiblichen (sich niederlassenden) und männlichen (befruchtenden) Gameten waren keinerlei morphologische oder Größenunterschiede festzustellen.

### Entwicklung der Zygoten

Ein Deckglas mit zahlreichen zygoten und nicht fusionierten Gameten wurde in 5°C im Kurztag kultiviert. Die Entwicklung der Keimlinge ging sehr langsam vor sich. Bis zum 4. Tag verblieben die Zygoten als abgerundete Zellen (Abb. 6). Danach entwickelten sie auf einer Seite der Zelle einen Keimschlauch (Abb. 7). Die erste Teilung fand nach dem 7. Tag statt und separierte den keulenförmigen Keimschlauch, dessen Spitze von mehreren Plastiden angefüllt war, von der Embryospore (Abb. 8 zeigt einen ungewöhn-

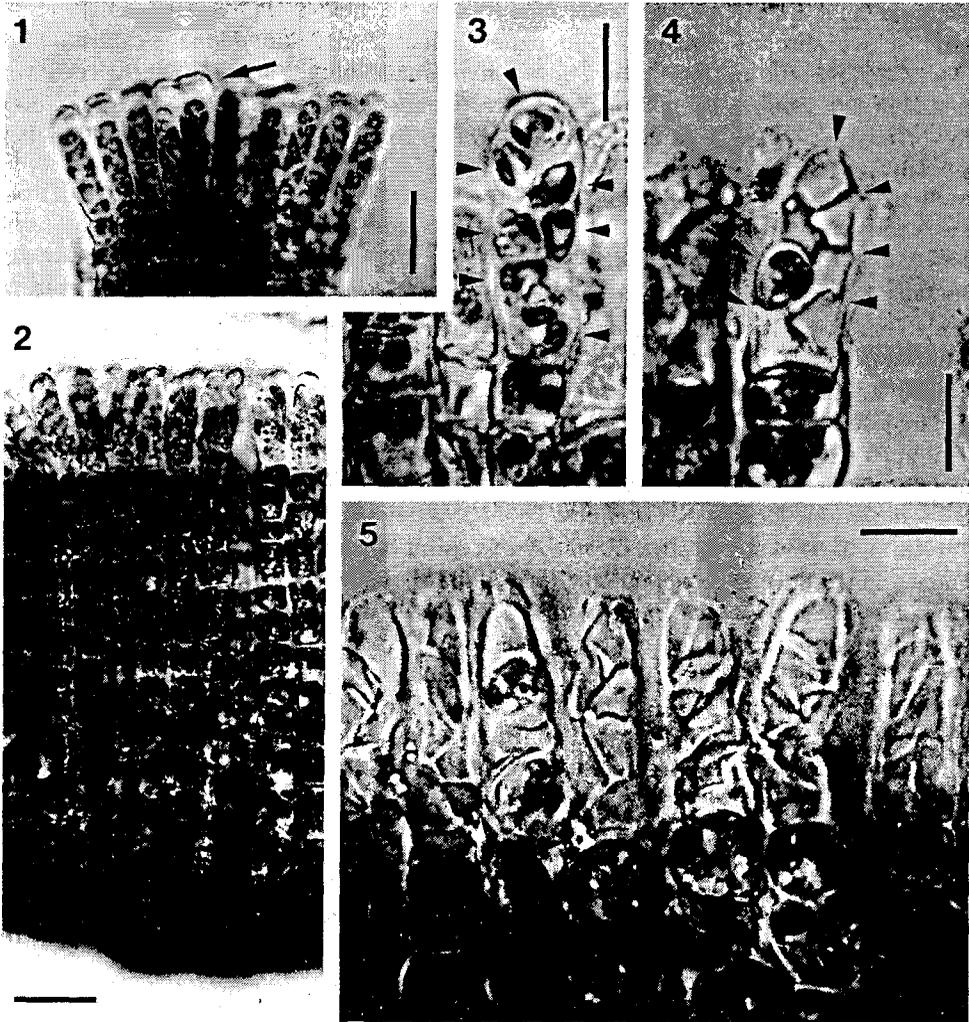


Abb. 1–5. *Pseudolithoderma extensum*. Feldmaterial: fertile Gametophyten. Abb. 1. Handschnitt durch einen unreifen Thallus. Die terminalen plurilokulären Gametangien sind noch von einer Kutikularschicht (Pfeil) überlagert. Meßstrecke = 20  $\mu\text{m}$ . Abb. 2. Handschnitt durch einen fertilen Thallus mit mehrschichtigem Lager aus vegetativen, quader- bis würfelförmigen Zellen und Gametangiensusus. Meßstrecke = 20  $\mu\text{m}$ . Abb. 3. Einzelnes Gametangium, sieben Gameten sichtbar (Pfeilspitzen). Meßstrecke = 10  $\mu\text{m}$ . Abb. 4. Entleertes Gametangium. Ein Gamet (Pfeil) hat seinen Lokulus nicht verlassen. Austrittsöffnungen der anderen Gameten (Pfeilspitzen) und schräge Wände sichtbar. Meßstrecke = 10  $\mu\text{m}$ . Abb. 5. Entleerter Gametangiensusus. Meßstrecke = 10  $\mu\text{m}$

