O rozmnażaniu się krasnorosta Hildenbrandia rivularis (L i e b m.) J. A g.

The reproduction of the fresh water Rhodophyceae Hildenbrandia rivularis (L i e b m.) J. A g.

KAROL STARMACH

(Wpłynęło dn. 28. XII. 51 r.)

WPROWADZENIE

Z pośród nielicznych krasnorostów słodkowodnych wyróżnia się *Hildenbrandia rivularis* (L i e b m.) J. A g. purpurowo czerwoną barwą płaskich, skorupiastych plech, przyrośniętych do kamienistego podłoża. Krasnorost ten w wodach bieżących nie jest rzadki, był też wielokrotnie badany, lecz mimo to wiele szczegółów dotyczących jego rozwoju i ekologii pozostaje jeszcze do rozwiązania. Do tej pory nie był np. zbadany szczegółowo sposób rozmnażania się tego glona.

W Polsce występuje *Hildenbrandia rivularia* na dwóch wyraźnych grupach stanowisk: południowej, przebiegającej pasem wzdłuż Karpat i Sudetów oraz północnej, ciągnącej się wzdłuż Pojezierza Bałtyckiego (S t a r m a c h, 1928). Na niżu glon znaleziony został dotąd jedynie w rzece Wełnie obok miejscowości Wełna w powiecie Obornickim (Poznańskie) (K r a w i e c, 1935). Nie znany jest natomiast w rzekach i potokach Wyżyny Małopolskiej.

W ogólności rozmieszczenie Hildenbrandii jest szerokie, niemal kosmopolityczne, gdyż znana jest z tropikalnej Azji (Jawa, Sumatra) oraz z południowej Ameryki. W strefie umiarkowanej w Europie, gdzie znana jest z największej ilości stanowisk, trzyma się jednakże zasięgu wpływów klimatu atlantyckiego i jak dotąd z obszarów poza tym zasięgiem podawana nie była.

Pod względem ekologicznym odznacza się *Hildenbrandia* cieniolubnością, przywiązaniem do wód płynących i do kamieni piaskowcowych, kwarcytowych albo granitowych. Podłoża wapiennego wyraźnie unika i chociaż podawano kilkakrotnie występowanie jej także na ka-

mieniach wapiennych, jak np. z Tatr (N a m y s ł o w s k i, 1922), z okolic Dijon we Francji (S t a r m a c h, 1928), z Lunz w Austrii Górnej (G e i t l e r, 1932), to jednak w potokach i rzekach na zwartych obszarach wapiennych w Europie występuje tylko wyjątkowo i to jak się zdaje tylko w brzeżnych partiach tych obszarów graniczących z innymi skałami.

Bezpośredniego naświetlenia promieniami słońca unika. Typowe stanowiska Hildenbrandii to ocienione lasem potoki w górach i na pogórzu. Występuje ona tam w górnym biegu, czyli w tej części potoku, która charakteryzuje się zjawiskami erozji i tworzeniem się rumowiska skalnego. Pokrywa wtedy wszystkie większe kamienie ustalone na dnie, a przede wszystkim progi skalne i ściany małych wodospadów. Do innej grupy stanowisk należą wszelkiego rodzaju młynówki ocienione drzewami, o wodzie czystej i bystro płynącej oraz dnie żwirowatym lub kamienistym. Sztuczne wodospady w obudowaniach kół młyńskich zawierają z reguły Hildendrandię, o ile tylko występuje ona w danym dorzeczu. W przypadkach odsłonięcia jej stanowisk np. przez wycięcie lasu na brzegach potoku, zanika powoli lub też cofa się do szczelin skalnych pod osłonę mchów. W rzekach niżowych i Pomorskich występuje w miejscach, gdzie dno pokryte jest większą ilością kamieni i żwiru, woda dość głęboka i silny prąd.

W stosunku do temperatury jest glonem o charakterze eurytermicznym, rozwijającym się równie dobrze przy temperaturze wody 5° jak i 25°. W potokach ciepłych rozprzestrzenia się jednak znacznie szybciej i szerzej.

Budowa plech jest mało skomplikowana. Składają się one z pionowych, krótkich, porozgałęzianych nici, ścieśnionych gęsto i pozlepianych ze sobą bokami, tak że robią wrażenie tkanki parenchymatycznej. Nici te pod naciskiem szkiełka nakrywkowego z trudem oddzielają się od siebie. Na brzegach plechy nici przybierają kierunek poziomy i pełzają promieniście po podłożu, jednakże są tak samo pozlepiane bokami ze sobą jak nici pionowe.

Organy rozrodcze i w ogóle sposób rozmnażania się płciowego u Hildenbrandii nie jest znany. Próbowano wielokrotnie zbadać tę rzecz, lecz jak dotąd bez skutku. Dawniejsze opisy tetraspor, monospor, trichogynów i anteridiów (np. B o r z i, 1880, W o l n y, 1886, P e t i t, 1880, B u d d e, 1926) okazały się mylne; pochodziły z pomieszania z epifitycznymi sinicami o barwie czerwonej z rzędu *Chamaesiphonales*, jak to wykazał już częściowo S c h m i t z (1893) oraz S t a r m a c h (1928) i F r i t s c h (1929). Dane S k u j i

(1938) o monosporach tworzących się w specjalnych warunkach wymagają sprawdzenia.

Ostatecznie do dziś utrzymuje się pogląd pochodzący od Brandta (1909), że *Hildenbrandia rivularis,* glon niewątpliwie pochodzenia morskiego, zatracił sposób rozmnażania się płciowego przy przejściu z wód słonych do słodkich.

Ale i wegetatywne rozmnażanie się Hildenbrandii nie zostało do tej pory szczegółowo zbadane. Ogólnie przyjmuje się, że glon ten rozmnaża się z kawałków starych plech roznoszonych prądami wody (np. Fritsch, 1929, Skuja, 1938), jednakże bez poparcia tego poglądu bezpośrednią obserwacją.

Pewną nowość, przynajmniej w zakresie rozrastania się plech Hildenbrandii przyniosły swego czasu obserwacje Budd'ego (1926) i moje (1928).

Budde badając materiał z naturalnych stanowisk znalazł, że dorosłe plechy wypuszczają z brzegowych partii długie nici płożące się po podłożu i tworzące tu i ówdzie nowe zawiązki plech. Nici te niekiedy rozrastają się w ten sposób, że stają się podobne do znanego słodkowodnego krasnorosta *Chantransii,* stanowiącego przejściową (młodocianą) formę innych gatunków jak np. *Batrachospermum* i *Lemanea.* Stąd też Budde starał się włączyć do rozwoju Hildenbrandii Chantransię, podobnie jak to jest znane u innych krasnorostów słodkowodnych. Chantransia, która według Budde'go może się tworzyć z brzegowych partii dużych plech Hildenbrandii albo też z całkiem młodych związków tych plech, podobna jest z barwy i pokroju do *Chantransia violacea* Kütz., jednakże ponieważ pozostaje w genetycznym związku z Hildenbrandią nazwana została *Chantransia, Hildenbrandiae,* wzgl. *Pseudochantransia Hildenbrandiae.*

Organów rozrodczych Budde nie znalazł. O rozmnażaniu się wegetatywnym pisze tylko, że prawdopodobnie brzeżne grupy komórke odrywają się od plechy i przenoszą się z prądem wody na inne miejsca.

Obserwacje moje (1928) przeprowadzone również na materiale ze stanowisk naturalnych potwierdziły istnienie nici wyrastających z plech Hildenbrandii. Nici te miały albo charakter chwytników, albo też podobne były do płożących się po podłożu nici raczej gatunku *Chantransia pygmaea.* Jednakże na materiale zebranym z naturalnych stanowisk nie można było ustalić z pewnością czy istotnie zachodzi ścisły, genetyczny związek pomiędzy oboma glonami, które dziwnym trafem zawsze obok siebie rosną. Nici wyrastające z plech

Hildenbrandii mogły być zresztą tylko zewnętrznie podobne do *Chantransia pygmaea.*

Ówczesne moje badania wykazały jeszcze obecność swoistych utworów na plechach Hildenbrandii widocznych już gołym okiem w postaci białawych plamek, będących skupieniami nieco grubszych i jaśniejszych nici, najczęściej pokrytych śluzem i podniesionych nieco ponad powierzchnię plechy na kształt małych brodawek, a niekiedy odstające nieco na kształt drobnych łusek. Komórki tych najwidoczniej oddzielających się od plech utworów, wypełnione były obficiej materiałem zapasowym (skrobią) niż inne komórki plechy i wyrastały zwykle w długie nici o charakterze chwytnikowym. W szczytowych komórkach owych chwytników pojawiały się niekiedy chromatofory o barwie fioletowo czerwonej i w dalszym rozwoju dawały one właśnie płożące się i rozgałęziające się nici, podobne do nici *Chantransia.*

Te same utwory zaobserwował również Geitler (1932) jednak roli ich nie wyjaśnił. Potwierdził on także wyrastanie chwytników z komórek grubszych nici, nie stwierdziwszy jednak na swoim materiale, że chwytniki te przechodzą w nici podobne do Chantransii, podał w wątpliwość zarówno poglądy Budde'go o związku Chantransii ze skorupiastymi plechami Hildenbrandii w cyklu rozwojowym tej ostatniej, jak też i moje uwagi i przypuszczenia na ten temat.

Także Fritsch (1945) pisze, że w czasie swych badań nad Hildenbrandią z rzek angielskich nie stwierdził stadiów podobnych do *Chantransia.* Sądzi on, że *Hildenbrandia* rozmnaża się z kawałków plech roznoszonych prądami wody.

Sceptycznie do badań Budde'go odniósł się Zimmermann (1927), twierdząc, że na materiale wziętym z natury trudno bezbłędnie prześledzić związek poszczególnych nici rozmaitych plech, w kulturach zaś nie otrzymał podobnych stadiów.

