

Über *Codiolum* und *Urospora*

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland

(Mit 9 Abbildungen im Text)

Von Peter Kornmann

A. Einleitung

Während der Wintermonate 1960/61 habe ich meine im Vorjahre begonnenen Kulturversuche an *Codiolum gregarium* fortgesetzt und zugleich die Entwicklung sämtlicher bei Helgoland vorkommenden *Urospora*-Arten untersucht. Die in der Zusammenfassung meiner früheren Arbeit (KORNMAN 1961) geäußerte Vermutung, daß *Urospora wormskioldii* in den Lebenszyklus von *Codiolum gregarium* gehört, hat sich bestätigt. Bei *Urospora penicilliformis* und *Urospora speciosa* umschließt der vollständige Entwicklungszyklus fädige Gametophyten und einzellige Sporophyten, im allgemeinen fruktifizieren die Fäden aber nur mit Zoosporen. Bei *Urospora bangioides* konnte nur eine Aufeinanderfolge gleichartiger Generationen festgestellt werden.

In diese Befunde lassen sich — wie später gezeigt werden wird — die Beobachtungen von Ingerid JORDE (1933) zwanglos einordnen. Zugleich entfällt die Voraussetzung für die von SILVA (1957) vorgenommene Kombination der Namen von *Codiolum gregarium* und *Urospora penicilliformis*. Dagegen begründen meine Versuchsergebnisse die neue Bezeichnung *Codiolum wormskioldii* (Mert.) Kornm. nov. comb., während die von DEN HARTOG (1959) rein formal eingeführten Kombinationen inhaltslos sind.

B. Kulturversuche

1. *Codiolum wormskioldii* (Mert.) var. *biflagellatum* nov. var.

Bei *Codiolum wormskioldii* wurde die Unterscheidung von zwei Varietäten notwendig, weil sich herausstellte, daß die Entwicklung von Pflanzen aus verschiedenen Biotopen nicht gleichartig verläuft. Die in meiner früheren Mitteilung ausführlich behandelte Form gehört der var. *biflagellatum* an. Diese Varietät wächst auf Beton und Basalt an beschädigten Stellen der Uferschutzmauer im Südwesten der Insel etwa 1 m über der mittleren Hochwasserlinie. Die in dichten, sammetartigen Rasen zusammenwachsenden Pflanzen (Abb. 1 A) werden je nach der Wetterlage tage- oder wochenlang nicht von Seewasser benetzt und sind allen Witterungseinflüssen ausgesetzt. In den dort gesammel-

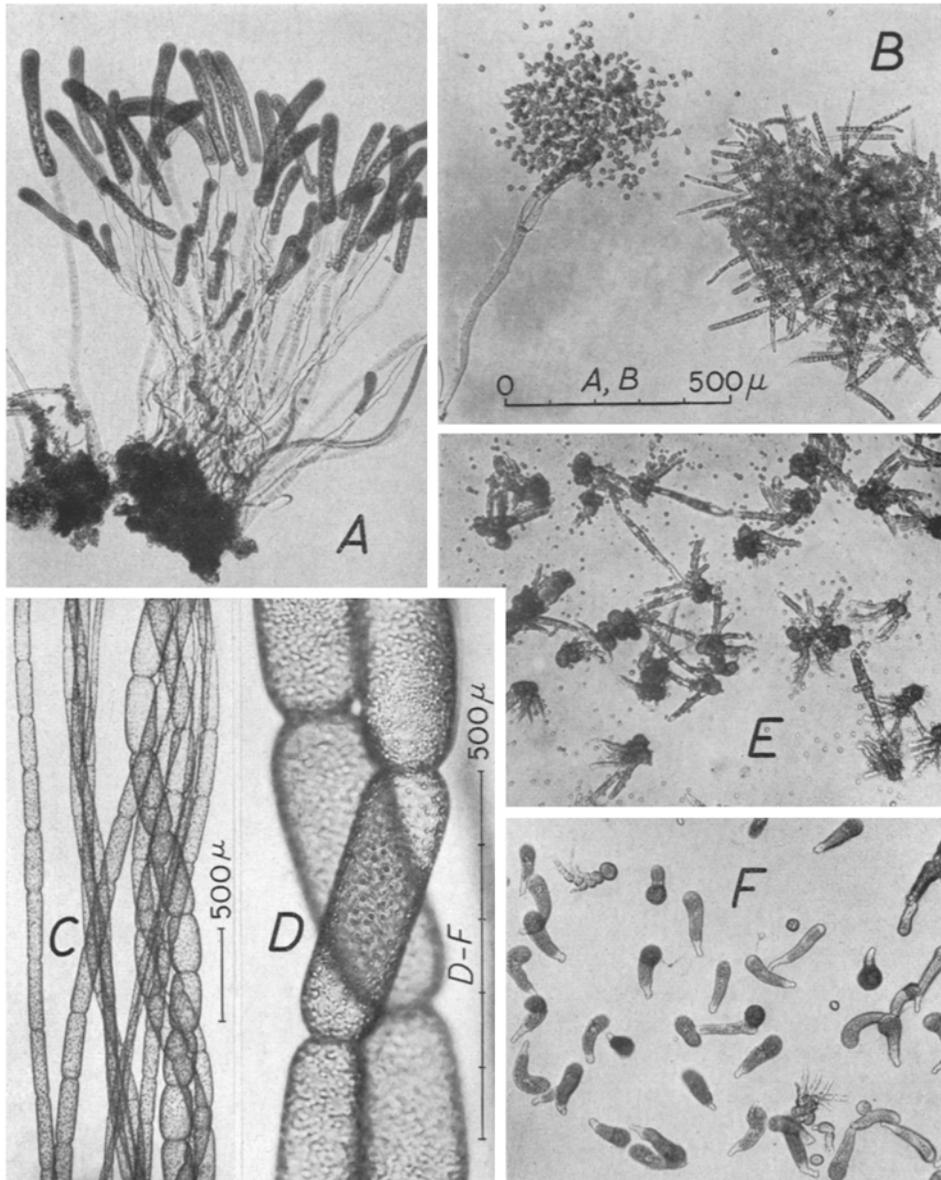


Abb. 1. *Codiolum wormskioldii* var. *biflagellatum*.

A *Codiolum*-Stadium (= *C. gregarium*) vom natürlichen Standort. Helgoland, 9. 12. 60; B Schwärmende *Codiolum*-Zelle und 6 Tage alte Keimlinge; C, D Ausgewachsene vegetative Fäden (= *Urospora wormskioldii*) aus Kulturen; E Zwergpflanzen und Keimungsstadien ihrer Schwärmer; F Aus den Schwärmern der Zwergpflanzen überwiegend entstandene *Codiolum*-Zellen und zwei Zwergpflanzen.

ten Proben wurde im Dezember und Januar ein geringer Teil fertiler Zellen gefunden, die in Nährlösung nach wenigen Tagen ausschwärmten (Abb. 1 B). Bei vielen Zellen — dies war besonders in einer Aufsammlung im Februar der Fall — kommt es jedoch überhaupt nicht zur Entleerung von Schwärmern, vielmehr beginnt sich der kugelige Inhalt im Inneren des Sporangiums zu ent-

wickeln, genau wie bei dem in Abb. 1 meiner früheren Arbeit abgebildeten Ausgangsmaterial. Solche Stadien entsprechen sicherlich den von A. BRAUN (1855) erwähnten Hypnosporen.

