

## Das Wachstum einer *Chaetomorpha*-Art von List/Sylt<sup>1</sup>

P. KORNMANN

*Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation, Helgoland*

**ABSTRACT:** The growth of a *Chaetomorpha* species from List/Sylt. Growth and development are basic features in the life of organisms; culturing in the laboratory is the method for the elucidation of these processes. Their analysis leads to an understanding of morphological and taxonomical interrelationships and is the basis for work on developmental physiology. In previous investigations growth and development have been studied in *Urospora*, *Acrosiphonia* and *Spongomorpha* (KORNMANN 1965, 1966, 1967). In the present paper, the intercalary growth of a *Chaetomorpha* species was analysed. Under the conditions of the experiment, a sporeling elongated into a filament of 60 cm within 74 days. Length was doubled in a period of 4 days, according to the simple exponential function  $y = a^x$ . The value of the base  $a$  depends on cultural conditions. In this rapidly growing object, spiral growth, already demonstrated in *Chaetomorpha melagonium* and *Cladophora* by FREI & PRESTON (1961b) was evident, a complete rotation at the top of a 25 cm-filament needing only 15 minutes. Rotation speed increases from the base to the top of a filament and varies in a daily rhythm. Many cells of the filament are not equal in height, the lower of a pair of sister-cells being generally shorter. Consequently, the interval between subsequent cell divisions varies from 3 to 5 days. Cell division is not synchronized with the division of the numerous nuclei.

### EINLEITUNG

Wachstums- und Entwicklungsvorgänge sind Grunderscheinungen des Lebens. Die laufende Beobachtung einer Alge im Kulturexperiment ist die methodische Grundlage, ihren Lebenszyklus und die Gesetzmäßigkeiten ihres Wachstums und Aufbaues zu studieren. Solche Untersuchungen wurden bereits an *Acrosiphonia*, *Urospora* und *Spongomorpha* durchgeführt (KORNMANN 1965, 1966, 1967), jeweils als Ergänzung zu Arbeiten mit entwicklungsgeschichtlich-taxonomischer Zielsetzung. Auch die hier vorliegende Studie ist ein Teilergebnis einer noch nicht abgeschlossenen vergleichenden Bearbeitung der im Bereich der deutschen Nordseeküsten vorkommenden *Chaetomorpha*-Arten. Das Untersuchungsmaterial stammt von List/Sylt; es ist eine Art mit isomorphem Generationswechsel. KÖHLER (1956) bezeichnete Algen von diesem Fundort und von Ischia im Golf von Neapel als Rassen von *Chaetomorpha aerea*; eine Kreuzung von Pflanzen beider Herkünfte gelang ihm jedoch nicht. Die bisherigen Unterlagen erlauben mir noch keine taxonomische Zuordnung meines Versuchsmaterials.

Im Juli 1967 wurden fertile Sporophyten und Gametophyten nebeneinander am gleichen Standort gesammelt (Abb. 9). Das Versuchsmaterial wurde aus Zoosporen in

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. Dr. h. c. R. HARDER zum 80. Geburtstag.

einem Kulturmedium gezüchtet, das außer den üblichen Phosphat- und Nitratmengen 25 cm<sup>3</sup> einer aus Schlick bereiteten Abkochung im Liter enthielt. Die Pflanzen wuchsen bei 15° C und täglich 14stündiger Belichtung, etwa 30 cm von einer Leuchtstoff-Tageslichtlampe 40 W entfernt.

### LÄNGENWACHSTUM

Abbildung 1 zeigt die Entwicklung der Keimlinge bis zum Alter von knapp 4 Wochen. Der Augenfleck der Zoospore ist am zweiten Tage nach dem Festsetzen noch vorhanden (*A, B*). 6 Tage alte Keimlinge enthalten bereits 2 oder 4 Kerne; die 12 Tage alten, noch immer einzelligen Keimlinge haben deren 8 oder 16. 32 Kerne wurden in der oberen Zelle eines zweizelligen, 16 Tage alten Keimlings gefunden, die Basis der kürzeren unteren Zelle füllt das fingerförmig ausgebuchtete Lumen der sich verbreiternden Haftscheibe aus (*E*). 26 Tage alte Pflanzen bestehen aus 2 oder 3 langgestreckten Fadenzellen über der das Haftorgan bildenden Basalzelle (*F*).

In Abbildung 2 ist das Wachstum eines Einzelfädchens vom 26. bis zum 45. Tage registriert. Es wurde alle zwei Tage mit Hilfe eines Okularmikrometers gezeichnet, nur einmal – durch den größeren Abstand leicht erkennbar – liegen drei Tage zwischen den aufeinanderfolgenden Zeichnungen. Um die Teilungsaktivität der einzelnen Zellen über längere Zeit leichter verfolgen zu können, wurden die einander entsprechenden Querwände durch Ziffern und punktierte Linien gekennzeichnet; nur die Wand der rasch vergänglichen Haftscheibenzelle blieb ohne Kennzeichnung. Infolge der Verletzung, die sich beim Ablösen des Pflänzchens von seinem Substrat nicht vermeiden ließ, wuchsen aus ihr mehrere Rhizoide aus. Ihr schnelles Wachstum wird dadurch möglich, daß die kurze Basalzelle mit der inhaltsreichen untersten Fadenzelle verschmilzt, eine bei *Chaetomorpha* und *Cladophora* häufig zu beobachtende Erscheinung. Die Zelle zwischen den Wänden 1 und 2 teilt sich erst nach 12 Tagen, ihre Abkömmlinge teilen sich auch bis zum 53. Beobachtungstag nicht weiter (vgl. Abb. 3). Der rasch wachsende Teil des *Chaetomorpha*-Fadens geht also auf die Tätigkeit der Apikalzelle des dreizelligen Keimlings zurück. Sie teilt sich, wie die Bezifferung ihrer Segmente zeigt, in Intervallen von 2 bis 3 Tagen, also häufiger als die Fadenzellen, die sich im allgemeinen in einem Rhythmus von 6 Tagen teilen. Trotzdem verdoppelt sich die Länge des Fadens (oberhalb der Querwand 2) infolge der stetigen Größenzunahme seiner Zellen jeweils bereits nach 4 Tagen.