W przeciwieństwie do tego znowu Skuja (1938) obserwował nitkowate wyrostki na plechach Hildenbrandii zarówno na materiale ze stanowisk naturalnych jak i z kultur. Pisze on, że chwytniki wyrastające z nasadowych komórek Hildenbrandii pozostają zawsze nierozgałęzione, natomiast te, które wyrastają z komórek leżących powyżej nasady w niciach plechy Hildenbrandii posiadają już odmienny charakter, mianowicie rozgałęziają się, otrzymują chromatofory i przekształcają się w długie pełzające nici, które mogłyby być ew. wzięte za nici Chantransia. Nie uważa jednak za po-

trzebne wprowadzać do cyklu rozwojowego Hildenbrandii (zresztą nieznanego dokładnie) stadiów reprezentowanych przez Chantransię.

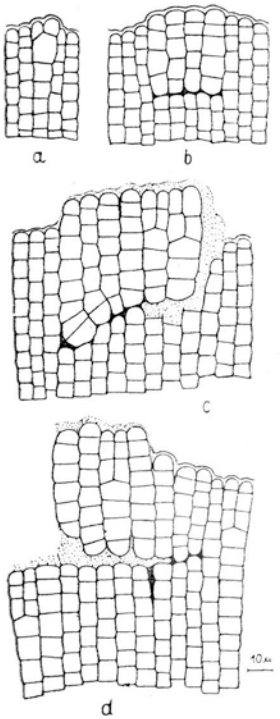
Ten sam autor przypuszcza, że *Hildenbrandia* rozmnaża się wegetatywnie z kawałków plechy, ale zauważył również, że z dolnych komórek złuszczających się kawałków plechy wysuwają się jakby nagie spory z błon komórki macierzystej. Nie jest wykluczone zatem, że *Hildenbrandia* tworzy również spory jako organy wegetatywnego rozmnażania się.

W tym stanie rzeczy pozostawała więc do rozwiązania zarówno sprawa rozwoju plechy, w tym także długich, pełzających nici o charakterze chwytników i nici typu Chantransii, jak i sprawa rozmnażania się Hildenbrandii. To ostatnie zagadnienie było szczególnie interesujące z tego powodu, że *Hildenbrandia* w wielu potokach i rzekach występuje masowo i wcale pospolicie, tworząc niekiedy plechy o rozmiarach kilku metrów kwadratowych. Pokrywa ona w ocienionych potokach i młynówkach wszystkie kamienie jako tako umocnione na dnie oraz ściany progów skalnych i wodospadów, co świadczy najlepiej o jej zdolnościach rozrodczych. Obserwacje w terenie wskazują, że jest to jeden z najżywotniejszych glonów, znoszący nawet średnie zanieczyszczenie wody ściekami z gnojowisk domostw położonych tuż nad potokami. Okupuje też w szybkim tempie kamienie oczyszczone po rujnujących dno powodziach, o ile tylko położenie ich odpowiada jej wymogom, przede wszystkim jak się zdaje pod względem światła. *Hildenbrandia* rozmnaża się zatem w dogodnych warunkach intensywnie i dlatego poznanie sposobu jej rozmnażania się było bardzo pociągające.

Obserwacje plech *Hildenbrandia rivularis* w przyrodzie

Obserwacje prowadzone we wszystkich porach roku na rozmaitych stanowiskach Hildenbrandii w Beskidzie Wyspowym, a nawet obserwacja jednego takiego stanowiska w krótkich odstępach czasu przez cały rok, nie doprowadziły do wykrycia jakichkolwiek organów rozrodczych spotykanych u innych gatunków krasnorostów słodkowodnych. Utwierdziły natomiast w przekonaniu, że podstawowe znaczenie dla rozmnażania się tego glona mają drobne skupienia nici widoczne na powierzchni plech w postaci jaśniejszych plamek. W pewnym okresie rozwojowym nici te tworzą małe brodawki lub guzki o średnicy ok. 1 mm pokryte cienką warstwą śluzu. Utwory te opisywałem już w r. 1928, a zwrócił na nie uwagę również Geitler (1932), nie wyjaśniając jednak ich funkcji.

Szczegółowe obserwacje plech Hildenbrandii wykazały, że utwory te powstają przez cały rok, jednakże najobficiej bywały nimi pokryte plechy w miesiącach letnich, od lipca do września, kiedy stan wody w potokach bywa najniższy a temperatura najwyższa. W czasie gdy woda sączy się ledwo po progach skalnych cieniutką warstwą i kiedy nieraz spore części plechy Hildenbrandii znajdują się już ponad wodą zwilżane tylko jej rozpryskami, widoczne były bardzo liczne brodawki złuszczające się z powierzchni plechy i pozostawiające po sobie płytkie zagłębienia.

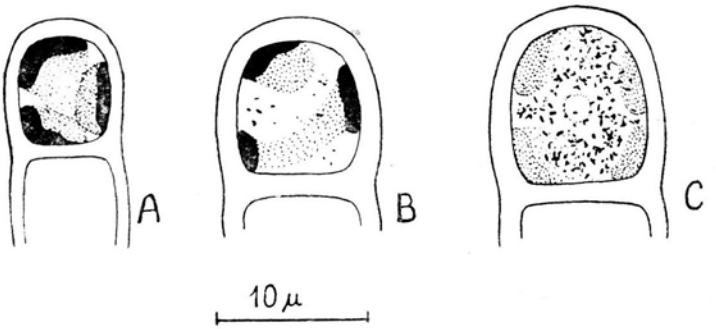


Ryc. 1. Zawiązki rozmnóżek a, b. Pod a widać w górnej części plechy Hildenbrandii jedną grubszą komórkę, pod b widać 4 grubsze nici odrywające się już u dołu od komórek plechy macierzystej. Pod c i d widać fragmenty dojrzewającej rozmnóżki, otoczonej warstwą śluzu.

Fig. 1. a, b. Nuclear sporangia. In the upper part of the *Hildenbrandia* thallus under *a* thicker cell can be seen, under *b* thicker threads separating from the bottom from the cells of the mother thallus. c, d. Sections of maturing gemmae enveloped in a layer of mucus and slightly elevated over the surface of a thallus.

Mikroskopowa obserwacja tych utworów potwierdziła, że składają się one ze stosunkowo krótkich nici (ryc. 1), złożonych przeważnie z 8 komórek grubszych od zwyczajnych komórek wegetatywnych, wypełnionych dużą ilością skrobi barwiącej się na kolor wiśinowo-czerwony po zadaniu jodem i posiadających wybladłe, jakby zanikające chromatofory (ryc. 2). Wymiary szerokości tych nici bywały czasem dwukrotnie większe niż wymiary normalnych nici plech. Przeciętna szerokość nici plech Hildenbrandii rosnącej na badanym terenie wynosi 4—8 μ (w poprzedniej pracy podawałem 4—6 μ), szerokość zaś nici złuszczających z powierzchni plechy mie-

ści się w granicach 5—12 μ. Nici te ustawione są znacznie luźniej niż w normalnych, czerwonych plechach. Po przeniesieniu ich np. na szkiełko przedmiotowe rozsypują się łatwo już po lekkim nacisku szkiełka nakrywkowego, podczas, gdy nici innych części plech z trudem tylko i dopiero pod silniejszym naciskiem szkiełka nakrywkowego odklejają się od siebie.



Ryc. 2. Szczytowe komórki: A — zwyczajnych nici plechy, B — nici tworzących rozmnóżki, C — nici rozmnóżki dojrzałej; wewnątrz widać ziarenka skrobi.
Fig. 2. Top cells: A — of the vegetative threads of the *Hildenbrandia* thallus, B — threads of the forming gemmae, C — threads of a mature gemmae coming off from its thallus; inside starch grains will be noticed.

Na podstawie, zresztą dość żmudnych badań morfologiczno-anatomicznych plech Hildenbrandii można sobie przedstawić rozwój interesujących nas utworów w następujący sposób.

W najgrubszych i przypuszczalnie zarazem najstarszych częścicah plechy wyodrębniają się niektóre większe komórki. Z komórek tych pochodzą nieco grubsze nici, które w pewnym stadium przestają róść, wypełniają się większą ilością ziarenek skrobi, przez co grubną, a równocześnie bledną z powodu stopniowego zanikania chromatoforów i zapewne funkcji asymilowania. Przez grubienie, któremu towarzyszy równocześnie pęcznienie i częściowe śluzowacenie błon, owe nici nie mogą się już zmieścić w zwartych szeregach normalnych nici plechy, a nie mogąc ich rozepchnąć podnoszą się ku górze i ponad plechę, tj. w kierunku, w którym nie napotykają przeszkody. Na powierzchni plechy stają się więc widoczne najpierw guzkowate wzniesienia, które później rozszerzają się jeszcze nieco i złuszczają się. (rycina 1 i 4, tablica I, fig. A). Nieregularne łuseczki dochodzące do średnicy 1 mm zmywa prąd wody i unosi zdala od plechy. Pozostają po nich na powierzchni plech niewielkie lejkowate zagłębienia. Na brzegach zagłębień wytwarzają się niekiedy

znowu inne grupy grubszych nici i nowe łuseczki. W ten sposób plechy Hildenbrandii ku jesieni usiane są bladymi, lejkowatymi zagłębieniami, dochodzącymi do 3 mm średnicy.

Teoretycznie można te utwory uważać za organy wegetatywnego rozmnażania się o typie rozmnóżek, za czym przemawia:

1. Zanik funkcji asymilacyjnej przez cofanie się zabarwienia chromatoforów i gromadzenie się większej ilości materiałów zapasowych w postaci skrobi.
2. Z początku wyraźne wyodrębnianie się z plechy macierzystej, a potem rozluźnienie z nią związku i odpadanie.

Twierdzenie to należało poprzeć doświadczeniem. Trzeba było zatem stwierdzić jaką funkcję posiadają rzekome rozmnóżki i prześledzić ich dalszy los po oderwaniu się od plechy. W tym wypadku obserwacje w przyrodzie nie mogły już być wystarczające i trzeba się było uciec do kultur w laboratorium.