Inzwischen wurden die Kulturversuche mit weiteren Temperaturabstufungen durchgeführt und die früheren Ergebnisse bestätigt. Bei Temperaturen unter 10° C erhielt ich fädige *Urospora* aus Schwärmern der *Codiolum*-Zellen vom natürlichen Standort, wie ich sie früher aus den in Kultur erzielten *Codiolum*-Zellen erhalten hatte. Abb. 1 B zeigt eine gerade entleerte *Codiolum*-Zelle mit einigen noch beweglichen langgeschwänzten Schwärmern zusammen mit 6 Tage alten Pflänzchen. Nach sechs Wochen waren die Fäden bis zu 15 cm lang. Die Größe und der Bau der Zellen entsprach völlig dem von *Urospora wormskioldii* (Abb. 1 C, D). Ein bezeichnendes Merkmal dieser Alge, die aus mehreren Basalzellen entspringenden und an dem Faden herablaufenden Rhizoiden, war auch bei den Kulturpflanzen ausgeprägt.

Die Schwärmer der Fäden erzeugen immer wieder gleichartige Generationen bei Temperaturen unter 10° C; über 13° C entwickeln sie sich, ebenso wie die Zoosporen von *Codiolum*, zu Zwergpflanzen (Abb. 1 E). Deren Besonderheit sind die zweigeißeligen ovalen Zoosporen, aus denen ganz überwiegend *Codiolum*-Zellen neben einigen wenigen Zwergpflanzen hervorgehen (Abb. 1 F). Dadurch unterscheidet sich ihre Entwicklung wesentlich von der folgenden Form.

2. *Codiolum wormskioldii* (Mert.) var. *caudatum* nov. var.

Am 23. Januar wurde *Codiolum* auf einem der Granitblöcke gesammelt, die der Uferschutzmauer als Wellenbrecher vorgelagert sind und bei jedem Hochwasser überflutet werden. Morphologisch ließen sich die Pflanzen nicht von den vorigen unterscheiden, und in ihrem Lebenszyklus traten ebenfalls die drei heteromorphen Stadien auf. Die Zwergpflanzen fruktifizierten aber im Gegensatz zu der vorher beschriebenen Form mit kleinen geschwänzten viergeißeligen Schwärmern, aus denen zunächst nur Zwergpflanzen entstanden. Erst nachdem in einer Kulturschale zwei oder drei Generationen aufgewachsen und die Lebensbedingungen durch den dichteren Bewuchs ungünstiger geworden waren, traten neben Zwergpflanzen auch *Codiolum*-Zellen auf.

Schließlich wurde noch *Urospora wormskioldii* vom natürlichen Standort in die Versuche einbezogen. Fertile Fäden wurden in diesem Frühjahr bereits in der ersten Märzwoche gesammelt. Sie verhielten sich völlig gleichartig wie die in Kultur aus *Codiolum* erzielten Fäden: bei Temperaturen unter 10° C erhielt ich fädige *Urospora*, über 13° C Zwergpflanzen, die viergeißelige Zoosporen und daraus in der zweiten oder dritten Generation auch *Codiolum* bildeten. Obwohl das Ausgangsmaterial von vier verschiedenen Fundorten stammte, fruktifizierten die Zwergpflanzen in allen Kulturen mit viergeißeligen Schwärmern. Alle von mir in der Natur gesammelten Fäden von *Codiolum wormskioldii* gehörten also zu var. *caudatum*.

3. *Urospora bangioides*

Einzelne Fäden dieser Alge fanden sich Anfang März in drei Proben von *Urospora wormskioldii*. Die beiden Arten kamen oftmals im gleichen Büschel

nebeneinander vor. Reichliches Material stand Anfang April von einer Boje zur Verfügung. Auf die Merkmale dieser Art komme ich später (S. 50) zurück.

Aus den Zoosporen von *Urospora bangioides* wurde bei allen Temperaturen zwischen 3 und 15° C immer nur die Ausgangspflanze erhalten.

4. *Urospora penicilliformis* (Roth) Aresch.

Bis zum Februar 1961 fand ich in zahlreichen Proben dieser Alge nur ungeschlechtlich sich vermehrende Fäden. Der Fund von Geschlechtspflanzen war daher von besonderem Interesse für die Fortsetzung der Versuche. An einer Boje im sog. Nordhafen bei Helgoland traten im Februar und März

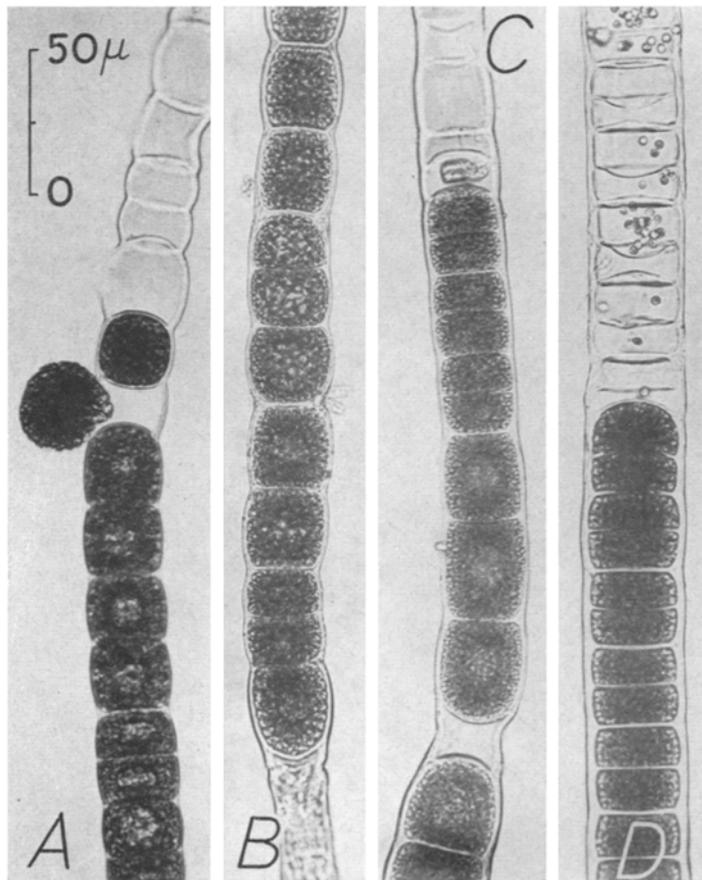


Abb. 2. *Urospora penicilliformis*.

A, B Fäden mit Zoosporangien, C mit männlichen, D mit weiblichen Gametangien.

Gametophyten von *Urospora penicilliformis* zusammen mit denen von *Urospora speciosa* auf. Die Fäden bildeten einen Gürtel an der Eintauchlinie. Zweifellos war das Auftreten der Geschlechtspflanzen durch die besonderen ökologischen Verhältnisse des Standorts bedingt.

