

Die Entwicklung von *Porphyra leucosticta* im Kulturversuch¹⁾

Von Peter Kornmann

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland

(Mit 4 Abbildungen im Text)

A. Einleitung

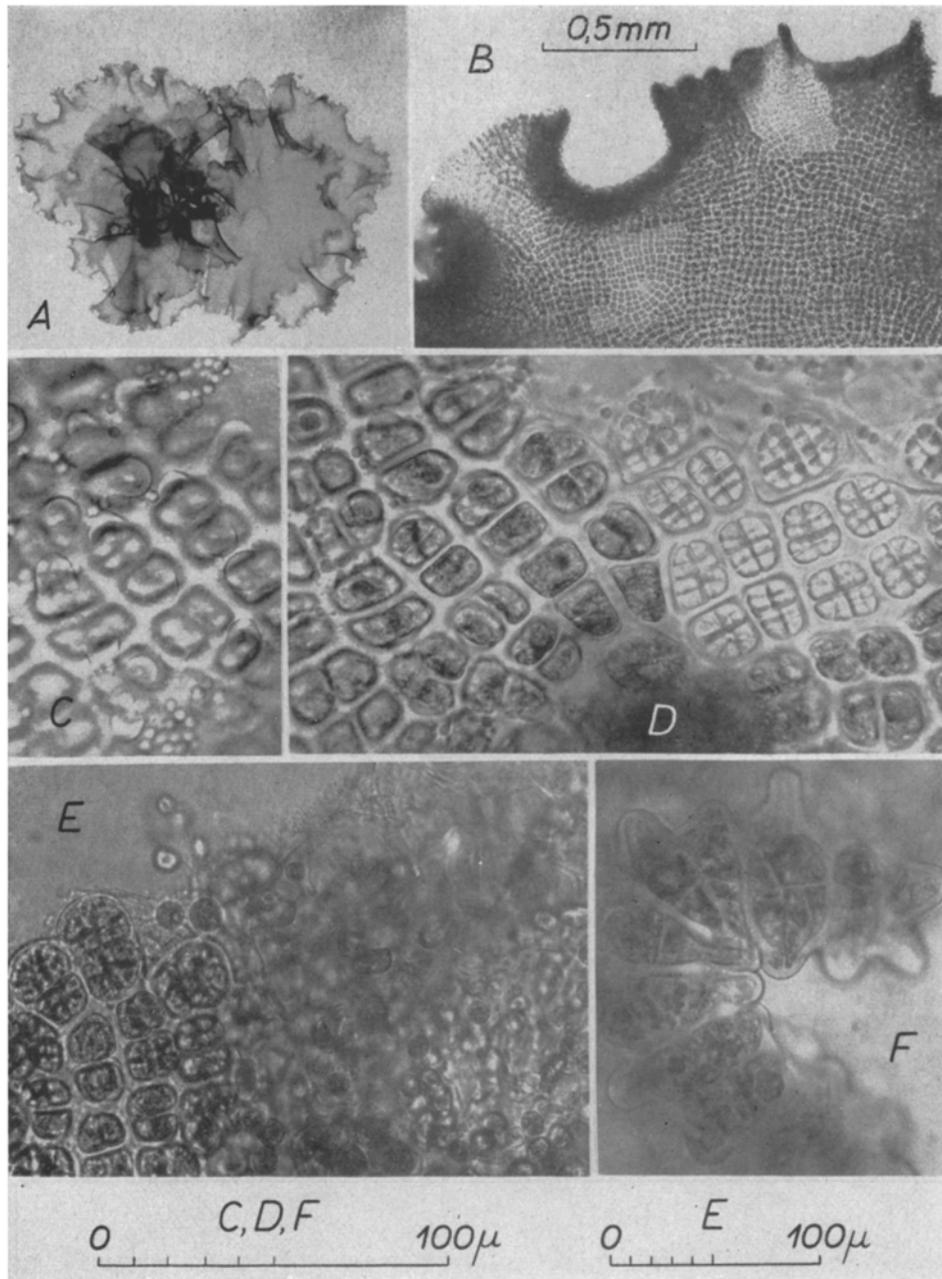
Porphyra leucosticta läßt sich in Erdschreiberlösung bei einer Temperatur von 15° C leicht kultivieren. Die lückenlose Beobachtung des Entwicklungsablaufes läßt darauf schließen, daß ihre beiden Generationen, die flächenförmige *Porphyra* und das fädige *Conchocelis*-Stadium, der gleichen Kernphase angehören. TSENG and CHANG (1955 a) sind auf Grund zytologischer Befunde bei *Porphyra tenera* zu dem gleichen Ergebnis gelangt.

