

# Die Entwicklung von *Codiolum gregarium* A. Braun<sup>1)</sup>

Von Peter Kornmann

(Aus der Biologischen Anstalt Helgoland)

(Mit 5 Abbildungen im Text)

## A. Einleitung

Im Jahre 1933 teilte INGERID JORDE ihre überraschende Entdeckung mit, daß *Codiolum gregarium* in den Lebenszyklus von *Urospora mirabilis* gehört. Es lag nahe, diese beiden Erscheinungsformen als Sporophyten- bzw. Gametophytengeneration anzusehen, und die Kombination aller Beobachtungen schien diese Annahme zu rechtfertigen. Allerdings konnten weder Kulturversuche noch zytologische Befunde einen lückenlosen Nachweis für die Richtigkeit dieser Annahme erbringen, und eine Bestätigung steht bis heute noch aus. Dennoch wurde JORDES Vermutung in den letzten Jahren häufig als erwiesene Tatsache behandelt. PAPENFUSS (1955) wies auf die Notwendigkeit einer Nachprüfung dieses Befundes hin, und FAN (1959) untersuchte die Entwicklung von *Urospora spec.* von der kalifornischen Küste. Er stellte fest, daß gleichartige Generationen aufeinanderfolgen, die sich durch Zoosporen vermehren. FAN läßt die Möglichkeit offen, daß das abweichende Verhalten auf jahreszeitliche Verschiedenheiten oder auf den Verlust der Sexualität bei der von ihm untersuchten Form von *Urospora* zurückzuführen sein könnte.

Meine vorliegende Untersuchung wurde durch einen zufälligen Fund einiger *Codiolum*-Zellen in Helgoland, dem typischen Fundort von *Codiolum gregarium*, veranlaßt. Das wesentliche Ergebnis der Arbeit JORDES, den Generationswechsel zwischen *Codiolum gregarium* und einer fädigen *Urospora*, konnte ich bestätigen; dieser braucht jedoch — zumindest bei dem von mir untersuchten Material — nicht mit einem Kernphasenwechsel verbunden zu sein. Die Besonderheiten, die sich bei der Durchführung meiner Versuche ergaben, rechtfertigen ihre ausführliche Darstellung. Ich halte es für zweckmäßig, zunächst die Ergebnisse von JORDES Kulturversuchen ganz klar in einigen Punkten zusammenzufassen:

1. Die Nachkommenschaft einzelner *Urospora*-Fäden vom natürlichen Standort war verschiedenartig:
  - a. es entstand entweder fädige *Urospora*,
  - b. oder es entstanden Zwergpflanzen.

---

<sup>1)</sup> Es ist nicht erwiesen, daß *Urospora penicilliformis* (Roth) Areschoug und *Codiolum gregarium* A. Braun Glieder eines Entwicklungszyklus sind.

2. Die in Kultur erhaltenen *Urospora*-Fäden fruktifizierten mit viergeißeligen Zoosporen, aus denen wiederum gleichartige fädige Pflanzen hervorgingen.
3. Die Zwergpflanzen erzeugten aus viergeißeligen Zoosporen wieder gleichartige Generationen. Schließlich wuchsen sie nach fast einem Jahr zu *Urospora*-Fäden aus.
4. Aus Zygoten von *Urospora* gingen *Codiolum*-ähnliche Stadien hervor, deren weitere Entwicklung nicht verfolgt werden konnte.
5. Aus Zoosporen von *Codiolum gregarium* vom natürlichen Standort entwickelten sich Zwergpflanzen, die zu *Urospora*-Fäden auswuchsen.

