

K. I. Meyer:

Über das phylogenetische System der grünen Algen (*Chlorophycophyta*)

Wie Untersuchungen der letzten Jahrzehnte gezeigt haben, kann die Abteilungs der grünen Algen — *Chlorophycophyta* — vom phylogenetischen Standpunkt aus gesehen, nicht als Ganzes, nicht als eine Linie der evolutionären Entwicklung angesehen werden.

Noch im Jahr 1928 sprach V. V. MILLER in seinem Vortrag auf dem Unionkongress der Botaniker in Leningrad den äusserst interessanten Gedanken aus, dass die grünen Algen im Bereiche der Ordnungen *Volvocales*, *Protococcales* und *Ulotrichales* genetisch inhomogen seien. „In der Gruppe der *Chlorophyceae*“, sagte er „kommen unter den *Volvocales*, *Protococcales* und *Ulotrichales* eine Reihe von Formen vor, deren Zellbau sich durch das Vorhandensein eines zentralen Chromatophors mit dem Pyrenoid und einer seitlichen Lage des Kerns scharf von den anderen Vertretern dieser Gruppe unterscheidet.“ (V. V. MILLER, 1928, S. 156). Von eigenen Untersuchungen ausgehend, sowie auf Grund von Literaturangaben kam V. V. Miller zu der Meinung, dass all diese Formen genetisch miteinander verbunden seien, und er schlug vor, innerhalb der Gruppe der *Chlorophyceae* eine besondere Reihe aufzustellen, deren Vertreter sich durch eine axiale, zentrale Lage des Chromatophors in der Zelle auszeichnen, der vorwiegend massiv und mit einem zentralen Pyrenoid versehen ist und manchmal am Rande in einzelne Lappen zerfällt. Diese Reihe, die nach der Meinung von V. V. Miller eine selbständige phylogenetische Linie darstellt, nannte er *Centroplastae*. Die niederen Vertreter derselben sind bewegliche einzellige Formen, die höheren jedoch — mehrzellige.

Die Betrachtungen V. V. MILLERS wurden nicht weiter vertieft, weder in Arbeiten von ihm selbst, noch in Arbeiten anderer Algologen. Jedoch stellte N. N. VORONICHIN (1949), scheinbar unter dem Einfluss der Ideen V. V. Millers, in Bd. I. des Werkes „Süsswasserleben“ in dem Abschnitt „Algen“ (S. 430) eine besondere Klasse — die der *Centroplastineae* — auf, welcher er Algen mit zentralem Chromatophor, einem zentralen Pyrenoid und einem exzentrisch gelegenen Kern zuordnete. Er zählte hierzu die Gattungen *Borodinella*, *Nautococcus*, *Apiococcus*, *Prasiola*, *Pleurococcus*.

Es kann hinzugefügt werden, dass F. E. FRITSCH (1935), dem die Arbeit von V. V. Miller, welche in einer wenig verbreiteten Auflage erschienen war, unbekannt geblieben ist, in seiner Algologie bei der Beschreibung von *Prasiola* folgendes gesagt hat: „Forms with axile and more or less stellate chloroplasts are known both in *Volvocales* and *Chlorococcales*, and it is possible that they belong to a distinct, little developed series of which *Prasiola* represent the filamentous and thalloid differentiation.“ (S. 220, Bd. I.)

Somit hatten aufmerksam denkende Algologen den Gedanken sozusagen „im Gefühl“, dass die grünen Algen phylogenetisch nicht homogen sind.

Eine kritische Analyse der morphologischen Besonderheiten verschiedener Typen von Algen, die von mir unternommen worden ist, (MEYER 1951, 1952), hat die völlige Rechtmässigkeit des Gedankenganges von V. V. MILLER bewiesen und gezeigt, (1) dass Formen mit einem axial gelegenen zentralen *Chromatophor* auch unter anderen Typen von Algen vorkommen, also nicht nur unter den *Chlorophycophyta*, und (2) dass eine gewisse Gesetzmässigkeit in der Evolution des Zellbaus der Algen besteht. So zeigte die Analyse (K. I. MEYER, 1951) der Vertreter des Typs *Xanthophycophyta* (*Heterocontae*), dass auch hier zwei parallele Reihen von Formen existieren, von denen die einen

axiale Chromatophoren, die anderen dagegen periphere besitzen. Daneben können bei beiden Reihen die gleichen Stufen morphologischer Differenzierung — amoeboideale, monadale und coccoidale — vorgefunden werden.

Es können Hinweise dafür gefunden werden, dass axiale Chromatophoren auch innerhalb des Typs der *Chrysophycophyta* vorkommen. So z. B. haben die von A. A. KORSCHIKOW beschriebenen kolonialen Chrysomonaden *Skodovskiiella* und *Amphichrysis* klar ausgeprägte axiale Chromatophoren. Dasselbe kann man auch über *Pseudokephyrion conicum* von I. SCHILLER sagen. Ferner kommen innerhalb des Typs *Pyrrhophycophyta* ebenfalls axiale Chromatophoren vor. Nach Angaben von L. GEITLER haben einige Arten von *Peridinium*, z. B. *P. umbonatum*, einen stark zergliederten axialen Chromatophoren. Dasselbe geben auch W. ZIMMERMANN für *Amphidinium* und M. DROOP für *Hemidinium ochraceum* LEV. an. Bei den *Rhodophycophyta* kommen axiale Chromatophoren ziemlich oft vor. Solche Chromatophoren haben alle Vertreter der Ordnung *Bangiales* sowie einige Formen aus der Ordnung *Nemalionales*. Ausserdem kommen bei *Euglenophycophyta* „ebenfalls axiale Chromatophoren mit einer ausgeprägten Tendenz zur Peripherie vor.“ (T. G. POPOVA.)