Vom 47. Beobachtungstage ab wurde der Faden an jedem zweiten Tag photographiert. Nur 4 weitere Stadien des rasch sich verlängernden Fadens konnten in Abbildung 3 dargestellt werden, der Faden links ist aus Abbildung 2 übernommen. Auch während dieser Zeit verdoppelt der Faden seine Länge jeweils nach 4 Tagen, als Mittelwert auf die gesamte Fadenlänge bezogen. Die Streckung der einzelnen Zonen nimmt jedoch in apikaler Richtung zu. Während das Fadenstück zwischen den Marken 2 und 3 seine Länge in 8 Tagen verdreifacht, verlängert sich die Spitzenzone oberhalb der Marke 7 um das 6,5fache.

Die ausgezogene Kurve in Abbildung 4 zeigt das Längenwachstum des Fadens während der ganzen Versuchsdauer von 74 Tagen. An die aus Abbildung 3 über-

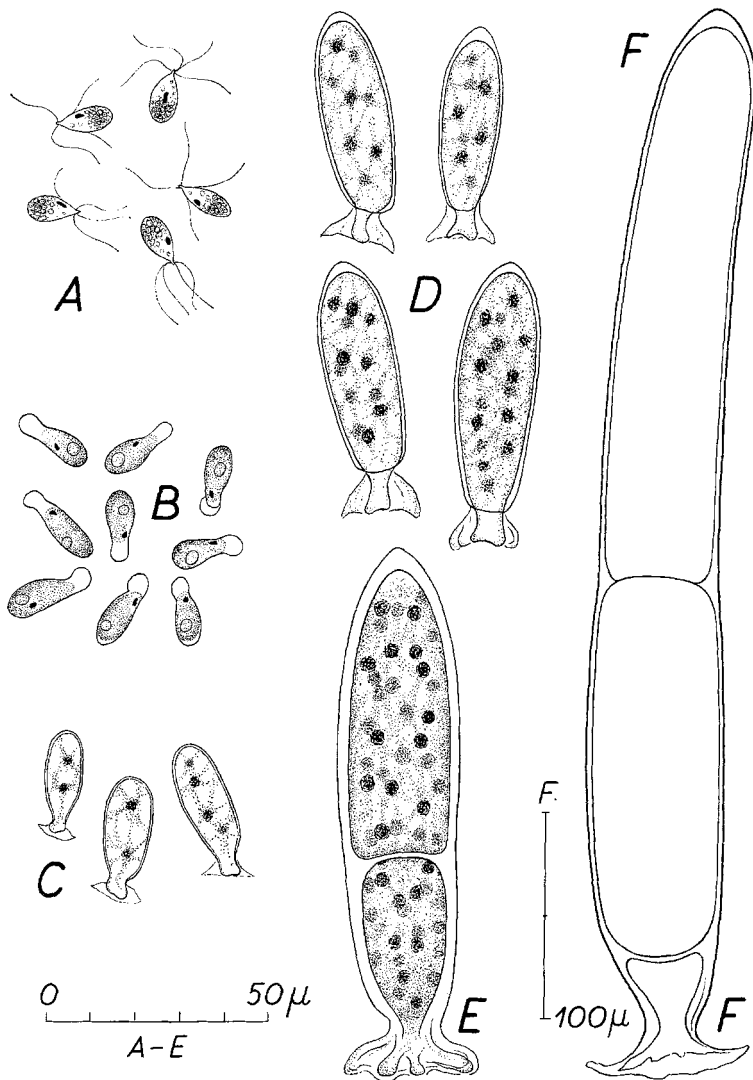


Abb. 1: *Chaetomorpha*. A Zoosporen. B zwei Tage alte Keimlinge. C-F Stadien im Alter von 6, 12, 16 und 26 Tagen, Kernfärbung mit Karminessigsäure

nommenen Maße schließen sich noch zwei photographische Registrierungen an, danach konnte der Faden nur noch in Abständen von 3 oder 4 Tagen gemessen werden (senkrechte Linien). In den letzten 7 Tagen war die Pflanze zur Feststellung der Wachstumsverteilung durch Baumwollschleifen markiert (punktierte Linien). Im Gegensatz zu der in Abbildung 3 noch sehr ausgeprägten unterschiedlichen Streckung der einzelnen Zonen streckten sich die Abschnitte des langen Fadens jetzt recht gleichmäßig. Die unterste Zone verlängert sich in den letzten 4 Tagen um das 1,8fache, die oberste