lich langen Keimling dieses Stadiums). Der Keimschlauch entwickelte sich nun zu einer gelappten Scheibe, von der durch eine zweite, diesmal schräge Teilung ein Teil abgetrennt wurde. Die zwei so entstandenen Zellen teilten sich in derselben Weise weiter, so daß nach 4 Wochen die größten Keimlinge 5 Zellen besaßen. Die junge Scheibe war mit einer dünnen Kutikularschicht versehen (Abb. 9). Nach 5 Wochen waren die Zygoten-

keimlinge auf eine Größe von 8, nach sechs Wochen auf 15 Zellen herangewachsen (Abb. 10). Die Embryospore spielte bei der Vergrößerung der Scheibe keine Rolle (Abb. 9, 10).

Nicht alle Zygoten bildeten sofort scheibenförmige Thalli aus. In einzelnen Fällen wuchs der Keimschlauch in die Länge und bildete einen niederliegenden Faden von 10  $\mu\text{m}$  Durchmesser. Die Scheibe wurde dabei gar nicht oder erst nach mehreren Teilungen von der Apikalzelle gebildet.

Einzelne festgesetzte Gameten, die nicht an Befruchtungen beteiligt waren, entwickelten sich anfangs in der gleichen Weise wie Zygoten, jedoch langsamer, und blieben im Wachstum deutlich hinter den Zygotenkeimlingen zurück. Nach zwei Monaten waren fast alle abgestorben (Abb. 11, 12).