Dabei kommt die Gesetzmässigkeit, die in der Evolution des Zellbaus der Algen bemerkt werden konnte, darin zum Ausdruck, dass der Chromatophor, der anfangs eine axiale Stellung in der Zelle einnahm, sich allmählich in die periphere Schicht des Protoplasmas verlagert. Aus einem axialen, zentralen, wird er zu einem parietalen. Dieser Stellungswechsel des Chromatophors führt zu einer grundsätzlichen Veränderung des gesamten Aufbaus der Zelle. Vom biologischen Standpunkt aus gesehen ist eine solche Verlagerung verständlich. Dass der Chromatophor sich der Zelloberfläche nähert und sich in der parietalen Protoplasmaschicht befindet, bietet der Zelle Vorteile sowohl in Bezug auf die Photosynthese als auch auf den Gasaustausch. Ausserdem werden mehrere kleine Vakuolen durch eine grosse zentrale Vakuole ersetzt, der eine wichtige Bedeutung im Stoffwechsel der Zelle zukommt. Gleichzeitig bietet eine parietale Lage des Chromatophors bedeutend grössere Möglichkeiten für die Evolution der Zelle, insbesondere was eine Erweiterung deren Ausmasse und die Komplizierung der Formen anbetrifft. So bringt z. B. eine Vergrösserung des Zellvolumens nur eine entsprechende Zunahme der Ausmasse der dünnen Chromatophorenplatte oder der Chromatophorenanzahl mit sich. Im Falle eines axialen Chromatophoren müsste eine Erweiterung des Zellvolumens zu einer entsprechenden Komplikation des Chromatophorenbaues führen, um seine Oberfläche zu vergrössern.

Von diesem Standpunkt aus gesehen ist es verständlich, dass innerhalb aller Typen von Algen, mit Ausnahme der blaugrünen, wo es keine eigentlichen Chromatophoren gibt, ein schneller Übergang vom axialen Chromatophoren zum parietalen erfolgt. Ein solcher, als ein vollendeter, ist dem überwiegenden Teil der Formen eigen; der axiale bleibt nur bei einer verschwindend kleinen Anzahl von ihnen erhalten. Eine Ausnahme bilden nur die *Conjugales*. Innerhalb dieser artenreichen Gruppe ging die Evolution einen anderen Weg.

Ein vergleichend-morphologisches Studium der grünen Algen gibt uns die Möglichkeit, eine Vorstellung über die Evolution des Chromatophoren bei dieser Gruppe zu erhalten. Besonders geeignet hierfür dürften die *Chlamydomonaden* sein. In dieser Gruppe findet man zwei Typen von axialen Chromatophoren vor.

Den ersten Chromatophorentyp hat *Chlamydomonas rotula* PLAYFAIR. Dies ist ein typischer axialer, zentral gelegener, sternförmiger, massiver Chromatophor, der die gesamte Zelle ausfüllt (Abb. 1). In seinem Zentrum befindet sich das grosse Pyrenoid. Von dem zentralen Teil des Chromatophoren

entspringen keilförmige Auswüchse, die sich zur Peripherie hin erweitern. Der Chromatophor des zweiten Typs ist im optischen Schnitt H-förmig. Er besteht aus einem zylindrischen, besser gesagt fassförmigen Teil, der sich in der parietalen Schicht des Protoplasmas befindet, und einer dicken Platte, die im Zentrum der Zelle zu liegen kommt und die Höhlung des zylindrischen Teils halbiert. In dieser Platte liegt das grosse Pyrenoid und unter ihr befindet sich der Kern (Abb. 2). Ein solcher Chromatophor ist für einige Arten von *Carteria* subgen. *Pseudagloe* und von *Chlamydomonas* subg. *Agloe* charakteristisch.

Die Beziehung dieser beiden Chromatophorentypen zueinander ist unklar. Jedoch ist wahrscheinlich als primitiverer — und folglich auch als Ausgangsform — der Chromatophorentyp von *Chl. rotula* anzusehen, aus dem der H-förmige Chromatophor hervorgegangen ist. Anlass hierzu gibt uns der Bau des Chromatophoren von *Chlamydomonas stellata* DILL. (Abb. 3—5). Diese Chlamydomonade hat einen im optischen Schnitt H-förmigen (Abb. 3) Chromatophor, der aus einem dicken peripheren Teil und einer zentralen Platte besteht, in der das Pyrenoid liegt. Jedoch ist, wie dies an einem Querschnitt durch die Zellmitte zu sehen ist (Abb. 5), der zylindrische Teil durch flache Einschnitte auf einzelne Lappen aufgeteilt. Deswegen scheint der Chromatophor, von der Oberfläche gesehen, aus einzelnen unregelmässig-vieleckigen Platten (Abb. 4) zusammengesetzt zu sein. Man kann sich vorstellen, dass ein derartiger Chromatophor aus dem von *Chl. rotula* durch eine Verdickung und das Entstehen der Platte entstanden ist, in welche sich der zentrale, das Pyrenoid enthaltende Teil verwandelt hat. Gleichzeitig erfolgte eine Verdickung und eine unvollständige Verwachsung der peripheren Auswüchse und eine Reduktion von ihnen. Eine weitere Evolution in dieser Richtung, d. h. ein vollständiges Verwachsen der peripheren Auswüchse zu einem vollkommenen Zylinder, führt zum Entstehen eines typischen H-förmigen Chromatophoren. Beide Typen eines axialen Chromatophoren — des sternförmigen und des H-förmigen — waren Ausgangsformen, aus denen sich die parietalen Chlamydomonadenchromatophoren entwickelt haben. Während dieser Entwicklung haben Reduktionen und Verwachsungen einzelner seiner Teile eine bedeutende Rolle gespielt (W. ZIMMERMANN'S „Elementare Prozesse“).

Aus einem typischen H-förmigen Chromatophoren konnte auf dem Wege einer Reduktion des unteren Abschnittes der Chromatophor von *Chlamydomonas pteromonoides* CHODAT (Abb. 6—7) entstehen. Bei dieser Chlamydomonade ist, nach Angaben von R. CHODAT, der Chromatophor becherförmig, fast den vorderen Teil der Zelle erreichend, mit einem sehr dicken Bodenteil versehen, welchem einzelne, keilförmige, sich zur Peripherie hin erweiternde Auswüchse entspringen. Sie gehen vom Zentrum aus, das ein grosses Pyrenoid einnimmt. Hierzu kann auch noch *Chlamydomonas polydactyla* CHODAT gezählt werden, bei der der Chromatophor ebenfalls becherförmig ist und sehr stark in seinen Dimensionen variiert (Abb. 8, 9). Sein Bodenteil kann entweder einen flachen Becher darstellen oder die Zellhälfte erreichen und dann in schmale bandförmige Fortsätze übergehen. Das Pyrenoid liegt in dem Bodenteil des Chromatophoren, der Kern in der vorderen Zellhälfte.

