

Eine Mutation bei der siphonalen Grünalge *Derbesia marina**

P. KORNMANN

*Biologische Anstalt Helgoland (Meeresstation); Helgoland,
Deutschland (BRD)*

ABSTRACT: Mutation in the siphonaceous green alga *Derbesia marina*. Over 15 years the heteromorphous alternation of generations in *Derbesia marina* proved to be obligatory. Only once has a single sporophyte-like plant been found amidst hundreds of gametophytes. Unlike the normal sporophyte, the filaments of this mutant originated from a central globule. Its neutral zoospores re-created the special morphological character of the mother plant. 12 *Derbesia* generations succeeded one another within two years. Characteristic features of the *Derbesia* mutant are haploidy (NEUMANN 1969) and absence of sexuality. The observation from the culture experiment is important for our understanding of taxonomic relationships within algal genera, confirming FELDMANN's (1952) hypothesis regarding the origin of new algal species by independent development of life cycle members.

EINLEITUNG

Die Diskussion um den Kernphasenwechsel bei *Derbesia marina* ist zu Ende. Wie zu erwarten war, erfolgt die Reduktionsteilung im Zoosporangium; die haploide Chromosomenzahl ist 8 (NEUMANN 1967, 1969). Diesen Untersuchungen lag Kulturmaterial von Helgoland zugrunde, an dem sich während der letzten 15 Jahre der heteromorphen Generationswechsel des fädigen Sporophyten *Derbesia marina* und des kugeligen Gametophyten *Halicystis ovalis* als obligat erwiesen hatte. Nur einmal wurde eine Abweichung beobachtet: zwischen Hunderten junger *Halicystis*-Stadien trat eine einzelne *Derbesia*-Pflanze auf, eine Mutante, die sich seitdem selbständig durch neutrale Zoosporen vermehrt. Über diesen bereits früher kurz mitgeteilten Befund (KORNMANN 1966) soll hier ausführlicher berichtet werden.

MATERIAL UND METHODE

Die in der Literatur als *Derbesia marina* bezeichneten und abgebildeten Formen unterscheiden sich in der Gestalt und Größe ihrer Sporangien und Chromatophoren erheblich. Daher soll hier auf eine nähere Kennzeichnung des Untersuchungsmaterials

* Herrn Prof. Dr. A. BÜCKMANN zum 70. Geburtstag gewidmet.

nicht verzichtet werden. Die ursprünglich aus einem Aquariumsbecken isolierte Alge bildet schlank-keulenförmige, 175–225 μm lange Sporangien (Abb. 1 A); sie sind also etwas länger als in meinen früheren Kulturen (KORNMANN 1938). Vergleichsmaterial vom natürlichen Standort ließ sich nicht beschaffen. Soweit die Abbildung