### Unilokuläre Sporangien

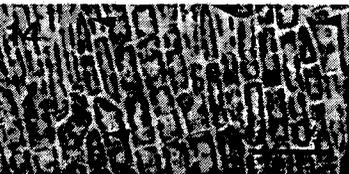
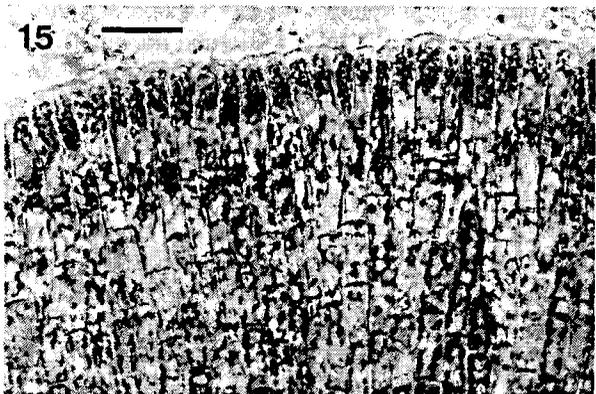
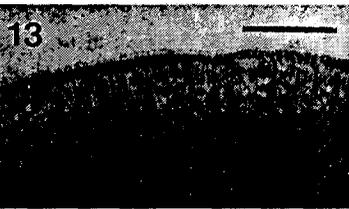
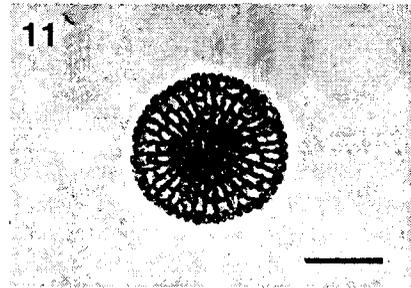
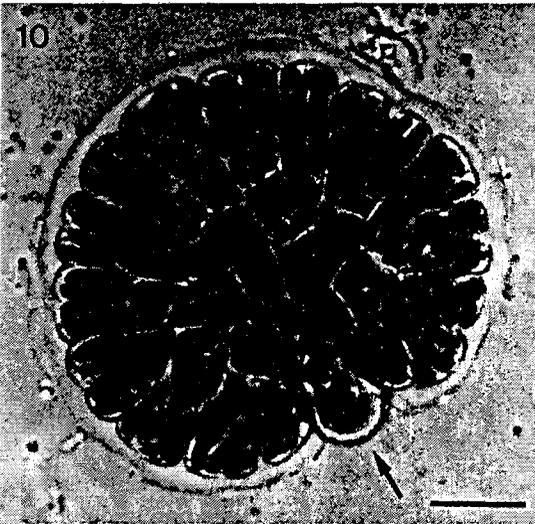
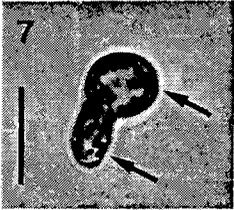
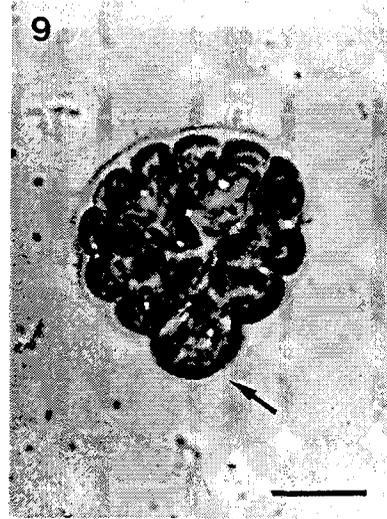
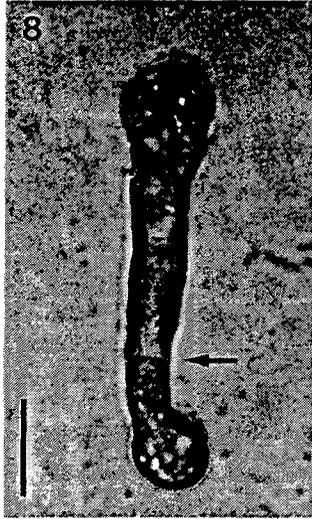
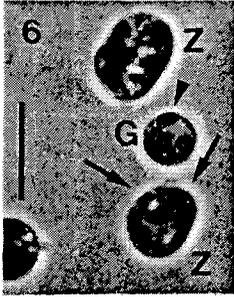
Unter mehreren am 4. und 20. 3. 87 gesammelten Exemplaren von *P. extensum* befanden sich zwei mit reifen unilokulären Sporangien (Abb. 16). Die ovalen bis globulären Sporangien (15  $\times$  20  $\mu\text{m}$ ) befanden sich terminal auf den aufrechten Thallusfilamenten (Abb. 17). In ihrem vegetativen Teil glichen die Thalli völlig den im Februar gesammelten Gametophyten.

### Zoosporen

Jedes unilokuläre Sporangium enthielt mehrere kleine (5  $\times$  3  $\mu\text{m}$ ), heterokont begeißelte Zoiden mit je 1–2 Plastiden und einem Augenfleck. Entsprechend der geringen Ausmaße der Sporangien war die Anzahl der Schwärmer pro Sporangium nicht groß. In einem Fall wurden wenig über 10 Augenflecke in einem Sporangium gezählt. Die Schwärmer ließen sich nach mehreren Stunden ohne Fusionen nieder (Abb. 18) und wurden wie die Zygotenkeimlinge auf ihrem Substrat kultiviert. Nach einer Woche hatten sie einen Keimschlauch gebildet, nach 10 Tagen fand die erste Zellteilung statt, bei der der keulig bis lappig werdende Keimschlauch von der Embryospore abgetrennt wurde. Auch in diesem Fall behielt die Embryospore dabei ihren Zellinhalt (Abb. 19, 20). Die Bildung von scheibenförmigen Thalli verlief wie bei Zygotenkeimlingen, und nach 4 Wochen besaßen die größten Thalli 5 Zellen. Auch bei Keimlingen aus Unisporen kam es häufig vor, daß sich nicht Scheiben, sondern unverzweigte Filamente bildeten.