Eine weitere Verjüngung des Bodenteiles des oben beschriebenen Chromatophoren und ein vollständiges Verwachsen seiner einzelnen Auswüchse führt zum Entstehen eines dünnen becherförmigen Chromatophoren, der in der parietalen Schicht des Protoplasmas liegt. Ein solcher Chromatophor ist für die meisten Chlamydomonaden typisch. Als Übergang zu einem solchen kann der von A. A. KORSCHIKOW (1939) beschriebene Chromatophor von *Chlamydomonas parallelistriata* v. *okensis* (Abb. 10) angesehen werden. Diese Alge hat einen „gut entwickelten längs geriefelten becherförmigen Chromatophoren mit einem grossen Pyrenoid im stark verdickten Boden und einem grossen Stigma im Mittelteil der Zelle“. Die starke Verdickung des Bodens des Chromatophoren weist darauf hin, dass dieser infolge einer Reduktion aus dem H-förmigen Chromatophoren entstanden ist, während das Vorhandensein von Riefen von einem Verwachsen einzelner Bänder zeugt.

Äusserst eigentümlich ist der Chromatophor von *Chlamydomonas (Chloromonas) inversa* PASCHER gebaut. Er stellt eine Hohlkugel dar (Abb. 11—12), die die gesamte Zelle ausfüllt, mit Ausnahme eines kleinen Abschnitts an der Spitze, wo die Geisseln und die kontraktile Vakuolen liegen. Die Wände einer solchen Kugel sind äusserst verschieden dick: im unteren Teil verhältnismässig dünn, im oberen dagegen sehr dick, so dass die Höhlung der Kugel herunterverlagert ist. Ein solcher Chromatophor entstand — wie man sich vorstellen kann — aus einem H-förmigen, wobei sich die Querplatte stark verdickt und nach oben verschoben hat, fast bis zu der oberen Öffnung im zylindrischen Teil des Chromatophoren. Die untere Öffnung jedoch ist durch ein Verschmelzen der Ränder geschlossen worden, was dazu geführt hat, dass innerhalb des Chromatophoren ein abgeschlossener Raum entstanden ist, der den Kern enthält. So kann man sich die Evolution des H-förmigen Chromatophoren vorstellen, die zu dem Entstehen eines typischen parietalen becherförmigen Chromatophoren geführt hat. Der H-förmige Chromatophor selbst aber ist wahrscheinlich aus dem axialen sternförmigen Chromatophoren vom Typ der *Chlamydomonas rotula* entstanden. Andererseits konnte letzterer durch eine Reduktion seines zentralen Teils die Entwicklung vieler kleiner Chromatophoren verursachen, wie wir sie z. B. bei *Carteria polychloris* PASCHER vorfinden. Jeder von ihnen würde einem einzelnen Lappen des sternförmigen Chromatophoren entsprechen, der infolge einer völligen Reduktion des sie verbindenden zentralen Teils frei zu liegen kam.

Wie aus dem Obengesagten hervorgeht, können wir bei den *Chlamydomonaden* mit ausreichender Ausführlichkeit die Evolution des Chromatophoren verfolgen, die darin besteht, dass eine allmähliche Umgestaltung des massiven axialen Chromatophoren zu einem dünnen plattenförmigen, in der parietalen Schicht des Protoplasmas liegenden, erfolgt. Gleichzeitig mit der Chromatophorenevolution verläuft eine Evolution des gesamten Aufbaus der Zelle: aus einer Zelle, die ein zähes, viele kleine Vakuolen enthaltendes Protoplasma hat, entsteht eine Zelle mit einer grossen zentralen Vakuole, die von einer verhältnismässig dünnen Schicht von Protoplasma umgeben ist. Denselben Prozess können wir, wenngleich auch weniger klar ausgeprägt, auch bei anderen Vertretern der Ordnung *Protococcales* verfolgen.

Centrosphaera BORZI, die grosse ovale Zellen bildet, ist mit einer mehr oder weniger dicken Hülle umkleidet, hat einen axialen Chromatophoren mit mehreren, der Peripherie zustrebenden Lappen. Bei der ihr nahestehenden *Scotinosphaera paradoxa* KLEBS besteht der Chromatophor, nach einer Beschreibung von E. I. JAMES, aus einer zentralen Masse, die ein oder einige Pyrenoiden enthält, und von dieser zentralen Masse gehen mehrere Auswüchse zu der Zellperipherie aus, wo sie eine ununterbrochene parietale Schicht bilden. Der *Scotinosphaera*-Chromatophor ist demzufolge ein axialer, der gegen die Peripherie zu in einen parietalen übergeht. Er kann als erste Übergangsstufe eines axialen zu einem parietalen angesehen werden. Die nächste Stufe finden wir bei *Chlorochytrium* COHN. Bei dieser Alge ist der Chromatophor, nach Angaben von L. I. KURSANOV und N. M. SCHEMACHANOWA, folgendermassen gebaut: „Von dem peripheren Teil des Chromatophoren, der in gesonderte Zipfel aufgespalten ist, verlaufen zum Zentrum hin, vorwiegend in radialer Richtung, Chromatophorenstränge, die eine gewisse Anzahl von Pyrenoiden enthalten. Sie anastomosieren miteinander und erreichen fast die zentrale Anhäufung des Protoplasmas mit dem sich darin befindenden Kern. In der wachsenden vegetativen Zelle sind diese Stränge, die sich zwar verzweigen und miteinander anastomosieren, hauptsächlich in radialer Richtung hin entwickelt und voneinander durch grosse Vakuolen getrennt . . . ; in einer Zelle, jedoch, die ihr Wachstum abgeschlossen hat und zur Vermehrung übergeht, erfahren die inneren Stränge bedeutend stärkere Entwicklung und anastomosieren zu einem verhältnismässig dichten unregelmässigen Netz, welches fast den gesamten Zellinhalt ausfüllt, ausser dem Zentrum, wo der Kern liegt.“ (S. 135—6.)

Von der angeführten Beschreibung ausgehend, kann die Schlussfolgerung gezogen werden, dass *Chlorochytrium lemnae* einen zentralen Chromatophoren hat, der sich im Übergangsstadium zu einem parietalen befindet. Der zentrale Teil wird reduziert: er kann vollständig fehlen oder auch erhalten bleiben (vergl. F. E. FRITSCH, B. M. BRISTOL).

Eine weitere Reduktion des zentralen Teils des Chromatophoren, welche in einem vollständigen Fehlen eines solchen zum Ausdruck kommt, können wir bei *Excentrosphaera* MOOR und *Follicularia* V. MILLER vorfinden.