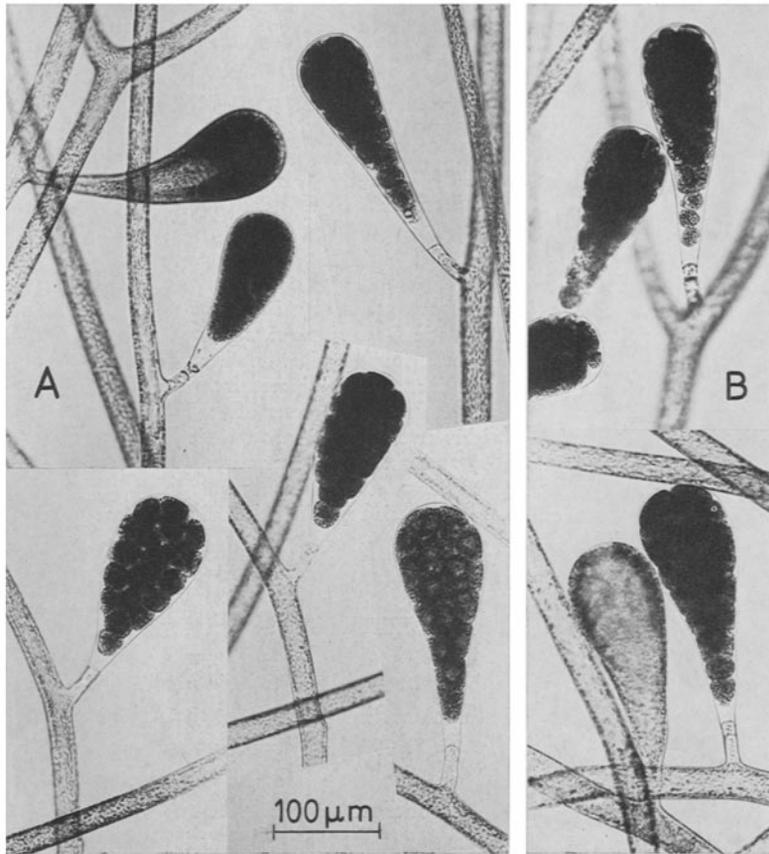


Abb. 1: *Derbesia marina*: Fadenstücke mit Sporangien. A Im normalen Zyklus entstandener Sporophyt. B Mutante

von LYNGBYE (1819, Tafel 22) ein Urteil zuläßt, hat auch das Typusmaterial von den Färöer langgestreckte Sporangien. Dagegen sind die von KJELLMAN (1897) abgebildeten Sporangien seines an der nordnorwegischen Küste gesammelten Materials weniger einheitlich in ihrer Form; die als typisch bezeichneten sind gedrungener, fast eiförmig. Sie entsprechen mehr der Abbildung von *Derbesia marina* bei OLTMANN (1904, Fig. 191, 4). Das ihr zugrunde liegende Original von KUCKUCK ist nicht mehr vorhanden, wohl aber zwei Zeichnungen ganz ähnlicher Sporangien, die wahrscheinlich der gleichen Aufsammlung entstammen. Leider hat KUCKUCK weder Artbezeichnung noch Datum oder Herkunft des Materials angegeben, eine weitere Zeichnung

zeigt sehr kleine, länglich-rhombische Chromatophoren ohne Pyrenoid. Mein Untersuchungsmaterial hat indessen spindelförmige Chromatophoren von 8–10 μm Länge (Abb. 2, mit Tauchimmersion photographiert). Möglicherweise deuten die Form der Sporangien und der Chromatophoren auf zwei verschiedene Arten hin, hat doch KJELLMANS Pflanze von Nordnorwegen isodiametrische, etwa 3–4 μm große Chromatophoren.

Die von MAGNE (1956) als *Derbesia marina* angeschene Alge von der bretonischen Küste scheint mir weder in der Form ihrer Sporangien noch der ihrer rundlich-

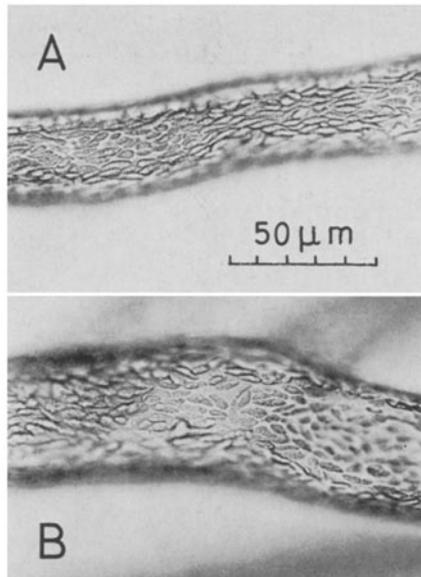


Abb. 2: *Derbesia marina*: Fadenstücke mit Chromatophoren. A Im normalen Zyklus entstandener Sporophyt. B Mutante

ovalen Chloroplasten mit meinem Untersuchungsmaterial übereinzustimmen. SCAGEL (1966) gibt *Derbesia marina* für die nordpazifische Küste Kanadas an, was bei ihren kleinen, ovalen bis rundlichen Sporangien zweifelhaft erscheint. Auch die scheibenförmigen, nur bis 2 μm großen Chromatophoren weisen auf eine selbständige Form hin. Sicherlich werden vergleichende Kulturversuche zu einer Kennzeichnung der *Derbesia*-Arten beitragen können.