Die Versuche wurden im Juni 1960 mit Karposporen begonnen. Mit dieser Bezeichnung verbinde ich keine Aussage über die Natur dieser Zellen. Die aus ihnen entstandene *Conchocelis* entwickelte sich sowohl in freier Kultur als auch in Kalkschalen gut. Nur außerhalb des Substrats wurden fertile Zweige gebildet, in gleicher Weise wie ich dies früher für eine aus natürlichem Ausgangsmaterial kultivierte unbekannte *Conchocelis* beschrieben habe (KORNMANN 1960). Bereits nach wenigen Wochen konnten aus den nicht regelmäßig kontrollierten Kulturen einige junge *Porphyra*-Thalli isoliert werden. Eine Pflanze hatte Anfang Dezember eine Größe von etwa 3 cm erreicht und entsprach in der Zartheit des Thallus und seiner bräunlich-rosa Färbung den natürlich gewachsenen Pflanzen. Mitte Dezember begann sie fertil zu werden und produzierte während etwa vier Wochen eine ungeheure Menge von Karposporen. Auf diese in Kultur entstandene Einzelpflanze (Abb. 1 A) gehen die im folgenden beschriebenen Untersuchungen zurück.

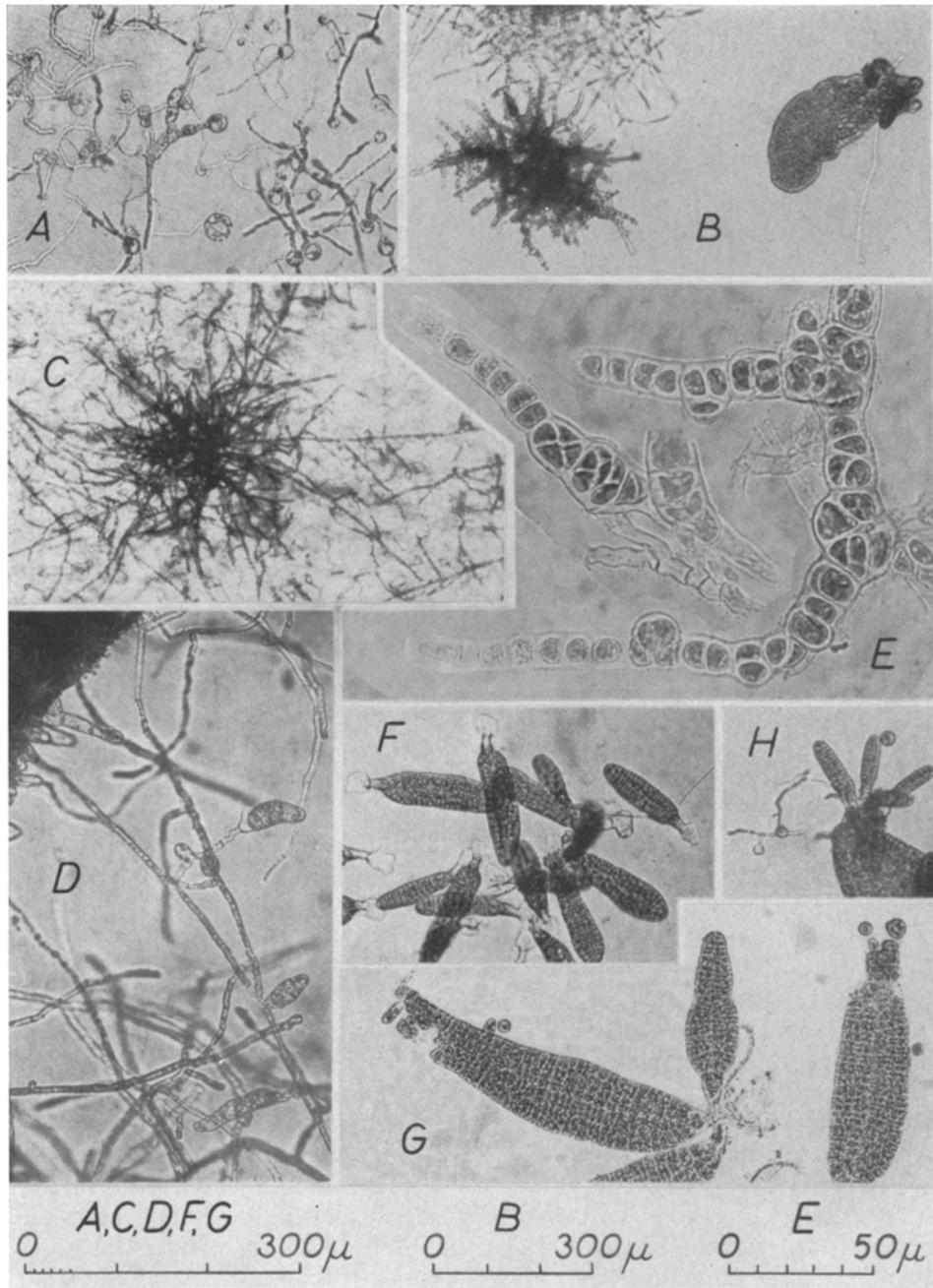
B. Kulturversuche

Der stark gekrauste Thallusrand zeigt das für die Art charakteristische Mosaik männlicher und weiblicher Partien (Abb. 1 B). Innerhalb der männlichen Thallusteile können wiederum Inseln von zwei, vier oder acht Zellen eingeschlossen sein, die sich zu Karpogonien entwickeln. Abb. 1 D zeigt in der rechten oberen Ecke reife Spermatangien und die nach Verquellung ihrer

¹⁾ Herrn Prof. Dr. E. G. PRINGSHEIM zum 80. Geburtstag gewidmet.

Abb. 1. *Porphyra leucosticta*