Kulturen mit Keimlingen aus Zoosporen wurden in verschiedene Kulturbedingungen gebracht. Sie überlebten überall und wuchsen am schnellsten in 15°C. Kulturen, die aus 15°C (LT) in winterliche Bedingungen bei 5 und 10°C (KT) gestellt wurden, hatten nach einem Monat noch keine Fortpflanzungsorgane gebildet. Kulturen von Sporophyten, ausgehend von Zygoten, blieben ebenfalls rein vegetativ.

Auch in Kultur glichen sich die vegetativen Thalli von Gametophyten und Sporophyten. Verbreiterung der Scheibe wurde durch schräge Teilungen der Randzellen erreicht. Die Randzellen waren etwa 6  $\mu\text{m}$  breit und 20–30  $\mu\text{m}$  lang, besaßen eine mit Plastiden gefüllte Distal- und eine schwächer pigmentierte Proximalregion (Abb. 13, 15, 22). Zum Zentrum hin folgte die sich nicht mehr vertikal teilende basale Zelllage der Kruste, deren Zellen wegen der dichten Ausstattung mit Plastiden kräftig gefärbt waren. Auf jeder Basalzelle bildete sich ein aufrechter Faden aus mehreren rechteckigen Zellen. Die zahlreichen scheibenförmigen Plastiden jeder Zelle waren entlang der oberen Zellwand



angeordnet. Die Apikalzellen der aufrechten Filamente ähnelten den Randzellen der Basalscheibe. Auch mit der Vergrößerung des scheibenförmigen Thallus hörten die Randzellen nicht auf, Laterale zu bilden. Zur Kompensierung stellten einzelne Randzellen ihr Wachstum ein, so daß von unten gesehen die Scheibe aus zahlreichen radialen Filamenten bestand, von denen einige innerhalb des Thallus ein Ende fanden (Abb. 14), während andere erst in einer Randzelle aufhörten (Abb. 15). Stießen zwei Krusten aneinander (Abb. 23), so wuchsen sie nicht übereinander, sondern die Randzellen beider Thalli stellten ihre Teilungsaktivität ein.

#### DISKUSSION

Die Ergebnisse von Kuckuck (1912a) zur sexuellen Fortpflanzung von *Pseudolithoderma extensum* wurden mit dieser Studie in wichtigen Einzelheiten bestätigt. Der Entwicklungsgang der Art ist demnach charakterisiert durch die Aufeinanderfolge zweier isomorpher Generationen. Die offenbar obligate sexuelle Fortpflanzung erfolgt durch Isogameten. Bei Helgoland findet sie im Winter, etwa ab der Jahreswende, statt. Etwas später, im Spätwinter, werden von Sporophyten Zoosporen entlassen. Die geringe Wachstumsgeschwindigkeit in Kultur macht es wahrscheinlich, daß diese fertilen Sporophyten nicht aus Zygoten desselben Winters hervorgegangen sind. Sie sind vermutlich mindestens ein Jahr alt. Auch in meinen Kulturen konnten die gekeimten Sporophyten und Gametophyten nicht zur Reife gebracht werden. Es ist daher nicht auszuschließen, daß die beiden Generationen sich auch unabhängig voneinander direkt vermehren können.

Das langsame Wachstum in Kultur (nach 4 Monaten hatten Einzelsporophyten nicht mehr als 2 mm, Gametophyten nicht mehr als 3 mm Durchmesser erreicht) läßt es fraglich erscheinen, ob in der Natur gefundene Krusten von *P. extensum*, die z. T. ganze Steine überziehen, Einzelthalli sind oder als zahlreiche miteinander verwachsene Individuen angesehen werden müssen. Der an Kuckucks und meinem Freilandmaterial gefundene Anschein von Monözie ist aus diesem Grunde nicht beweiskräftig.