Kultury rozmnóżek oraz kultury kawałków plech Hildenbrandii na szkiełkach nakrywkowych

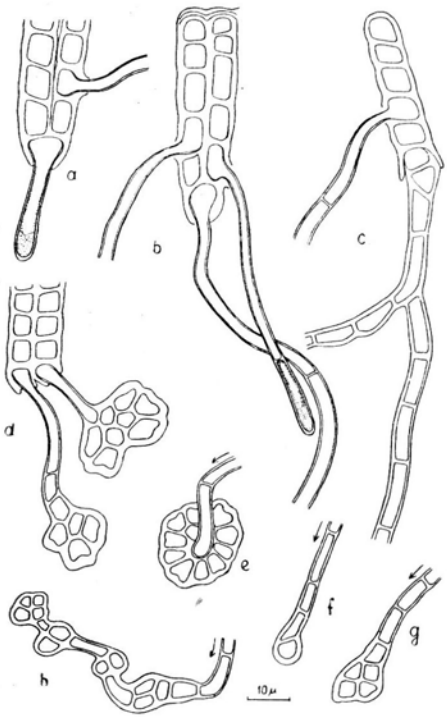
Hildenbrandia daje się łatwo hodować już w zwykłej wodzie wodociągowej co pewien czas zmienianej. W małym akwarium szklannym o pojemności 3 litrów, o ścianach oblepionych białym papierem kancelaryjnym dla ocienienia, rosła *Hildenbrandia* w warunkach laboratoryjnych przez 11 lat. Woda zmieniana była zwykle raz na miesiąc. Kamienie odłupane z naturalnych stanowisk, posiadające początkowo tylko rozsiane krwiste plamy, pokryły się z biegiem lat glonem na całej powierzchni, a równocześnie pojawiły się większe i mniejsze plechy na ścianach i dnie akwarium, szczególnie po stronie oddalonej od światła. Te plechy na ścianach akwarium rozwijające się zdala od kamieni ułożonych na dnie były najlepszym dowodem, że także w warunkach sztucznych *Hildenbrandia* nie tylko się rozrasta, ale się i rozmnaża; dowodziło to też ogromnej żywotności glona.

Chodziło jednak o wyhodowanie plech z „rozmnóżek". Próby umieszczania rozmnóżek wypreparowanych ostrożnie z powierzchni plechy na agarze nie dały wyników. Wprawdzie rozmnóżki wypuszczały natychmiast w dużej ilości nici chwytnikowe, najczęściej bezbarwne, a rzadziej posiadające także komórki z chromatoforami, jed-

nak płaskich plech nie tworzyły. Przypomnę, że kultury kawałków plech Hildenbrandii na agarze prowadzili również: Geitler, Zimmermann i Skuja (l. c.), jednak nie otrzymali tą drogą nic więcej jak tylko w różnym stopniu rozwinięte nici chwytnikowe. Zatem po nieudanych próbach na agarze przeprowadzono próbę hodowli na szkiełkach nakrywkowych umieszczonych w naczyniu z pożywką płynną silnie rozcieńczoną wodą wodociągową w przekonaniu, że takim sposobem można będzie dać glonowi podłoże bardziej podobne do tego jakie ma w przyrodzie. Oczywiście nie było mowy o tym aby to były czyste kultury, jednakże nie chodziło o nie, gdyż celem było tylko stwierdzenie, czy utwory zwane rozmnóżkami zdolne są do wytworzenia nowych plech Hildenbrandii, a więc czy spełniają funkcję rozmnażania, o którą je z góry podejrzewano. Plechy Hildenbrandii zaś nieutrudno odróżnić od wszystkich innych glonów, które ewentualnie mogły się w kulturze znaleźć. Pokazało się też, że w warunkach ocienienia papierem rozwijać się mogła jedynie *Hildenbrandia* i niektóre gatunki okrzemek. Kultury prowadzone były na pożywce Fechnera o składzie: wody destylowanej — 1000 g, $Ca(NO_3)_2$ — 2 g, K_2HPO_4 — 2 g, KNO_3 — 2 g, $MgSO_4$ — 2 g, 20 kropel 1% roztworu $FeCl_2$. Pożywka rozcieńczona była do połowy przestałą wodą wodociągową i wlewana do płaskich naczyń szklanych pojemności 2 litrów. W środku naczyń umieszczano rusztowanie z płytek szklanych, na którym z kolei układano szkiełka nakrywkowe. Na każde szkiełko nakrywkowe wysadzano następnie za pomocą pipetek zdjęte igiełkami, lub czasem poprostu wessane pipetką rozmnóżki. Przy zachowaniu pewnych ostrożności, a przede wszystkim unikaniu wstrząsów wody, można było w krótkim czasie obsadzić większą ilość szkiełek drobnymi grupkami nici zdjętych z powierzchni plech Hildenbrandii a posądzanych o funkcje rozmnażania. Jeśli materiałem wyjściowym były świeżo przywiezione z terenu plechy glonu zawierającego „dojrzałe rozmnóżki" tzn. łatwo od plechy odstające, wówczas już po 6 godzinach przyklejały się one do szkiełka nakrywkowego na tyle silnie, że można je było wraz ze szkiełkiem ostrożnie wydobyć z naczynia; wywołany manipulacją ruch wody nie strącał ich. Niekiedy jednak przyklejały się dopiero w następnym dniu lub nawet po dwóch dniach. Rozdrobnione kawałki plech przyklejały się zwykle później i to nie wszystkie. Kultury tego rodzaju prowadzone były przez 10 miesięcy, od września do czerwca roku następnego, przy czym utrzymywano 4 serie rozmnóżek i 4 serie zwyczajnych plech rozdrobnionych na kawałki.

a. Wzrost rozmnóżek

Niektóre nici rozmnóżek miały już w czasie osadzania ich na szkiełkach krótkie chwytniki wyrastające z nasadowych komórek. Po 2 dniach większość nici posiadała chwytniki wyrastające z 1—5 komórek. Chwytniki posiadały komórki bardzo wydłużone i rosły szczytem, pod którym była zagęszczona protoplazma; chromatoforów nie było w nich z początku widać.



Ryc. 3. Różne stadia kiełkowania nici rozmnóżek i tworzenia płaskich plech Hildenbrandii ze szczytowych komórek nici chwytnikowych. Pod h ta sama nitka tworzy kilka zawiązków plech.

Fig. 3. Different stages of the budding of the gemmae threads and of the formation of the flat *Hildenbrandia* thalli from top cells of the rhizoidal threads. *h* — same thread forms a few young thalli.

Po 12 dniach widać było już bardzo liczne chwytniki. Niektóre były już porozgałęziane i wytwarzały na szczytach krótkie komórki z chromatoforami, a czasem także zawiązki płaskich plech Hildenbrandii. Po 20 dniach zauważono, że część chwytników obumarła, część zaś wytworzyła młode płaskie plechy, które rozrastały się pro-

mieniście od punktu wyjściowego (ryc. 3, tablica 2, fig. A—E). Punktem wyjściowym dla tworzenie płaskiej plechy była zawsze szczytowa komórka chwytnika, posiadająca już wykształcone, wstążkowate chromatofory (Tablica 2, fig. B). W tym stadium nici rozmnóżki, z których wyrastają chwytniki oraz chwytniki w swych częściach najstarszych są martwe. Życie przenosi się do szczytu chwytnika, który w zetknięciu ze stałym podłożem wytwarza nową plechę Hildenbrandii. Nici chwytnikowe rozmnóżek rosną zatem jak strzępki grzybów szczytami, a zamierają w częściach najstarszych. Zdjęcie na fig. C tablica I, przedstawia chwytniki, które się wytworzyły po 6 tygodniach hodowli. Ciemna plama na zdjęciu oznacza skupienie nici rozmnóżki, z których dopiero wyrastają chwytniki. Wbrew twierdzeniu S k u j i wszystkie chwytniki mogą się rozgałęziać, jednak nie wszystkie są rozgałęzione.

W dwóch innych seriach kultur proces tworzenia się plech płaskich był szybszy, w jednej zaś wolniejszy. Mianowicie seria osadzona na szkiełkach z materiału przywiezionego w styczniu rozwinęła nieliczne chwytniki i pierwsze plechy płaskie zauważone dopiero po 6 tygodniach. Druga z kolei seria osadzona na szkiełkach 20 września dała młode plechy po 16 dniach ze stosunkowo krótkich nici chwytnikowych tak jak na fig. A, tablica II. Na tej figurze widać wyraźnie, że z każdej komórki krótkiej nici rozmnóżki mogą wyrastać chwytniki, które tworzą nowe plechy Hildenbrandii jeśli tylko zetkną się szczytem ze stałym podłożem. Rycina B na tablicy II przedstawia rozwój plech z chwytników po 2 miesiącach hodowli. Plecha u góry jest już jakby można powiedzieć normalnie rozwinięta i składa się z płaskiej, rosnącej na brzegach stopy oraz pionowych nici, najwyższych w środkowej i najstarszej części. Poniżej widać zawiązek plechy w postaci płaskiej stopy, powstającej z rozgałęzionej nitki chwytnika.

Warunkiem wytworzenia się plechy jest jak się zdaje zetknięcie się szczytowej, rosnącej komórki chwytnika z twardym podłożem. Dlatego to może na agarze nie tworzą się płaskie plechy. Z chwilą gdy łukowato rosnący chwytnik lub jego rozgałęzienie dotknie podłoża, zaczyna wytwarzać skośnymi podziałami krótkie wieloboczne komórki, rozrastające się promieniście od punktu wyjściowego. Nici chwytnika tworzą nieraz kilka zawiązków plech jeśli płożą się po podłożu.