Excentrosphaera, die von G. F. MOOR im Jahre 1901 beschrieben wurde, stellt eine grosse, mehr oder weniger ovale Zelle dar, umkleidet von einer dicken, nicht selten aus Schichten bestehenden Hülle, die an dem einen Ende der Zelle verdickt ist (Abb. 13, 14). Wie aus der Be-

schreibung von G. F. MOOR sowie aus seinen Zeichnungen zu ersehen ist, bilden die vielen Chromatophoren von *Excentrosphaera* an der Peripherie der Zelle eine ununterbrochene Schicht, indem sie nahe aneinander liegen. Ein jeder Chromatophor ist ein ziemlich massiver, von der Oberfläche aus gesehen ein rundlich-vieleckiger und im Querschnitt quadratischer Körper mit einigen Pyrenoiden. Manchmal ordnen sich die Chromatophoren in mehreren Schichten an, so dass fast die gesamte Zelle mit Ausnahme eines geringen Raumes im Zentrum, wo der Kern und ein Teil des Protoplasmas liegen, von ihnen ausgefüllt ist.

Follicularia — die von V. V. MILLER im Jahre 1924 beschrieben wurde — ist eine äusserst originelle kugelförmige Alge, die von einer durchsichtigen Blase umschlossen ist, welche aus der sie umkleidenden Hülle entsteht. Die Zellen von *Follicularia* enthalten viele Kerne und mehrere Chromatophoren. V. V. MILLER beschreibt sie folgendermassen: „Bei erwachsenen Zellen sehen die Chromatophoren . . . wenn man den Fokus des Mikroskops auf deren äussere Oberfläche einstellt, wie kleine, durch helle Zwischenräume voneinander getrennte Vielecke aus. Jedes von ihnen ist wiederum auf kleinere Teile durch helle Linien aufgeteilt. Das Pyrenoid kann in einem jeden solchen Vieleck bei einer Tieferstellung des Fokusses gefunden werden. An optischen Schnitten lebender Zellen und an Mikrotom-Querschnitten kann man sich davon überzeugen, dass ein jedes solches Vieleck des Chromatophoren ein mehr oder weniger hohes Prisma darstellt, das eine nach innen gerichtete, etwas abgerundete, das Pyrenoid enthaltende Spitze hat und in seinem äusseren Teil in sekundäre kleinere prismatische Abschnitte zerfällt.“

Wie aus den oben angeführten Beschreibungen der Chromatophoren von *Excentrosphaera* und *Follicularia* zu ersehen ist, ist bei diesen Algen der zentrale Teil des Chromatophoren vollständig reduziert worden, wodurch sich die Chromatophoren hier eigentlich zu parietalen umgestaltet haben, und nur ihre Massivität verrät ihre Abstammung von axialen Chromatophoren.

Die oben ausgesprochenen Betrachtungen gestatten es, sich eine Vorstellung über die Phylogenie der grünen Algen zu machen und ein System dieses Typs aufzustellen. Zu den primitivsten der bis jetzt bekannten Formen grüner Algen gehören die Vertreter der Ordnung *Chlamydomonadales*. Jedoch besteht kein Grund, dieselben als Vorfahren aller *Chlorophycophyta* anzusehen, zumal sie sogar bei ihren einfachsten Formen, wie z. B. *Polyblepharidaceae* einen komplizierten, spezialisierten Bau aufweisen, der offensichtlich mit der beweglichen Lebensweise und den Besonderheiten der Ernährung verbunden ist. Vorfahren der grünen Algen müssten einfachere Organismen gewesen sein, die unsere Zeit nicht erreicht haben. Als solche dürften, unserer Meinung nach, amoeboide Formen gedient haben, die mit einem grünen Chromatophoren versehen waren. In dieser Frage können wir uns ohne weiteres der Meinung von A. V. Topatschewsky anschliessen, der der Ansicht ist, dass die primitive Form der Algen nicht eine monadale, bewegliche (flagellatenähnliche), sondern eine amoeboide gewesen sein muss. Hierfür spricht erstens die komplizierte Struktur der beweglichsten Vertreter, welche zweifelsohne als Ergebnis einer langwierigen Evolution gewisser, bedeutend einfacher gebauter Vorfahren entstanden ist, und zweitens das Vorhandensein von amoeboiden Formen unter den *Heterocontae* und *Chrysophycophyta*.

Diese amoeboiden Vorfahren der grünen Algen gaben beweglichen einzelligen Formen der *Chlamydomonaden* mit axialen Chromatophoren den Ursprung. Aus diesen gingen auf dem oben beschriebenen Wege *Chlamydomonaden* mit parietalem Chromatophoren hervor. So bahnten sich innerhalb der Abteilung der grünen Algen zwei Linien der Evolution an, zwei Klassen: *Centroplastae* mit axialem und *Parietoplastae* mit einem parietalen Chromatophoren. Ausserdem müssen dieser Abteilung noch die *Conjugatae* zugeordnet werden, die eine besondere, dritte Klasse derselben bilden. Die *Conjugaten* werden wir später behandeln. Die Aufspaltung der *Chlamydomonaden* in die zwei genannten Linien ist sehr früh erfolgt. Weiterhin setzten sie ihre Entwicklung parallel, unabhängig voneinander fort, wobei sie über gleiche Stufen der

morphologischen Differenzierung gingen, von der monadoiden zur palmelloiden und coccoiden und ferner zu der faden- und gewebeartigen Form. Die „parietale“ Linie hat eine weitgehende Ausbildung erfahren und die Hauptmasse der grünen Algen gebildet, die „axiale“ jedoch hat nichts irgendwie Bedeutendes ergeben und ist „abgewelkt“.