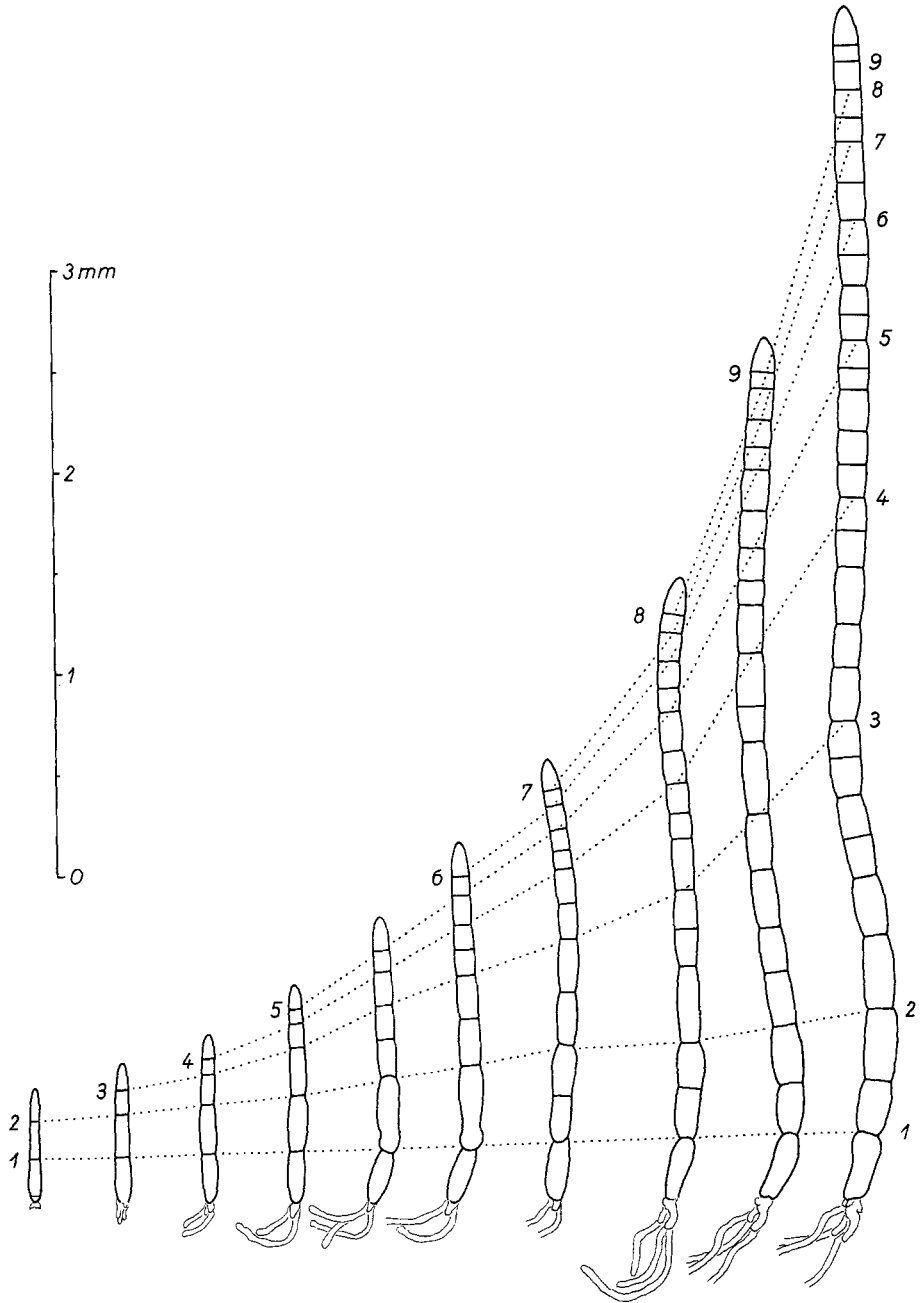


Abb. 2: *Chaetomorpha*. Wachstum eines Fadens vom 26. bis zum 45. Tage. Die Bilderfolge mit einer Ausnahme in zweitägigem Abstand

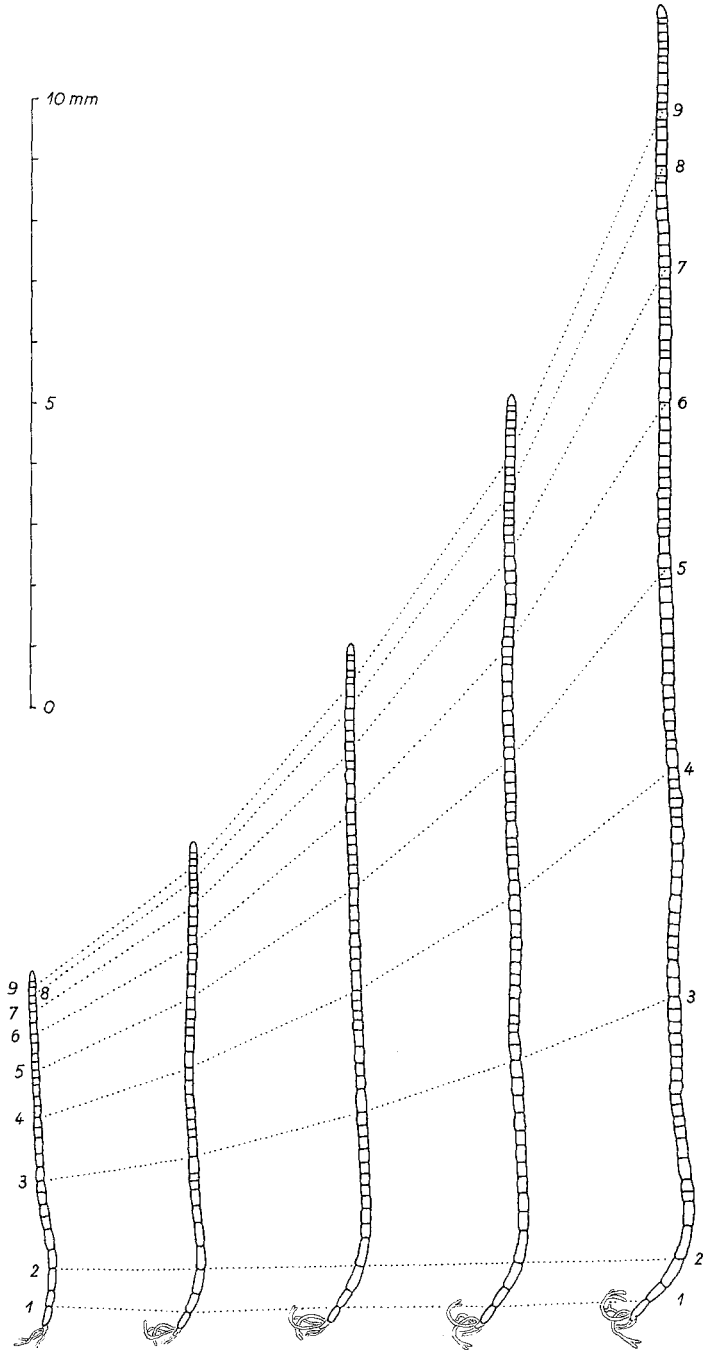


Abb. 3: *Chaetomorpha*. Fortsetzung von Abbildung 2, Wachstum vom 45. bis zum 53. Tage

nimmt um das 2,1fache zu, alle übrigen Abschnitte verdoppeln ihre Länge. Der Versuch mußte abgebrochen werden, weil der sich umeinanderschlingende Faden nicht mehr entwirrt werden konnte; er hätte ohnehin mit der eine Woche später einsetzenden Fertilisierung sein Ende erreicht.