A Die in Kultur gewachsene Ausgangspflanze, noch nicht fertil. Vergr. etwa $\times 1,5$ — B Thallusrand mit Karpogonien und Spermatangien-Gruppen — C Karpogonien mit breiten, papillenartigen Trichogynen bei hoher Einstellung des Objektivs — D links: der Bildausschnitt von C bei tieferer Einstellung, rechts: reife Spermatangien — E Reife und entleerte Karposporangien — F Aufsicht auf eine Thallusfalte mit reifen Karposporangien

Abb. 2. *Porphyra leucosticta*

A Keimende Karposporen in freier Kultur — B Dünnfädige und dickfädige *Conchocelis* sowie eine junge *Porphyra*-Pflanze, nebeneinander aus den Sporen der Ausgangspflanze entstanden, 4 Wochen alt — C *Conchocelis* in einer Kalkschale wachsend — D Knospenartige Entstehung der dickfädigen *Conchocelis* auf freiwachsenden Fäden — E Fertile *Conchocelis*, fixiertes Material — F *Porphyra*-Keimlinge, etwa 10 Tage alt — G Junge *Porphyra*-Thalli mit Monosporen — H Spitze eines jungen *Porphyra*-Pflänzchens mit *Porphyra*- und *Conchocelis*-Keimlingen

Membranen freigewordenen Spermarien. In der linken Bildhälfte sieht man Karpogonien, einzelne haben sich bereits geteilt. Den gleichen linken Bildausschnitt zeigt Abb. 1 C bei hoher Einstellung des Objektivs. Man erkennt die breiten papillenartigen Trichogynen, welche die Oberfläche des Thallus geradezu zottig erscheinen lassen. Die Papillen werden auf beiden Seiten der Oberfläche gebildet (Abb. 1 F); ihr Inhalt nimmt an der Aufteilung in Karposporen teil. Einen Ausschnitt aus einer Zone mit reifen Karpogonien zeigt Abb. 1 E, einige Karposporen liegen frei auf der Oberfläche.