### B. Kulturversuche

Ich begann meine Versuche am 8. Juni 1960 mit drei von den in Abb. 1 dargestellten *Codiolum*-Zellen, die nach Anfertigung der Skizze in Kultur genommen wurden. Auf diese drei Zellen gehen alle in der vorliegenden Arbeit beschriebenen und abgebildeten Entwicklungsabläufe zurück. Die drei Ursprungszellen schienen fertil zu sein; es kam aber nicht zu einem Ausschwär-

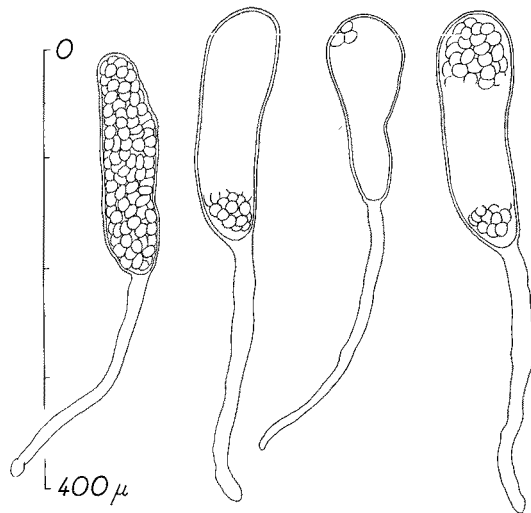


Abb. 1. *Codiolum gregarium*, Helgoland, 8. Juni 1960  
Ausgangsmaterial für die Kulturversuche

men, und nur das traubenförmige Anschwellen der *Codiolum*-Zellen ließ darauf schließen, daß die Fortpflanzungszellen sich in ihren Behältern zu entwickeln begannen. Mehr konnte auch nicht festgestellt werden, weil anhaftende Cyanophyceen die Ausgangspflanzen überwucherten. Am 4. Juli wurde die Kultur in einen Raum von 15° C gebracht. Kurz zuvor muß es bereits zum Ausschwärmen einer inzwischen fertil gewordenen Generation gekommen sein, denn am 13. Juli wurden *Codiolum*-Pflänzchen, meist nur mit kurzen Stielchen, auf dem Boden der Kulturschale verstreut festgestellt. Am 15., dann am 18. Juli wurde aus dieser Kultur jeweils eine ganz andersartige Pflanze isoliert und — frei von Cyanophyceen — weiterkultiviert. Aus diesen beiden Pflanzen war nach zwei Wochen eine neue Generation entstanden, die überwiegend aus

kleinen *Codiolum*-Zellen bestand (Abb. 2 C), aber auch Pflanzen enthielt, die ihrer Mutterpflanze ähnlich waren (Abb. 2 A). Die *Codiolum*-Zellen vergrößerten sich noch, wurden aber nicht fertil. Die mehrzelligen Pflanzen — sie entsprechen den Zwergpflanzen in JORDES Kulturen und sollen auch hier so genannt werden — kamen stets nach 10—12 Tagen zur Reife. Aus ihren zweigeißeligen Schwärmern (Abb. 2 B), bei denen niemals eine Kopulation festgestellt wurde, entwickelten sich immer wieder überwiegend *Codiolum*-Zellen und ein geringer Anteil von Zwergpflanzen.