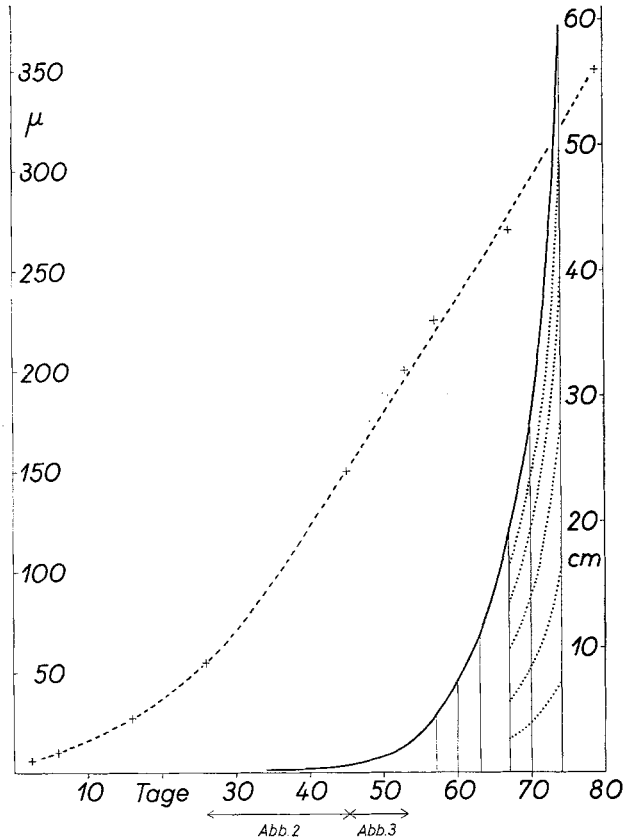


Abb. 4: *Chaetomorpha*. Längenwachstum (ausgezogene Kurve, rechte Ordinate) und Dickenwachstum (gestrichelt, linke Ordinate) eines Fadens während der 74tägigen Versuchsdauer. Die punktierten Linien zwischen dem 67. und 74. Tag der Beobachtung zeigen den Zuwachs markierter Abschnitte

Die Wachstumskurve von *Chaetomorpha* gibt das Schaubild der Exponentialfunktion  $y = a^x$  wieder, in dem sich die Fadenlänge  $y$  im allgemeinen mit einer Zunahme von  $4x$  ( $x = \text{Zeit in Tagen}$ ) verdoppelt. Den Wert der Basis  $a$  bestimmen die Kulturbedingungen: Temperatur, Lichtqualität und -quantität, Beleuchtungsrhythmus und ausreichende Versorgung mit Nährstoffen. Die Kurve erscheint zwar stetig, doch soll auf das langsamere Wachstum des Fadens in der Zeit zwischen dem 60. und 70. Tag hingewiesen sein, während der 5 Tage zur Verdoppelung der Länge benötigt werden. Sehr wahrscheinlich liegt die Ursache dieser Unregelmäßigkeit in einer Verknappung der Nährstoffe infolge unzureichenden Wechsels der Kulturflüssigkeit.

## DICKENZUNAHME

Wie schon aus den Abbildungen 1 bis 3 ersichtlich ist, nimmt auch die Breite des Fadens stetig zu, die Meßwerte ergeben die gestrichelte Kurve in Abbildung 4. Aus den Zeichnungen und Photos ließen sich die Mittelwerte bis zum 57. Beobachtungstage leicht entnehmen. Den späteren Werten liegen nur Photos einzelner Fadenstücke zugrunde, sie lassen aber die Tendenz der Kurve deutlich erkennen. Die am 79. Beobachtungstage gemessene Breite von ca.  $350 \mu$  erreicht schon fast die Dicke vegetativ gebliebener Fadenstücke aus dem unteren Teil der Pflanze nach 4 Monaten mit  $385 \mu$ .

## SCHRAUBENWACHSTUM

Der zur Messung der Wachstumsverteilung mit Schleifen markierte Faden zeigte eine auffallende Rotation um seine Achse (Abb. 5). Von oben gesehen dreht er sich im umgekehrten Uhrzeigersinne; ein Punkt auf der Oberfläche des wachsenden Fadens beschreibt also eine Z-Schraubenlinie (vgl. Abb. 6). Diese Erscheinung wurde bereits von FREI & PRESTON (1961b) bei *Chaetomorpha melagonium* und *Cladophora*-Arten beobachtet und mit dem Feinbau der Membran – sie besteht aus Lamellen kreuzweise geschichteter Mikrofibrillen – in Beziehung gebracht (FREI & PRESTON 1961a). Bei der nur sehr langsam wachsenden *Chaetomorpha melagonium* war auch die Rotation nur geringfügig; in den Abbildungen zur Darstellung der Methode drehte sich ein Faden in 8 Stunden um  $90^\circ$ . Bei meinem raschwüchsigen Versuchsobjekt konnte die Umdrehung eines Zeigers am Ende eines 25 cm langen Fadens nicht übersehen werden: sie erfolgt in etwa einer Viertelstunde. Das Diagramm Abbildung 5 zeigt das Ergebnis einer fünftägigen Beobachtung. Der Faden war mit breiter Haftscheibe auf dem Boden einer Glasschale verankert; er wuchs horizontal und verlängerte sich in vier Tagen von 9,5 auf 25 cm. Die längs des Fadens eingetragenen Zahlen geben die Zeit in Minuten an, die für eine Umdrehung an der jeweiligen Markierungsstelle benötigt wird. Folgende Beziehungen lassen sich der Darstellung entnehmen:

(1) Die Rotationsgeschwindigkeit nimmt mit dem Größerwerden des Fadens in allen Zonen zu.

