

Die Entwicklung von *Monostroma grevillei*¹⁾

Von Peter Kornmann

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland

(Mit 5 Abbildungen im Text)

A. Einleitung

Auf der Arbeitstagung der Deutschen Botanischen Gesellschaft in Göttingen Ende Oktober 1961 wies ich auf die weitgehenden Ähnlichkeiten in der Entwicklung von *Gomontia polyrhiza* und *Monostroma grevillei* hin und begründete damit die systematische Einordnung von *Gomontia polyrhiza* bei den Monostromaceen (KORNMANN 1962). Beide Formen haben ein einzelliges, kalkbohrendes Sporophytenstadium, das bei *Gomontia* seit langem als *Codium polyrhizum* bekannt ist. Bei beiden Formen sind die Gametophyten zuerst scheibenförmig und werden dann bei *Gomontia* zu einem kissenförmigen, in der Mitte mehrschichtigen Lager, bei *Monostroma* zu einem sackartigen, später einschichtigen Thallus.

Über die Entwicklung von *Gomontia polyrhiza* habe ich früher berichtet (KORNMANN 1959). Hier lege ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen an *Monostroma grevillei* vor, die ich an Kulturen mehrerer aufeinanderfolgender Generationen erhielt.

B. Kulturversuche

a) Die Entwicklung des Sporophyten

1) In freier Kultur

SCHREIBER (1938) und SUNESON (1947) gelang es nicht, den Sporophyten zur Reife zu bringen. Zudem bedürfen ihre Beobachtungen über Gametenvereinigung und die Keimung der Zygoten einiger Ergänzungen.

Die Gameten des Helgoländer Materials sind entgegen SCHREIBERS Angaben ungleich groß; die Anisogamie der Kopulanten ist völlig eindeutig (Abb. 1 A—C). Die Unterschiede in der Größe und der Beweglichkeit zeigen sich schon bei einem unmittelbaren Vergleich lebender Gameten bei mittlerer Vergrößerung. SUNESONS Angaben über die unterschiedliche Färbung dichter

¹⁾ Herrn Prof. Dr. Franz FIRBAS zum 60. Geburtstag gewidmet.

Gametenansammlungen kann ich bestätigen, die Farbe der reifen Thalli läßt sogar das Geschlecht erkennen.

Seit langem ist bekannt, daß die Gameten positiv phototaktisch sind, während die Kopulanten sofort negativ phototaktisch werden. Ich habe bei meinen Versuchen stets genügend große Mengen von Gameten in einer Kulturschale zusammengebracht, um ihre jeweilige phototaktische Reaktion ohne