V. V. MILLER sah als charakteristische Organisationsmerkmale der *Centroplastae* an: (1). Ein zentraler massiver oder in einzelne Lappen zerfallender Chromatophor, (2) ein einzelnes grosses Pyrenoid im Zentrum des Chromatophoren, (3) eine exzentrische Lage des Zellkerns im Seitenausschnitt des Chromatophoren, (4) sehr zähflüssiges Protoplasma, (5) äusserst kleine, an der Peripherie des Protoplasten liegende Vakuolen, soweit sie überhaupt vorhanden sind, (6) das Bestreben, die Zahl der pulsierenden Vakuolen zu erhalten und sie sogar zu vermehren. Entsprechenderweise können die Parietoplastae durch einen (oder mehrere) parietalen Chromatophoren gekennzeichnet werden, der dünn ist und in Form einer oder mehrerer Plättchen auftritt; ferner durch ein oder mehrere Pyrenoide, einen mehr oder minder zentral gelegenen Zellkern, bei uninuclearen Formen und durch in der parietalen Plasmasschicht sich befindende Zellkerne bei multinuclearen Formen; durch eine verhältnismässig dünne, der Wand anliegende Protoplasmaschicht und eine einzelne sehr grosse zentrale Vakuole. Beide oben genannten Klassen beginnen mit einzelligen beweglichen Formen, die bis jetzt alle zu der Ordnung *Volvocales* gezählt wurden, und innerhalb derer sie die Familie *Chlamydomonadaceae* gebildet haben. Entsprechend dem oben Angeführten müssen alle Formen mit axialem Chromatophoren von dieser Familie abgesondert werden und eine eigene Ordnung bilden, der man den Namen *Centromonadales* geben kann. Zu ihr gehören dann aus der Gattung *Carteria* die Untergattung *Pseudogloe*, die eine selbständige Gattung mit den Arten *P. micronucleata* (KORSCH.), *P. radiosa* KORSCH., *P. dissecta* KORSCH., *P. pallida* KORSCH., *P. stellata* KORSCH., *P. crucifera* KORSCH., *P. multifissa* PASCHER, *P. forniculata* (NYGAARD.) und möglicherweise *P. polychloris* PASCHER bilden muss. Aus der Gattung *Chlamydomonas* (*Euchlamydomonas*) müssen hierher: *Chl. rotula* PLAYFAIR, *Chl. pteromonoides* CHODAT., *Chl. polydactyla* CHODAT und *Chl. parallelistriata* KORSCH. gestellt werden.

Alle diese Chlamydomonaden müssen, um Verwirrung zu vermeiden, herausgenommen und in einer besonderen Gattung zusammengefasst werden, die man *Centromonas* nennen kann. Ferner wird die Untergattung *Agloe* als selbständige Gattung *Agloe* mit elf Arten, die von A. PASCHER angeführt wurden, ganz zu der neuen Ordnung übergehen. Aus der Untergattung *Chloromonas* gehören noch *Chl. inversa* dazu, die man auch einer besonderen Gattung zuordnen muss. Man kann sie *Milleria*, zu Ehren V. V. MILLERS, nennen.

Apiococcus und *Nautococcus*, die von A. A. KORSCHIKOW im Jahre 1926 beschrieben worden sind, müssen aus der Ordnung *Volvocales*, zu der sie gewöhnlich gezählt werden, zu der Ordnung *Centromonadales* überführt werden. *N. constrictus* unterscheidet sich jedoch scharf von den übrigen Arten durch seinen parietalen Chromatophoren mit vielen Pyrenoiden und einen zentral gelegenen Kern. Diese Art gehört keinesfalls zu der Gattung *Nautococcus*. Die Ordnung *Centromonadales* entspricht vollständig der Ordnung *Volvocales* unter den *Parietoplastae*.

Die Ordnung *Palmellales*, welche auf der palmelloiden Stufe der morphologischen Differenzierung stehende Formen bildet, muss, ähnlich wie die Ordnung *Volvocales*, in zwei Ordnungen zerfallen: die Ordnung *Centropalmellales*, zu der die Gattungen gezählt werden, welche einen axial gelegenen Chromatophor haben und die Ordnung *Palmellales*, bei der diejenigen Vertreter verbleiben, die einen parietalen Chromatophoren aufweisen. Zu der Ordnung *Centropalmellales* gehen die Gattungen: *Asterococcus* (CIENK) SCHERFELL, *Characiosiphon* IYENGAR und wahrscheinlich *Characiella* SCHMIDLE über. Hierbei stellt *Characiosiphon* einen Übergang zwischen der monadoiden und der palmelloiden Stufe der morphologischen Differenzierung dar.

Algen, die auf der coccoiden Stufe der morphologischen Differenzierung stehen und von der Ordnung *Protocecales* umfasst werden, zerfallen ebenfalls

in zwei Ordnungen: *Centrococcales* und *Protococcales*. Unserer Meinung nach hat sich die coccoide Differenzierungsstufe aus der palmelloiden entwickelt. Man kann an sich jedoch auch A. V. TOPATSCHEWSKY's Meinung zulassen, dass die palmelloiden Algen ein Seitenzweig der Evolution sind, der aus den Flagellaten hervorgegangen ist: die coccoide Stufe der Differenzierung leitet er direkt von den Chlamydomonaden ab. Der Ordnung *Centrococcales* müssen *Trebouxia* de PUIMALY, *Myrmecia* PRINTZ, *Kentrosphaera* BORZI, *Scolinosphaera* KLEBS, *Chlorochytrium* COHN und wahrscheinlich *Phyllobium* zugeordnet werden, obwohl der Bau des Chromatophoren bei der letzteren unerforscht bleibt und nur die Zeichnungen von Klebs eine gewisse Veranlassung geben, den Chromatophoren als einen axialen anzusehen. Zu den *Centrococcales* sollten auch *Borodinella* V. MILL., *Radiosphaera* (KORSCH.) STARR und *Spongiochloris* STARR. (*Sp. spongiosa* STARR) gezählt werden.

Die fadenförmige Differenzierungsstufe — die Ordnung *Centrotrichales* — ist bei den *Centroplastae* sehr ärmlich vertreten. Es können nur zwei Algen hierzu gezählt werden — *Pleurococcus vulgaris* MENECHINI (non NAEGELI, non GAY) und *Cylindrocapsopsis*, die sich durch ihren äusserst eigentümlichen Entwicklungszyklus auszeichnet. Anfangs (1939) wurde sie von JYENGAR unter dem Namen *Cylindrocapsa gemminella* beschrieben, jedoch gab er ihr im Jahre 1957 die Bezeichnung *Cylindrocapsopsis*, da sie eine selbständige Gattung bildet, die mit *Cylindrocapsa* nichts gemein hat.

Noch ärmlischer als die fadenförmige Differenzierungsstufe ist bei den *Centroplastae* die gewebeartige vertreten, welche die Ordnung *Centrostromatales* bilden müsste. Zu dieser Ordnung kann nur eine Gattung gezählt werden — *Prasiola* (incl. *Schizogonium*) mit einem typischen axialen Chromatophoren.