(2) Sie steigert sich längs des Fadens von der Basis zur Spitze.

(3) Die Umdrehungsgeschwindigkeit verringert sich im Laufe der Lichtperiode jedes Tages (Beleuchtung zwischen 7 und 21 Uhr).

Diese Befunde sind nicht ohne weiteres zu deuten. Ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen Zuwachsrate und Drehung besteht wohl nicht. Während die Drehungsgeschwindigkeit in apikaler Richtung unverhältnismäßig stark zunimmt, steigert sich die Streckung der einzelnen Abschnitte nur unwesentlich. In besonderen Versuchen wurden Wachstum und Drehung von Spitzen- und von Basisstücken verglichen. Ein abgeschnittener Spitzenabschnitt von 10 cm Länge und durchschnittlich  $185 \mu$  Breite machte vormittags eine Umdrehung in 38 Minuten. Dagegen war die Drehung eines gleichlangen Fadenstückes von  $385 \mu$  Breite aus der Basis einer vier Monate alten Pflanze nur ganz geringfügig, obwohl seine Wachstumsgeschwindigkeit der des Spitzenabschnittes nicht nachstand. Man könnte daher an eine Beziehung der Drehgeschwin-

digkeit zu der Dickenzunahme denken. Vielleicht aber erfolgt die Ablagerung der kreuzweisen Mikrofibrillenschichten weitgehend rhythmisch in allen Zellen des Fadens, so daß seine jeweilige Rotationsgeschwindigkeit die Differenz zweier gegeneinander wirkenden Komponenten darstellt. Eine Klärung der Zusammenhänge ist wohl nur von einer genauen Beobachtung des Schraubenwachstums in kürzeren Intervallen und zugeordneten Untersuchungen des Feinbaues der Zellwand zu erwarten. Wie Lichtgenuß und -rhythmus sich auf den Feinbau der Zellwand auswirken, ließe sich an die-

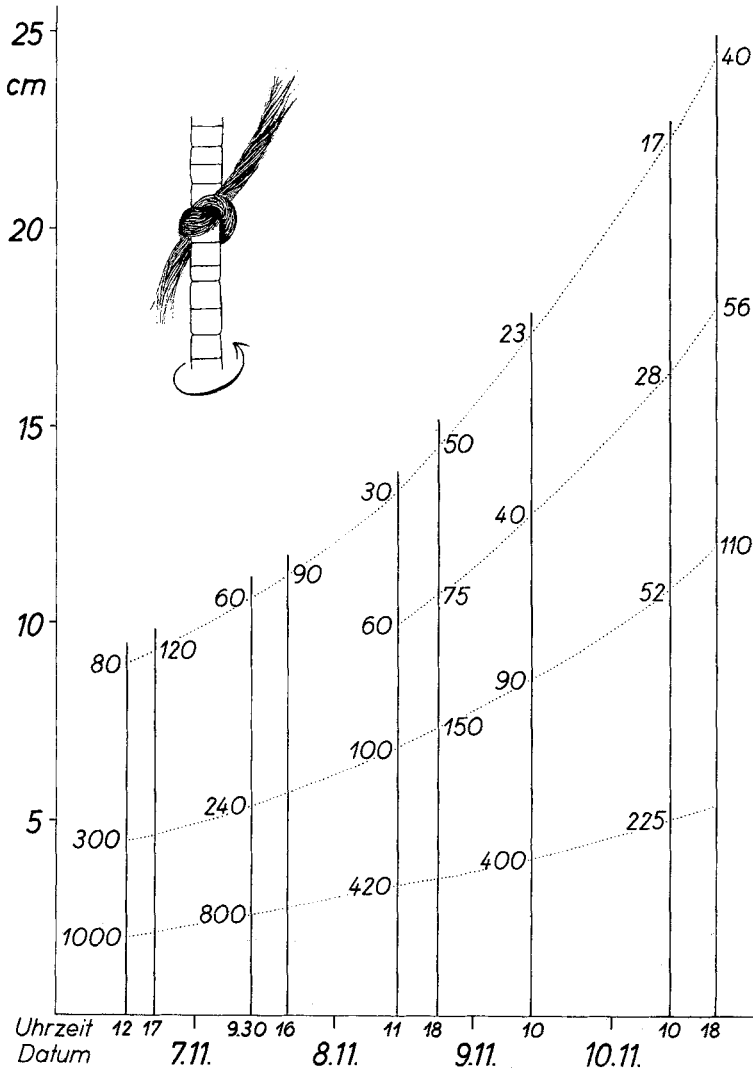


Abb. 5: *Chaetomorpha*. Schraubenwachstum an einem mit Baumwollschleifen markierten Faden. Die Zahlen längs des Fadens geben die für eine Umdrehung benötigte Zeit in Minuten an



sem Objekt wahrscheinlich besser studieren als an der langsam wachsenden *Cladophora rupestris*, mit der NICOLAI & PRESTON (1953) diese Frage nicht befriedigend lösen konnten.