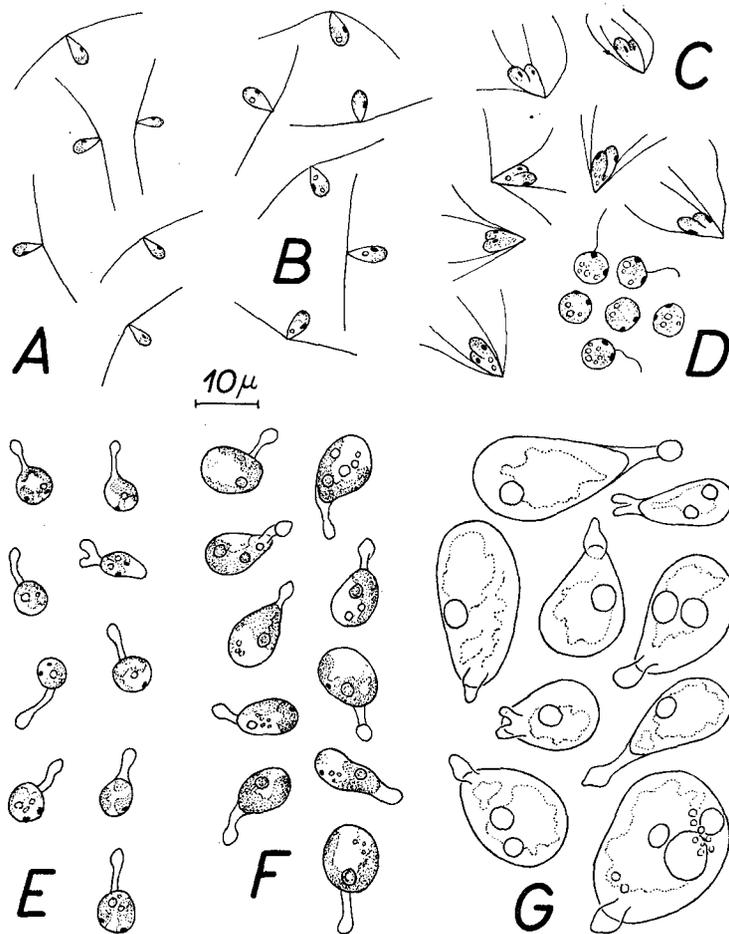


Abb. 1. *Monostroma grevillei*

A—D Männliche und weibliche Gameten, Kopulanten und Zygoten; E—G Stadien der Sporophytenentwicklung nach 1, 3 und 6 Tagen

weiteres beobachten zu können. Dabei fand ich im allgemeinen die obige Angabe bestätigt, aber ich lernte auch ein abweichendes Verhalten kennen. In einer Serie von mehreren aufeinanderfolgenden Versuchen mit dem gleichen Ausgangsmaterial änderten die negativ phototaktischen Kopulanten nochmals ihr Verhalten und sammelten sich nach 2—6 Stunden wieder in einem Saum am Lichtrand der Schale an.

Nach meinen Beobachtungen erfolgt die Verschmelzung der Kopulanten nach sehr verschieden langer Schwärmdauer. Dies hängt vermutlich in erster Linie von äußeren Faktoren ab. Kopulanten aus frisch gesammelten Gameto-

phyten hatten sich bei Tageslicht zum großen Teil bereits nach 5 Stunden an der hinteren Wand der Versuchsschale festgesetzt. Dagegen erfolgte die Verschmelzung der Kopulanten aus meinen in Kultur erzielten Gameten unter den Bedingungen des Kulturraumes (15° C, Licht einer 40-Watt-Leuchtstoffröhre aus etwa 40 cm Entfernung) erst nach einer Schwärmzeit bis zu 36 Stunden. Solche „gealterten“ Kopulanten setzten sich im hängenden Tropfen innerhalb kurzer Zeit fest und verschmolzen. Ein sicheres Zeichen ihrer Vereini-

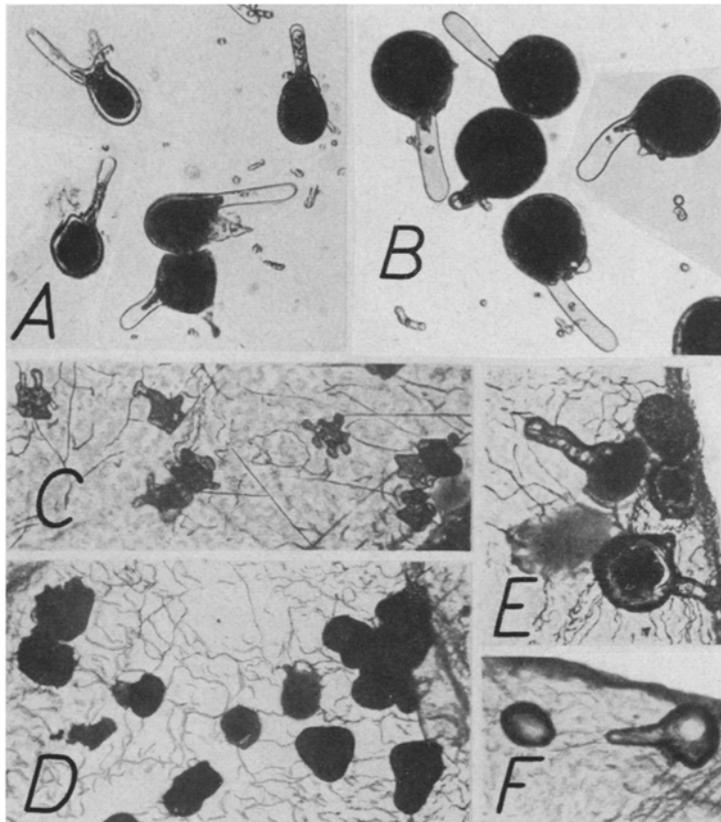


Abb. 2. *Monostroma grevillei*

A, B Reife Sporophyten zweier verschiedener Stämme. Auf beiden Bildern Gametophytenkeimlinge; C, D Sporophyten in Kalkschalen, 11 bzw. 25 Tage alt; E, F Reife und entleerte Sporophyten in Kalkschalen