Wie bereits von früheren Autoren angegeben, ist *Urospora penicilliformis* diözisch. Die Fäden enthalten Gametangien neben Zoosporangien. Die männlichen Gametangien (Abb. 2 C) fallen sofort durch ihre olivgrüne Fär-

bung auf. Der dichte, kleinkörnige Inhalt wird in eine Blase entleert, in der sich die Gameten bereits lebhaft bewegen können, bevor sie frei werden. Die männlichen Gameten sind etwa $6-7\ \mu$ lang und haben im Verhältnis zu ihrer Größe auffallend lange Geißeln. Ein Chromatophor war gut erkennbar, jedoch konnte ein Augenfleck nicht festgestellt werden.

Die weiblichen Gametangien lassen sich durch die unregelmäßige Anordnung der Gameten von den Zoosporangien unterscheiden, in denen die geschwänzten Schwärmer radial ausgerichtet sind (Abb. 2 A, B, D). Die weiblichen Gameten sind durchschnittlich $12\ \mu$ lang, oval, der Augenfleck ist sehr

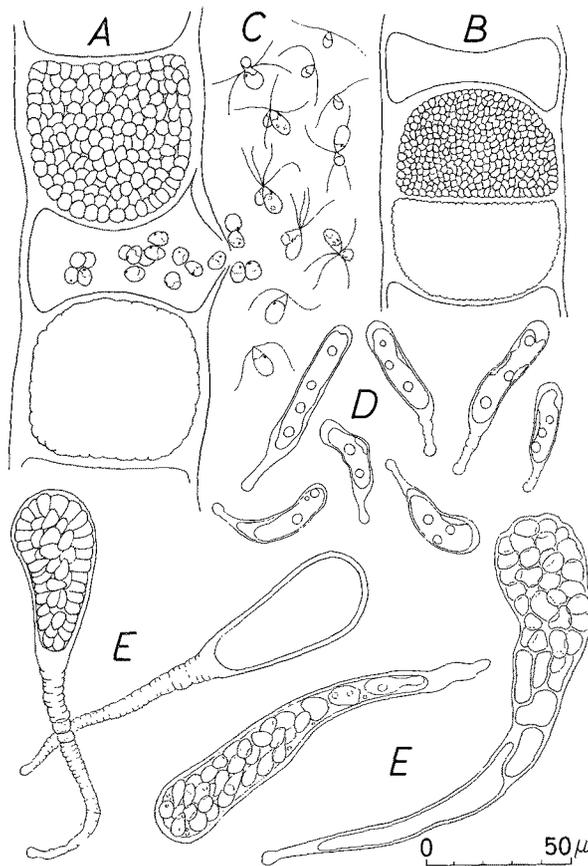


Abb. 3. *Urospora penicilliformis*.

A Weibliche, B männliche Gametangien; C Gameten und ihre Kopulation; D, E Sporophyten 6 bzw. 18 Tage alt.

deutlich zu erkennen. Sie werden einzeln aus den Gametangien entlassen. Häufig entleeren sich mehrere Gametangien durch eine Reihe bereits leerer Nachbarzellen.

Die Kopulation verlief im Gegensatz zu JORDES Beobachtungen außerordentlich lebhaft. Binnen weniger Sekunden wimmelte es von Kopulanten, wenn die Gameten in einem Tropfen zusammengebracht wurden. Die Zygoten entwickelten sich leicht zu einzelligen Sporophyten (Abb. 3 C, D). Nach 6 Tagen sind die Pflänzchen schon keulenförmig, der Chromatophor enthält

mehrere Pyrenoide, das Stielchen kann glatt sein oder dichte spiralförmige Windungen zeigen. Nach 17 Tagen begannen die Sporangien fertil zu werden, in einzelnen Zellen waren die Schwärmer bereits gegeneinander abgegrenzt. Wenige Tage später wurden die viergeißeligen Zoosporen durch Aufreißen des oberen Teiles der Wandung frei. Im allgemeinen waren die Schwärmer nur wenig beweglich und keimten in der Nähe des leeren Sporangiums zu fädigen Keimlingen aus. Diese waren nach 25 Tagen etwa 1 cm lang und ihre sehr dünnen Spitzenzellen begannen fertil zu werden. Der Faden verdickte sich zunehmend nach seiner Basis, wo aus mehreren Zellen Rhizoiden entstanden waren.

Wie man in der Natur im allgemeinen nur ungeschlechtlich sich vermehrende *Urospora* antrifft, so fruktifizierten auch die in Kultur erhaltenen Fäden immer nur mit Zoosporen.

Die weiblichen Gameten können sich zur Form und Größe der aus Zygoten entstandenen Generation entwickeln. Eine Entleerung von Schwärmern habe ich jedoch in meinen Kulturen nicht beobachtet.

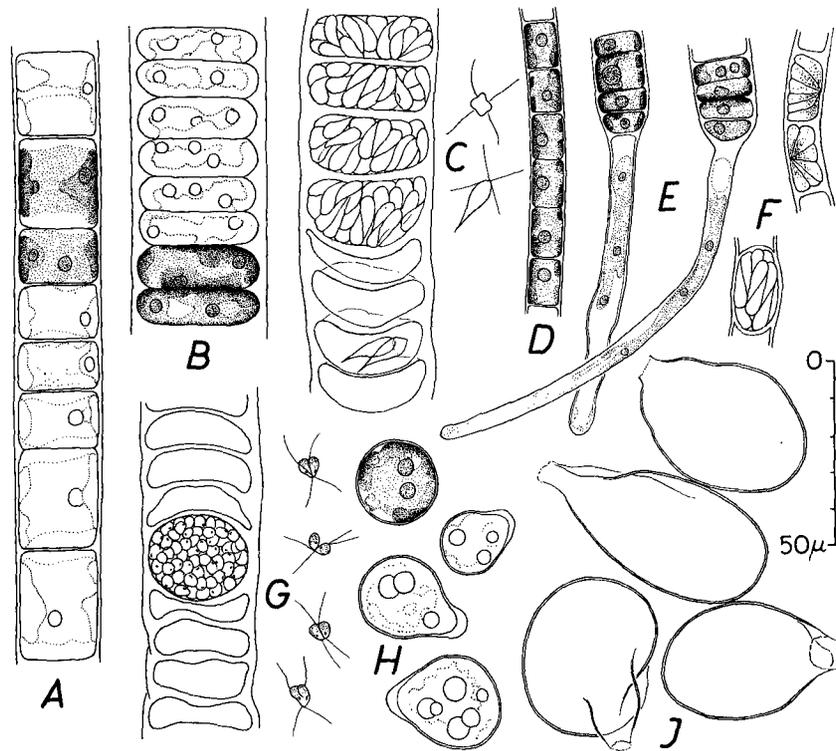


Abb. 4. *Urospora speciosa*.

A, B Vegetative Zellen aus dem unteren bzw. oberen Teil eines Fadens; C Fadenstück mit Zoosporangien und zwei Zoosporen; A—C Naturmaterial, Helgoland, 24. 2. 61; D—F Fadenabschnitte aus Kulturen; G Fadenstück mit entleerten und einem reifen Gametangium sowie Kopulanten; aus dem gleichen Material wie A—C; H, J 7 Tage alte bzw. entleerte Sporophyten.