Pewna część nici chwytnikowych jednak nie tworzy zaraz plech ale wyrasta w płożące się nici złożone z krótkich komórek dających niekiedy także odgałęzienia podnoszące się w górę (fig. E i F

na tablicy I). Te pełzające nici zdradzają duże podobieństwo do nici rozmaitych słodkowodnych gatunków rodzaju *Chantransia* i w pewnych wypadkach trudne są do odróżnienia od nich. Nici pełzające posiadają wstęgowate chromatofory o barwie różowo- lub fioletowo czerwonej. Znamienną ich cechą jest tendencja do zlepiania się bokami, przez co powstają wieloniciowe wstęgi (fig. E i F, tablica I). Niekiedy jednak pozlepiane nici wytwarzają coraz krótsze komórki i tworzą zawiązki (stopy) płaskich plech.

S k u j a (1938) obserwował również takie nici w kulturach na agarze, a nawet jedną wyrysował (tabl. 34, fig. 7). Twierdzi on jednak, że są to wytwory kultur nie obserwowane w przyrodzie i że powstają one tylko z komórek położonych powyżej nasady nici plechy, natomiast z komórek nasadowych rozwijają się tylko nierozgałęzione chwytniki. Nie można jednak tego potwierdzić. Nici podobne do Chantransii mogą powstawać z każdego chwytnika i każdy chwytnik może się rozgałęziać. Co zaś jest powodem tak charakterystycznego przekształcenia się chwytników nie wiadomo. Jednak zarówno obserwacje B u d d e ' g o jak i moje wskazują, że i na kamieniach wziętych z naturalnych stanowisk spotyka się nici płożace się, podobne do Chantransii. Kultury tylko potwierdziły, że tworzą się one istotnie z plech Hildenbrandii, a nie z Chantransii rosnącej często na tych samych kamieniach. Kultury nie wykazały też przejść do tego ostatniego gatunku.

W kulturach nici typu Chantransii są bardzo rzadkie. Na 120 przejrzanych szkiełek znaleziono je tylko w 14. Zatem i z tego powodu nie wygląda na to aby warunki kultury sztucznej sprzyjały szczególnie ich rozwojowi. Nie można też z obserwacji materiału w przyrodzie określić co miałoby być przyczyną tak szczególnego wzrostu nici pośredniczących w rozmnażaniu się Hildenbrandii.

Doświadczenia z hodowlą rozmnóżek w surowej kulturze na szkiełkach nakrywkowych jako podłożu dały ostatecznie następujące stwierdzenia:

1. Grupy nici posiadających komórki wypełnione materiałem zapasowym, a oddzielające się, względnie złuszczające się w pewnych okresach z powierzchni plech Hildenbrandii stanowią istotnie sui generis organy rozmnażania, gdyż umieszczone na stałym podłożu tworzą nowe plechy Hildenbrandii.

2. Utwory te uważamy za rozmnóżki ponieważ odpadają w całości z plech macierzystych. Oddzielanie się ich od plech macierzystych następuje przez śluzowacenie zewnętrznej części wielowar-

stwowej błony komórkowej, otaczającej nici zgrubiałe wskutek wypełnienia się materiałem zapasowym.

3. Rozmnóżki zdjęte z macierzystej plechy przyczepiają się w krótkim czasie do podłoża za pomocą śluzu oraz chwytników. Śluzowacenie błon komórkowych rozmnóżki oraz wytwarzanie się chwytników częściowo już na pniu jest prawdopodobnie przystosowaniem do zaczepienia się o podłoże rozmnóżek niesionych prądem wody. Zaczepione o nierówności podłoża już w krótkim czasie przyklejają się do niego lub przyrastają szczytami nici chwytnikowych.

4. Komórki rozmnóżek giną po wypuszczeniu nici chwytnikowych, zamierają też nasadowe części chwytników a rosną ich szczyty.

5. Młode plechy Hildenbrandii tworzą się z końcowych komórek nici chwytnikowych z chwilą gdy te rosnąc łukowato zetkną się z twardym podłożem.

6. Nowe plechy Hildenbrandii wytwarzały się w kulturach najwcześniej po 10 dniach. Zawiązki plech tworzyły się przez skośne podziały szczytowej komórki chwytnika, w której zawsze najpierw pojawiają się wstążkowate chromatofory. Skośne podziały prowadzą do promienistego wzrostu plechy. Młode plechy Hildenbrandii zarówno w kulturach jak i w przyrodzie posiadają przeważnie owalne zarysy, jednakże niekiedy rosną także jednostronnie (fig. C, tabl. 2).

7. Szczytowe komórki nici chwytnikowych rozwijają się także w pewnych (zresztą rzadkich) wypadkach w długie nici o komórkach podobnych do komórek *Chantransia*. Nici te płożą się po podłożu i nie tworzą lub przynajmniej przez pewien czas nie tworzą normalnych plech Hildenbrandii. Możnaby przyjąć, że przedstawiają one „status filiformis" plech Hildenbrandii. Dawne przypuszczenia, że istnieje poprzez nie związek pomiędzy gatunkami *Chantransia* a Hildenbrandią powinien odpaść gdyż są to utwory swoiste nie przechodzące w typową Chantransię, natomiast mogące przejść w plechy Hildenbrandii.

8. Ze sposobu rozwijania się rozmnóżek widać, że *Hildenbrandia* przechodzi zawsze przez krócej lub dłużej trwające stadium nitkowate. W pewnych wypadkach nici przybierają wygląd Chantransii i wtedy stadium nitkowate trwa najdłużej. W każdym razie znamienne jest, że rozwój plech Hildenbrandii z rozmnóżek odbywa się zawsze podobnie jak rozwój plech innych krasnorostów słodkowodnych i morskich ze spor, to jest przez stadium nitkowate.

b. Tworzenie się nowych plech z rozdrobnionych kawałków starych.

Obok rozmnóżek osadzano również na szkiełkach nakrywkowych w kulturach wodnych rozdrobnione kawałki plech. W serii takich kultur zaobserwowano, łatwą regenerację plech Hildenbrandii. Wprawdzie nie wszystkie kawałki starych plech dane na szkiełka nakrywkowe regenerują, większość z nich ginie, jednakże zawsze część wytwarza zawiązki nowych plech.

Typowy obraz regenerowania plechy z kawałka starej przedstawia rycina D na tablicy 1. Z podstawy starej plechy, (na rycinie czarna plama) wyrasta nowa, rozrastająca się nieregularnie promienistymi smugami.

Istnieje pewna różnica pomiędzy odtwarzaniem się plech z rozmnóżek i z kawałków zwyczajnych plech. Pierwsze tworzą nowe plechy za pośrednictwem nici chwytnikowego typu, drugie czynią to bez pośrednictwa takich nici. Te dwa przypadki w formie typowej pokazują ryciny C i D na tablicy 1. Pod C sfotografowana została typowa rozmnóżka zebrana z powierzchni plechy pipetą i osadzona następnie na szkiełku nakrywkowym w kulturze wodnej. Pod D sfotografowany jest kawałek plechy rostowej zdrapanej z powierzchni kamienia za pomocą lancetu i jeszcze dodatkowo porozrywanej igiełkami. W pierwszym wypadku po 6 tygodniach hodowli wytworzył się obfity kłąb chwytników, w drugim zaś nici chwytnikowych nie było, natomiast nasadowe komórki starej plechy rozrosły się w nową plechę. To ostatnie zdjęcie wykonane zostało po 8 tygodniach hodowli. Nowa plecha miała wtedy w miejscu najszerszym blisko 1 mm średnicy.

Jednakże te dwa skrajne przypadki powiązane są ze sobą całym łańcuchem przejść, tak że ostatecznie różnica pomiędzy regeneratami ze starych plech rostowych a z rozmnóżek posiada raczej charakter ilościowy.

Ze szczegółowych obserwacji mikroskopowych możnaby wysnuć następujące wnioski: Im więcej w kawałku starej plechy znajduje się rozluźnionych nici (odklejonych od siebie), tym więcej wyrasta nici chwytnikowych nie tylko z dolnych, ale i z bocznych komórek (ryc 3b). Im więcej materiałów zapasowych (skrobi) posiadają komórki plech Hildenbrandii wziętej do rozmnażania, tym dłuższe tworzą się chwytniki. Zaobserwowano w kulturach, że najliczniejsze i najdłuższe chwytniki wytwarzają rozmnóżki, które z łatwością same odpadają od plechy macierzystej. Są to jakby rozmnóżki dojrzałe. Komórki ich posiadają wyblakłe chromatofory i dużo skrobii. Bardzo

krótkie nici chwytnikowe wytwarzają komórki o intensywnie zabarwionych chromatoforach i małych zapasach skrobi. Wydaje się, że z reguły w najgrubszych częściach plech istnieje najwięcej komórek bladych, lecz bogatych w materiały zapasowe. Różnice pomiędzy niciami rozmaitych części plech ilustruje rycina 2. Różnice te zauważył również Geitler (1932).

W kulturach z rozdrobnionych plech nie znaleziono nici typu *Chantransia* przedstawionych na figurach E i F tablicy 1.

W rezultacie więc kultury z rozdrobnionych kawałków starych plech wykazały, że w zasadzie każda część starej plechy Hildenbrandii może wytworzyć nową plechę, a więc nie tylko rozmnóżki posiadają ten przywilej. Istnieją jedynie różnice w sposobie tworzenia się nowych plech z rozmnóżek i z rozdrobnionych kawałków starych plech, lecz różnice te nie są ostre ale wykazują wszelkie stopnie pośrednie.

W ogólności należy stwierdzić bardzo dużą zdolność regeneracyjną glonu. Nie będzie przesady jeśli się przyjmie, że każda komórka plechy Hildenbrandii zdolna jest do odtworzenia całej plechy. Jednakże w przypadkach normalnych, funkcje rozmnażania pełnią jedynie złuszczające się części plech starych, przedstawiające charakterystyczne utwory, które nazwaliśmy rozmnóżkami. W czasie rozwoju na nowym miejscu (rozmnóżki rozwijają się także nieraz na starych plechach) rozmnóżki wykazują w pierwszej fazie wzrost nitkowaty, a dopiero w następnej fazie dają zawiązki nowych, płaskich plech Hildenbrandii.