Die Karposporen waren von recht unterschiedlicher Größe. Die Masse der kleinen Sporen keimte nach wenigen Tagen zu dünnfädiger *Conchocelis* aus (Abb. 2 A). Weniger häufig entstand aus den dickeren Karposporen unmittelbar die dickfädige *Conchocelis*-Wuchsform, wie sie im allgemeinen erst später auf den dünnen Fäden gebildet wird. Schließlich entwickelte sich ein ganz geringer Teil der Sporen direkt zu *Porphyra*. Nach vier Wochen waren die verschiedenartigen Keimlinge zu den in Abb. 2 B dargestellten Pflanzen herangewachsen.

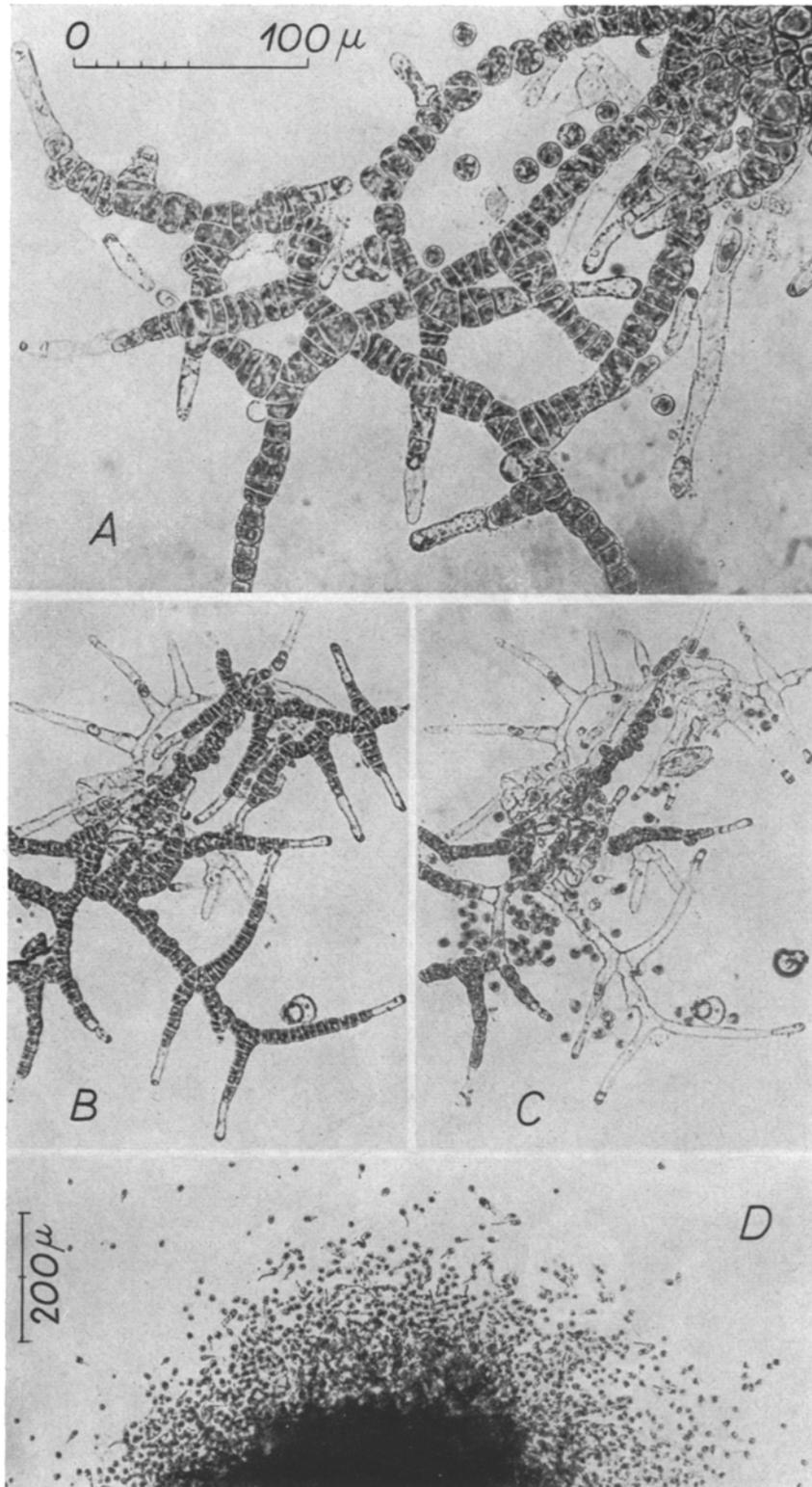
Noch seltener als die *Porphyra*-Keimlinge traten in den Kulturen unregelmäßig-kugelige Zellhaufen auf, die nach 3—4 Wochen oder erst später fertil wurden und Sporen entließen, die zu *Conchocelis* auskeimten. In einem Falle ließ sich ihre Herkunft auf zwei große Zellen zurückführen, die als Insel in einem männlichen Thallusstück eingeschlossen lagen und mit diesem isoliert worden waren. Die beiden Zellen teilten sich in ein kleinzelliges Gewebe auf, das bei dauernder Vermehrung zu einem blumenkohlartigen Klumpen von etwa 0,7 mm Durchmesser heranwuchs. Schließlich wurde das 10 Wochen alte Gebilde nach einer erneuten Übertragung in frische Nährlösung fertil und entließ Tausende von Sporen, die von einheitlicher und geringer Größe waren und zu *Conchocelis* auskeimten. Es liegt nahe, in solchen vielzelligen Gebilden einen abnormen Entwicklungsablauf einzelner Karposporangien zu sehen, der vielleicht nur unter den Bedingungen der Kultur möglich ist.