5. *Urospora speciosa* (Carm.) Leblond ex Hamel

Diese Alge ist im vegetativen Zustand nicht leicht von *Ulothrix flacca* zu unterscheiden. Den gürtelförmigen Chromatophor mit einem oder mehreren

Pyrenoiden trifft man bei beiden an. Die Fadendicke — sie schwankt zwischen 20 und 50 μ — sowie das Verhältnis der Länge zur Breite der Zellen ergeben ebenfalls keine unterscheidenden Merkmale. Ein untrügliches Kennzeichen für die Zugehörigkeit zu *Urospora* sind die schlanken Zoosporen mit ihrem lang zugespitzten Hinterende. Sie haben, im Gegensatz zu der Feststellung LEBLONDS, vier Geißeln und wurden von ARESCHOUG (1866) ganz charakteristisch dargestellt. Die vegetativen Zellen im basalen Teil eines Fadens sind isodiametrisch oder etwas länger als ihr Durchmesser. In den oberen Fadenteilen

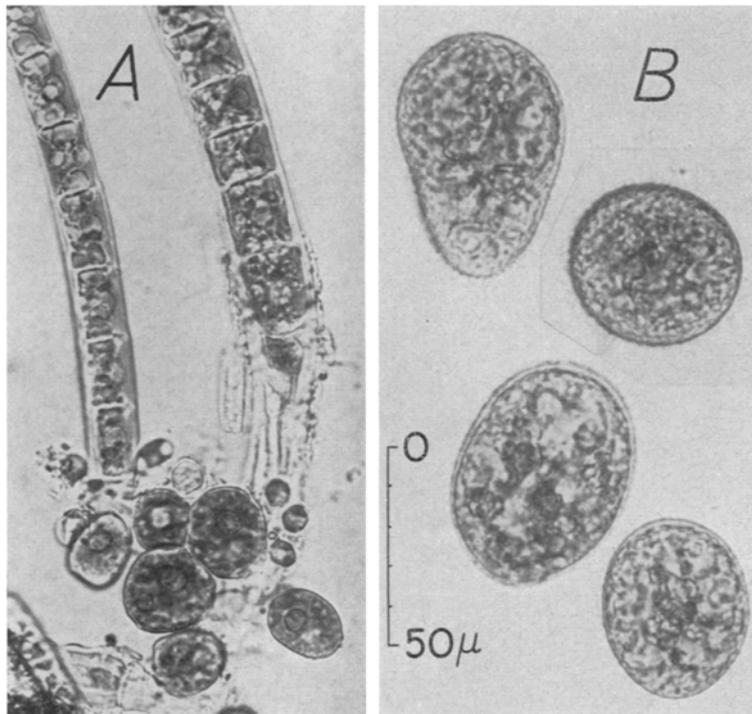


Abb. 5. *Urospora speciosa*.

A Junge Sporophyten an der Basis von Fäden; Naturmaterial, Helgoland, 4. 3. 61; B 13 Tage alte Sporophyten aus einer Kultur.

sind die vegetativen und fertilen Zellen stark abgeplattet (Abb. 4 B, C). Im allgemeinen findet man nur ungeschlechtliche Pflanzen, aus deren Zoosporen gleichartige Fäden entstehen. Geschlechtspflanzen wurden gleichzeitig mit denen von *U. penicilliformis* im Februar und März an Bojen gefunden. Die Gametangien sind leicht durch ihre orange Färbung von den Zoosporangien zu unterscheiden, mit denen sie auf dem gleichen Faden vorkommen. Die zweigeißeligen Gameten sind oval, 6—8 μ lang und haben einen Chromatophor mit Augenfleck.

Es kopulieren Gameten von gleicher Größe. Aus den Zygoten entwickeln sich birnförmige bis kugelige dunkelgrüne Zellen, die nach drei Wochen etwa 60—70 μ groß sind und fertil werden (Abb. 4 G—J und Abb. 5 B). Die viergeißeligen Zoosporen werden stets aus dem verquellenden spitzeren Teil des Sporangiums entleert, der daher nicht als Stiel, sondern als Entleerungstubus anzusehen ist. Aus den Zoosporen entwickelt sich wieder die fädige

Generation. Wie bei *Urospora penicilliformis* traten in den Kulturen niemals Geschlechtspflanzen auf.

Zellen, die den in Kultur entstandenen Sporophyten völlig entsprachen, wurden Anfang März auch in der Natur gefunden. Sie wuchsen an der Basis der Fäden, die als Ausgangsmaterial für die Versuche dienten und kamen einzeln, meist aber zu kleineren Gruppen vereinigt vor (Abb. 5 A). Durch Kulturversuche konnte unmittelbar nachgewiesen werden, daß diese Zellen die Sporophyten von *Urospora speciosa* waren.

Die Isogamie machte Versuche mit Einzelfäden notwendig, um die Geschlechtsverteilung festzustellen. 16 kurze Fadenstücke von verschiedenen Pflanzen mit Gametangien und meist auch Zoosporangien wurden jeweils in einen Tropfen übertragen. Nicht in jedem Falle konnte der Austritt und das Verhalten der Gameten beobachtet und kontrolliert werden. In allen Versuchen entwickelten sich einzellige Sporophyten. In einem Tropfen wurde die Kopulation der Gameten unmittelbar beobachtet. Die Fäden können also monözisch sein. In einem anderen Versuch konnte der gleiche Faden dreimal nacheinander in einem Tropfen ausschwärmen. In einem der Tropfen blieben die Gameten mehr als 24 Stunden lang lebhaft beweglich. Kopulationen wurden nicht beobachtet, und da Zygoten wohl schneller zur Ruhe gekommen wären, ist es wahrscheinlich, daß die in diesem Falle entstandenen Sporophyten parthenogenetischen Ursprungs waren.

C. Allgemeine Betrachtungen

1. Zur Taxonomie der Formen

Die Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an *Urospora* und *Codiolum* liefern zunächst eine Grundlage für eine saubere Trennung der Arten und ihre Nomenklatur. Darüber hinaus haben die Ergebnisse ein besonderes Interesse für die Entwicklungsphysiologie und die Phylogenie.

Die *Urospora*-Arten und die fädige Form von *Codiolum wormskioldii* können in ein und derselben Aufsammlung nebeneinander enthalten sein. Morphologische Merkmale reichen nicht immer aus, um eine Verwechslung der Arten auszuschließen. Diesem Umstand ist auch das unzutreffende Ergebnis der Arbeit von Ingerid JORDE (1933) zuzuschreiben. Zweifellos war das Ausgangsmaterial, aus dessen Einzelpflanzen sie fädige *Urospora* bzw. Zwergpflanzen erhielt, nicht artenrein, wie sie es auch für möglich hält, daß Übergangsformen zwischen den Arten vorkommen und die Frage offen läßt, ob nicht vielleicht *Urospora wormskioldii* und *U. mirabilis* nur verschiedene Formen derselben Art repräsentieren.

Die Arten wurden bereits von ARESCHOUG vermischt. Er entdeckte 1866 Zoosporen mit langem zugespitztem Hinterende bei einer Form, die er *Urospora mirabilis* nannte. Sie ist auf seiner Tafel III, Fig. 4—5 ausgezeichnet dargestellt und entspricht *Urospora speciosa*. *Urospora mirabilis* wird in dieser ersten Mitteilung unterschieden von *Hormiscia penicilliformis*, bei der ARESCHOUG die anisogame Kopulation der Gameten richtig beobachtet hatte. Die Zeichnungen der vegetativen und fertilen Fäden (Tafel I, Fig. 1—4 und 7) sowie die Form und Größe der Gameten (Fig. 5 und 8) sind durchaus zutreffend.