### ZELLTEILUNG

Daß die Zellen durch eine irisblendenartig sich schließende Membran geteilt werden, wurde in der Literatur schon erwähnt, jedoch sind Abbildungen bisher nicht veröffentlicht worden. Einige Stadien dieses in den Kulturen jederzeit zu beobachtenden Vorgangs zeigt Abbildung 6. In dem rechten Fadenpaar befinden sich drei Zellen in

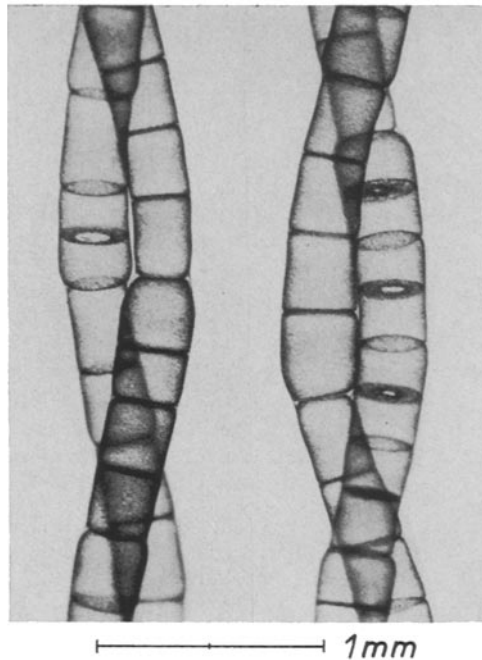


Abb. 6: *Chaetomorpha*. Zentripetale Durchschnürung der Zellen. Die Fäden umwinden sich in einer Z-Schraube

Teilung, die Querwand der mittleren zeigt noch eine Öffnung von etwa  $1/3$  der Fadenbreite, während die Teilungsmembran in den beiden anderen beinahe geschlossen ist. Die für *Cladophora* beschriebenen Einzelheiten – die Bildung eines breiten farblosen Ringes, in dem sich ein zunächst wulstförmiger Zellulosering differenziert – konnten bei *Chaetomorpha* nicht beobachtet werden, das sich schließende Septum sitzt mit schmaler Kante auf der Zellwand. Die Zellteilung erfolgt an der Stelle, wo der Protoplast seine stärkste Färbung aufweist. Nicht immer liegt diese Zone in der Mitte der Zelle, häufig ist sie basal verschoben, jedoch nicht so, daß die Zelle einen basalen dunkelgrün gefärbten und einen apikalen heller grün erscheinenden Teil aufweist

(KÖHLER 1956). An beiden Zellenden ist der Protoplast heller, und gleich nach erfolgter Zellteilung bildet sich wieder eine helle Zone zu beiden Seiten der neuen Membran aus. Dies ist in Abbildung 7 an den Aufnahmen lebender Fäden (*A*) ebenso klar ersichtlich wie nach der Färbung mit Karminessigsäure an der Verteilung der Kerne (*B*). Absichtlich wurde für diese Demonstration etwas überständiges Material mit langen Zellen ausgewählt, das die Verhältnisse klarer erkennen läßt als kurzellige Fäden mit dichtem Inhalt. Wahrscheinlich liegt auch der Wachstumsort der Membran in der Zone der stärksten Anreicherung von Kernen und Chromatophoren.

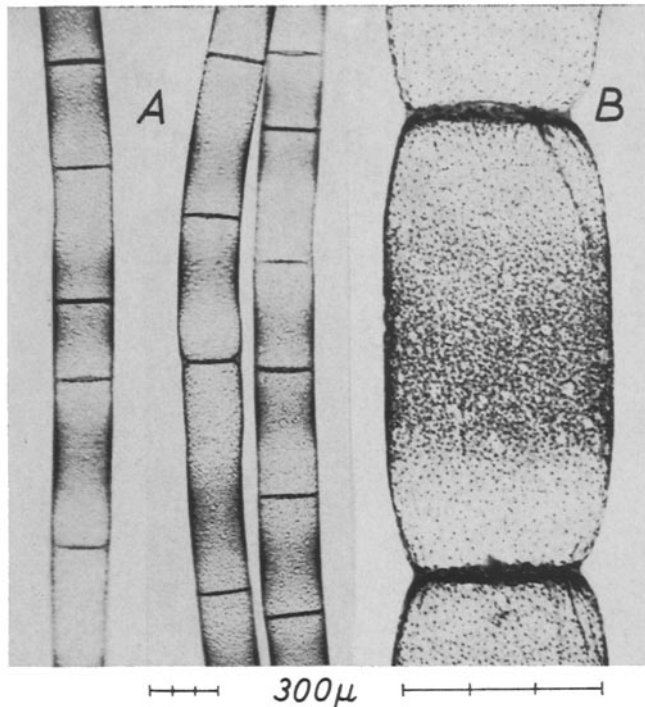


Abb. 7: *Chaetomorpha*. Anreicherung des gefärbten Zellinhaltes und der Kerne in einer gürtelförmigen Zone. *A* lebende Zellen, der dritte Faden läuft von unten nach oben. *B* gefärbt mit Karminessigsäure

Interkalares Wachstum reiner Prägung veranschaulicht Abbildung 8. Das täglich photographierte Fadenstück stammt aus dem basalen Teil der gleichen Pflanze, deren Wachstum in Abbildung 2 bis 4 dargestellt ist. Der Faden hat eine Breite von 375  $\mu$ . Bei völlig gleichmäßiger Streckung verdoppelt sich seine Länge jeweils in 4 Tagen. Dagegen ist der Rhythmus der Zellteilung nicht einheitlich. Es wurde schon in Abbildung 7 darauf hingewiesen, daß die Zellen nicht immer in der Mitte geteilt werden, sondern die basale Schwesterzelle häufig die kürzere ist. Diese polare Verschiedenheit ist auch in Abbildung 8 deutlich zu erkennen und ermöglicht es, das Fadenstück zu orientieren. (Ein ebenso eindeutiges Hilfsmittel zur Orientierung ist das blasige Anschwellen der