gung sind die beiden Augenpunkte. Nur bei Kombinationen, die in dieser Weise kontrolliert werden, ist die Gewähr gegeben, daß wirklich Zygoten vorliegen, da sich die Gameten auch parthenogenetisch entwickeln können. Bringt man dagegen die Kopulanten schon frühzeitig — etwa innerhalb von fünf Stunden — in hängende Tropfen, so kommen sie noch lange nicht zur Ruhe. Auch eine sofortige Verdunkelung der Versuchsschalen vermag daran nichts zu ändern. Man macht aber 12—14 Stunden später die überraschende Feststellung, daß viele der immer noch beweglichen Schwärmer zweigeißelig sind oder in vielen Fällen zwei Schwärmer unmittelbar nebeneinander, aber doch deutlich getrennt, zur Ruhe gekommen sind. Offensichtlich ist unter diesen Bedingungen die eingeleitete Verschmelzung nicht weitergegangen, son-

dern die meisten Partner haben sich wieder gelöst. Die ungleiche Größe der sich in solchen Tropfen entwickelnden Sporophyten zeigt an, daß hier neben Zygoten auch parthenogenetische Gameten zur Entwicklung gekommen sind. Im Gegensatz dazu ist die Entwicklung der Zygoten von erstaunlicher Gleichmäßigkeit.

Am Tage nach dem Festsetzen hat sich ein dünnes, durchscheinendes Haftorgan ausgebildet, das nicht durch eine Membran von der sich entwickelnden Zygote abgetrennt ist (Abb. 1). Es wird im Laufe der Entwicklung in das „Rhizoid“ einbezogen, das — bei ungünstigen Kulturbedingungen — mitunter recht groß werden und eine sehr deutliche Membranschichtung aufweisen kann. Der Keimungsverlauf kann nicht als Embryosporenkeimung angesehen werden, wie SCHREIBER angibt. Daher entbehrt auch die von PAPENFUSS (1960) angedeutete Möglichkeit ihrer Grundlage, daß sich *Blidingia* wegen ihres ähnlichen Keimungsablaufes an *Monostroma* annähern könnte.

Bei 15° C kultiviert, erreichen die kugelig-ovalen Sporophyten nach 3—5 Wochen Durchmesser von etwa 90 μ . Dann bildet sich — im allgemeinen neben dem Rhizoid und parallel zur Achse der Zelle — der Entleerungsschlauch, aus dem die viergeißeligen Zoosporen entlassen werden (Abb. 2 A, B). Die Morphologie des freilebend kultivierten Sporophyten läßt die Polarität dieser Zelle besonders klar erkennen. Außen und Innen sind die Pole dieses normalerweise in Kalkschalen lebenden Organismus. Der Körper der Zelle senkt sich in das Substrat ein. Die heteropolare Achse ergibt sich durch das an der Oberfläche verbleibende Rhizoid. Der Entleerungstubus ist, seiner Funktion entsprechend, nach außen gerichtet.