In seiner zweiten Mitteilung (1874) vereinigte ARESCHOUG unter *Urospora penicilliformis* (Roth) alle fädigen Algen mit den typischen Zoosporen und einer Fadendicke zwischen 10 und 76 μ . Seiner 1874 auf Tafel I dargestellten isogamen Kopulation bei „*Urospora penicilliformis*“ könnte vielleicht ein mit *Ulothrix flacca* oder auch *Urospora speciosa* vermisches Material zugrunde gelegen haben.

Es ist nicht verwunderlich, daß synonyme Arten in einem Kreis von Formen aufgestellt wurden, deren meßbare Merkmale sich überschneiden. Die von ROSENVINGE (1893) als var. *elongata* beschriebene und abgebildete Form von *Urospora mirabilis*, die HAGEM (1908) als besondere Art auffaßte, liegt durchaus im Variationsbereich von *U. wormskioldii*. Hierher rechne ich auch in Übereinstimmung mit KYLIN (1949) *Urospora incrassata* Kjellm. *U. hartzii* Rosenv. (1893) und *U. crassa* Rosenv. (1898) zeigen die Merkmale von *U. bangioides*. Dagegen lassen die Abbildungen GIBSONS (1891) keinen Zweifel darüber, daß er nicht *Urospora bangioides* in Händen hatte. Die Form und Größe der Zellen, die radiale Anordnung der Zoosporen und das Vorkommen von Gametangien weisen eindeutig auf *Urospora penicilliformis* hin.

Die Nomenklatur der Arten muß auf Grund der vorliegenden Ergebnisse berichtigt werden. *Urospora wormskioldii* ist ein Glied im Entwicklungszyklus von *Codiolum gregarium* und muß daher aus nomenklatorischen Gründen (SILVA 1957) der älteren Gattung *Codiolum* zugeführt werden. Ich halte es jedoch nicht für vertretbar, auch *Urospora penicilliformis* zur Gattung *Codiolum* zu stellen. Eine solche Einordnung ließe sich zwar bei dieser Art wegen der morphologischen Ähnlichkeit des Sporophyten noch rechtfertigen, aber nicht bei *Urospora speciosa*. Zudem haben beide Arten wirkliche Sporophyten, die aus Zygoten hervorgegangen sind, was bei *Codiolum gregarium* nicht der Fall ist. Ich halte es daher für richtig, keine heterogenen Elemente in der Gattung *Codiolum* zu vereinigen und die Gattung *Urospora* bestehen zu lassen.

Im Folgenden sind die Merkmale der Arten in knapper Form zusammengestellt. Ich vermeide es, Unterschiede anzugeben, die eine Vergleichsmöglichkeit mehrerer Arten voraussetzen und weise auf Abb. 6 hin, in der die Arten bei gleicher Vergrößerung nebeneinandergestellt sind.

Urospora speciosa (Carm.) Leblond ex Hamel: Fäden 20—50 μ dick, Chromatophor eine etwas ausgefranste Platte mit 1 bis 4 Pyrenoiden. Zellen an der Basis ebenso lang oder etwas länger als breit, im oberen Fadenteil mitunter stark abgeplattet. Vermehrung durch schlanke, viergeißelige Zoosporen, selten durch isogame Gameten. Kugelige oder birnförmige Sporophyten mit einem Durchmesser bis zu 45 μ bzw. einer Länge bis zu 75 μ wurden Ende März auf dem Substrat oder an der Basis der Fäden gefunden.

Urospora penicilliformis (Roth) Aresch.: Fäden 25—80 μ dick, in einer Probe, die reichlich Geschlechtspflanzen enthielt, bis 100 μ dick. Der Chromatophor ist eine durchlöchernte Platte mit mehreren Pyrenoiden oder erscheint (seltener) spiralgewunden. Zellen meist isodiametrisch, kürzere Zellen lassen sich leicht als Schwesterzellen erkennen. Vermehrung durch Zoosporen, die radial in den Zellen angeordnet sind, selten durch Kopulation anisogamer Gameten. Der aus der Zygote hervorgehende einzellige Sporophyt ist in der Natur noch nicht gefunden worden.

Urospora bangioides (Harv.) Holm. et Batt.: (Abb. 6 D, E und Abb. 7) Fadenbreite zwischen 60 und 170 μ , mitunter auch über 200 μ . Zellen meist isodiametrisch, an den Querwänden schwach eingeschnürt, besonders im vege-