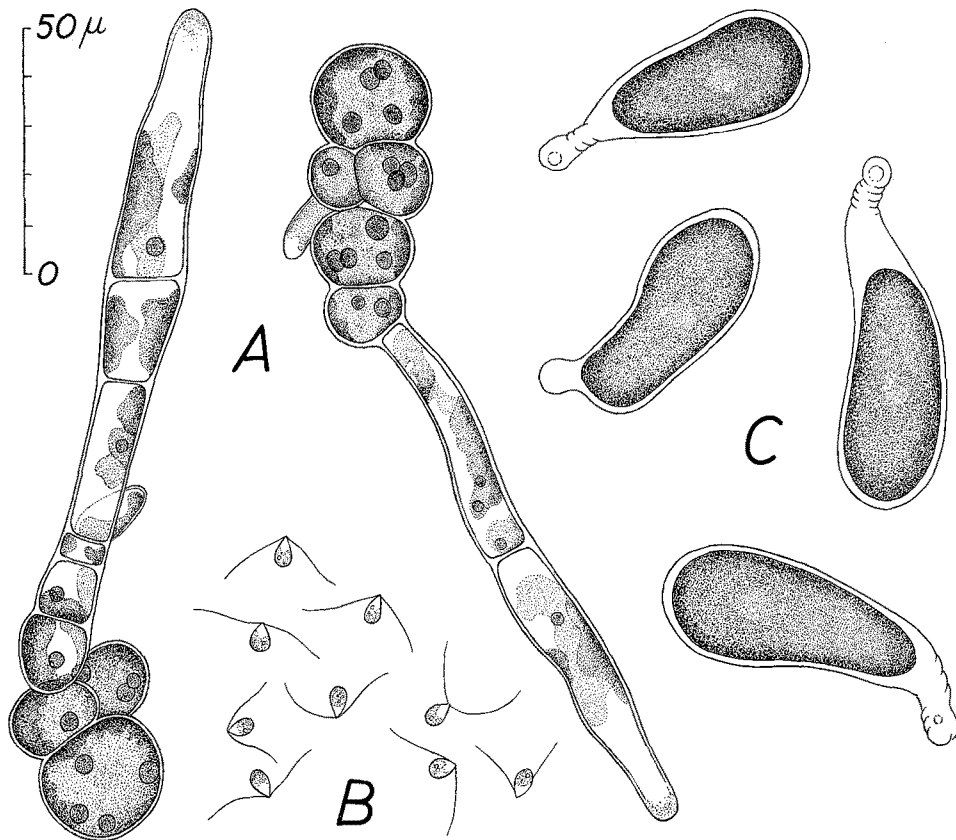


Abb. 2. *Codiolum gregarium*. A Zwergpflanzen, B deren Schwärmer, C das aus ihnen entstandene einzellige Stadium

Die zur Ruhe gekommenen Zoosporen sind winzig kleine Kugeln, die zunächst nur ihr Volumen vergrößern. Wenn sie einen Durchmesser von etwa  $12\ \mu$  erreicht haben, erfolgt eine Teilung bei den Zellen, deren weitere Entwicklung zu Zwergpflanzen führt (Abb. 3). Die eine Zelle wölbt sich vor und streckt sich zum Rhizoid. Häufig werden auch zwei Rhizoidzellen gebildet. Weitere Teilungen, an denen die Rhizoidzelle im allgemeinen nicht mehr teilnimmt, führen dann zur Bildung weniger Zellen, die kugelig anschwellen und zu Sporangien werden. Sie sitzen dann an einem sehr verlängerten und an seinem Ende oft keulig angeschwollenen Rhizoid. Später entstehen noch weitere Rhizoide; ältere Zwergpflanzen bestehen aus einem dichten Knäuel von Sporangien, von dem die Rhizoide — unter dem Einfluß gerichteten Lichtes negativ phototropisch — ausstrahlen.

Eine besondere Eigenart zeichnet die jungen Zwergpflanzen aus: die Membran des ältesten Sporangiums ist fast immer mehr oder weniger dicht mit feinen braunen Wärzchen besetzt, was besonders nach ihrer Entleerung deutlich wird. Es kann nahezu die ganze Oberfläche bräunlich gefärbt sein oder nur eine kleine Kappe, gelegentlich greift die feine Punktierung auch auf das Nachbarsporangium über. Diese auffallende Erscheinung läßt sich schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium der Zwergpflanzen beobachten, gelegentlich kann man durch dieses Merkmal bereits das Einzellenstadium der Zwergpflanzen von den jungen *Codiolum*-Zellen unterscheiden.