Die Systematik krustenförmiger Braunalgen ist bislang unbefriedigend. Vermutlich haben sich in verschiedenen Gruppen der Phaeophyceae morphologisch übereinstimmende Arten als Anpassung an spezielle Umweltverhältnisse gebildet, so daß eine Zusammenfassung aller braunen Krusten in einer Ordnung oder Familie die genealogi-

---

Abb. 6–15. *Pseudolithoderma extensum*. Aufzucht von Zygoten in Kultur. Abb. 6. Zwei Zygoten (Z) und ein festgesetzter unverschmolzener Gamet (G). In diesem ist ein Augenfleck (Pfeilspitze), in einer Zygote zwei Augenflecke (Pfeile) zu erkennen. Meßstrecke = 10 µm. Abb. 7. Keimende Zygote, 7 Tage nach ihrer Entstehung, mit zwei Augenflecken (Pfeile). Meßstrecke = 10 µm. Abb. 8. Keimling, nach der ersten Teilung (Pfeil). Meßstrecke = 10 µm. Abb. 9. Keimling, 4 Wochen alt. Die Ausgangszelle (Pfeil) ist noch sichtbar. Meßstrecke = 10 µm. Abb. 10. Keimling, 6 Wochen alt, Ausgangszelle (Pfeil) und die die gesamte Scheibe umgebende Kutikularschicht zu erkennen. Meßstrecke = 10 µm. Abb. 11. Zygotenkeimling, 6 Wochen alt. Meßstrecke = 50 µm. Abb. 12. Keimlinge aus festgesetzten unverschmolzenen Gameten, aus derselben Kultur wie der Zygotenkeimling in Abb. 11. Meßstrecke = 50 µm. Abb. 13. Rand einer 4 Monate alten Kruste. Meßstrecke = 100 µm. Abb. 14. Dieselbe Kruste, Basallager, von unten gesehen. Innerhalb des Thallus endende Filamente durch Pfeilspitzen markiert. Meßstrecke = 20 µm. Abb. 15. Dieselbe Kruste, Rand. Meßstrecke = 20 µm

16

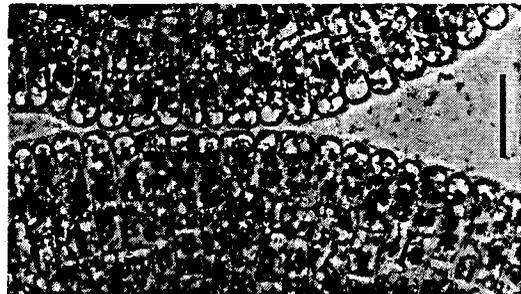
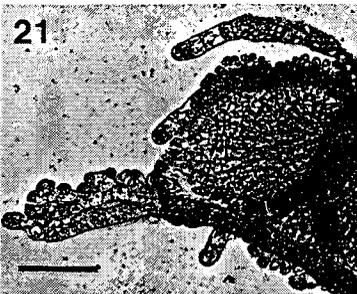
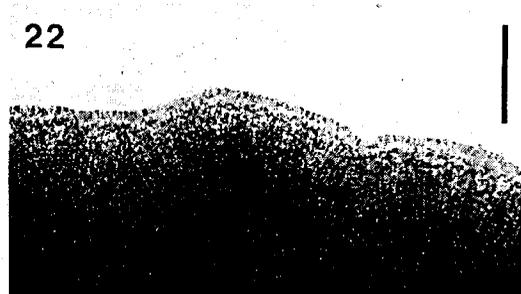
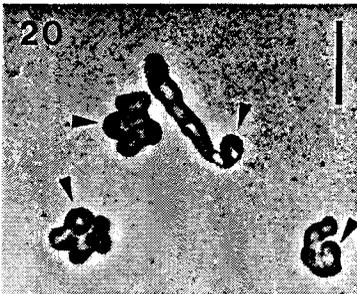
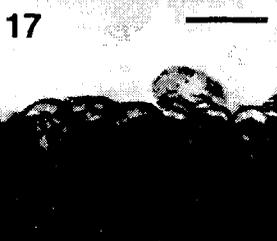