Derart ist die Zusammensetzung der Klasse *Centroplastae*. Alle anderen grünen Algen müssen zu der Klasse *Parietoplastae* gehören, mit Ausnahme der *Charales* und *Conjugales*. Diese Letzteren sollen als eine selbständige Klasse den *Centroplastae* und *Parietoplastae* gleichgestellt werden. Was jedoch die *Charales* anbetrifft, so schliessen wir uns denjenigen Algologen an, die sie einer besonderen Abteilung zuordnen. Ferner teilen wir die Ordnung *Siphonales* einer alleinstehenden Unterklasse innerhalb der Klasse *Parietoplastae* zu. Als Grund hierfür kann deren eigentümlicher Aufbau aus langen, verzweigten, multinuclearen Fäden dienen, die keine inneren Querwände aufweisen — eine Bauart, die oftmals als zellenlos bezeichnet wird. Dieser Aufbau unterscheidet die *Siphonales* scharf von den anderen grünen Algen aus der Klasse der *Parietoplastae*, die aus uni- bzw. multinuclearen Zellen bestehen. Zu den primitivsten unter den *Parietoplastae* gehört die Ordnung *Volvocales* (monadoide Stufe). Von ihr aus gehen wir leicht zu der Ordnung *Palmellales* (palmelloide Stufe) und zu der Ordnung *Chlorococcales* (*Protococcales* — coccoide Differenzierungsstufe) über. Die *Chlorococcales* sind in gewissem Masse „eine Knotenordnung“, aus der die anderen Ordnungen abgeleitet werden können, und vor allem die fadenförmigen Algen, die aus einkernigen Zellen bestehen — die *Ulotrichales* s. l., d. h. *Ulotrichales* s. s., *Chaetophorales* und *Oedogoniales*.

Unter den *Ulotrichales* s. s. gab es zwei Deszendenzlinien — die isogame (*Ulotrix*) und die oogame (*Cylindrocapsa*). Bei den *Chaetophorales* kann schon eine gewisse Komplikation der äusseren Form festgestellt werden: Verzweigung, Entstehen von Haaren und eine Differenzierung der einzelnen Fäden in kriechende und aufrecht wachsende Teile (heterotrichomer Aufbau). Bei ihnen finden wir ebenfalls zwei Linien: die isogame (*Stigeoclonium*, *Chaeto-*

phora u. a.) und die oogame (*Aphanochaete*, *Chaetonema*), wobei hier die Oogamie von einer Reduktion des vegetativen Teils des Talloms begleitet wird.

Ferner kann man von den *Chlorococcales* zu den ebenfalls fadenförmigen aus mehrkernigen Zellen bestehenden Algen übergehen, d. h. zu den *Cladophorales*. Deren Ausgangsformen könnten multinucleare *Protococcales* gewesen sein, die eine Zellstruktur ähnlich dem *Hydrodictyon*-Typ gehabt haben. Unter den *Cladophorales* findet man ebenfalls zwei Evolutionslinien: die isogame, mit verhältnismässig kompliziertem Aufbau und Entwicklungszyklus (*Cladophoraceae*) und die oogame, einfach gebaute, mit einem einfachen Entwicklungszyklus (*Sphaeroplea*). Schliesslich kann man von den *Chlorococcales* die *Siphonales* über solche Gattungen wie *Protosiphon*, *Halicystis* und *Follicularia* ableiten. Diese letzte Gattung ordnet FRITSCH ganz richtig den *Siphonales* zu, wie auch *Protosiphon*, und über diese Gattung kann man eine Verbindung zu den *Centroplastae* andeuten. Es bestehen jedoch keinerlei Anlässe, die *Siphonales* direkt von den Centroplasten abzuleiten.

Die *Ulotrichales* s. l. gehen in ihrer weiteren Evolution zu der Stufe der gewebeartigen Differenzierung über, und zwar auf dem Wege einer nicht nur quer verlaufenden Zellteilung, sondern auch einer Längsteilung. Infolgedessen entstehen einschichtige Platten. Das Auftreten von Zellwänden in der dritten Dimension führt zum Entstehen zweischichtiger Platten. Dergleichen Formen finden wir in der Ordnung *Ulvales*.

Die Evolution der *Siphonales* verlief eigene Wege. Sie erfolgte in drei Richtungen. Erstens in der Richtung einer Komplikation und Differenzierung einzelner Fäden — dieses grundlegenden morphologischen Elements der *Siphonales*. Dies führte zu dem Entstehen der komplizierten äusseren Form der Fäden, ähnlich einem beblätterten Spross höherer Pflanzen mit einer Differenzierung der einzelnen Teile in „Blätter“, „Rhizom“ und „Wurzeln“, wie z. B. bei *Caulerpa prolifera*.

Eine zweite Richtung in der Evolution war die, welche zu einem originellen quirligen Bau, den wir bei der Familie *Dasycladaceae* finden, und zum Entstehen äusserst eigenartiger Formen, wie z. B. *Cymopolia*, *Halicoryne*, *Acetabularia* u. a. m., geführt hat.

Die dritte Richtung war mit dem Erhalten des morphologischen Hauptelement — des Fadens — verbunden, wobei sich diese Fäden verflochten und teilweise miteinander verwachsen, was zum Entstehen zusammengesetzter Gebilde geführt hat, die manchmal Blättern, Stengeln und Wurzeln ähnlich sind. Eine derartige Verflechtung ist nicht selten auch von einer Differenzierung der einzelnen Teile der Fäden begleitet. Auf demselben Wege entsteht auch die gewebeähnliche Struktur, die jedoch eigenartig ist: nicht ein Zellgewebe, welches dank einer dreidimensionalen Teilung der Zellen entsteht, sondern ein Scheingewebe, welches sich infolge einer mehr oder weniger engen Verflechtung einzelner Fäden des Talloms ergibt — das Plectenchym oder Pseudoparenchym. Eine Analogie finden wir in dem Pilzplectenchym. Als Beispiele dergleichen *Siphonales* können *Udotea*, *Penicillus*, *Halimeda*, *Codium* und viele andere dienen. Diese komplizierte Evolution wurde auch von einer Komplikation des Entwicklungszyklus begleitet — dem Ausfallen des Gametophyten und dem Vorherrschen des Sporophyten — bei gleichzeitigem Erhalten des isogamen (oder heterogamen) Geschlechtsprozesses. Es gibt jedoch unter den *Siphonales* auch eine kleine Evolutionslinie, bei der die einfache fadenförmige, mit einem komplizierten oogamen Geschlechtsprozess

verbundene haploide Form erhalten geblieben ist. Gemeint ist die Familie *Vaucheriaceae* zu der *Vaucheria* und *Dichotomosiphon* gehören. Es muss jedoch festgestellt werden, dass in der letzten Zeit einige Algologen auf Grund der Besonderheiten des Baues von *Vaucheria* zum Schluss kommen, dass diese nicht eine grüne, sondern eine Xanthophyceae sei und somit der Abteilung *Xanthophycophyta* zugeordnet werden muss. Die systematische Stellung von *Vaucheria* muss daraufhin noch geklärt werden.