Derbesia marina wird in Helgoland als Anschauungsobjekt für den Unterricht in Erdschreiberlösung bei 15° C kultiviert; das Material stand in den letzten Jahren auch mehrfach anderen Forschern für spezielle Untersuchungen zur Verfügung. Der Sporophyt läßt sich am leichtesten aus Thallusfragmenten erneuern. Zur Aufzucht von Gametophyten überträgt man zweckmäßig einen auf einer Unterlage festsitzenden fertilen Sporophyten in eine größere Kulturschale und entfernt ihn wieder nach der Entleerung von Schwärmern. In einer vom 22. bis 26. Februar 1965 in dieser Weise angelegten Kultur wurde am 24. Juli völlig unerwartet ein einzelnes *Derbesia*-Büschel

von etwa 1 cm Durchmesser zwischen den vielen jungen Stadien der Gametophyten-
generation gefunden. Es war unwahrscheinlich, daß es sich um ein Regenerat eines
zufällig von der Ursprungspflanze abgelösten Fadenstückes handelte. Eine solche
Pflanze wäre in dieser langen Zeit viel größer, längst fertil und bereits überständig
geworden.

ERGEBNISSE

Kennzeichnung der Mutante

Die spontan aufgetretene Pflanze zeichnete sich durch eine morphologische Be-
sonderheit aus: ihre verzweigten Fäden entsprangen einer zentralen kugeligen An-
schwellung (Abb. 3 A). In neuer Nährlösung wuchs die Pflanze schnell heran und

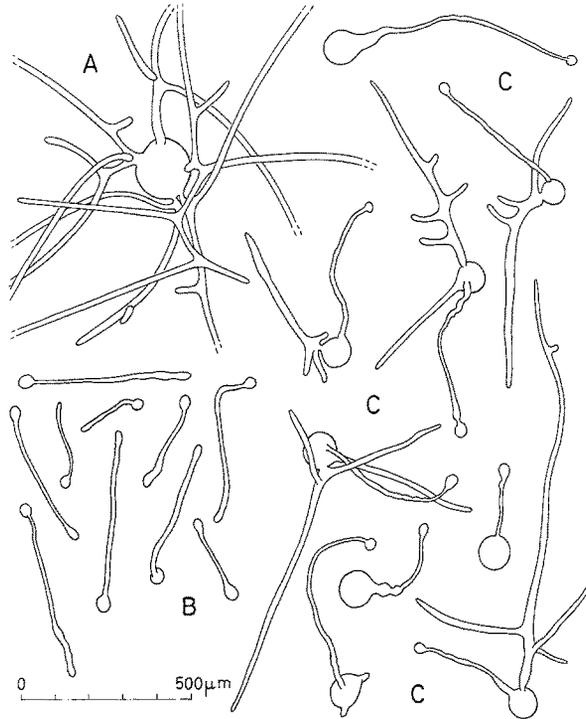


Abb. 3: *Derbesia marina*: A Zentraler Teil der ursprünglichen Mutante. B, C Keimlinge aus
Zoosporen der Mutante im Alter von 2 und 4 Wochen

war nach drei Wochen reichlich fertil; sie unterschied sich in der Fadendicke sowie der
Form und Größe ihrer Sporangien nicht von einem im normalen Zyklus entstan-
denen Sporophyten (Abb. 1 B). Dagegen zeigte die Entwicklung ihrer Schwärmer
durchaus eigene Merkmale. Sie keimten zunächst in der üblichen Weise mit einem

Schlauch, dessen apikales Ende sich aber schon sehr bald kugelig erweiterte. Bei einem Alter von drei bis vier Wochen wuchsen ein oder mehrere Fäden aus dieser Anschwellung aus, verzweigten sich und reproduzierten den Habitus der Mutterpflanze (Abb. 3 B, C). Im Laufe von zwei Jahren konnten 12 gleichartige Generationen aneinandergereiht werden; auch später ist in diesen Kulturen niemals eine *Halicystis*-Kugel aufgetreten.

Nach der zytologischen Untersuchung von NEUMANN (1969) ist die in Kultur entstandene *Derbesia*-Mutante haploid; bei der Zoosporenbildung erfolgt keine Reduktionsteilung. Ihr wesentlicher Unterschied gegenüber dem gleichgestalteten Sporophyten ist die Geschlechtslosigkeit. In den Sporangien werden keine geschlechtlich determinierten Schwärmer erzeugt wie in denen des oft als „ungeschlechtlich“ bezeichneten Sporophyten. Die Ursache des Geschlechtsverlustes ist nicht bekannt; sie dürfte wohl in einer strukturellen Veränderung des Genoms zu suchen sein, sei es, daß die Chromosomen mit den geschlechtsbestimmenden Genen nicht getrennt worden sind oder ein Chromosomenbruch zu einem Verlust des geschlechtsbestimmenden Gens geführt hat. Mit diesen Vorstellungen ließe sich auch die morphologische Gleichheit des Sporophyten und der Mutante gut in Einklang bringen: die im Genom vereinigten männlichen und weiblichen Gene könnten ebenso wie ihr Fehlen die fädige Erscheinungsform bedingen, während das Vorhandensein eines geschlechtsbestimmenden Gens die kugelige Wuchsform des Gametophyten bewirkt.