Rozmnażanie się *Hildenbrandia rivularis* w porównaniu z innymi krasnorostami.

Krasnorosty rozmnażają się płciowo i wegetatywnie. Rozród płciowy wykazuje u różnych grup systematycznych dużą różnorodność, szczególnie co do sposobu tworzenia karpospor. Znane są w tym wypadku 2 zasadnicze kierunki rozwojowe: w jednym (u *Nemalionales*) karposporofit wytwarza haploidalne karpospory, w drugim (spotykanym u większości krasnorostów) karpospory są diploidalne i wyrastają w tetrasporofity produkujące dopiero haploidalne tetraspory. Istnieją również odstępstwa od tych zasadniczych typów, przy czym spotyka się rośliny triploidalne, przechodzące w czasie pełnego rozwoju fazę haploidalną i diploidalną oraz wyłącznie haploidalne albo też wyłącznie diploidalne.

Znamienne jest, że krasnorosty nie we wszystkich warunkach rozmnażają się płciowo, a znane są też gatunki, u których rozrodu

płciowego dotąd w ogóle nie odkryto. Należą do nich np. *Hildenbrandia, Trailiella, Lomentaria, Dasya* i niektóre inne. Niektóre gatunki znowu zatracają rozród płciowy gdy znajdą się w innych niż optimalne warunkach zasolenia i temperatury. W Bałtyku np., który jest morzem półsłonym, nie rozmnażają się płciowo: *Callithamnion furcellariae, Polysiphonia nigrescens* i *Rhodomela subfusca*. Rośliny te produkują jedynie tetraspory typu wegetatywnego tj. bez redukcji ilości chromosomów. Jednakże oba znane gatunki Hildenbrandii morskiej nie rozmnażają się płciowo zarówno w Bałtyku jak i na wybrzeżach Atlantyckich. Zatem także pogląd, że *Hildenbrandia* zatraciła zdolność rozmnażania się płciowego przy przejściu do wody słodkiej jest trudny do udowodnienia.

Istnieje również u krasnorostów duża różnorodność wśród wegetatywnych organów rozmnażania się. Znane tu są monospory, bispory, tetraspory i polyspory. Te rozmaite rodzaje spor są w dodatku nie zawsze jednoznaczne pod względem przede wszystkim cytologicznym. Możemy tu wyróżnić dwa różne szeregi:

1. Spory powstające po podziale redukcyjnym, a więc haploidalne jak np. monospory u *Nemalionales*, bispory u *Corallinaceae* i tetraspory u większości gatunków rozmnażających się płciowo.

2. Spory powstające bez podziałów redukcyjnych, na drodze niejako wegetatywnej i dające zawsze rośliny podobne do macierzystych. Mogą to być zarówno haploidalne monospory jak np. u *Thorea, Nemalionopsis, Rhodochorton*, oraz u rozmaitych gatunków *Chantransia*, albo diploidalne tetraspory jak np. u *Lomentaria rosea* i niektórych gatunków krasnorostów bałtyckich, albo wreszcie diploidalne, a może nawet triploidalne polyspory spotykane przede wszystkim u niektórych gatunków z rodziny *Ceramiaceae*. (w Bałtyku np. *Ceramium diaphanum*).

Obok spor występują jeszcze u krasnorostów rozmnóżki jako specyficzne organy rozmnażania. Posiadają one rozmaity wygląd, od spor zaś różnią się tym, że odpadają w całości od rośliny macierzystej podczas gdy spory wypadają jako nagie z błon komórek macierzystych. Rozmnóżki mogą być jedno- lub wielokomórkowe; mogą to być utwory wyrastające na osobnych stylikach albo w postaci brodawek, albo też przemieniają się w nie szczyty wzrostu lub boczne odgałęzienia.

O rozrodzie płciowym u Hildenbrandii nie mamy żadnych danych jak to już wspominaliśmy poprzednio. U morskich gatunków znaleziono jedynie tetraspory rozwijające się w zagłębieniach (konceptaklach) na plesze. Za pomocą tetraspor rozmnażają się zarówno

gatunki Hildenbrandii żyjące w Bałtyku jak i Atlantyckie. Wprawdzie nie zbadano tetraspor u Hildenbrandii cytologicznie, jednakże z faktu, że rozsiane spory dają zawsze plechy podobne do macierzystych, zalicza się je w myśl tez Svedeliusa do typu spor, których powstawaniu nie towarzyszy podział redukcyjny, a które wskutek tego można uważać rozwojowo za zmodyfikowane komórki wegetatywne, czyli inaczej za swoisty typ rozmnóżek. Wśród glonów typy takie nie są rzadkie.

U Hildenbrandii słodkowodnej możemy na podstawie opisanych poprzednio badań i obserwacji przyjąć istnienie rozmnóżek jako jedynych organów rozmnażania. Rozmnóżki powstają na powierzchni plech i posiadają postać drobnych brodawek czy też łuseczek, złożonych z kilku lub kilkunastu nici odpadających najczęściej razem od rośliny macierzystej. Nici rozmnóżek bywają złożone przeważnie z 4—8 komórek nieco grubszych od komórek plechy macierzystej i wypełnionych ziarenkami skrobi. Po odpadnięciu rozmnóżki powstaje na plesze lejkowate zagłębienie. Dorosłe plechy Hildenbrandii wyglądają wskutek tego po wyprodukowaniu dużej ilości rozmnóżek jakby były pokryte śladami po ospie.

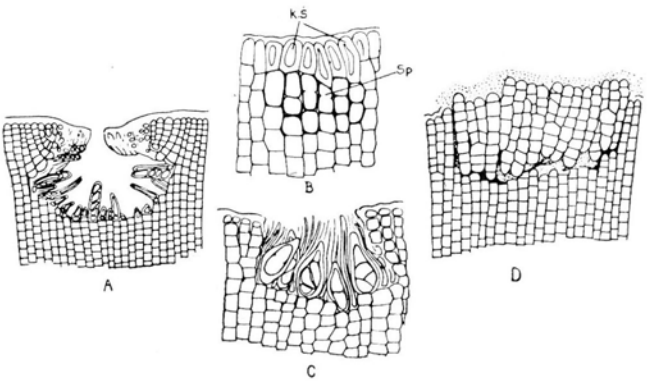
Wobec tego że Hildenbrandia słodkowodna rozmnaża się za pomocą rozmnóżek, a jej najbliższy krewniak Hildenbrandia morska za pomocą tetraspor typu wegetatywnego, nasuwa się pytanie czy przypadkiem oba te organy nie są do siebie rozwojowo podobne, a więc homologiczne.

Jeśli przyjmiemy, że tetraspory Hildenbrandii morskiej posiadają charakter wegetatywny (tworzą się bez poprzedzającego podziału redukcyjnego), wówczas porównywanie ich z romnóżkami jest całkiem możliwe. Możnaby wtedy powiedzieć, że różnice pomiędzy przede wszystkim tetrasporangiami Hildenbrandii morskiej, a rozmnóżkami Hildenbrandii słodkowodnej mają charakter ilościowy. Omówimy zatem nieco bliżej podobieństwa i różnice pomiędzy rozmnóżkami i tetrasporami.

Istnieje podobieństwo:

1. Pomiędzy tworzeniem się rozmnóżek u Hildenbrandii słodkowodnej i tworzeniem się tetraspor u Hildenbrandii morskiej.
2. Pomiędzy umiejscowieniem jednych i drugich organów na plechach miacierzystych.
3. Pomiędzy sposobem rozwijania się nowych plech z rozmnóżek i z tetraspor.

Początek tetrasporangiów u Hildenbrandii morskiej i rozmnóżek u Hildenbrandii słodkowodnej jest podobny: Oba te organy powstają z komórek wegetatywnych, umieszczonych w górnej części plechy. Komórki wyjściowe dla tetrasporangiów i rozmnóżek z początku rosną nieco szybciej od innych, a nawet przygniatają swym wzrostem inne sąsiednie komórki i hamują ich rozwój, a następnie przestają róść i wypełniają się materiałami zapasowymi. Komórki przekształcające się w tetrasporangia dzielą się skośnymi błonami na 4 komórki potomne ustawione szeregiem. Należą więc do typu „sporae zonatim divisae" i przedstawiają jakby krótkie 4-komórkowe nici, które przestały róść na długość.