Die dritte selbständige Klasse der Abteilung *Chlorophycophyta* bilden die sogenannten Konjugaten — *Conjugales* — für die das Fehlen der beweglichen (aktiven) Vermehrungsstadien im Entwicklungszyklus sowie ein besonderer Typ des Geschlechtsprozesses im Form der Konjugation bezeichnend ist. Sie alle haben im allgemeinen den axialen Chromatophoren, der oftmals recht kompliziert gebaut ist, insbesondere in der Familie *Desmidiaceae*, wo er mit einem grossen, zentral gelegenen Pyrenoid versehen ist, oder mehrere derselben enthält, die ebenfalls gross sind, wie dies z. B. bei der Familie *Mougeotiaceae* der Fall ist. Ausnahmen bilden in dieser Hinsicht unter den Konjugaten einzelne Gattungen, die einen parietalen Chromatophoren besitzen, wie z. B. *Spirogyra*, *Spirotaenia*. Unter Beachtung all dessen, was über die Evolution des axialen Chromatophoren zu einem parietalen geäussert worden ist, können wir annehmen, dass die parietalen Chromatophoren der Konjugaten sekundärer Herkunft sind. Sie entstanden aus axialen durch eine Reduktion des massiven zentralen Teils und eine Entwicklung der peripheren Lappen. Dieser Prozess wurde von einer Vermehrung der Zahl der Pyrenoide und einer Verlagerung derselben auf die peripheren Teile des Chromatophoren begleitet. Eine solche Vermutung ist für *Spirotaenia* völlig berechtigt, bei der einige Arten einen axialen Chromatophoren besitzen, mit davon abgehenden spiralen Auswüchsen. Bei *Spirogyra* kennen wir dergleichen Arten nicht, dennoch besteht das Recht, ein Entstehen des parietalen Chromatophoren aus einem axialen zu vermuten. Eventuell kann die verdickte Linie, die in der Mitte des zentralen Bandes des Chromatophoren längs desselben verläuft und kielförmig mehr oder weniger stark in die Zellhöhle eindringt, als Rudiment der radialen Auswüchse eines axialen Chromatophoren angesehen werden.

Was die Herkunft der Konjugaten betrifft, sowie deren Beziehung zu den anderen Klassen der grünen Algen, so bleiben diese Fragen zur Zeit noch ungeklärt. Es können hier zwei Auffassungen bestehen. Man könnte sich vorstellen, dass die Konjugaten möglicherweise von den *Centromonadales* abstammen und dass ihre Evolution über den Verlust der beweglichen Stadien in der Vermehrung verlief, über einem Ersatz derselben durch Teilung auf dem Gebiet der vegetativen Vermehrung und über das Ersetzen der aktiv beweglichen Gameten bei der geschlechtlichen Vermehrung durch Geschlechtsprotoplasten, die keine Bewegungsorgane besitzen. Jedoch ist die Vermutung A. V. TOPATSCHEWSKY's ebenfalls völlig zulässig, der der Meinung ist, dass die Konjugaten niemals bewegliche Stadien in ihrem Entwicklungszyklus besaßen und von irgendwelchen Vorfahren der grünen Algen abstammen, noch vor dem Entstehen der monadoiden Stufe der morphologischen Differenzierung. Wie dem auch sei, erfolgte die Evolution der Konjugaten unabhängig von der Evolution der anderen beiden Klassen in Richtung einer Bewahrung des axialen Chromatophoren, jedoch unter starker Komplikation seines Baues und einer Zunahme der Ausmasse; innerhalb der Familie *Desmidiaceae* erfolgte ausserdem noch eine Komplikation der äusseren Form der Zelle (E. TEILING 1952).

Graphisch kann das System der grünen Algen durch folgendes Schema dargestellt werden

CHLOROPHYCOPHYTA

CENTROPLASTOPHYCEAE	PARIETOPLASTOPHYCEAE		CONJUGATOPHYCEAE
	<i>P. celluliphycidae</i>	<i>P. siphonophycidae</i>	
<i>Centromonadales</i>	<i>Volvocales</i>		
<i>Centropalmellales</i>	<i>Palmellales</i>	<i>Bryopsidales</i>	
<i>Centrococcales</i>	<i>Chlorococcales</i>		
<i>Centrothrichales</i>	<i>Ulothrichales</i>		<i>Conjugales</i>
<i>Centrostromatales</i>	<i>Chaetophorales</i> <i>Oedogoniales</i> <i>Chladophorales</i> <i>Ulvaes</i>		

Divisio CHLOROPHYCOPHYTA

1. Classis CENTROPLASTOPHYCEAE

Ordo Centromonadales

Fam. Centromonadaceae

Centromonas C. MEYER, *Agloe* (PASCHER) C. MEYER, *Pseudagloe* (PASCHER) C. MEYER, *Milleria* C. MEYER, *Nautococcus* KORSCH., *Apiococcus* KORSCH.