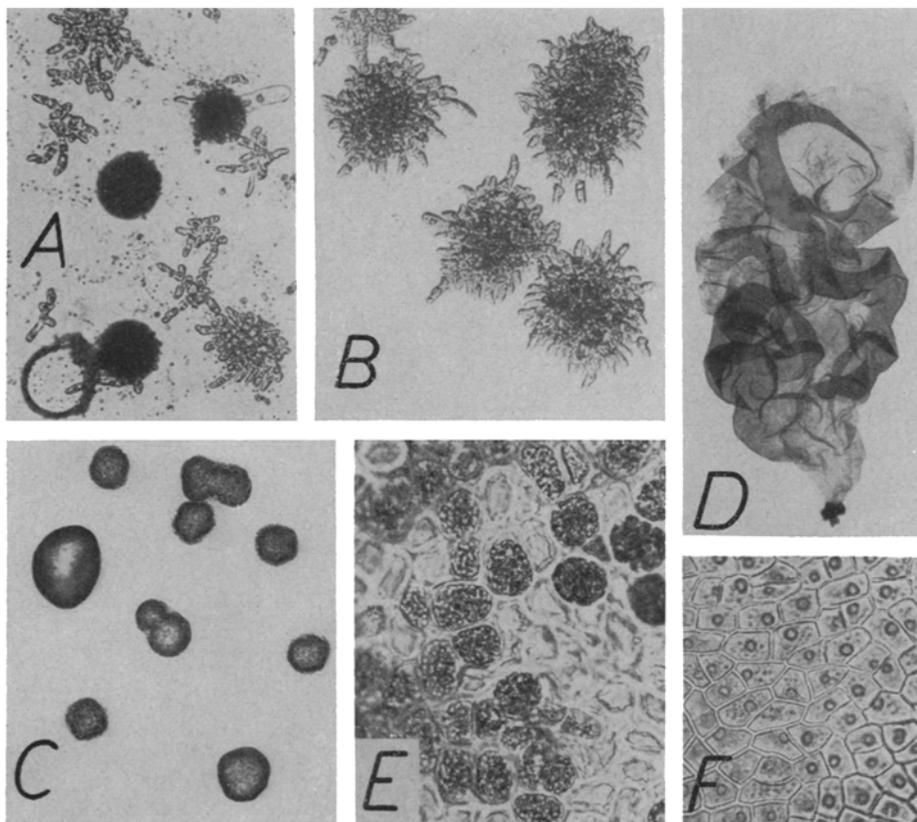
Zwischen den Sporophyten der beiden von mir untersuchten Stämme bestehen auffallende Unterschiede. Stamm 214 bildet kleinere, im allgemeinen etwas ovale Sporophyten mit gut entwickeltem Rhizoid (Abb. 2 A), die bereits nach 4 Wochen ausschwärmen. Im Gegensatz dazu sind die Sporophyten des Stammes 55 kugelig und wesentlich größer, jedoch ist das Rhizoid weniger stark ausgeprägt (Abb. 2 B). Die Sporophyten dieses Stammes benötigen etwa 6 Wochen bis zur Reife.

2) In Kalkschalen

Die morphologische Ähnlichkeit der freilebenden Sporophyten von *Monostroma grevillei* und *Gomontia polyrhiza*, insbesondere die Ausbildung eines Entleerungstubus, ließ darauf schließen, daß sich auch der Sporophyt von *Monostroma* in Kalkschalen einbohrt. Ansatzreife Kopulanten wurden auf Splitter von Muschelschalen gebracht, wo sie rasch zur Ruhe kamen. Die jungen, sich im Substrat einbohrenden Sporophyten bilden anfangs unregelmäßige Fortsätze aus, die sich aber nicht weiter verlängern und beim Heranwachsen in die etwa kugelförmigen Körper einbezogen werden (Abb. 2 C—F). Zum Unterschied von *Gomontia polyrhiza* fehlt dem Sporophyten von *Monostroma* der bis zur Oberfläche des Substrats reichende Kranz verzweigter Rhizoiden (vgl. die Abbildungen in meiner Arbeit von 1959). An diesem Merkmal lassen sich die Sporophyten — wenigstens in Kultur — leicht unterscheiden. Man wird aber in Zukunft die in Kalkschalen gefundenen *Codiolum*-Stadien sehr kritisch betrachten müssen. In vielen Fällen wird sich ihre Zugehörigkeit zu *Gomontia* oder *Monostroma* nur durch Kulturversuche klären lassen.