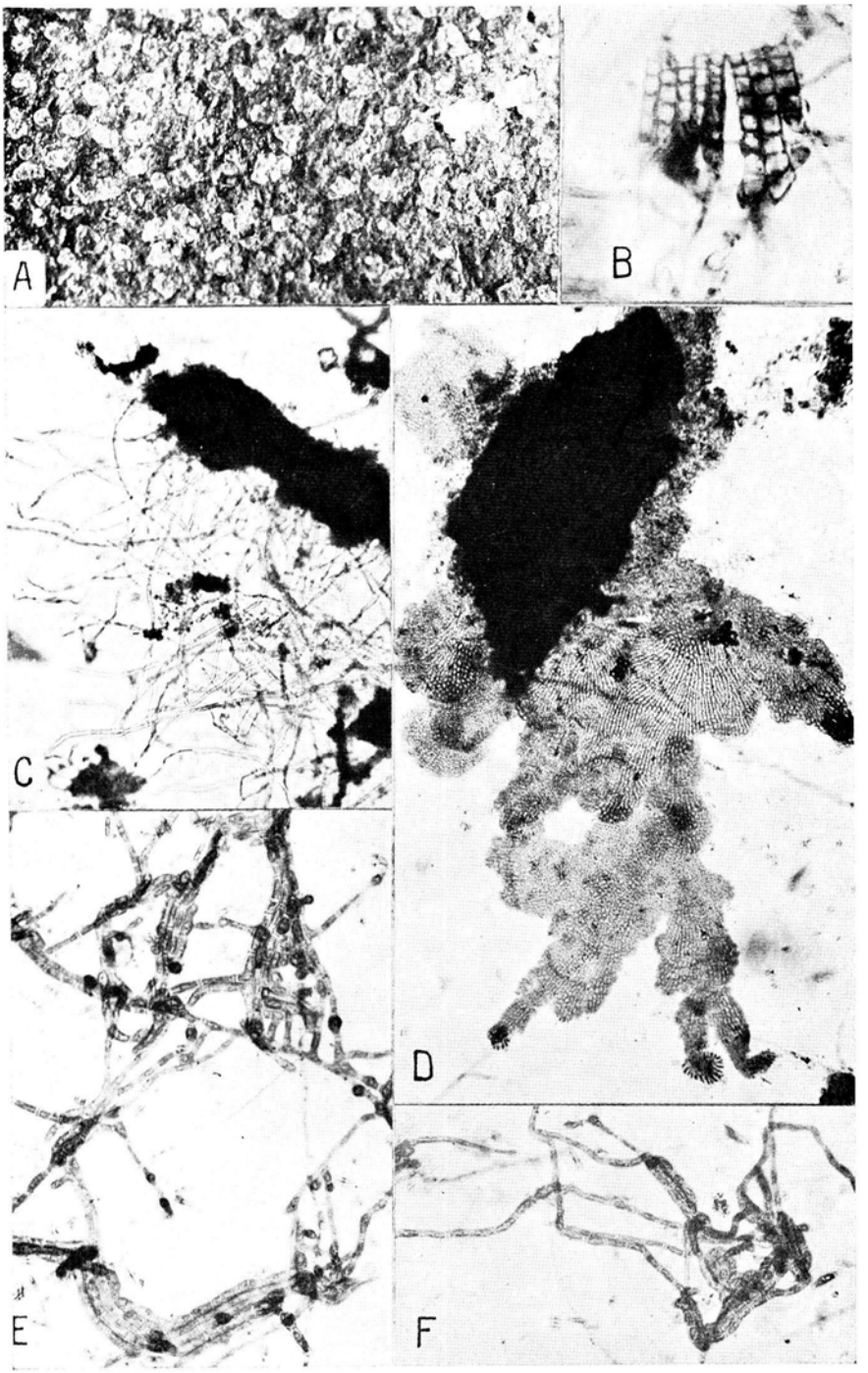
Ryc. 4. Porównanie umiejscowienia i wyglądu tetraspor: A — u *Hildenbrandia Crouani* J. A g., B i C u *H. prototypus* N a r d o; Sp — zawiązki tetraspor, kś — śluzowaciejące komórki ponad zawiązkami tetraspor. D — Rozmnóżka u *H. rivularis* (L i e b m.) J. A g.

Fig. 4. The comparison of the position and the appearance of the tetraspores in *Hildenbrandia Crouani* J. A. g. (A), in *H. prototypus* N a r d o (B), and the position and the appearance of the gemmae of *H. rivularis* (L i e b m). I. A g. (C). A according to K. R o s e n v i n g e, B, C, D — orig.

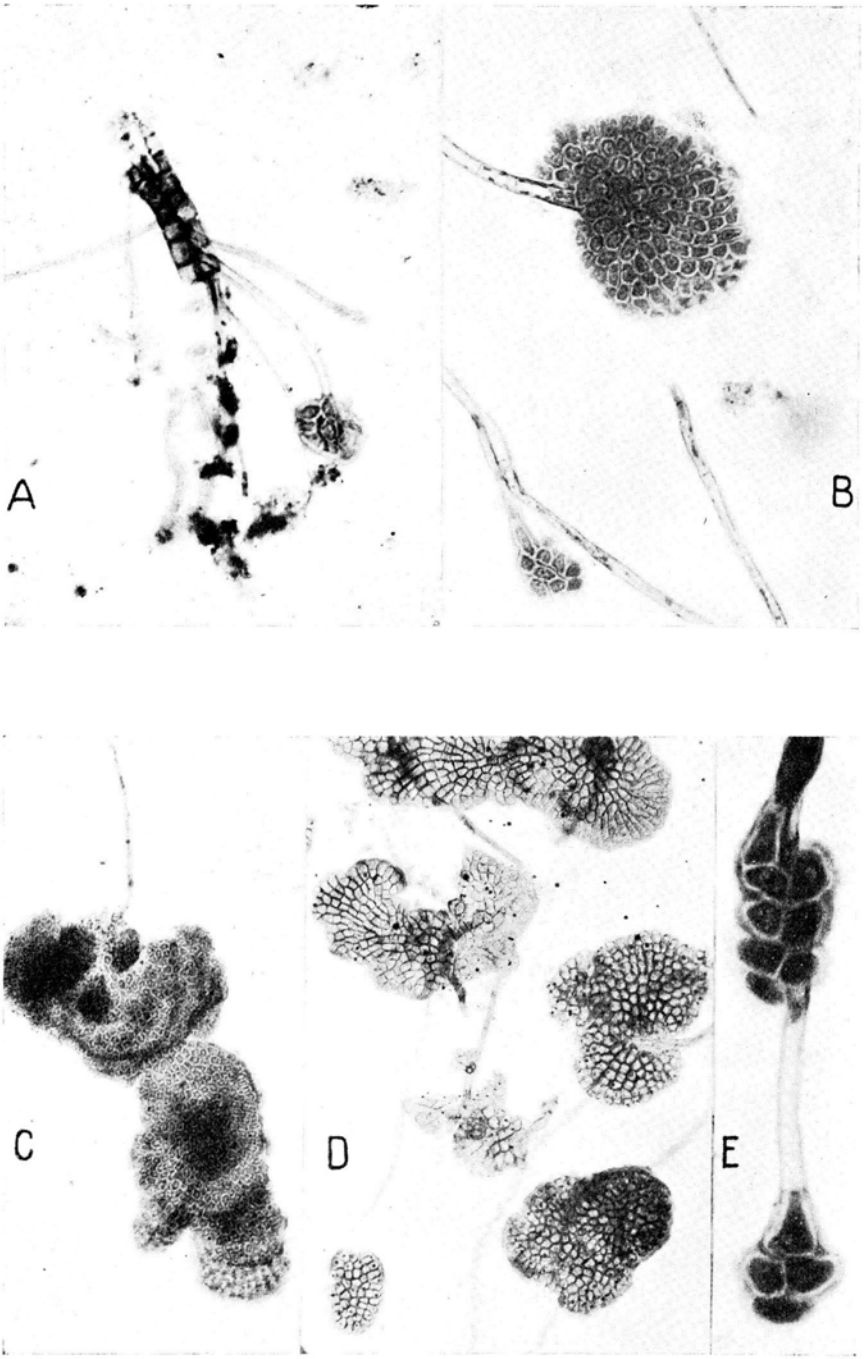
Komórki z których tworzą się rozmnóżki u Hildenbrandii słodkowodnej dzielą się częściej i wytwarzają nici 4—8 komórkowe, roślejsze od innych, grubiejące i gromadzące materiał zapasowy.

Jedne i drugie organy rozsiane są na powierzchni plech zwykle dość gęsto. U Hildenbrandii morskiej powstają głębsze dołki (konceptakle), w których na dnie i na bokach osadzone są tetrasporangia zwykle w dużej liczbie. Zagłębienia te powstają przez zanik (śluzowacenie) komórek powierzchniowej warstwy plechy oraz przez wzrost sąsiadujących części wegetatywnych. U Hildenbrandii słodkowodnej zagłębienia na plesze nie są tak głębokie; stają się one widocz-

TABLICA I — TABLE I



TABLICA II — TABLE II



ne dopiero po odpadnięciu rozmnóżek. Rozmnóżki przed odpadnięciem tworzą na powierzchni plechy małe brodawki pokryte śluzem. Śluzowacenie błon, które powoduje odrywanie się rozmnóżek od plechy macierzystej, względnie także rozsypywanie się ich na pojedyncze nici, towarzyszy również tworzeniu się i odrywaniu tetraspor u Hildenbrandii morskiej.

Zasadnicza różnica istnieje w sposobie rozsiewania się. Tetraspory Hildenbrandii morskiej wypadają z błon jako tzw. nagie komórki, czyli zachowują charakter spor właściwych krasnorostom, podczas gdy rozmnóżki u Hildenbrandii słodkowodnej odpadają w całości jako grupy nici, lub rzadziej jako pojedyncze nici. Zaznaczę, że sposób rozsiewania się Hildenbrandii morskiej nie był bezpośrednio obserwowany, a przyjmuje się tylko wypadanie pojedynczych spor „per analogiam" z innymi krasnorostami rozsiewającymi się za pomocą tetraspor.

Podobny jest znowu rozwój odpadniętych rozmnóżek i spor. Spory Hildenbrandii morskiej, podobnie jak spory wszystkich innych krasnorostów, kiełkują najpierw w nitkę, z której dopiero powstaje plecha. Rozmnóżki tak samo wypuszczają z komórek najpierw nici o rozmaitej długości i dopiero ze szczytowych komórek tych nici powstają plechy.

Nitkowate stadium w rozwoju krasnorostów jest bardzo charakterystyczne. Przechodzą przez nie w większym lub w mniejszym stopniu wszystkie gatunki, których rozwój dotąd bliżej poznano i co ciekawsze, kiełkują w nici zarówno właściwe spory po redukcji chromozomów powstałe, jak i powstające bez podziałów redukcyjnych oraz rozmnóżki. To stadium nitkowate, które możnaby przyrównać do splątka u mchów, może być niewielkie i krótkotrwałe, może się np. ograniczać do stosunkowo krótkiej jednokomórkowej nici, albo też może być znacznie rozwinięte, jak np. u *Batrachospermum* i *Lemanea*, u których rozwój właściwych plech poprzedza stadium młodociane w postaci Chantransii. Ta znamienna tendencja wyrastania w nici wszelkiego rodzaju komórek zaznacza się u krasnorostów tak mocno, że nawet niekiedy plemniki po odpadnięciu z rośliny macierzystej kiełkują najpierw w długie nici (jak np. u *Corallina officinalis*).