Ordo Centropalmellales

Fam. Centropalmellaceae

Asterococcus (CIENK.) SCHERFFEL, *Characiosiphon* IYENGAR, *Characiella* SCHMIDLE

Ordo Centrococcales

Fam. Centrococceae

Trebouxia DE PUTMALY, *Myrmecia* PRINTZ, *Kentrosphaera* BORZI, *Scotinosphaera* KLEBS, *Chlorochytrium* COHN, *Phyllobium* KLEBS, *Borodinella* V. MILLER, *Radiosphaera* (KORSCH.) STARR, *Spongiochloris* STARR

Ordo Centrothrichales

Fam. Centrothrichaceae

Pleurococcus MENEHGINI, *Cylindrocapsopsis* IYENGAR

Ordo Centrostromatales

Fam. Prasiolaceae

Prasiola (incl. *Schizogonium*) AGARDH

2. Classis PARIETOPLASTOPHYCEAE, subcl. *P. Celluliphycidae*

Ordo Volvocales

Fam. *Chlamydomonadaceae*, *Volvocaceae*, *Sphaerellaceae*, *Polyblepharidaceae*, *Phacotaceae*

Ordo Palmellales

Fam. *Tetrasporaceae*, *Gloeocystidaceae*, *Chlorodendraceae*,

Ordo Chlorococcales (Protococcales)

Fam. *Chlorococcaceae*, *Eremosphaeraceae*, *Chlorellaceae*, *Oocystaceae*, *Selenastraceae*, *Dictyosphaeriaceae*, *Coelastraceae*, *Hydrodictyaceae*

Ordo Ulothrichales

Fam. *Ulothrichaceae*, *Microsporaceae*, *Cylindrocapsaceae*

- Ordo *Chaetophorales*
 Fam. *Chaetophoraceae*, *Trentepohliaceae*, *Coleochaetaceae*, *Chaetosphaeridaceae*, *Pleurococcaceae*
 Ordo *Oedogoniales*
 Fam. *Oedogoniaceae*
 Ordo *Cladophorales*
 Fam. *Cladophoraceae*, *Sphaeropleaceae*
 Ordo *Ulvales*
 Fam. *Ulvaceae*
 Classis *PARIETOPLASTINEAE*, subel. *Siphonophycidae*
 Ordo *Bryopsidales*
 Fam. *Protosiphonaceae*, *Caulerpaceae*, *Dasycladaceae*, *Codiaceae*, *Valoniaceae*, *Vaucheria-
 ceae*(?), *Derbesiaceae*, *Chaetosiphonaceae*, *Phyllosiphaceae*
3. Classis *CONJUGATOPHYCEAE*
 Ordo *Conjugales*
 Fam. *Mesotaeniaceae*, *Zygnemaceae*, *Mougeotiaceae*, *Gonatozygonaceae*, *Desmidiaceae*

Erklärungen zur Tafel XIII.

Abb. 1 — *Chlamydomonas rotula* PLAYFAIR. 2 — *Chlamydomonas pseudigloe* PASCHER. 3, 4, 5 — *Chlamydomonas stellata* DILL. 6, 7 — *Chlamydomonas pteromonoides* CHODAT. 8, 9 — *Chlamydomonas polydactyla* CHODAT. 10 — *Chlamydomonas parallelistriata* v. *okensia* KORSCH.

11—12 — *Chlamydomonas inversa* PASCHER. 14, 15 — *Excentrosphaera* MOORE. 13 — *Follicularia* V. MILLER.

L i t e r a t u r

- Вороныхин Н. Н. (1949): Водоросли. — Жизнь пресных вод. Т. II.
- Корнииков А. А. (1939): Материалы к познанию водорослей Горьковской обл. — Уч. Зап. Горьк. Гос. Унив. 9.
- Курсанов Л. И. и Шемаханова Н. М. (1927): К вопросу о смене ядерных фаз у зеленых водорослей. I. Цикл развития *Chlorochytrium Lemnae*. — Русск. Архив. Протист. В. 1, 4.
- Мейер К. И. (1951): К филогении зеленых водорослей. — Бюлл. Моск. О-ва Испыт. Прир. Т. 56, в. 1.
- Мейер К. И. (1951): К филогении желтозеленых водорослей. — Бюлл. Моск. О-ва Испыт. Прир. Т. 56, в. 4.
- Мейер К. И. (1952): Опыт филогенетической системы водорослей. — Бюлл. Моск. О-ва Испыт. Прир. Т. 57, в. 5.
- Миллер В. В. (1924): *Follicularia* — новый род зеленых водорослей. — Русск. Арх. Протист. В. 3.
- Миллер В. В. (1957): *Borodinella* — новый род зеленых водорослей. — Русск. Арх. Протист. В. 6.
- Миллер В. В. (1928): К филогенетической систематике зеленых водорослей. — Дневник Вс. Съезда Ботан. в Ленинграде.
- Тоначевский А. В. (1953): Критика жгутиковой теории происхождения водорослей. — Тр. Биол. — Почв. Фак. Киевского Унив-та № 9.
- Тоначевский А. В. (1958): Основные принципы современной филогенетической систематики водорослей. — Киев.
- Определитель пресноводных водорослей СССР. — В. 8, 1959.
- BRISTOL B. M. (1917): On the life history and cytology of *Chlorochytrium grande*. — Ann. Bot. V. 13.
- BRISTOL B. M. (1920): A review of genus *Chlorochytrium*. — Journ. Linn. Soc. 45.
- FOTT B. (1959): Algenkunde. — Jena.
- FOTT B. (1960): Taxonomische Übertragungen und Namensänderungen unter der Algen. — Preslia 32.
- FRITSCH F. E. (1935): The structure and reproduction of the Algae. V. I.
- IYENGAR M. O. (1936): *Characiosiphon*, a new member of the *Chlorophyceae*. — Journ. Indian Bot. Soc. V. XV, 5.
- IYENGAR M. O. (1957): On the structure and life history of *Cylindrocapsopsis indica* gen. et sp. n. — J. Madras Univ. B. 27, I.
- JAMES E. I. (1935): An investigation of the algae growth in some naturally occurring soils. — Beitr. Bot. Centrbl. 3.

21. KLEBS G. (1881): Beiträgs zur Kenntnis niederer Algenformen. — Bot. Zeit. 39.
22. MOOR G. T. (1889): New or little known unicellular Algae. — Bot. Gaz. 32.
23. PASCHER A. (1927): *Volvocales*. — Süßwasserflora.
24. PRINTZ H. (1927): *Chlorophyceae*. — Natur. Pflanzenfam.
25. SCHÜSSNIG B. (1960): Handbuch d. Protophytenkunde V. II.
26. SMITH G. (1933): The Fresh-water Algae of the United States New York.
27. STARR R. (1955): A comparative study of *Chlorococcum Meneghini* and other sphaerical, zoospore-producing genera of the *Chlorococcales*. — Indiana Univ. Publ. Sc. Series N 20.
28. TEILING E. (1952): Evolutionary studies in the shape of the cell and chloroplast in desmids. — Bötäniska Notiser H. 3.