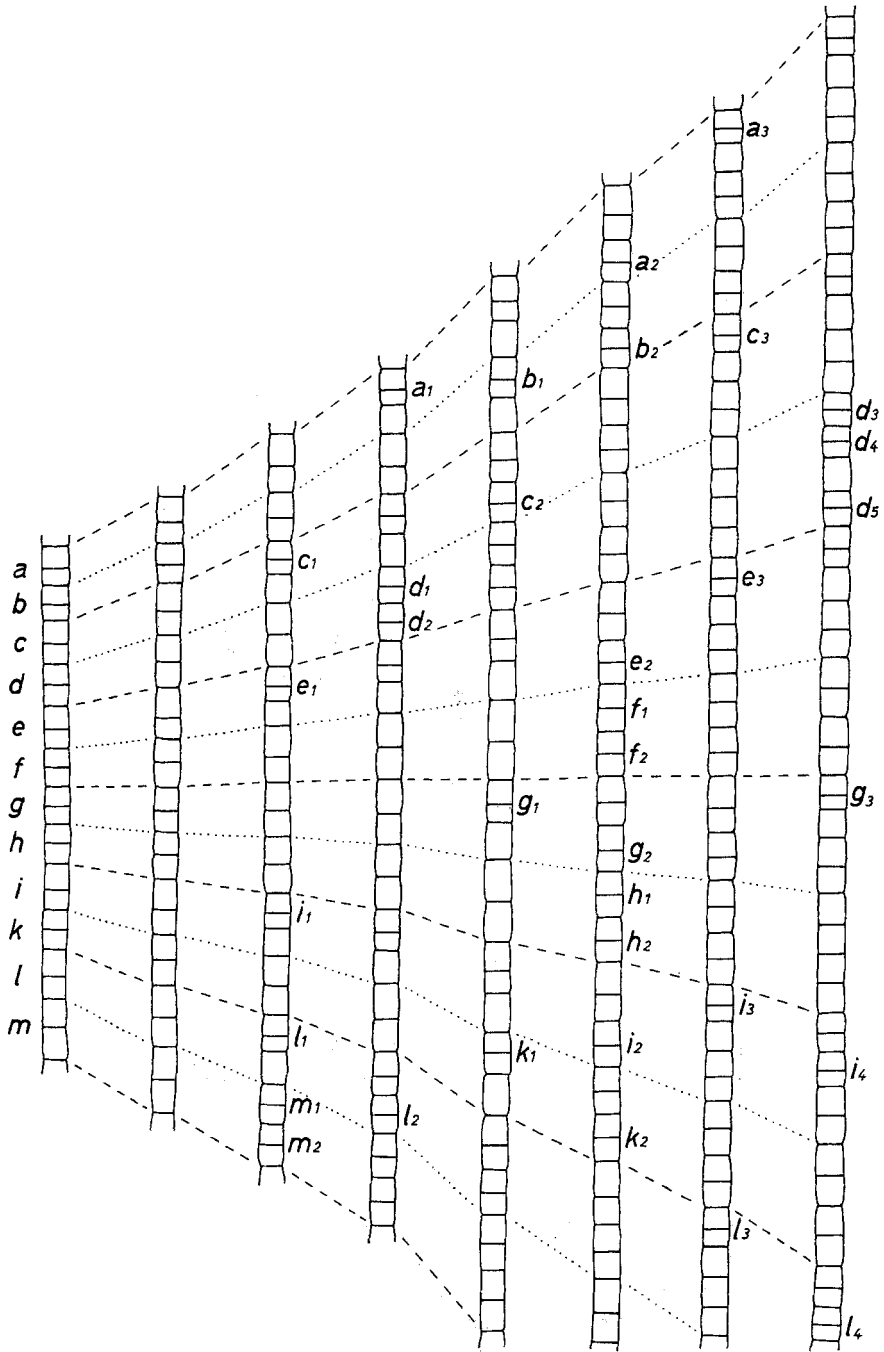


Abb. 8: *Chaetomorpha*. Interkalares Wachstum eines Fadenstückes in Tagesintervallen. Nähere Erklärung im Text

basalen Zelle eines abgeschnittenen Fadenstückes.) Die verschiedene Höhe der Schwesterzellen gleicht sich bei der Streckung nicht aus; die obere Zelle wird schon am dritten oder vierten Tage wieder teilungsfähig ( $a_1 - a_3, c_1 - c_3$ ), während ihre kürzere

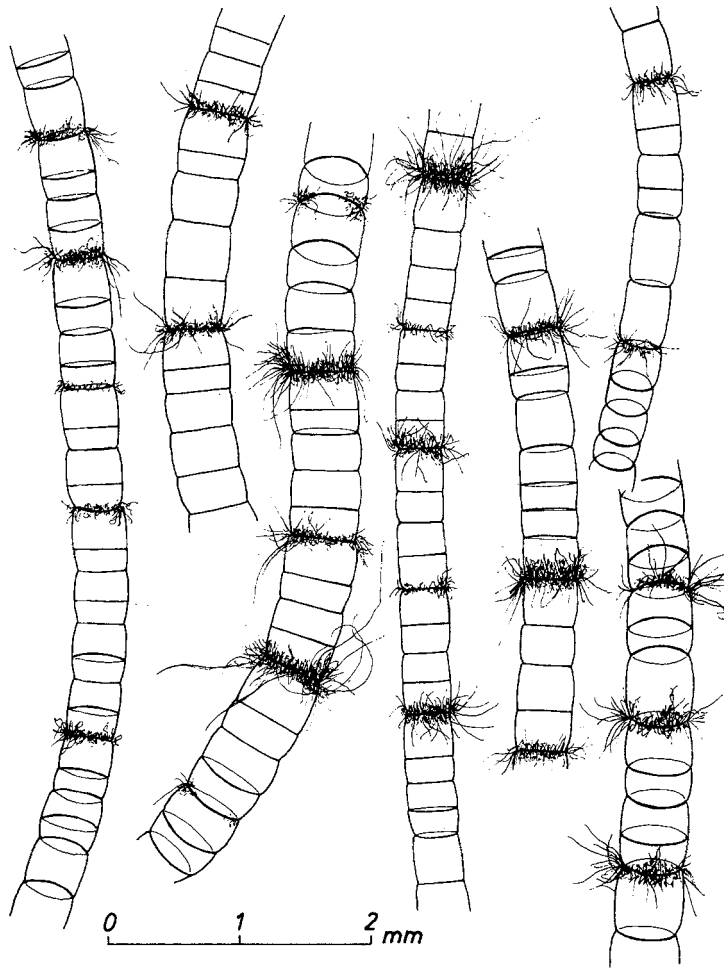


Abb. 9: *Chaetomorpha*. Fadenstücke des Ausgangsmaterials von List/Sylt, 24. 7. 1967

Schwesterzelle sich erst einen oder auch zwei Tage später teilt ( $a - a_1$  bzw.  $a_2$ ). Gleichhohe Schwesterzellen ( $d, f, h, m$ ) vollziehen auch die nächsten Teilungen gleichzeitig. Die regellos erscheinende Länge der Zellen eines Fadens unterliegt also auch einer Gesetzmäßigkeit.