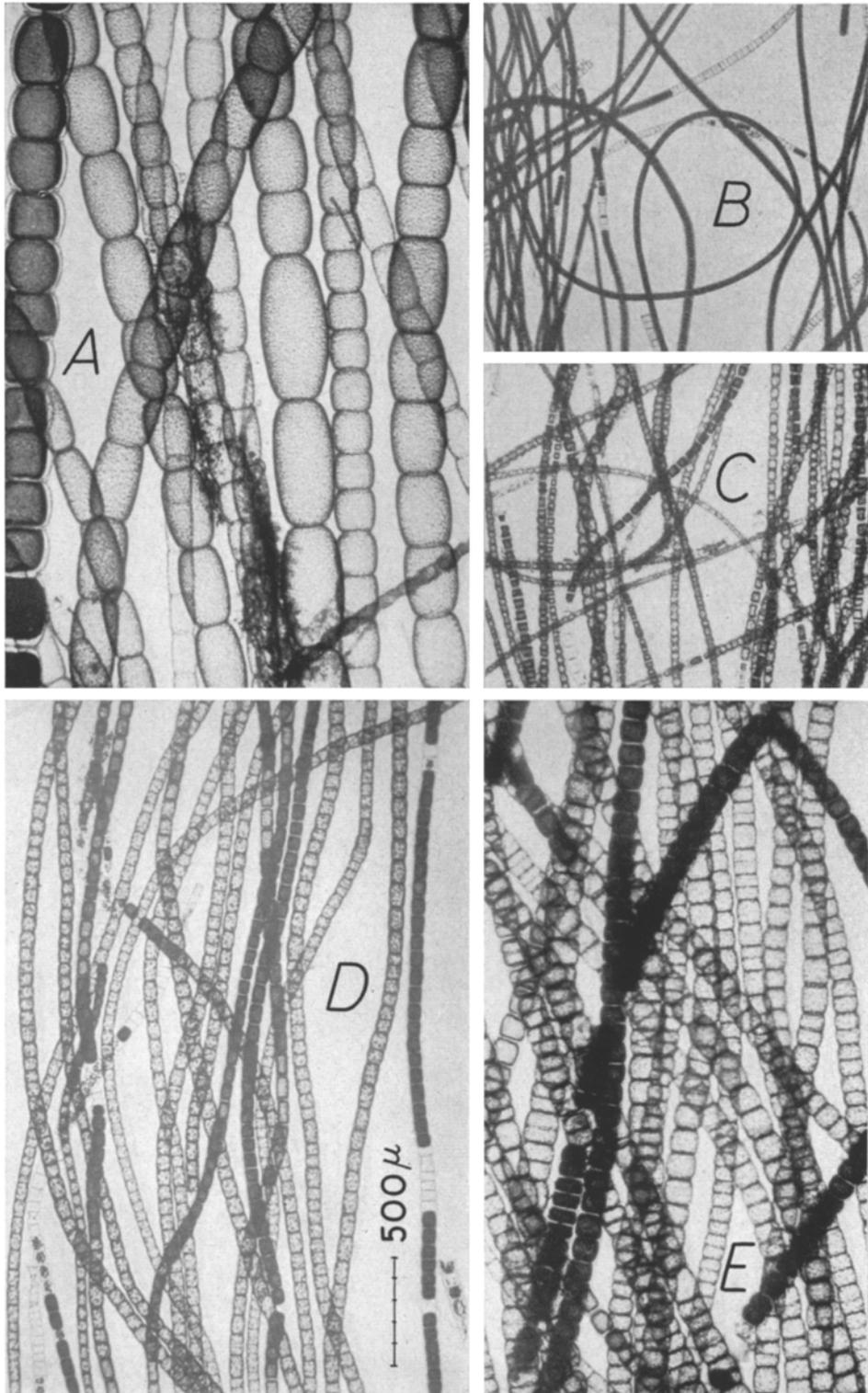
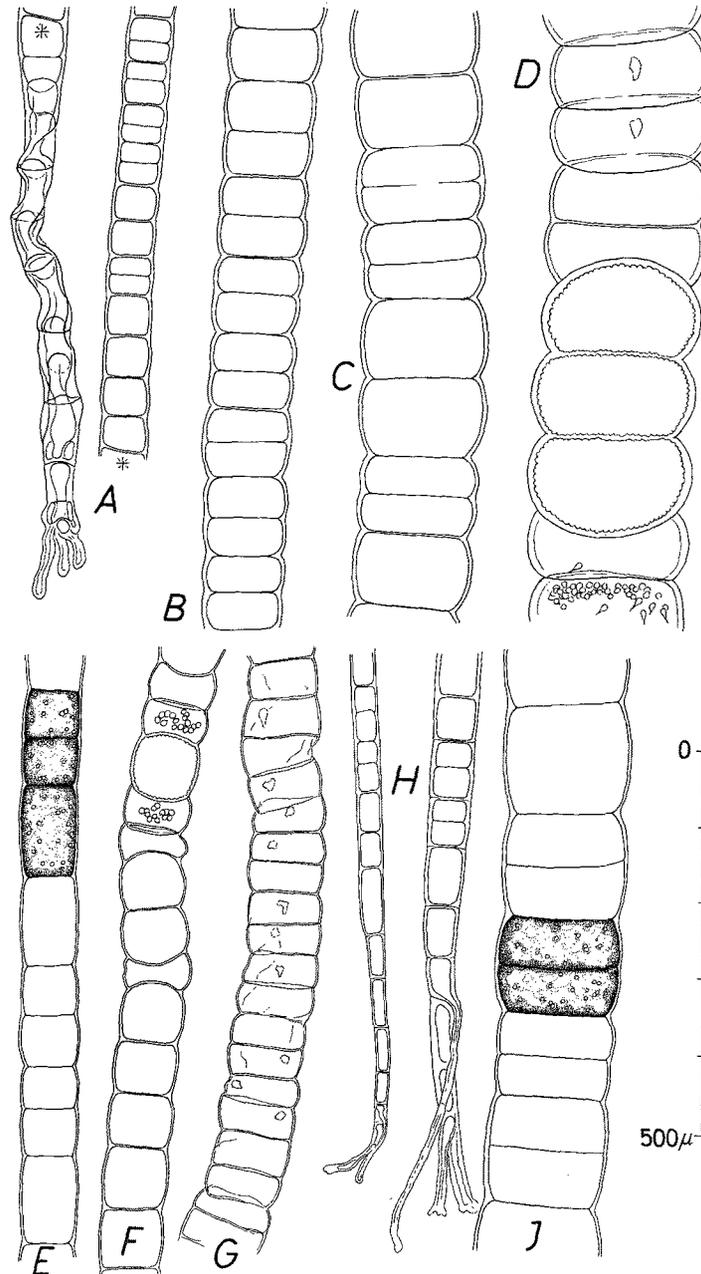


Abb. 6. A *Codiolum wormskioldii* st. *urospora*; B *Urospora speciosa*; C *Urospora penicilliformis*; D, E *Urospora bangioides*, zwei Präparate aus der gleichen Aufsammlung. Alle Proben von Bojen stammend und in gleichem Maßstab abgebildet.

Abb. 7. *Urospora bangioides*.

A—D Abschnitte eines Fadens mit vegetativen sowie fertilen und entleerten Zellen; Helgoland, von einem Stein an der Niedrigwasserlinie, die Basis des Fadens war eingesandet; 20. 3. 61; *E—G* Abschnitte eines an einer Boje angewachsenen Fadens, *J* aus einem anderen Faden der gleichen Probe, 13. 4. 61; *H* Basis zweier Fäden mit Rhizoiden.

tativen Zustand. Kürzere Zellen sind leicht als Schwesterzellen erkennbar. Ein Bündel von Fäden macht einen durchaus gleichartigen Eindruck. Vermehrung nur durch Zoosporen; die entleerten Sporangien haben eine große Öffnung.

Was HARVEY unter *Conferva bangioides* verstanden hat, ist durch seine Beschreibung im Manual (1849, p. 210) recht gut gekennzeichnet: „Joints about twice as long as broad, containing a compact, dark green mass, which is frequently bipartite; dissepiments broad, pellucid.“ In dieser Angabe hat zwar das Verhältnis der Länge zur Breite der Zellen keine allgemeine Gültigkeit, der oftmals „zweiteilige dunkle Zellinhalt“ bezieht sich eindeutig auf Schwesterzellen, die kurz nach der Teilung fertilisiert wurden. Solche Fadenabschnitte findet man häufig. Den breiten Querwänden bei *Conferva bangioides* werden die stark eingeschnürten Querwände bei *C. collabens* gegenübergestellt. Ganz zweifellos enthielt das von Mrs. GRIFFITHS gesammelte Material diese Art als Beimischung, die von HARVEY wie folgt beschrieben wird (l. c.): „a *Conferva* twice the diameter of *C. bangioides*, with contracted, bead-like joints, having most of the characters of *C. Youngana*, but much larger than that species usually is.“

Codiolum wormskioldii (Mert.) Kornm. nov. comb. st. *urospora*: In einem Büschel findet man im allgemeinen Fäden von so unterschiedlichem Habitus, daß ich an Stelle einer Beschreibung auf die Abb. 6 A verweise. Diese Uneinheitlichkeit war auch bereits HARVEY aufgefallen, der im Anschluß an seine Beschreibung von *Conferva collabens* bemerkt (Phyc. brit., Tafel 327): „The filaments differ from each other very extraordinarily in diameter, so that one might suppose there were half a dozen different species under the microscope together.“ Diese Beobachtung findet auch in der Abbildung japanischen Materials von *Codiolum wormskioldii* durch TOKIDA (1954) eine weitere Bestätigung.