b) Die Entwicklung des Gametophyten

Ganz entsprechend den Beobachtungen von YAMADA and SAITO (1938) an *Monostroma angicava* entwickelt sich aus den Zoosporen von *M. grevillei* eine aus radialen verzweigten Fäden bestehende Scheibe (Abb. 3 A, B). Mehr als ein Emporwachsen der zentralen Partie dieser Basalscheiben konnten die Autoren in ihren Versuchen jedoch nicht erzielen. Auch ich gelangte über dieses Stadium nicht hinaus, solange sich die Kulturen in einem Raum von 15° C befanden. Bringt man die Keimlinge jedoch frühzeitig in einen Raum von 6° C, so wölben sich in kurzer Zeit die Scheiben zu kugeligen, hohlen Bläschen auf, die nur mit den Randzellen auf der Unterlage haften (Abb. 3 C). Sie wachsen rasch zu geschlossenen Säckchen bis zu 2 cm Höhe heran und werden dann fertil (Abb. 3 D—F). Dies geschieht sowohl bei der niederen als auch bei

Abb. 3. *Monostroma grevillei*

A Verschieden alte Gametophyten zwischen reifen und entleerten Sporophyten; B Gametophyten nach 9 Tagen bei 15° C; C Gametophyten nach 24 Tagen bei 6° C. Die Scheiben wölben sich zu Hohlkugeln auf; D Fertiler Gametophyt aus Kultur, Vergr. 4 ×; E, F Fertile und vegetative Thallusstücke aus Kulturpflanzen

höherer Temperatur. Ich pflegte die Kulturen aus praktischen Gründen im allgemeinen 10—14 Tage vor Eintritt der Reife wieder in den 15°-Raum zu überführen.

In den einzelnen Versuchsserien war das Verhältnis der männlichen und

weiblichen Pflanzen nicht immer gleich, in mehreren Fällen waren die männlichen Pflanzen sehr in der Überzahl. Jedoch liegen diesen Beobachtungen keine Analysen der Nachkommenschaft von Einzelsporophyten zugrunde.

c) Die parthenogenetische Entwicklung

CARTER (1926) hat in ihren Versuchen mit *Monostroma latissimum* festgestellt, daß sich die Gameten beider Geschlechter parthenogenetisch in gleicher Weise wie die Zygoten entwickeln können. SUNESON (1947) erhielt keine Entwicklung der unverschmolzenen Gameten von *Monostroma grevillei*. Bei der Helgoländer Pflanze entwickeln sich die Gameten beider Geschlechter leicht zu einzelligen Sporophyten, die denen aus Zygoten völlig gleichen. Ihre Fertilität ist im allgemeinen nur gering, doch verhalten sich in dieser Beziehung die parthenogenetischen Nachkommenschaften von Einzelpflanzen etwas verschieden. Ihre viergeißeligen Schwärmer zeigen oftmals auffallende Größenunterschiede. Aus ihnen gehen — sofern sie entwicklungsfähig sind — normale Gametophyten hervor. Diese haben das gleiche Geschlecht wie die Ursprungspflanze. In einem Falle erwiesen sich alle 40, in einem anderen Falle alle 19 untersuchten Einzelpflanzen einer Nachkommenschaft als weiblich.

Diese Feststellungen gleichen den Befunden FÖYNS (1934) an *Cladophora Suhriana*. Parthenogenetische Keimlinge ergaben Pflanzen, die Zoosporen lieferten. Aus diesen wurden Gametophyten einheitlichen Geschlechts erhalten. FÖYN konnte zytologisch die Diploidie der parthenogenetisch entstandenen Pflanzen nachweisen, es war also eine Aufregulierung der Chromosomenzahl erfolgt. Nimmt man den gleichen Vorgang auch bei der heteromorphen *Monostroma grevillei* an, so ließe sich die parthenogenetische Entstehung von Sporophyten mit der Kernphase in Beziehung bringen. Ein sehr kleiner Teil der zweigeißeligen Schwärmer kann sich auch unmittelbar zu Gametophyten entwickeln, was den vermuteten Zusammenhang um so wahrscheinlicher macht. Hier sind noch Fragen offen, die vielleicht ebenso wie die im nächsten Abschnitt geschilderten Beobachtungen durch zytologische Untersuchungen ihre Lösung finden könnten.