In Kalkschalen entstand aus den Karposporen radial im Substrat sich ausbreitende dünnfädige *Conchocelis* (Abb. 2 C). Dicht von dem Geflecht durchzogene Kalkschalen sind weinrot gefärbt und werden bald von den aus dem Substrat herauswachsenden Fäden eingehüllt, so daß ein weinrotfarbenedes halbkugeliges Bällchen entsteht. Die freien Fäden schwellen an ihrem Ende an oder bilden knospenartige Seitenzweige, die dann als dickfädiges *Conchocelis*-Stadium weiterwachsen (Abb. 2 D). So entstehen reich verzweigte Sprosse von ansehnlicher Größe, deren Zellen einen sternförmigen Chromatophor mit Pyrenoid enthalten.

Eine Fertilisierung der dickfädigen *Conchocelis* läßt sich leicht erreichen, wenn man etwas ältere Pflänzchen in neue Nährlösung überträgt. Innerhalb weniger Tage wandelt sich ein großer Teil der Zellen zu Sporangien um. Je nach der Dicke des Fadens können zwei oder vier Sporen in einer Zelle gebildet werden (Abb. 2 E und 3 A). TSENG and CHANG (1955 b) haben solche fertilen *Conchocelis*-Fäden von *Porphyra tenera* in entkalkten Muschelschalen

Abb. 3. *Porphyra leucosticta*

A *Conchocelis* mit reifen Conchosporen, lebend — B. C Bilder eines Lebendpräparates im Abstand von etwa 4 Stunden. Einige Zweige haben sich völlig entleert, die meisten Conchosporen wurden mit der abgesaugten Flüssigkeit weggeschwemmt — D Keimende Conchosporen, in großer Menge aus einem fertilen *Conchocelis*-Flöckchen ausgefallen



gefunden. Sie stellten fest, daß in den Zellen eines fertilen Fadens im allgemeinen zwei „Conchosporen“ gebildet werden und bestätigten die Vermutung von DREW and RICHARDS (1953) über den Entleerungsvorgang der Sporen. Die fertilen Fäden werden nach Auflösung der Querwände zu Entleerungstuben, durch die die Sporen an die Oberfläche der Kalkschalen geleitet werden und ins freie Wasser gelangen. Diese Angaben kann ich für meine freiwachsende *Conchocelis* bestätigen. Ich habe die Sporentleerung mehrmals im Lebendpräparat beobachten können (Abb. 3 B, C). Im allgemeinen werden die Conchosporen eines längeren Fadenabschnitts zugleich schnell nacheinander ausgestoßen. Man sieht aber auch einzelne Conchosporen langsam durch den Schlauch ins Freie gleiten. Sie können während dieses Vorgangs langgestreckt sein und sich einschnüren, wenn sie enge Schlauchstellen passieren müssen. Beim Austritt aus der Mündung runden sich die Conchosporen ab.