Bis zum 1. September wurde niemals auch nur die geringste Andeutung einer etwaigen Beziehung zu fädiger *Urospora* bemerkt, als in einer Schale mit

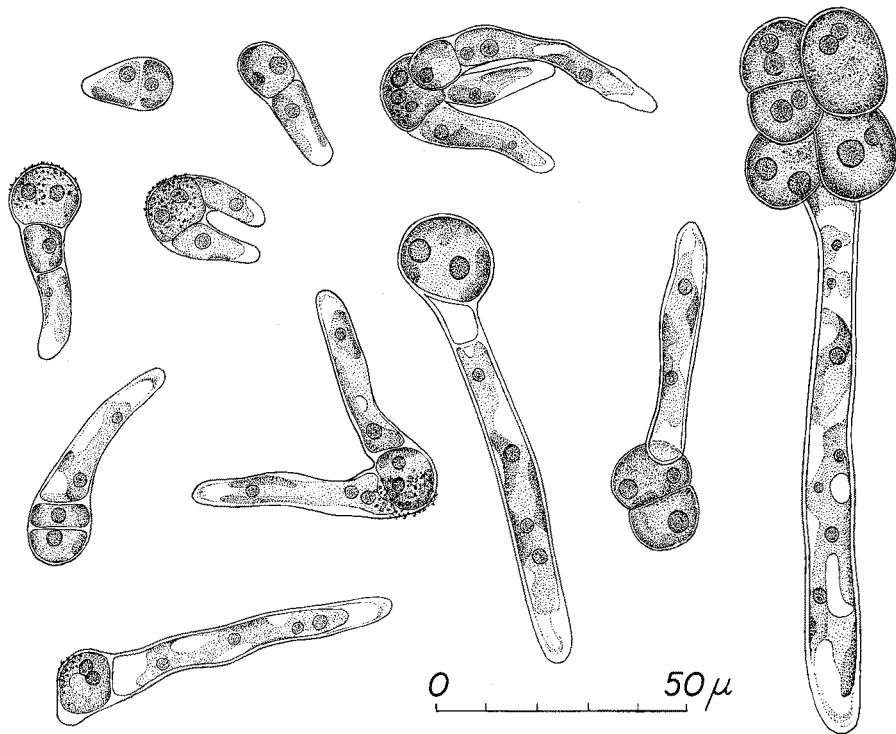


Abb. 3. *Codiolum gregarium*. Entwicklung der Zwergpflanzen

mehreren älteren Zwergpflanzen und deren Nachkommenschaften um eine der Zwergpflanzen herum kurze, fadenförmige Pflänzchen auftraten. Es war typische *Urospora*, deren längste Fädchen etwa 30 Zellen erreichten, die aber meist schon sehr frühzeitig fertil wurden. Ihre Schwärmer entsprachen ganz den Zoosporen von *Urospora*, sie waren langgeschwänzt und trugen vier Geißeln. In der Nachkommenschaft isolierter Fädchen trat wiederum fädige *Urospora* neben typischen Zwergpflanzen auf, dabei überwog in den einzelnen Kulturen die eine oder die andere Form. Die Zoosporen eines Fädchens konnten sich also unter völlig gleichen Bedingungen zu Pflanzen entwickeln, die nicht nur morphologisch verschieden waren, sondern auch verschiedenartige Schwärmer erzeugten: *Urospora*-Zoosporen bei den fädigen Pflanzen, zwei-geißelige ovale Zoosporen bei den Zwergpflanzen.

Zwischen diesen beiden Pflanzentypen gibt es morphologische Übergangs-

formen. Sie traten zusammen mit den zuerst gefundenen fädigen Stadien auf (Abb. 4). Bei ihnen ist eine kurze Reihe von *Urospora*-Zellen zwischen den fertilen Teil und die ehemalige Rhizoidzelle der Zwergpflanze eingeschaltet. Bei der links abgebildeten Pflanze hat der Faden eine Spitzenzelle gebildet, die in ein leeres Zwergpflanzensporangium hineinwächst.