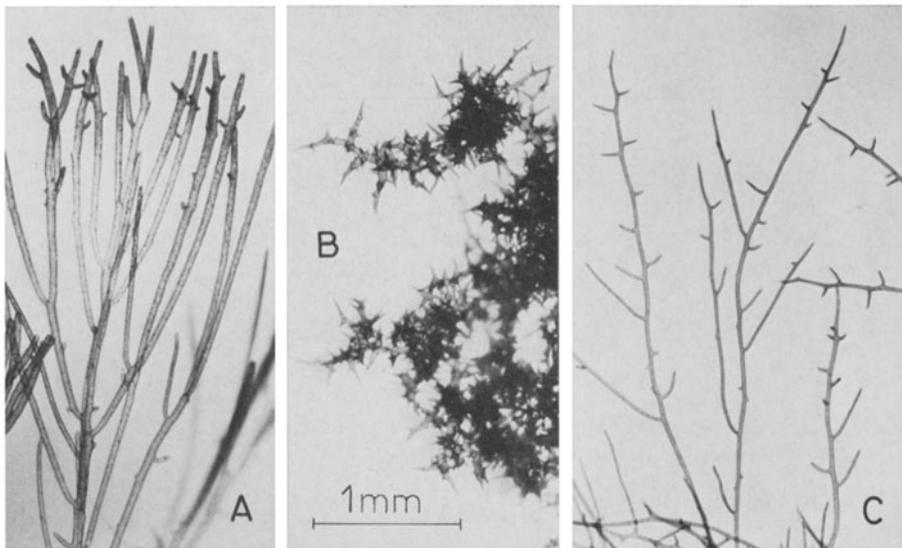


Abb. 4: *Derbesia marina*: A, B Anomale Wuchsformen in den Folgegenerationen der Mutante. C Fäden einer „parthenogenetisch“ entstandenen Pflanze

phyten ist die Geschlechtslosigkeit. In den Sporangien werden keine geschlechtlich determinierten Schwärmer erzeugt wie in denen des oft als „ungeschlechtlich“ bezeichneten Sporophyten. Die Ursache des Geschlechtsverlustes ist nicht bekannt; sie dürfte wohl in einer strukturellen Veränderung des Genoms zu suchen sein, sei es, daß die Chromosomen mit den geschlechtsbestimmenden Genen nicht getrennt worden sind oder ein Chromosomenbruch zu einem Verlust des geschlechtsbestimmenden Gens geführt hat. Mit diesen Vorstellungen ließe sich auch die morphologische Gleichheit des Sporophyten und der Mutante gut in Einklang bringen: die im Genom vereinigten männlichen und weiblichen Gene könnten ebenso wie ihr Fehlen die fädige Erscheinungsform bedingen, während das Vorhandensein eines geschlechtsbestimmenden Gens die kugelige Wuchsform des Gametophyten bewirkt.

Es soll nicht unerwähnt bleiben, daß die Nachkommenschaft der *Derbesia*-Mutante nicht völlig homogen ist. In allen Generationen traten Pflanzen von mehr oder weniger abweichendem Habitus auf, die in extremen Fällen schon nicht mehr an

Derbesia erinnern (Abb. 4 A, B). Solche Pflanzen lassen sich unbegrenzt vegetativ vermehren, sie werden aber nicht fertil. Auch bei normalem Habitus war die Fertilität der einzelnen Pflanzen unterschiedlich; manche blieben steril, andere entleerten nur einen Teil ihrer Sporangien. Trotz dieser Ungleichmäßigkeiten und der mangelnden oder verzögerten Keimung eines Teils der Schwärmer ist die Vermehrung der neuentstandenen Form durch bewegliche Zoosporen gewährleistet. An der Oberfläche hoher Kulturgläser, weit von den Mutterpflanzen entfernt, kommen zahlreiche Keimlinge der neuen Generation zur Entwicklung. Es war nicht möglich, durch Selektion von Einzelpflanzen morphologisch einheitliche Nachkommenschaften zu erzielen.