In gleicher Weise dürfte auch die Sporentleerung bei der früher von mir untersuchten *Conchocelis* erfolgen. Wenn ich auch den Austritt der Sporen selbst noch nicht im Lebendpräparat beobachten konnte, so fanden sich doch in dem nunmehr in reichlicher Menge verfügbaren Material leere Schläuche oder solche, in denen die freien Sporen wie Perlen hintereinandergereiht lagen. Ich möchte damit die irrtümliche Angabe in meiner früheren Arbeit (1960) richtigstellen, nach der das einzige damals vorhandene *Conchocelis*-Pflänzchen Monosporen bilden sollte.

Ein kleines Flöckchen fertiler *Conchocelis* produziert eine sehr große Zahl von Conchosporen, die sich in den ruhigstehenden Kulturen als Hof um die Mutterpflanze ansammeln (Abb. 3 D). Die Keimung beginnt bereits nach wenigen Stunden. Es entsteht zunächst ein kurzer einreihiger Faden, der nach wenigen Tagen durch Längsteilungen flächenartig zu werden beginnt (Abb. 2 F). Die kleinen *Porphyra*-Pflänzchen können ohne weitere Besonderheiten in 2—3 Monaten zu fertilen Thalli heranwachsen. In einigen Kulturen wurden aber die Pflänzchen schon sehr frühzeitig fertil und wandelten eine mehr oder weniger große Zahl ihrer Apikalzellen in Monosporangien um (Abb. 2 G), danach wuchsen sie normal weiter. Es kam auch vor, daß noch kleinere als die abgebildeten Pflänzchen bis auf die unterste Zelle fertil wurden. Aus den Monosporen ging eine neue *Porphyra*-Generation hervor, einzelne Sporen entwickelten sich aber auch unmittelbar zu *Conchocelis* (Abb. 2 H). Welche Ursachen bei einem Teil der Kulturen die frühzeitige Fertilisierung der Pflänzchen auslösten, wurde noch nicht zu klären versucht. Alle Kulturen wuchsen unter gleichen äußeren Bedingungen. Nach den im nächsten Abschnitt erörterten Beobachtungen von TSENG and CHANG (1955 b) dürfte aber der Temperatur eine entscheidende Bedeutung für die Modifizierung des Entwicklungsablaufes zukommen.

C. Besprechung der Ergebnisse

Der Lebenszyklus von *Porphyra leucosticta* umfaßt einen Wechsel zwischen der monözischen flächenförmigen *Porphyra*-Pflanze und dem fädigen *Conchocelis*-Stadium. Dieses Grundschema des Entwicklungsablaufes (A in Abb. 4) kann in mannigfacher Weise abgewandelt werden. Ein geringer Teil der Karposporen überspringt das dünnfädige *Conchocelis*-Stadium: es entsteht sofort die dickfädige Wuchsform (B), die sich im allgemeinen erst auf den

dünnen Fäden entwickelt und später fertil wird. Noch geringer ist der Anteil der Sporen, die unmittelbar wieder zur Ausgangspflanze führen (C). Die Frage muß offenbleiben, ob sie aus Karposporen oder aus andersartigen Fortpflanzungszellen ihren Ursprung nehmen. Auch von anderen Autoren wurde festgestellt, daß sich aus den Sporen einer Pflanze sowohl *Conchocelis* als auch flächige *Porphyra* entwickeln kann (z. B. TSENG and CHANG, 1955 b).