Trotz einiger Vertrautheit mit den Objekten wird man in einzelnen Fällen des Kulturexperimentes nicht entbehren wollen, um die Arten dieses Formenkreises zu identifizieren. Schwierigkeiten bestehen insofern nicht, als man im allgemeinen fertiles Material zur Verfügung hat, im übrigen bilden die Fäden im Laboratorium leicht Zoosporen. Bei einer Temperatur von 15° C und Verwendung von Erdschreiberlösung kann man nach 2—3 Wochen das Ergebnis erwarten. Die Fäden von *Urospora penicilliformis* haben dann reichlich adventive, extrazelluläre Rhizoiden gebildet, während bei *Urospora bangioides* unter diesen Bedingungen nur ein einheitliches Rhizoid aus der Basalzelle gebildet wird, das sich reichlich verzweigen kann. Die Fäden von *Urospora speciosa* sind zu dünn, um mit den anderen Arten verwechselt zu werden. *Codiolum wormskioldii* bildet unter den angegebenen Kulturbedingungen Zwergpflanzen.

2. Entwicklungsgeschichtliche Vergleiche

Zweifellos deutet das Merkmal der zugespitzten Zoosporen auf einen gemeinsamen Ursprung der Arten dieses kleinen Formenkreises hin. Der Entwicklungszyklus der heute vorhandenen Arten zeigt eine ganz unterschiedliche Differenzierung. *Urospora penicilliformis* und *U. speciosa* haben Geschlechtspflanzen; ihr Lebenszyklus kann einen antithetischen Wechsel heteromorpher Generationen umschließen. Jedoch tritt dieser vollständige Zyklus nur selten in Erscheinung, im allgemeinen folgen nur ungeschlechtliche Generationen aufeinander. Geschlechtspflanzen sind in der Natur selten und treten offenbar nur unter ganz bestimmten ökologischen Gegebenheiten auf, im Kulturexperiment wurden sie überhaupt nicht erhalten. Bei *Urospora bangioides*

gibt es keinen Generationswechsel. Bei *Codiolum wormskioldii* sind drei heteromorphe, ungeschlechtlich sich vermehrende Generationen Glieder eines gemeinsamen Lebenszyklus, der unter besonderen, im Kulturexperiment erkannten Bedingungen in verschiedener Weise abgewandelt werden kann. Die fädige Form kann bei Temperaturen unter 10° C einen Zyklus gleichartiger Generationen bilden, wie sich bei 15° C Generationen von Zwergpflanzen aneinanderreihen können. Beide Zyklen können durch die Wahl der Versuchsbedingungen miteinander gekoppelt werden (Abb. 8). Die bei 15° C entstandenen *Codiolum*-Zellen gelangen nur nach Übertragung in tiefere Temperaturen — in meinen Versuchen zwischen 0 und 3° C — zur Reife. Die begrenzende Temperatur liegt zwischen 3 und 10° C, sie wurde nicht ermittelt.

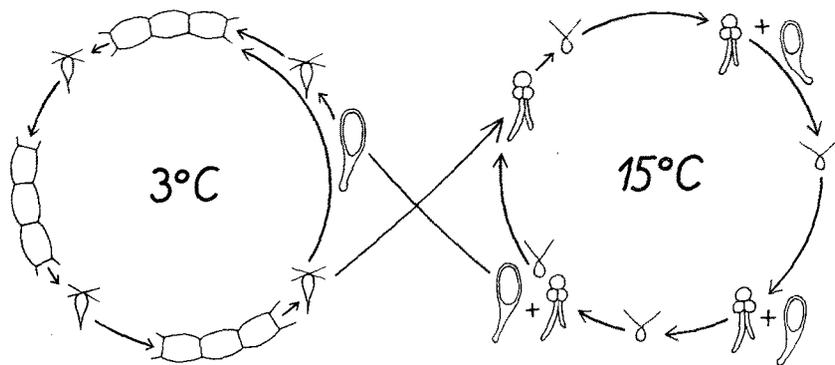


Abb. 8. Schema der Entwicklung von *Codiolum wormskioldii* var. *bistagellatum*. Erklärung im Text.

Urospora wormskioldii ist eine ausgesprochene Frühjahrsform, die nur während 3—4 Wochen zu finden ist. Sie erscheint kurze Zeit nachdem die Wassertemperatur ihren tiefsten Wert erreicht hatte. Man darf daher annehmen, daß auch unter natürlichen Verhältnissen die Generationsfolge in gleicher Weise gesteuert wird wie in den Kulturversuchen.

Durch die Besonderheiten ihrer Entwicklung ist *Codiolum wormskioldii* zu einem neuen und eindrucksvollen Beispiel für die Möglichkeit der Entstehung von Arten durch Trennung und Verselbständigung der Glieder eines Lebenszyklus geworden. Dieser Hypothese FELDMANN'S (1952) hält ZIMMERMANN (1959, p. 87) entgegen, daß es einer Änderung des Erbgutes bedarf, um eine phylogenetische Abwandlung einzuleiten. Mir scheint, daß die vorliegenden Versuchsergebnisse eine solche Voraussetzung überflüssig machen. Zumindest braucht eine Genänderung nicht unbedingt die primäre Ursache für die Entstehung einer neuen Art zu sein. Die Entwicklungsmöglichkeiten bei *Codiolum wormskioldii* weisen unmittelbar auf einen Weg hin, auf dem im Laufe der Phylogenie Arten entstanden sein können. Die Systematik ordnete die Phänotypen dieser Alge sogar in verschiedene Ordnungen ein. Sie sind aber genotypisch gleich und lassen sich — wenigstens im Kulturexperiment — ineinander überführen oder als selbständige Formen erhalten. Die Aufeinanderfolge gleichartiger Generationen bei *Urospora bangioides* könnte als Rest eines früher vollständigeren Kreislaufes gedeutet werden und dem linken Teil des Schemas Abb. 8 entsprechen. Ebenso wäre es möglich, die gleichartige Gene-

rationsfolge von *Urospora bangioides* aus einem Generationswechsel abzuleiten, bei dem im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung die geschlechtliche Fortpflanzung weggefallen ist. *Urospora penicilliformis* mit der nur gelegentlichen Einschaltung der Sporophytengeneration kann als Stufe in einem solchen Entwicklungsablauf angesehen werden.