d) Anomale Entwicklungsabläufe

Am 1. Dezember 1961 hatte ich eine Versuchsserie mit Zygoten des Stammes 214 angesetzt. In diesen Kulturen fand ich am 24. Januar 1962 außer jungen Gametophytenscheiben auch eine Generation kleiner Sporophyten. Es wurden sofort 103 reif erscheinende Sporophyten einzeln in kleinen Kulturschalen weiterkultiviert. Bei einer Kontrolle am 14. Februar war in 18 Fällen eine Nachkommenschaft zur Entwicklung gekommen, in den übrigen waren die Sporophyten entweder zugrunde gegangen oder hatten ihren Inhalt entleert, ohne daß die Zoosporen gekeimt waren. Von den 18 Kulturen enthielten 4 nur Gametophyten, 5 nur Sporophyten, während die restlichen 9 beiderlei Typen aufwiesen. Die Anzahl der in den einzelnen Schalen zur Entwicklung gekommenen Pflanzen schwankte zwischen einigen wenigen und mehreren Hundert. Einen Ausschnitt aus der Nachkommenschaft eines Sporophyten, dessen Schwärmer sich wahrscheinlich alle entwickelt hatten, zeigt Abb. 4 A.

Diesen merkwürdigen Befund vermag ich nicht zu deuten. Zweifellos verursachen äußere Faktoren Unregelmäßigkeiten in der Karyogamie. Die Anomalie ließ sich nämlich bei Kulturen reproduzieren, in denen Kopulanten in Tropfen gebracht und die Kulturschalen dann ein bis zwei Tage lang dunkel gehalten wurden. Dagegen erhielt ich stets den normalen Entwicklungsablauf, wenn ansatzreife Zygoten im normalen Licht-Dunkel-Wechsel bei

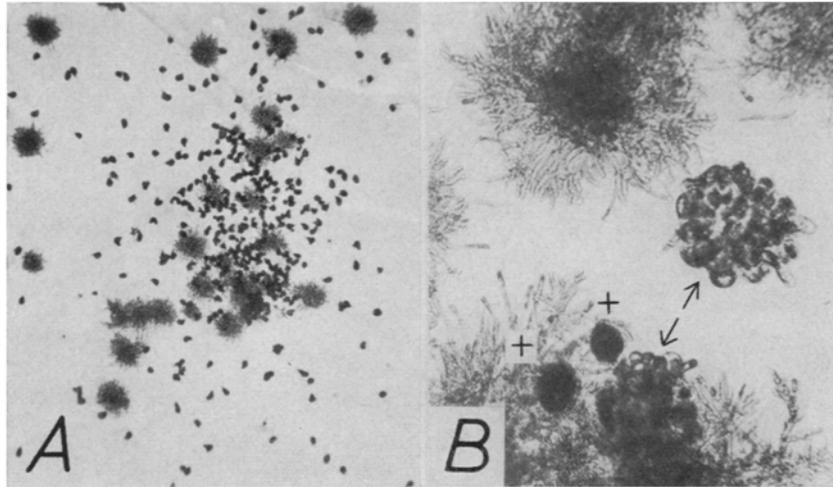


Abb. 4. *Monostroma grevillei*

A Ausschnitt aus der Nachkommenschaft eines einzelnen Sporophyten, 15 Tage alt; B Ebenso, aus der gleichen Versuchsreihe, 7 Wochen alt. Neben den überständigen Gametophyten zeigt der Bildausschnitt zwei Sporophyten (+) und zwei intermediäre Pflanzen (→)

einer täglichen Belichtung von 14 Stunden heranwuchsen. Auf jeden Fall dürfte *Monostroma* ein lohnendes Objekt für entwicklungsphysiologische Untersuchungen sein, zumal sie sich leicht kultivieren läßt.

In der Versuchsserie vom 1. Dezember 1961 traten auch Pflanzen auf, die morphologisch zwischen Gametophyten und Sporophyten stehen. Diese intermediären Formen sind scheibenförmig, haben aber große und dickwandige Zellen. Abb. 4 B zeigt sie in einer Kultur zusammen mit den „normalen“ Erscheinungsformen. In einer Schale waren etwa 30 solcher abnormen Pflanzen in der Nachkommenschaft eines einzelnen Sporophyten entstanden, andere enthielten sie in geringerer Anzahl. Eine Nachkommenschaft dieser Pflanzen konnte nicht erzielt werden, obwohl einige von ihnen fertil geworden waren und im Präparat während der Beleuchtung mit einer Mikroskopierlampe auschwärmten.