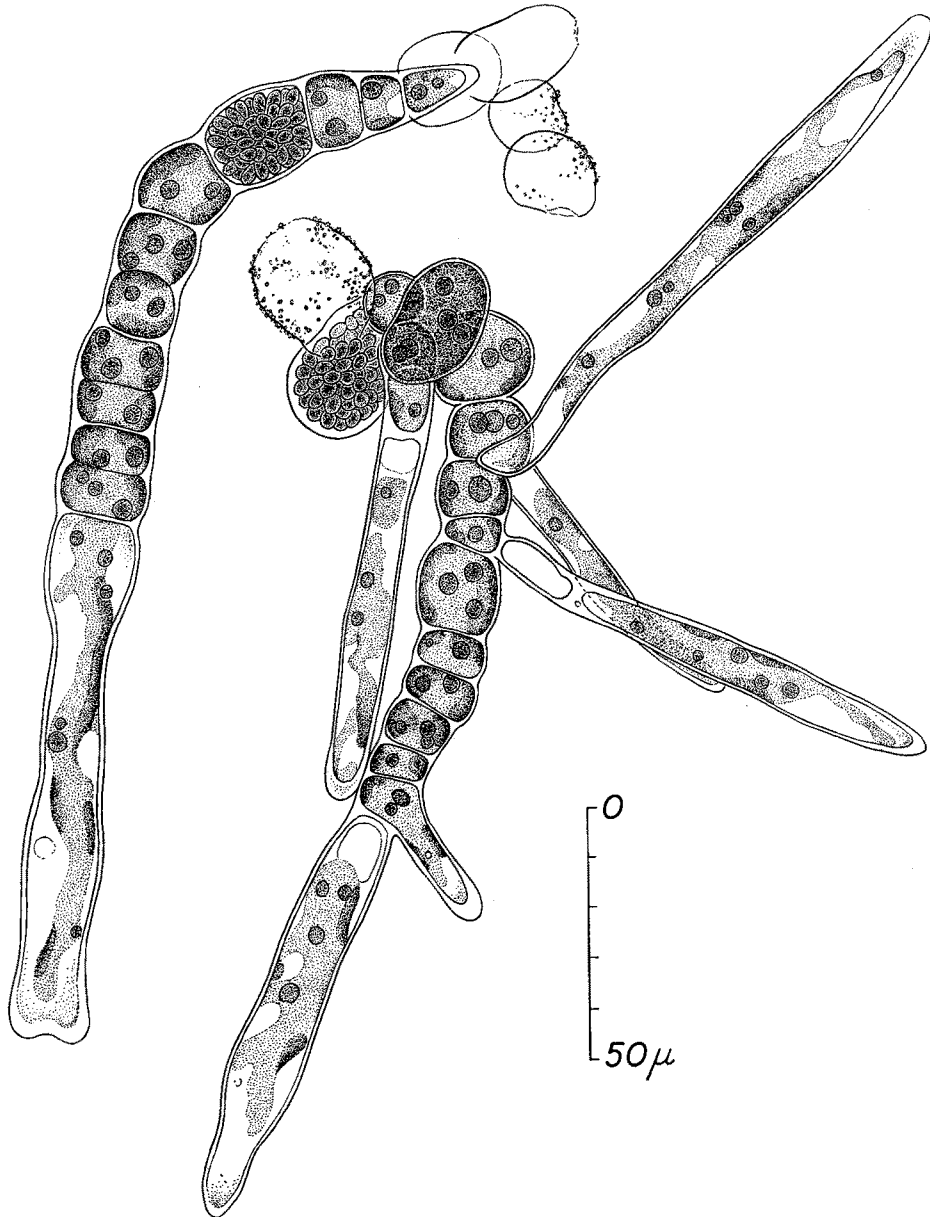


Abb. 4. *Codiolum gregarium*. Übergangsformen zwischen Zwergpflanzen und fädigem Stadium