W rezultacie więc pod względem kiełkowania i dalszego rozwoju rozmnóżki Hildenbrandii słodkowodnej niczym nie różnią się od spor rozmaitych innych gatunków krasnorostów. Ten wzgląd, jak i poprzednio wykazane podobieństwa skłania do uznania rozmnóżek *Hildenbrandia rivularis* za organy homologiczne z powsta-

jącymi również na drodze wegetatywnej tetrasporangiami obu gatunków morskich tj. *Hildenbrandia prototypus* N a r d o i *H. Crouani* J. A g. Pod względem morfologicznym są to utwory odmienne, jednakże rozwojowo i biologicznie podobne. Różnice istniejące pomiędzy nimi posiadają charakter ilościowy.

Na odmienność wykształcenia się organów rozmnażania u Hildenbrandii słodkowodnej mogło wpłynąć przejście jej do wody słodkiej. Jakkolwiek Hildenbrandia morska nie rozmnaża się płciowo i wskutek tego także Hildenbrandia słodkowodna nie musiała zatracać przy przejściu do wód słodkich płciowego sposobu rozmnażania się, to jednak to przejście uwydatniło się przecież być może właśnie w charakterystycznym wykształceniu rozmnóżek w miejsce tetraspor.

Że taka droga jest możliwa wskazują obserwacje innych gatunków krasnorostów, a przede wszystkim rosnących w Morzu Bałtyckim. Glony te w miarę wysładzania się wody nie tylko zatracają rozród płciowy, ale coraz częściej wykształcają wielokomórkowe paraspory o typie rozmnóżek w miejsce tetraspor, jak to między innymi wykazywała M a r c h e w i a n k a (1924) u *Ceramium diaphanum* z Gdyni.

Pozostałaby jeszcze do omówienia sprawa regeneracji plech wegetatywnych. Kultury pociętych kawałków plech *Hildenbrandia rivularis* regenerują stosunkowo łatwo, natomiast albo wcale nie tworzą się przy regeneracji nici chwytnikowe, albo też obserwuje się je rzadko. Oczywiście nie jest wykluczone, że w tych wypadkach gdzie te nici się tworzyły chodziło już o młode rozmnóżki lub ich części, jednakże wydaje się, że i tu trzeba widzieć przede wszystkim przejście pomiędzy plechą wegetatywną jako taką, a rozmnóżką jako organem wegetatywnego rozmnażania. Przejścia takie u wszystkich regenerujących roślin, a szczególnie u bardzo żywotnych glonów są całkiem naturalne. Różnice pomiędzy plechą regenerującą a organami wegetatywnego rozmnażania będą znowu ilościowej, a nie jakościowej natury.

ZESTAWIENIE WYNIKÓW

1. Sposób rozmnażania się krasnorosta słodkowodnego *Hildenbrandia rivularis* nie był znany. Obserwując plechy tego krasnorosta pochodzące z potoków Beskidu Wyspowego stwierdzono istnienie utworów, które mogły być wzięte za rozmnóżki przez to:

a) Że wyodrębniały się z plechy macierzystej jako brodawkowate utwory, odpadające po dojrzeniu.
b) Że nici, z których się te utwory składały, posiadały w komórkach większą ilość skrobii jako materiału zapasowego.

2. W kulturach prowadzonych w celu stwierdzenia, że rzekome rozmnóżki zdolne są do wytworzenia nowych plech glonu wykazano:

a) Nici rozmnóżek kiełkują, wypuszczając z komórek długie chwytniki.
b) W normalnych wypadkach chwytniki tworzą ze szczytowych komórek nowe plechy Hildenbrandii.
c) W pewnych wypadkach chwytniki zamiast w płaskie plechy, wyrastają w nici podobne do *Chantransia*. Nici te przechodzą jednak w końcu znowu w plechy Hildenbrandii. Przedstawiają one zatem „status filiformis" tej ostatniej.
d) Powiązania pomiędzy niciami kiełkującymi rozmnóżek a Chantransią, wbrew dawnym przypuszczeniom niektórych autorów, nie stwierdzono.

3. Obok rozmnóżek, także kawałki plech Hildenbrandii zdolne są do regenerowania. Z kawałków starych plech powstają nowe plechy już bez pośrednictwa nici chwytnikowych.

4. Możliwe jest, że rozmnóżki Hildenbrandii słodkowodnej i tetraspory Hildenbrandii morskiej są homologicznymi utworami, istnieją bowiem pomiędzy nimi następujące podobieństwa:

a) Pomiędzy tworzeniem się rozmnóżek i tetraspor.
b) Pomiędzy umiejscowieniem jednych i drugich na plechach macierzystych.
c) Pomiędzy sposobem rozwijania się nowych plech z rozmnóżek i z tetraspor.

5. Jest prawdopodobne, że na odmienność wykształcenia się organów rozmnażania u Hildenbrandii słodkowodnej wpłynęło przejście jej z morza do rzek.

LITERATURA

B o r z i A. Sugli Spermazi della *Hildenbrandia rivularis* A g. Rivista Scientifica I. Messina, 1880. (Według referatu w Bot. Centrabl. 1. 1880, str. 481).

B u d d e H. Erster Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Hildenbrandia rivularis* (L i e b m.) B r é b. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 44. 1926, str. 280.

Budde H. Zweiter Beitrag zur Entwicklugsgeschichte von *Hildenbrandia rivularis* (Liebm.) Bréb. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 44. 1926, str. 367.

Fritsch F. E. The encrusting algal communities of certain fastflowing streams. New Phytol. V. 28. 1929. str. 165.

Fritsch F. E. The structure and reproduction of the algae. V. II. 1945, Cambridge Univ. Press.

Geitler L. Notizen über *Hildenbrandia rivularis* und *Heribaudiella fluviatilis*. Archiv f. Protistenkunde. Bd. 76. 1932. str. 581.

Krawiec F. Ciekawe krasnorosty: *Hildenbrandia rivularis* (Liebm.) J. Ag. i *Thorea ramosissima* Bory w Wielkopolsce. Acta Soc Bot. Pol. V. XII. 1935, str. 299.

Marchewianka M. Przyczynek do morfologii *Ceramium diaphanum* z Gdyni. Kosmos, T. 49. 1924, str. 843.

Namysłowski B. Mikroflora źródeł podreglowych. Kosmos, T. 47. 1922, str. 204.

Oltmanns Fr. Morphologie und Biologie der Algen. Bd. II. 1922. Fischer, Jena.

Petit P. Note sur le trichogyne de l'*Hildenbrandia rivularis* Ag. Brebissonia V. II. Paris, 1880/81, str. 1—5.

Rosenvinge Kolderup L. The Marine Algae of Denmark. Part. IV. *Rhodophyceae*. Kobenhavn, 1909—1931. Danske Videnskselsk: Skrift.

Schiller J. Über Bau, Entwicklung, Keimung und Bedeutung Parasporen der Ceramiaceen. Österreich. bot. Zeitschr. 1913. Nr 4 i 5.

Smith G. M. Manual of Phycology. Waltham, Mass. U. S. A. 1951.

Schmitz F. Kleinere Beiträge zur Kenntnis der Florideen II. Nuov. Notarisia, 4. 1893.

Schmitz F. Die Gattung *Microthamnion* J. Ag. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 11. 1893. str. 285.

Skuja H. Zur Verbreitung und Ökologie von *Hildenbrandia rivularis* (Liebm.) J. Ag. in Lettland. Acta Univ. Latviensis. 14. 1926. str. 659.

Skuja H. Die Süsswasserrhodophyceen der d. limnol. Sunda-Expedition. Arch. f. Hydrobiol. Suppl. Bd. 15. 1938, str. 603.

Starmach K. Beitrag zur Kenntnis der Süsswasserflorideen von Polen. Acta Soc. Bot. Pol. Vol. V. 1928. str. 367.

Wolny P. Mitteilungen über einige Algenformen. 3. *Hildenbrandia rivularis*. Hedwigia, 30. 1886. str. 115.

Zimmermann W. Über Algenbestände aus der Tiefenzone des Bodensees. Zeitschr. f. Bot. Bd. 20. 1927. str. 1—35.

SUMMARY

Hildenbrandia rivularis (Liebm.) I. Ag. occurs in Poland fairly frequently in shady streams along the Carpathian and the Sudeten mountains as well as in the Pomeranian rivers. In the plains it was encountered only in the river Wełna in the district of Oborniki (province of Poznań). It was not found in the Małopolska uplands in Southern Poland.

Under favourable conditions this alga is known to breed intensively and to spread rapidly, occupying large portions of the beds of the rivers and streams. But its actual method of propagation remained unkown, and never ceased to arouse the interest of the biologists.

The reproductive organs of this alga have never been discovered; in scientific literature the old view still prevails that *Hildenbrandia,* being originally a marine alga, has lost its power of sexual reproduction on passing from the sea to fresh waters. But even its vegetative reproduction was never properly investigated. It has been suggested that the reproduction of this red alga takes place with the aid of bits the old thalli, though full evidence was never found to support that view. Also the position is not quite clear as to the growth and development of the thalli themselves. Budde's observations (1926) on the „status filiformis" in the growth of the thalli as well as in the development of the procumbent filaments in *Chantransia,* supported by the investigations of Starmach (1928), were afterwards questioned by Zimmermann (1927), Geitler, Skuja (1938), and Fritsch (1929 and 1945). Yet none of the writers mentioned above ever described the sexual reproduction of *Hildenbrandia,* or explained the role of rhizoids which, in certain circumstances, grow form the cells of certain threads of the thallus. Nor was there any explanation of the role of the wartlike clusters of somewhat thicker threads, growing on the surface of the *Hildenbrandia* thalli, which were observed and descibed by Starmach, despite the fact that Geitler had examined them microscopically.