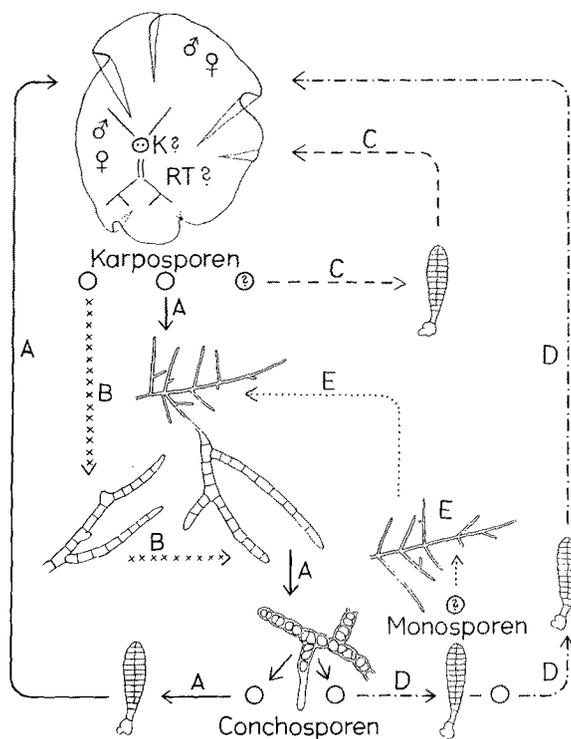


Abb. 4. *Porphyra leucosticta*
Schema des Entwicklungszyklus, Erklärung im Text

Aus den Conchosporen gehen immer nur *Porphyra*-Keimlinge hervor. Diese können sich entweder direkt zu der großflächigen Pflanze entwickeln (A) oder als Zwergpflanzen Monosporen bilden (D). Aus den Monosporen geht entweder die Ausgangsgeneration (D) oder in seltenen Fällen *Conchocelis* hervor (E). Auch hier muß wiederum die Frage offenbleiben, ob die auf den Zwergpflanzen entstandenen Sporen einheitlich sind.

Wie sich diese Entwicklungsabläufe in das Schema des Kernphasenwechsels einordnen, läßt sich in exakter Weise nur durch zytologische Untersuchungen ermitteln. Die bisher nur bei wenigen Arten durchgeführten Arbeiten haben zu widersprechenden Ergebnissen geführt. Um so wertvoller erscheint mir daher die Auswertung der Beobachtungen an Kulturen und die planmäßige Fortsetzung solcher Versuche. Besondere Beachtung verdient die Feststellung, daß aus den Sporen der Zwerggeneration sowohl die *Porphyra*-Pflanze mit ihrer geschlechtlichen Differenzierung als auch die ungeschlechtliche *Conchocelis* entstehen kann. Sie läßt sich nur in dem Sinne deuten, daß

beide Phänotypen der gleichen Kernphase angehören. Normalerweise geht die *Conchocelis*-Phase aus Karposporen hervor. Dann wäre — vorausgesetzt daß überhaupt eine Befruchtung erfolgt — die Reduktionsteilung bei der Bildung der Karposporen zu suchen. Es sei aber darauf hingewiesen, daß KRISHNAMURTHY (1959) bei *P. umbilicalis* var. *laciniata* weder eine Befruchtung noch eine Reduktionsteilung bei der Karposporenbildung feststellen konnte.

Meine Beobachtungen an den Kulturen von *Porphyra leucosticta* und die daraus abgeleitete Folgerung stimmen weitgehend mit den Ergebnissen von TSENG and CHANG (1955 b) über den Lebenszyklus von *Porphyra tenera* überein. Nach ihren zytologischen Untersuchungen ist die erste Teilung des befruchteten Karpogoniumkerns die Reduktionsteilung. Auch bei *Porphyra tenera* können monosporenbildende Zwergpflanzen in den Entwicklungszyklus eingeschaltet sein. Mit mehreren aufeinanderfolgenden Zwerggenerationen überbrückt *Porphyra tenera* im Gebiet bei Tsingtau die warme Jahreszeit, bis im späten Herbst wieder die großflächige Generation erscheint. TSENG and CHANG bringen das Auftreten der Zwergpflanzen mit dem jahreszeitlichen Temperaturgang in Beziehung. Diese Abhängigkeit trifft allerdings nicht für meine bei stets gleichbleibender Temperatur von 15° C durchgeführten Kulturversuche zu, in denen Zwergpflanzen mit Monosporangien auftraten.