Parthenogenesis?

Außerhalb des normalen Zyklus können Pflanzen von fädigem Habitus gelegentlich in Einzelkulturen weiblicher Kugeln von *Halicystis ovalis* auftreten, ebenso bei *Halicystis parvula*, dem Gametophyten von *Derbesia tenuissima* (ZIEGLER & KINGSBURY 1964). In meinen Kulturen waren die Fäden „parthenogenetischen“ Ursprungs auch bei üppigem Wachstum dicht mit kurzen und häufig bogig nach rückwärts gerichteten Zweigen besetzt (Abb. 4 C); ein ähnliches Aussehen können normale Sporophyten in überalterten Kulturen oder bei einer Temperatur von 6° C annehmen (NEUMANN 1969, Abb. 1 B). Diese Pflanzen wurden nicht fertil. Nur einmal entstand in einer Kultur neben 10 Pflanzen dieses Typs ein ganz normal aussehender fertiler Sporophyt, dessen Schwärmer einer Gametophytengeneration den Ursprung gaben, wie es auch in den Versuchen von ZIEGLER & KINGSBURY der Fall war.

Man pflegt solche in Kulturen monözischer Einzelpflanzen auftretenden Sporophyten als parthenogenetische Nachkommen zu bezeichnen. Ihr Anteil ist jedoch im Verhältnis zu den Mengen der Gameten so verschwindend klein, daß die Entwicklungsfähigkeit unbefruchteter Gameten unwahrscheinlich ist. Sollte man an Stelle einer „parthenogenetischen“ Entwicklung nicht eher eine Entstehung solcher Sporophyten aus anomalen Schwärmern von nicht näher bekannter Natur annehmen?

DISKUSSION

Zur Systematik der Gattung *Derbesia*

Die im Laboratorium beobachtete Entstehung einer völlig selbständigen, von dem Ausgangszyklus gelösten geschlechtslosen *Derbesia*-Form ist für die Systematik der Gattung von erheblicher Bedeutung. Es sind nämlich mehr *Derbesia*- als *Halicystis*-Arten beschrieben worden. Nur im Kulturexperiment kann geklärt werden, ob sie selbständige Arten oder Glieder eines Lebenszyklus sind. Zwei *Derbesia*-Arten wurden als Sporophyten von *Halicystis*-Arten erkannt (KORNMANN 1938, FELDMANN 1950). Kürzlich hat HUSTEDE (1964) *Bryopsis halymeniae* als Geschlechtsgeneration von *Derbesia neglecta* ausgewiesen. Wahrscheinlich gibt es aber auch *Derbesia*-Arten, die sich selbständig durch ungeschlechtliche Schwärmer vermehren, zum Beispiel *Der-*

besia lamourouxii (FELDMANN 1950), bei deren Zoosporenbildung keine Reduktionsteilung erfolgt (DAVIS 1908). Besondere Beachtung verdient im Rahmen der vorliegenden Untersuchung jedoch eine Information, die ich Herrn J. R. SEARS, Woods Hole (USA), verdanke. *Derbesia vaucheriaeformis* von der nordöstlichen Atlantikküste Nordamerikas bildet aus ihren Zoosporen unmittelbar wieder eine fädige Generation. Einzelheiten über die Entwicklung und über die Zytologie dieser Pflanze, die *Derbesia marina* sehr ähnlich ist, darf man daher mit besonderem Interesse erwarten.

Mit der Überzahl der beschriebenen *Derbesia*- gegenüber den *Halicystis*-Arten und der wahrscheinlich selbständigen Entwicklung von *Derbesia lamourouxii* begründete FELDMANN (1952) eine Hypothese der Entstehung neuer Arten, nach der Glieder eines Lebenszyklus zur selbständigen Vermehrung übergehen können. Diese Vorstellung fand jetzt ihre objektive Bestätigung, wenn auch nicht in dem Sinne FELDMANNs, daß eine Apomeiosis zur Entstehung einer neuen Form führen könnte, vielmehr war eine Mutation die Ursache. Bei dem heteromorphen Habitus der Generationen konnte das Auftreten dieser einen fädigen Mutante zwischen den kugeligen Gametophyten nicht übersehen werden. Was hier spontan durch einen glücklichen Zufall offenbar wurde, könnte sich aber vielleicht auch im Experiment wiederholen lassen. Arten mit heteromorphem Lebenszyklus bieten sich geradezu für Versuche zur Mutationsauslösung an.