Abbildung 8 gibt den unmittelbaren optischen Eindruck gut wieder, daß der Fadenverband in Gruppen von Zellen – meist sind es vier – gegliedert ist. Diese Einheiten, durch etwas stärker eingeschnürte Querwände deutlich voneinander abgesetzt,

gehen jeweils auf eine Ursprungszelle zurück. Auch Fäden vom natürlichen Standort sind durch ungleiche Höhe der Schwesterzellen und die Ausbildung von viergliedrigen Abschnitten ausgezeichnet. Hier werden die Abschnitte überdies noch durch die fast immer vorhandenen Epiphytenringe besonders deutlich markiert. Fadenstücke aus der Natur zeigt Abbildung 9; die Gesetzmäßigkeit ihres Aufbaues wird nach den in Kultur erkannten Regeln klar erkennbar. Die Zellen sind hier wesentlich kürzer als in den Kulturen, was zweifellos durch den erheblich stärkeren Lichtgenuß am Standort bedingt ist.

### RHYTHMUS DER KERNTEILUNG

Die genaue Rhythmik der Kernteilungen während der Generationsdauer einer Zelle festzustellen, wäre Gegenstand einer besonderen Untersuchung. Immerhin lassen die wenigen Färbungen mit Karminessigsäure einige Schlußfolgerungen zu. Die Kernteilung steht bei den kultivierten Pflanzen weder in unmittelbarem Zusammenhang mit der Teilung der Zellen, noch ist sie an die Lichtrhythmik gebunden. Man findet Mitosen sowohl in Zellen, deren Länge eine baldige Teilung erwarten läßt, als auch in niedrigen, „jungen“ Zellen. Sämtliche Kerne einer Zelle teilen sich ziemlich gleichzeitig, nicht selten trifft man sie in völlig gleicher Teilungsphase an. Zellen mit Mitosen können zwischen solchen mit Ruhekernen eingeschaltet sein. Es ist anzunehmen, daß sich die Kerne zweimal während der Generationsdauer einer Zelle teilen. Zum mindesten ist dies für die sich verbreiternden Fäden wahrscheinlich, in denen das Volumen der Zelle ständig zunimmt und die Zahl der Kerne vermehrt werden muß. Leicht nachweisbar ist der zweifache Teilungsschritt bei *Urospora wormskioidii*. Mit der Zellteilung ist eine Teilung sämtlicher Kerne verbunden; durch eine freie Kernteilung wird ihre Zahl vor der nächsten Zellteilung verdoppelt (KORNMANN 1966). Bei *Chaetomorpha* könnte sich vielleicht auch die zeitliche und morphologische Ungleichheit der Zellteilungen regulierend auf die Vermehrung der Kerne auswirken.

### ZUSAMMENFASSUNG

1. Längen- und Breitenzunahme eines *Chaetomorpha*-Fadens wurden 74 Tage lang messend verfolgt. Unter den gewählten Kulturbedingungen verdoppelt der Faden seine Länge jeweils nach 4 Tagen, entsprechend der Funktion  $y = a^x$ . Der Wert der Basis  $a$  wird von den Versuchsbedingungen bestimmt.
2. Das Längenwachstum wird von einer schraubigen Drehung des Fadens begleitet, deren Intensität von der Basis zur Spitze zunimmt und einer tagesperiodischen Schwankung unterliegt.
3. Die Zellteilung erfolgt als zentripetal sich schließende Wandbildung in der Zone der stärksten Anreicherung von Kernen und Plastiden. Sie ist häufig basalwärts verschoben, so daß die Schwesterzellen ungleich hoch sind.
4. Die Zellteilung ist nicht mit einer Kernteilung verbunden; zumindest für die sich verbreiternden Zellen ist eine zweimalige Kernteilung während ihrer Generationsdauer wahrscheinlich.

Meinem technischen Assistenten, Herrn PAUL-HEINZ SAHLING, gebührt mein Dank für seine Mitarbeit.

## ZITIERTE LITERATUR

- FREI, E. & PRESTON, R. D., 1961a. Cell wall organization and wall growth in the filamentous green algae *Cladophora* and *Chaetomorpha*. I. The basic structure and its formation. *Proc. R. Soc. (B)* **154**, 70–94.
- — 1961b. Cell wall organization and wall growth in the filamentous green algae *Cladophora* and *Chaetomorpha*. II. Spiral structure and spiral growth. *Proc. R. Soc. (B)* **155**, 55–77.
- KÖHLER, K., 1956. Entwicklungsgeschichte, Geschlechtsbestimmung und Befruchtung bei *Chaetomorpha*. *Arch. Protistenk.* **101**, 223–268.
- KORNMANN, P., 1965. Zur Analyse des Wachstums und des Aufbaus von *Acrosiphonia*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **12**, 219–238.
- 1966. Wachstum und Zellteilung bei *Urospora*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **13**, 73–83.
- 1967. Wachstum und Aufbau von *Spongomorpha aeruginosa* (Chlorophyta, Acrosiphoniales). *Blumea* **15**, 9–16.
- NICOLAI, E. & PRESTON, R. D., 1953. Cell-wall studies in the Chlorophyceae. II. A preliminary study of the effect of continuous illumination on wall structure in *Cladophora rupestris*. *Proc. R. Soc. (B)* **141**, 407–419.