Zu dieser weitgehenden Übereinstimmung ihrer Entwicklung kommt noch die morphologische Ähnlichkeit von *P. leucosticta* und der von TSENG and CHANG (1955 a) abgebildeten *Porphyra tenera*. Ein Vergleich dieser beiden Arten erschien daher wünschenswert und wurde mir durch die Liebesswürdigkeit von Herrn Prof. SEGI von der Prefectural University of Mie, Japan, ermöglicht. Ich möchte Herrn Prof. SEGI auch an dieser Stelle meinen verbindlichen Dank sagen für die freundliche Übersendung von frischem und Herbarmaterial von *Porphyra tenera*. Die japanischen Algen unterschieden sich morphologisch von *Porphyra leucosticta* nur darin, daß letztere ziemlich regelmäßig einen dunkler gefärbten Hof von knapp 1 cm Durchmesser an der Basis des Thallus um die Haftscheibe herum aufweist. Um die Frage einer etwaigen Identität der beiden Arten zu entscheiden, halte ich jedoch eine vergleichende Prüfung ihrer Entwicklung im Kulturversuch für unerlässlich.

MAGNE (1960) erörtert den Kernphasenwechsel bei den Bangioideen und stellt dem Befund von TSENG and CHANG (1955 a) das Ergebnis seiner zytologischen Untersuchung an *Porphyra linearis* (MAGNE 1952) gegenüber. Bei dieser Art fand er keine Reduktionsteilung bei der Karposporenbildung, jedoch die doppelte Chromosomenzahl der Spermastien und vegetativen Zellen. Ihr Lebenszyklus wäre als haplo-diplophasisch. MAGNE folgert aus den unterschiedlichen zytologischen Befunden, daß der Kernphasenwechsel bei den Arten der Gattung *Porphyra* nicht einheitlich zu sein braucht. Zu dem gleichen Schluß führt auch mich die Fortsetzung meiner Versuche mit dem 1959 aus Naturmaterial isolierten *Conchocelis*-Einzelpflänzchen. Aus seinen Conchosporen entstanden männliche und weibliche *Porphyra*-Thalli, die bis zu 8 cm groß wurden. Die Annahme liegt nahe, daß bei dieser diözischen Art eine Reduktionsteilung und Geschlechtertrennung bei der Bildung der Conchosporen erfolgt.

Die bisher vorliegenden Untersuchungen über die Entwicklung von *Porphyra* haben zu so uneinheitlichen Ergebnissen geführt, daß sich noch kein allgemeingültiges Bild des Lebenszyklus dieser Alge gewinnen läßt. Ich habe meine Untersuchungen inzwischen auch auf andere *Porphyra*-Arten ausgedehnt

und hoffe durch das Kulturexperiment zur weiteren Klärung der noch offenen Fragen beitragen zu können.

D. Zusammenfassung

Die in dem Entwicklungsschema Abb. 4 dargestellten Zusammenhänge werden in dem Sinne gedeutet, daß bei *Porphyra leucosticta* das *Porphyra*- und das *Conchocelis*-Stadium der gleichen Kernphase angehören. Diese Annahme kann aber nach den bisher vorliegenden Untersuchungen nicht auf den Entwicklungszyklus anderer *Porphyra*-Arten übertragen werden.

E. Angeführte Schriften

- Drew, Kathleen M. and Richards, K. Sylvia, 1953: Studies in the Bangioideae. 2. The *Conchocelis*-phase of *Porphyra* sp. in *Pollicipes cornucopia* Leach at Roscoff. Journ. Linn. Soc. Bot. **55**, 84—87.
- Kornmann, P., 1960: Von *Conchocelis* zu *Porphyra*. Helg. Wiss. Meeresunters. **7**, 189—193.
- Krishnamurthy, V., 1959: Cytological investigations on *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *laciniata* (Lightf.) J. Ag. Ann. Bot., N. S. **23**, 147—176.
- Magne, F., 1952: La structure du noyau et le cycle nucléaire chez le *Porphyra linearis* Greville. C. R. Acad. Sc. **234**, 986—988.
- Magne, F., 1960: Le *Rhodochaete parvula* Thuret (Bangioidée) et sa reproduction sexuée. Cahiers Biol. Marine **1**, 407—420.
- Tseng, C. K. and Chang, T. J., 1955 a: Studies on *Porphyra*. III. Sexual reproduction of *Porphyra*. Acta Botanica Sinica **4**, englische Zus. 165—166.
- Tseng, C. K. and Chang, T. J., 1955 b: Studies on the life history of *Porphyra tenera* Kjellm. Scientia Sinica **4**, 375—398.