In vielen Algengattungen (*Ulothrix*, *Monostroma*, *Acrosiphonia*, *Enteromorpha*, *Chaetomorpha*) gibt es geschlechtlich neutrale Arten neben solchen mit antithetischem Generationswechsel. Unabhängig von der heteromorphen oder isomorphen Ausbildung der Generationen weisen die hier mitgeteilten Beobachtungen an *Derbesia marina* auf einen Weg zum Verständnis phylogenetischer Zusammenhänge der Artenentstehung hin.

ZUSAMMENFASSUNG

1. In einer aus Zoosporen von *Derbesia marina* entstandenen Gametophytengeneration trat eine einzelne Pflanze vom Habitus des Sporophyten auf. Ihre Fäden entsprangen einer zentralen kugeligen Anschwellung.
2. Diese Mutante erzeugt aus geschlechtlich neutralen Schwärmern immer wieder gleichartige Generationen.
3. Die Mutante ist haploid (vgl. NEUMANN 1969).
4. Die Befunde bestätigen FELDMANNs (1952) Hypothese der Entstehung neuer Arten durch Trennung und selbständige Entwicklung von Gliedern eines Lebenszyklus.

ZITIERTE LITERATUR

- DAVIS, B. M., 1908. Spore formation in *Derbesia*. Ann. Bot. **22**, 1–20.
 FELDMANN, J., 1950. Sur l'existence d'une alternance de générations entre l'*Halicystis parvula* SCHMITZ et le *Derbesia tenuissima* (DE NOT.) CRN. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris **230**, 322–323.
 — 1952. Les cycles de reproduction des algues et leur rapports avec la phylogénie. Revue Cytol. Biol. vég. **13**, 1–49.

- HUSTEDE, H. 1964. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über den Generationswechsel zwischen *Derbesia neglecta* BERTH. und *Bryopsis balymeniae* BERTH. *Botanica mar.* **6**, 134–142.
- KJELLMAN, F. R., 1897. *Derbesia marina* från Norges nordkust. *Bih. K. svenska Vetensk. Akad. Handl. (Afd. 3)* **23** (5).
- KORNMANN, P., 1938. Zur Entwicklungsgeschichte von *Derbesia* und *Halicystis*. *Planta* **28**, 464–470.
- 1966. Eine erbliche Variante von *Derbesia marina*. *Naturwissenschaften* **53**, 161.
- KUCKUCK, P., 1894. Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland. *Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland)* **1**, 225–263.
- LYNGBYE, H. C., 1819. *Tentamen hydrophytologiae danicae*. Schultz, Kopenhagen, 248 pp.
- MAGNE, F., 1956. Sur la présence de l'*Halicystis ovalis* (LYNGB.) ARESCHOUG et du *Derbesia marina* (LYNGB.) KJELL. dans la Manche. *Bull. Soc. bot. Fr.* **103**, 488–490.
- NEUMANN, K., 1967. Der Ort der Meiosis und die Sporenbildung bei der siphonalen Grünalge *Derbesia marina*. *Naturwissenschaften* **54**, 121.
- 1969. Beitrag zur Cytologie und Entwicklung der siphonalen Grünalge *Derbesia marina*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **19**, 355–375.
- OLTMANN, F., 1904. *Morphologie und Biologie der Algen*. G. Fischer, Jena, **1**, 1–733.
- SCAGEL, R. F., 1966. Marine algae of British Columbia and northern Washington. Pt 1. Chlorophyceae (Green algae). *Bull. natn. Mus. Can. (Biol. Ser.)* **207** (74), 1–257.
- ZIEGLER, J. R. & KINGSBURY, J. M., 1964. Cultural studies on the marine green alga *Halicystis parvula* – *Derbesia tenuissima*. I. Normal and abnormal sexual and asexual reproduction. *Phycologia* **4**, 105–116.

Anschrift des Autors: Dr. P. KORNMANN
Biologische Anstalt Helgoland
(Meeresstation)
2192 Helgoland
Deutschland (BRD)