Abb. 16–23. *Pseudolithoderma extensum*. Fertiler Sporophyt aus Freiland und Aufzucht von Unisporen. Abb. 16. Handschnitt durch fertilen Sporophyten mit Sorus aus uniloculären Sporangien. Meßstrecke = 50  $\mu$ m. Abb. 17. Uniloculäre Sporangien. Meßstrecke = 20  $\mu$ m. Abb. 18. Niedergelassene Zoospore mit Augenfleck (Pfeil). Meßstrecke = 10  $\mu$ m. Abb. 19. Keimende Zoospore, 2 Wochen alt. Meßstrecke = 10  $\mu$ m. Abb. 20. Keimende Zoosporen, 3 Wochen alt. Ausgangszellen (Pfeilspitzen) nicht entleert. Meßstrecke = 20  $\mu$ m. Abb. 21. Gametophyten in Kultur, mit krusten- und fadenförmigem Wachstum. Meßstrecke = 50  $\mu$ m. Abb. 22. Thallusrand eines 4 Monate alten Gametophyten. Meßstrecke = 100  $\mu$ m. Abb. 23. Zwei Krusten berühren einander. Die Kutikularschichten sind verschmolzen. Meßstrecke = 20  $\mu$ m

schen Verwandtschaftsverhältnisse nicht zum Ausdruck bringt. Die Problematik der Taxonomie krustenförmiger Braunalgen und die erneute Anerkennung der Familie Lithodermataceae Hauck sind bei Fletcher (1987, p. 79) diskutiert.

Lebenszyklus, reproduktive Morphologie, ultrastrukturelle Merkmale und biochemische Eigenschaften müssen herangezogen werden, um die systematischen Beziehungen von Krustenalgen mit aufrechten Formen im Einzelfall aufzuklären. Die Bestätigung eines isomorphen Generationswechsels mit Sexualität und Isogamie bei *P. extensum* ist in diesem Zusammenhang von Bedeutung.

Die plurilokulären Gametangien von *P. extensum* mit schrägen Trennwänden zwischen den Gameten und separaten lateralen Austrittsöffnungen für jeden Schwärmer sind für Braunalgen ungewöhnlich (siehe Wynne, 1981, für eine Übersicht über Zoidangientypen bei Braunalgen). Die laterale Entlassung erscheint für eine Freisetzung von Schwärmern aus einem dichtgedrängten Sorus terminaler Gametangien wenig zweckmäßig. Die Gametangien von *P. extensum* sind deshalb vermutlich von einem anderen Zoidangientyp abgeleitet. Plurilokuläre Zoidangien der gleichen Morphologie sind innerhalb der Gattung *Pseudolithoderma* noch bei *P. subextensum* und *P. subextensum* var. *intermedia* vorhanden (Verlaque, 1988). Im Gegensatz dazu besitzen *P. adriaticum* (Verlaque, 1988), *P. nigra* (Hollenberg, 1969) und *P. roscoffense* (Loiseaux, 1968) mehrreihige plurilokuläre Zoidangien mit geraden Trennwänden. Bei *P. australis* sind die plurilokulären Zoidangien uniseriat mit geraden Querwänden (Womersley, 1987). Für keine dieser Arten ist beschrieben, ob die Zoiden, wie bei *P. extensum*, durch separate Öffnungen entlassen werden.

Außerhalb der Gattung *Pseudolithoderma* sind morphologisch an *P. extensum* erinnernde Gametangien von der ebenfalls von Kuckuck (1912b) untersuchten, anisogamen mediterranen Krustenalge *Nemoderma tingitanum* Schousboe bekannt. Eine Entlassung von Gameten aus ihren Lokuli durch individuelle Austrittsöffnungen findet sich auch bei Gameten in den Ordnungen Syringodermatales (Henry & Müller, 1983; Henry, 1984) und Tilopteridales (Kuhlenkamp & Müller, 1985), sowie bei den Desmarestiales, Sporocnales und Laminariales, deren Antheridien und Oogonien sich jedoch insgesamt stark von den Gametangien von *P. extensum* unterscheiden, selbst wenn die Gameten in Ausnahmefällen in Serien produziert werden (Wynne, 1981; Maier & Müller, 1982; Motomura et al., 1985; Henry, 1987a). Auch bei der antarktischen *Ascoseira mirabilis* Skottsberg (Ascoseirales) werden die jeweils 8 Gameten, die aus einer Mutterzelle hervorgehen, durch separate Poren entlassen (Clayton, 1987).