Consequently, two oustanding problems still remained to be solved: 1) how does *Hildenbrandia* reproduce and develop its thalli, and 2) to explain the origin and the function of the prostrate threads, becoming sometimes like the threads of the alga *Chantransia.* The present writer tried to solve both these questions by a yearly observation of the *Hildenbrandia,* both in nature and in artificial cultures of its thalli under laboratory conditions.

In vital material collected in nature, special forms developing on the surface of the thalli attracted the attention of the investigator .These were either small warts, scales or tumours (Table 1. fig. A). On closer examination, the writer became convinced that they are organs of the gemmae type. This can be supported by the following facts:

1. These forms become differentiated on the surface of a thallus as round complexes of threads which are somewhat thicker than the threads of the thallus. They are also somewhat paler, this being due to the disappearance of the pigment in the chromatophores and the filling of the cells with starch as a reserve material (Fig. 1. and 2).

2. After a certain time they become seperated from the thallus, and are carried by current waters to different places.

It still, however, remained to be proved that the gemmae are capable of producing new *Hildenbrandia* thalli. For that purpose the writer bred them on a cover glass on a liquid culture, and at the same time under similar conditions bred scattered bits of the vegetative thalli in order to compare their development. The method of breeding on cover glass was applied after it was found that on the agar basis neither the geminae nor the bits of vegetative thalli produced any new thalli. It will be remembered that the agar cultures also never yielded any results for Zimmermann (1927), Geitler (1932) or Skuja (1938). The cover glasses were on a special glass scafolding in a 2 litre vessel containing liquid nutrient culture. By means of a pipette the gemmae collected from the surface of *Hildenbrandia* thalli were transferred onto the glass. In the experiment Fechner's nutrient culture (a variety of Knop nutrient) was used, which was 50 per cent diluted with tap water. These cultures produced startling results. After only a few hours the gemmae became stuck to the basis by means of a mucus secreted, and in some cases after only 10 days they produced new *Hildenbrandia* thalli.

During the early stage of development, individual cells of the gemmae grew into long threads of the rhizoid type. (Fig. 3a, 6c, Table 1, fig. B, C, Table 2, fig. A). The rhizoids grew very quickly, they ramified and after the top growing cell came into contact with the hard substratum the nuclea of new thalli came into being (Fig. 3 d—h, Table 2, fig. A—E). It would seem that the contact of the top cell of the rhizoid with a hard substratum and its adhesion to it becomes a necessary condition of the development of a new thallus. This is followed by divisions which seperate individual, short cells, tending to set radially round the starting point. On the agar basis the gemmae produced rhizoids, but did not form young thalli.

The cultures described have therefore proved conclusively that the organs which were at first regarded only as gemmae are indeed gemmae. Thus it was discovered for the first time that *Hildenbrandia rivularis* reproduces vegetatively by means of gemmae. What

is, however, most striking, is the fact that the gemmae which develop into thalli pass through the filamentous stage which is characteristic of all kinds of spores which are known to develop in red algae. Thus, the development of the gemmae sown is similar to the growth of the spores sown of various other species of red algae. It will thus be seen that the rhizoids form occasionally (though not very often), instead of the *Hildenbrandia* thalli, threads which resemble very closely the thalli of various species of *Chantransia* (Fig. 3c, Table 1, fig. E, F). These threads have much shorter cells (in comparison with the rhizoid cells) which, moreover, are provided with ribbon-like chromatophores red and purple in colour. Occasionally erect shoots grow from them, but as a rule they tend to adhere to each other laterally and to form flat, ribbon-like thalli (Table 1, fig, E, F). Thus, they represent „status filiformis" of the *Hildenbrandia* thalli, observed also in nature by B u d d e and myself. Nevertheless these threads did not develop into erect, branching thalli of the *Chantransia* type. Thus, no proof was obtained for the fact that *Hildenbrandia* in its development actually passes through the *Chantransia* stage, as might have at first appeared when the material taken from nature was studied. The threads, closely resembling the *Chantransia* thalli develop from the rhizoid of the budding gemmae and pass into *Hildenbrandia* thalli. They come into being under conditions which are not fully known; nor do we fully understand the factors which account for their orgin as well as their actual function is still somewhat obscure. S k u j a ' s assertion (1938) that they are only a product of artificial cultures must be rejected in the light of my own and B u d d e ' s observations, as we both established their occurrence in nature.

Bred bits of vegetative thalli (not of the gemmae) develop into new thalli — as a rule without the assistance of rhizoid threads, as can best be seen from Fig. D on Table 1. There are, however, numerous transitional stages from the actual budding of typical gemmae to the regenerates from the bits of vegetative thalli. Extreme cases are shown on the microphotographs C and D on Table 1, though gradations may exist between such extreme cases. It would therefore follow that each cell of the *Hildenbrandia* thallus is capable of reproducing the mother thallus and that the differences between the gemmae and the bits of vegetative thalli have only a quantitative and not qualitative character.

On the basis of his detailed investigation of the origin and the development of the gemmae the writer is inclined to regard them

as products homologous with the tetrasporgangials of the marine species of *Hildenbrandia*. The following are the chief points of similarity:

1. The manner of the formation of the gemmae in the fresh water *Hildenbrandia* and of the tetrasporangials in the marine *Hildenbrandia*.
2. The fact of the placing of the two on the mother thalli (cf. Fig. 3, 4).
3. The manner of the development of the new thalli in marine *Hildenbrandia* from tetraspores and the development of the new thalli in fresh water Hildenbrandia from gemmae.

In this, our argument is, of course, based on the assumption that the tetraspores in the marine *Hildenbrandia* are of vegetative origin, that is, are produced without previous reductive divisions. It is nevertheless true that,morphologically, the two types are different, namely, the tetraspores are formed in fours on threads — like sporangials and they come off bare from the sporangial walls, whereas gemmae conssit of filaments which are for the most part 8-celled and which come off as wholes together with the walls, they are nevertheless similar, both biologically and in their development. Such differences as may exist between them are, once again, quantitative and not qualitative in their character.

However, it is possible that the difference in the development of the organs of reproduction of fresh water *Hildenbrandia* should be accounted for in terms of its passing from the sea to the rivers. Were it so, it would be then a development corresponding to a similar phenomenon which can be observed among the Baltic algae which, with the lowering salinity of the Baltic towards the East, produced more often either vegetative tetraspores or multicelled paraspores of the type of sporangia as e. g. in *Ceramium diaphanum*.

OBJAŚNIENIA DO TABLIC

TABLICA I

Figura A. Powierzchnia plechy *Hildenbrandia rivularis* (L i e b m.) J. A g. Widoczne są małe brodawki oraz lejkowate zagłębienia. Zdjęcie wykonane w powiększeniu 4-krotnym z materiału zebranego w sierpniu. B. Fragment rozmnóżki osadzonej na szkiełku nakrywkowym. Widać krótkie, grube nici, dość łatwo odklejające się od siebie; z poszczególnych komórek wyrastają nitkowate chwytniki. C. Duża rozmnóżka po 6 tygodniach hodowania jej na szkiełku nakrywkowym. Widać całe kłęby nici chwytnikowych. Sama rozmnóżka wskutek stosunkowo dużej grubości wyszła na zdjęciu jako czarna plama. D. Regeneracja wegetatywnej plechy Hildenbrandii. Fragment plechy zaznaczający się na zdjęciu jako czarna plama regeneruje bez pośrednictwa nici chwytnikowych w młodą plechę. E. Chwytniki, które wyrosły w nici typu *Chantransia* płożące się po podłożu. F. To samo co pod E. Na obu figurach widać charakterystyczne zlepianie się bokami nici i tworzenie zawiązków płaskich plech.

TABLICA II.

Figura A. Fragment rozmnóżki z nitkowatymi chwytnikami, których szczytowe komórki tworzą zawiązki plech. Zdjęcie wykonane po 16 dniach hodowli na szkiełku nakrywkowym. B. Rozwój plech z nici chwytnikowych. Zdjęcie wykonane z kultury dwumiesięcznej. U góry widać już dość dużą, wielokomórkową plechę, u dołu tworzy się młoda plecha z bocznego odgałęzienia chwytnika. C. Plecha wyrosła w kulturze po 6 miesiącach. D. Młode plechy na końcach chwytników z kultury 4-miesięcznej. E. Zawiązki plechy Hildenbrandii tworzące się z tej samej rozgałęzionej nitki chwytnikowej sfotografowane pod silniejszym powiększeniem.

EXPLANATION OF TABLES

TABLE I

Fig. A. Surface of the thallus of *Hildenbrandia rivularis* (L i e b m.) I. A g. Small warts are visible as well as the funnel like hollows. The photographs are in 4 x enlargement from material collected in August. Fig. B. A section of the gemmae mounted on a cover glass. Short thick threads are visible which fairly easily separate from each other; threadlike rhizoids can be seen growing from individual cells. Fig. C. A large gemma after 6 weeks breeding on a cover glass. The entire clusters of rhizoidal threads can be seen. The gemmae owing to its relatively large thickness, appears as a black spot in the photograph. Fig. D. Regeneration of the vegetative thallus of *Hildenbrandia*. A section of the thallus, marked as a black spot on the photograph, becomes regenerated into a young thallus wihout the assistance of the rhizoid threads. Fig. E. The rhizoids which have grown into filaments of the *Cantransia* type trailing on the basis. Fig. F. The position similar to that in E. In both figures characteristic lateral joining of the threads can be seen which also produce nucler flat thalli.

TABLE II

Fig. A. A section of a gemmae with threadlike rhizoids, whose top cells form nuclear thalli. Photograph made after 16 days breeding on a cover glass. Fig. B. The development of the thalli from rhizoidal threads. Photograph made from a two months' old culture. At the top a fairly large, multicellular thallus is visible, at the bottom, the formation of a young thallus from the lateral branching of the rhizoid can be observed. Fig. C. A thallus grown on the culture after 6 months. 1) Young thalli formed at the ends of rhizoids from a 4 months old culture. Fig. D. Nuclear thalli of the *Hildenbrandia* formed from the same branching rhizoidal thread, photographed under greater enlargement.