Wodurch die einmalige Entstehung fädiger Pflanzen in einer von zahlreichen, stets unter völlig gleichen Bedingungen gehaltenen Kulturen ausgelöst wurde, ist nicht zu klären. Ein entscheidender Fortschritt in der Untersuchung

wurde erst erzielt, als es gelang, die *Codiolum*-Zellen zum Schwärmen zu bringen. Dies wurde durch eine kräftige Abkühlung einiger Kulturschalen erreicht, die in das Schmelzwasser von Eis eintauchten. Ausgewachsene *Codiolum*-Zellen aus älteren Kulturen wurden durch diese Behandlung nach etwa 12 Tagen fertil und entließen viergeißelige geschwänzte Zoosporen. Aus ihnen entwickelten sich in den Ursprungsschalen bei weiterhin tiefer Temperatur typische *Urospora*-Fäden, bei einer Temperatur von 15° C dagegen ausschließlich Zwergpflanzen. Die *Urospora*-Fäden hatten nach 4 Wochen eine Länge bis zu 6 mm erreicht. Ihre Zoosporen entwickelten sich bei einer Temperatur von 3° C wiederum zu *Urospora*-Fäden. Ganz anders verhielten sich Fäden, die bei 15° C weiterkultiviert wurden. In ihren Zellen entstanden zahlreiche kleine viergeißelige geschwänzte Zoosporen, aus denen sich in 14 Tagen eine Generation fertiler Zwergpflanzen entwickelte.

### C. Besprechung der Ergebnisse

Das unerwartete Ergebnis dieser Versuche ist das außerordentliche Formänderungsvermögen der im Lebenszyklus von *Codiolum gregarium* auftretenden Entwicklungsstadien schon unter gleichmäßigen Bedingungen, besonders

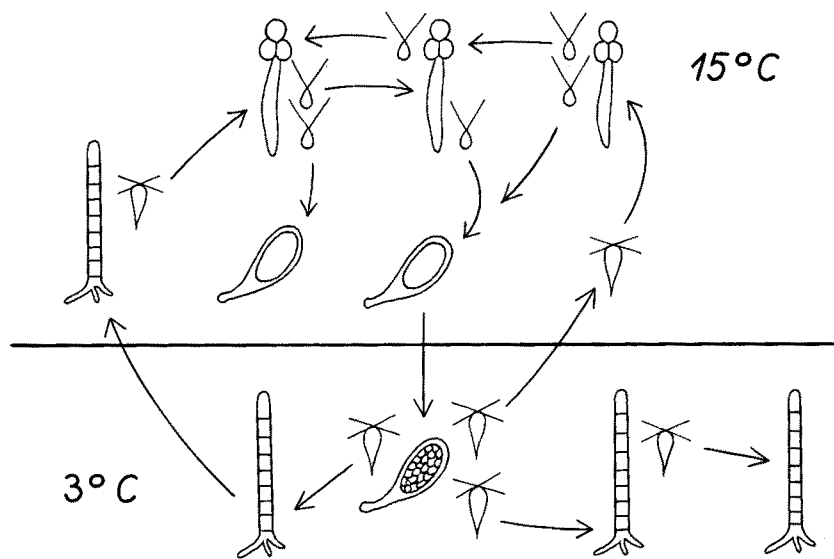


Abb. 5. *Codiolum gregarium*. Schematische Darstellung der in den Kulturen beobachteten Entwicklungsabläufe

aber in Abhängigkeit von der Temperatur. Nicht minder überraschend ist es, daß die drei Erscheinungsformen dieser Alge durch ungeschlechtliche Schwärmer miteinander verbunden sind.

Meine Versuchsergebnisse sind in Abb. 5 schematisch dargestellt und sollen kurz mit denen JORDES (siehe Einleitung) verglichen werden. Die Punkte 1a, b, und 2 werden bestätigt: aus *Urospora* kann sich in Abhängigkeit von der Temperatur die fädige Form oder die Zwergpflanze entwickeln. Es ist jedoch nicht erwiesen, ob diese Feststellung allgemeine Gültigkeit hat, oder ob sie nur für eine bestimmte Art bzw. Rasse von *Urospora* zutrifft.

Punkt 3 könnte man in dem Sinne auslegen und bestätigen, daß die Zwergpflanzen in JORDES Kulturen Übergangsformen waren, die in ihrem fädigen Anteil *Urospora*-Schwärmer bildeten, wie sie in einer meiner Kulturen spontan aufgetreten waren. Das fädige Auswachsen konnte ich auslösen, wenn ich Zwergpflanzen aus 15° C in einen Raum von 3° C überführte. Zweigeißelige Schwärmer der Zwergpflanzen entwickelten sich bei der höheren und bei tiefer Temperatur zu *Codiolum*-Zellen.