In der Ordnung Sphacelariales kommen neben plurilokulären Zoidangien des unter Braunalgen häufigsten Typs mit einer gemeinsamen apikalen Austrittsöffnung für alle Schwärmer (z. B. *Onslowia bahamensis* Henry; Henry, 1987b) auch plurilokuläre Gametangien vor, die ihre Schwärmer aus zahlreichen peripheren Öffnungen entlassen (z. B. *Sphacelaria rigidula* Kützing; van den Hoek & Flinterman, 1968). Einen ebensolchen Gametangientypus besitzt die Ordnung Cutleriales (La Claire & West, 1979; Wynne, 1981). Die Ähnlichkeit von *P. extensum* mit den Sphacelariales hatte bereits Reinke (1890) als Hinweis auf genealogische Verwandtschaft angesehen. Da die für Sphacelariales typische Eau-de-Javelle-Reaktion bei *P. extensum* jedoch negativ ausfiel, ordnete er die Art dieser Ordnung nicht direkt zu. In jüngster Zeit wird eine positive Eau-de-Javelle-Reaktion für die Klassifizierung in den Sphacelariales nicht mehr für notwendig gehalten (Henry, 1987b), und angesichts des isomorphen Generationswechsels und

apikalen (marginalen) Wachstums halte ich eine Einordnung von *P. extensum* bei den Sphacelariales für angebracht.

Pheromone spielen bei Braunalgen mit sexueller Fortpflanzung eine wichtige Rolle, um das Zusammentreffen der Gameten zu erleichtern. Systematische Studien an zahlreichen Vertretern verschiedener Ordnungen haben die Bedeutung der Braunalgenpheromone für eine Chemotaxonomie der Phaeophyceen belegt. So besitzen die Ordnungen Demarestiales, Sporochnales und Laminariales ein spezialisiertes System der Entlassung der männlichen Gameten, bei dem ein vom weiblichen Gameten abgegebenes Pheromon die Freisetzung der Spermatozoiden auslöst. In anderen Ordnungen bewirken Pheromone lediglich Attraktion der männlichen an die weiblichen Gameten (Maier & Müller, 1986). Ob *P. extensum* ein Sexualpheromon besitzt, ist bislang unbekannt. Mit den im Rahmen meiner Kulturstudien isolierten Gametophyten ergibt sich die Möglichkeit, dieser Frage gezielt nachzugehen.

*Danksagungen.* Für die Suche nach *P. extensum* im Sublitoral bei Helgoland danke ich der Tauchergruppe der Biologischen Anstalt Helgoland und der Besatzung des MB "Aade". Die Arbeit wurde mir durch ein Post-doc-Stipendium der Biologischen Anstalt Helgoland ermöglicht.