Es ist bemerkenswert, daß sich unter den unterschiedlichen Lebensbedingungen des jeweiligen Standortes zwei Varietäten von *Codiolum wormskioldii* herausgebildet haben, von denen unter natürlichen Bedingungen nach den

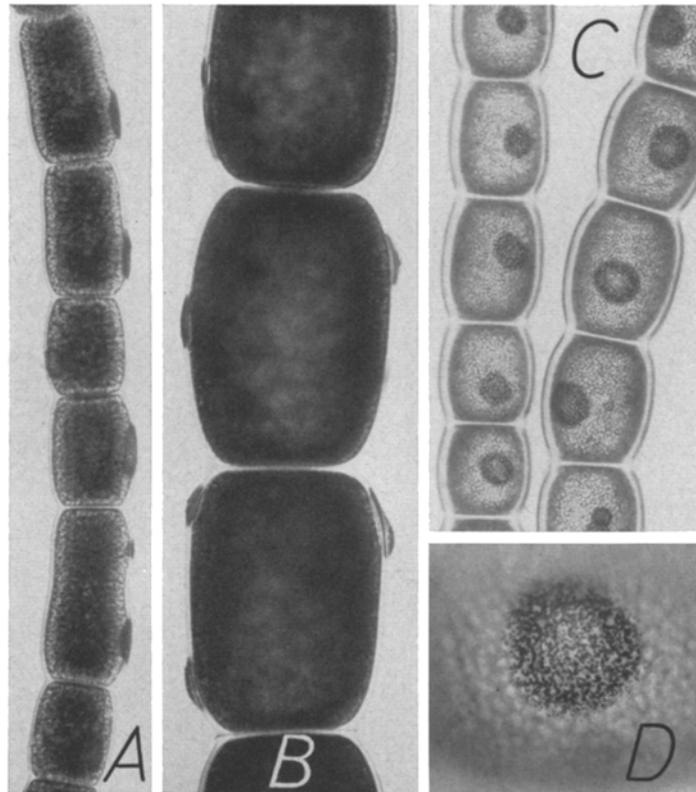


Abb. 9. *Codiolum wormskioldii* st. *urosporae*.

Fertilisierung von Fäden in Nährlösung bei 15° C, wobei runde braune Flecke an den späteren Öffnungen der Sporangien entstehen. A, B \times 140; C \times 85; D \times 315.

bisher vorliegenden Beobachtungen vielleicht nur die var. *caudatum* mit der fädigen Generation im Wechsel steht. Bei der unter extremen ökologischen Bedingungen wachsenden var. *biflagellatum* ist es sehr wahrscheinlich, daß die *Codiolum*-Phase mit einem äußerst reduzierten Zwergpflanzenstadium einen eigenen Zyklus bildet, in dem als Besonderheit zweigeißelige ovale Zoosporen auftreten. Man kann sich vorstellen, daß die Zwergpflanzen aus fädigen Pflanzen abzuleiten sind, in die sie übrigens unter geeigneten Kulturbedingungen übergehen können. Die zweigeißeligen ovalen Schwärmer der var. *biflagellatum* könnten Gameten entsprechen, die sich parthenogenetisch zu entwickeln vermochten, bis sie schließlich nach Verlust ihrer Sexualität noch die Generation von der Form des einstigen Sporophyten erzeugen.

Es ist schwer zu sagen, ob die Unterscheidung der beiden Entwicklungstypen als Varietäten dem Grade ihrer Verwandtschaft entspricht. Man könnte sie wohl auch als Arten nebeneinanderstellen. Für die hier vertretene Auffassung waren praktische Gründe maßgebend, weil klar erkennbare morphologische Unterschiede bei dem am natürlichen Standort wachsenden Material nicht zu erkennen sind.

Es wäre im Zusammenhang mit den vorliegenden Ergebnissen recht aufschlußreich, wenn die Entwicklung von *Codiolum wormskioldii* aus räumlich weit voneinander getrennten Herkunftsgebieten studiert und noch weitere Arten des Formenkreises in die Untersuchungen einbezogen werden könnten.

Anhangsweise sei hier noch eine Erscheinung erwähnt, die regelmäßig wenige Tage nach dem Übertragen vegetativer Fäden von *Codiolum wormskioldii* aus Kulturen oder natürlicher Herkunft in Erdschreiberlösung bei 15°C beobachtet wurde. Die beginnende Fertilisierung der Fäden war von einer eigenartigen Ausbildung eines oder mehrerer braun gefärbter kreisrunder Flecke auf der Oberfläche der Zellmembran begleitet (Abb. 9). An diesen Stellen öffneten sich später die reifen Sporangien, dabei löste sich die braune Fläche als zartes Deckelchen ab. Bei stärkerer Vergrößerung zeigten die Scheiben eine feinkörnige Struktur. Ich habe diese Erscheinung noch nicht näher untersucht. Sie wurde niemals an fertilen Fäden in der Natur beobachtet und hat eine Parallele in der braunen Punktierung des ältesten Sporangiums der Zwergpflanzen von var. *biflagellatum* (vgl. KORNMAN 1961, S. 255).

Meinem technischen Assistenten, Herrn Paul-Heinz SAHLING, danke ich für seine Mitarbeit und die Anfertigung der Abbildungen.

D. Zusammenfassung

Die Lebenszyklen der bei Helgoland vorkommenden *Urospora*- bzw. *Codiolum*-Arten wurden im Kulturrexperiment geklärt (vgl. die Einleitung) und die zur Unterscheidung der Arten dienlichen Merkmale herausgestellt.

Die unterschiedliche Differenzierung des Lebenszyklus der Arten dieses kleinen Formenkreises wird im Zusammenhang mit Fragen ihrer Phylogenie und Entwicklungsphysiologie erörtert. *Codiolum wormskioldii* ist bemerkenswert durch seine drei heteromorphen, genotypisch gleichen, ungeschlechtlich sich vermehrenden Generationen, die unter entsprechenden Versuchsbedingungen ineinander übergeführt werden können (vgl. Schema Abb. 8).

E. Schriftenverzeichnis

- Areschoug, J. E., 1866: Observationes phycologicae. I. Nova acta Soc. sc. Upsal., Ser. III. 6.
 — 1874: Observationes phycologicae. II. Ebenda 9.
 Braun, A., 1855: Algarum unicellularium genera nova et minus cognita. Leipzig.
 Feldmann, J., 1952: Les cycles de reproduction des Algues et leurs rapports avec la phylogénie. Revue de Cytol. et de Biol. Végétales. 13.
 Gibson, R. J. H., 1891: A revised list of the marine algae of the L. M. B. C. District. Transact. Biol. Soc. Liverpool. 5.
 Hagem, O., 1908: Beobachtungen über die Gattung *Urospora* im Kristianiafjord. Nyt Magazin for Naturvidensk. 46.

-
- Hamel, G., 1931: Chlorophycées des côtes françaises. *Revue algol.* **6**.
- Hartog, C. den, 1959: The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. *Acad. Proefschr. North-Holland Publ. Comp., Amsterdam.*
- Harvey, W. H., 1846—51: *Phycologia Britannica*, Vol. 1—3. London.
- 1849: *A manuel of the British marine algae*. 2nd. ed. London.
- Jorde, Ingerid, 1933: Untersuchungen über den Lebenszyklus von *Urospora* Aresch. und *Codiolum* A. Braun. *Nyt Magazin for Naturvidensk.* **73**.
- Kornmann, P., 1961: Die Entwicklung von *Codiolum gregarium* A. Braun. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **7**.
- Kylin, H., 1949: Die Chlorophyceen der schwedischen Westküste. *Lunds Univ. Årsskr., N. F. Avd.* **2**, **45**.
- Rosenvinge, L. K., 1893: Grønlands Havalger. *Medd. Grønl.* **3**.
- 1898: Deuxième mémoire sur les algues marines du Groenland. *Ebenda.* **20**.
- Silva, P. C., 1957: Remarks on algal nomenclature. *Taxon.* **6**.
- Tokida, J., 1954: The marine algae of Southern Saghalien. *Mem. Fac. of Fisheries, Hokkaido Univ.* **2**.
- Zimmermann, W., 1959: *Die Phylogenie der Pflanzen*. 2. Aufl.