C. Zusammenfassung

Die Entwicklung von *Monostroma grevillei* zeichnet sich durch eine ungewöhnliche Variabilität aus (Schema Abb. 5). Der Lebenszyklus ist heteromorph mit einem einzelligen, kalkbohrenden Sporophyten (a). Parthenogenetische Gameten entwickeln sich zur Gestalt von Sporophyten; ihre Nachkommenschaft behält das Geschlecht der Ursprungspflanze bei (b). Ein kleiner Teil der zweigeißeligen Schwärmer kann unmittelbar wieder zu Gametophyten

führen (c). Ganz ungewöhnlich ist die durch besondere Versuchsbedingungen bewirkte Entstehung beider Phänotypen sowie morphologischer Zwischenformen in der Nachkommenschaft eines einzelnen Sporophyten.

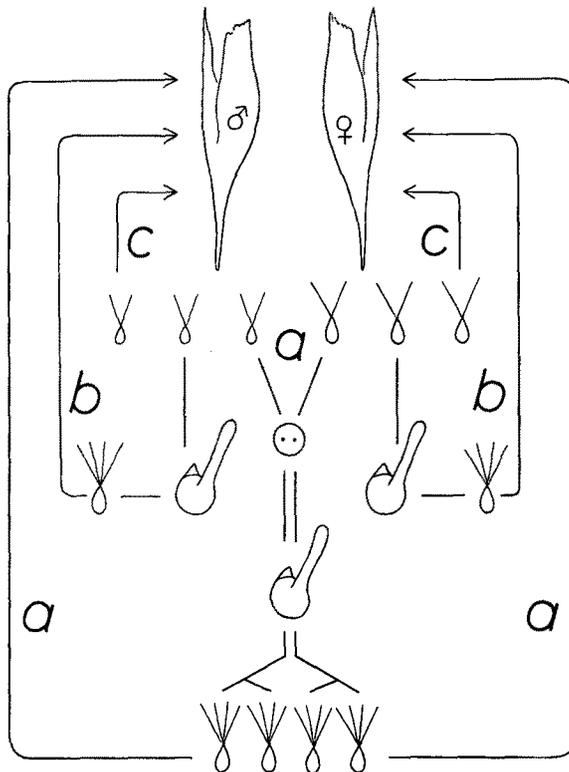


Abb. 5. *Monostroma grevillei*
Schema der beobachteten Entwicklungsabläufe. Erläuterung in der Zusammenfassung

D. Angeführte Schriften

- Carter, Nellie, 1926: An investigation into the cytology and biology of the Ulvaceae. *Ann. Bot.* **40**, 665—689.
- Föyn, B., 1934: Lebenszyklus, Cytologie und Sexualität der Chlorophyceen *Cladophora Suhriana* Kützinger. *Arch. Protistenkunde* **83**, 1—56.
- Kornmann, P., 1959: Die heterogene Gattung *Gomontia*. I. Der sporangiale Anteil, *Codiolum polyrhizum*. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **6**, 229—238.
- 1962: Zur Entwicklung von *Monostroma grevillei* und zur systematischen Stellung von *Gomontia polyrhiza*. *Algensymposium Göttingen*, Oktober 1961 (im Druck).
- Papenfuss, G. F., 1960: On the genera of the Ulvales and the status of the order. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, **56**, 303—318.
- Schreiber, E., 1942: Über die geschlechtliche Fortpflanzung von *Monostroma Grevillei* (Thur.) und *Cladophora rupestris* (L.). *Planta* **32**, 414—417.
- Sunesson, S., 1947: Notes on the life-history of *Monostroma*. *Svensk Bot. Tidskrift* **41**, 235—246.
- Yamada, Y., and Saito, E., 1938: On some culture experiments with the swarms of certain species belonging to the Ulvaceae. *Sci. Papers Inst. Algol. Res., Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ.* **2**, 35—51.