#### LITERATUR

- Berthold, G., 1881. Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. – Mitt. zool. Stn Neapel 2, 401–413.
- Clayton, M. N., 1987. Isogamy and a fucalean type of life history in the Antarctic brown alga *Ascoseira mirabilis* (Ascoseirales, Phaeophyta). – Botanica mar. 30, 447–454.
- Fletcher, R. L., 1978. Studies on the family Ralfsiaceae (Phaeophyceae) around the British Isles. In: Modern approaches to the taxonomy of red and brown algae. Ed. by D. E. G. Irvine & J. H. Price. Acad. Press, London, 371–398.
- Fletcher, R. L., 1987. Seaweeds of the British Isles. 3. Fucophyceae (Phaeophyceae) Part I. British Museum (National History), London, 359 pp.
- Henry, E. C., 1984. Syringodermatales ord. nov. and *Syringoderma floridana* sp. nov. (Phaeophyceae). – Phycologia 23, 419–426.
- Henry, E. C., 1987a. Primitive reproductive characters and a photoperiodic response in *Sacchorhiza dermatodea* (Laminariales, Phaeophyceae). – Br. phycol. J. 22, 23–31.
- Henry, E. C., 1987b. Morphology and life histories of *Onslowia bahamensis* sp. nov. and *Verosphacela ebrachia* gen. et sp. nov., with a reassessment of the Choristocarpaceae (Sphacelariales, Phaeophyceae). – Phycologia 26, 182–191.
- Henry, E. C. & Müller, D. G., 1983. Studies on the life history of *Syringoderma phinneyi* sp. nov. (Phaeophyceae). – Phycologia 22, 387–393.
- Hoek, C. van den & Flinterman, A., 1968. The life history of *Sphacelaria furcigera* Kuetz. (Phaeophyceae). – Blumea 16, 193–242.
- Hollenberg, G. J., 1969. An account of the Ralfsiaceae (Phaeophyta) of California. – J. Phycol. 5, 290–301.
- Kuckuck, P., 1912a. Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. 11. Die Fortpflanzung der Phaeosporeen. 5. *Lithoderma fatiscens*. – Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland) 5, 167–176.
- Kuckuck, P., 1912b. Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. 10. Neue Untersuchungen über *Nemoderma Schousboe*. – Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland) 5, 117–154.
- La Claire II, J. W. & West, J. A., 1979. Light- and electron-microscopic studies of growth and reproduction in *Cutleria* (Phaeophyta). II. Gametogenesis in the male plant of *C. hancockii*. – Protoplasma 101, 247–267.
- Loiseaux, S., 1968. Recherches sur les cycles de développement des Myrionematacées (Phéophycées). III. Tribu de Ralfsiées. IV. Conclusions générales. – Rev. gén. Bot. 75, 295–318.

- Maier, I. & Müller, D. G., 1986. Sexual pheromones in algae. – Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 170, 145–175.
- Motomura, T., Kawaguchi, S. & Sakai, Y., 1985. Life history and ultrastructure of *Carpomitra cabreræ* (Clemente) Kützing (Phaeophyta, Sporochneales). – Jap. J. Phycol. 33, 23–31.
- Rays, T. & Dor, I., 1963. Nouvelle contribution à la connaissance des algues marines de la mer Rouge. – Bull. Sea Fish. Res. Stn Haifa 34, 11–42.
- Reinke, J., 1890. Übersicht der bekannten Sphacelariaceen. – Ber. dt. bot. Ges. 8, 201–215.
- Sears, J. R. & Wilce, R. T., 1973. Sublittoral benthic marine algae of southern Cape Cod and adjacent islands: *Pseudolithoderma paradoxum* sp. nov. (Ralfsiaceae, Ectocarpales). – Phycologia 12, 75–82.
- South, G. R. & Tittley, I. 1986. A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic Ocean. Huntsman Marine Laboratory & British Museum (Natural History), St Andrews & London, 76 pp.
- Starr, R. C. & Zeikus, J. A., 1987. UTEX – the culture collection of algae at the University of Texas at Austin. J. Phycol. 23, (Suppl.), 1–47.
- Tanaka, J. & Chihara, M., 1981. Taxonomic studies of the Japanese crustose brown algae (6). *Pseudolithoderma* (Lithodermataceae, Ralfsiales). – J. Jap. Bot. 56, 376–381.
- Verlaque, M., 1988. Végétation marine de la Corse (méditerranée). VII. Documents pour la flore des algues. – Botanica mar. 31, 187–194.
- Womersley, H. B. S., 1987. The marine benthic flora of southern Australia, Part II. South Australian Government Printing Division, Adelaide, 484 pp.
- Wynne, M. J., 1981. Phaeophyta: Morphology and classification. In: The biology of seaweeds. Ed. by C. S. Lobban & M. J. Wynne. Blackwell, Oxford, 52–85.
- Yoneshigue, Y., 1985. Taxonomie et écologie des algues marines dans la région de Cabo Frio (Rio de Janeiro, Brésil). Thesis, Université d'Aix-Marseille II, Faculté des Sciences de Luminy, 466 pp.