Zu Punkt 4 möchte ich nicht endgültig Stellung nehmen. Geschlechtspflanzen sind bisher noch nicht in meinen Kulturen aufgetreten, und ich habe sie auch in der Natur noch nicht gefunden. In meinem Versuchsmaterial entstand die einzellige Erscheinungsform der Alge immer nur aus ungeschlechtlichen Schwärmern von Zwergpflanzen, die ihrerseits ganz verschiedenen Ursprungs sein konnten. Es ist aber durchaus möglich, daß es Formen von *Urospora* gibt, die zeitweise Gameten bilden und aus deren Zygote ein einzelliger *Codiolum*-Sporophyt hervorgeht. Immerhin ist es auffallend, daß die Kopulation von *Urospora*-Gameten nur selten erwähnt wurde (ARESCHOUG 1866, PRINTZ 1932). JORDES Angaben sind nicht ganz ohne Widerspruch; die männlichen Gameten sollen 9  $\mu$ , die weiblichen im Durchschnitt 13  $\mu$  lang sein. Dieses Größenverhältnis stimmt aber nicht mit der auffallenden Anisogamie in ihrer Figur 3 d überein. Tatsächlich erreichen die kleinen Zweigeißler in dieser Zeichnung nach der Maßstabsangabe nur knapp 4  $\mu$  Länge. Die Gameten hatten — wie JORDE bemerkt — keine große Affinität zueinander. Schließlich sind die in ihren Kulturen aufgetretenen *Codiolum*-ähnlichen Zellen kein überzeugender Beweis, daß sie aus Zygoten oder parthenogenetischen weiblichen Gameten von *Urospora* hervorgegangen sind. Nach meinen Erfahrungen erhält man ganz ähnliche Stadien leicht bei einer geringfügigen Verunreinigung durch *Ulothrix* spec.

Punkt 5 kann mit der Einschränkung bestätigt werden, daß sich die Schwärmer von *Codiolum* bei höherer Temperatur zu Zwergpflanzen entwickeln. Diese Voraussetzung dürfte unbeabsichtigt wohl auch in JORDES Versuchen bestanden haben. Bei niedrigerer Temperatur entwickeln sich die gleichen Schwärmer jedoch zu fädiger *Urospora*.

Es liegt nahe, die beobachteten Entwicklungsabläufe mit dem Gang der Temperatur unter natürlichen Verhältnissen in Beziehung zu bringen, wie dies JORDE bereits getan hat. Die jahreszeitliche Aufeinanderfolge der verschiedenen Stadien im Oslofjord bei Dröbak ließ sich mit den Ergebnissen ihrer Kulturversuche in gute Übereinstimmung bringen. Anfang November traten sterile *Codiolum*-Zellen auf, im Dezember und Januar waren die Zellen fertil. Mitte Februar wurden Zwergpflänzchen auf Steinen gefunden, auf denen später fädige *Urospora* wuchs. Gameten wurden am Ende der Vegetationsperiode, Ende April bis Mitte Mai, beobachtet. Daneben waren kümmerliche Exemplare von *Urospora* während des ganzen Jahres zu finden, Zoosporen können zu jeder Zeit gebildet werden.

In Helgoland läßt sich ein so ausgeprägtes Entwicklungsoptimum von *Urospora* nicht erkennen, wie es von JORDE (1933) und PRINTZ (1932) für den Oslofjord, von letzterem (1926) auch für den Trondhjemsfjord beschrieben wurde. *Urospora* ist, vielleicht durch die Mannigfaltigkeit der Standortverhältnisse bedingt, eigentlich zu jeder Zeit in gutem Entwicklungszustand zu finden. Man könnte auch daran denken, daß in Helgoland mehrere Formen von *Urospora* nebeneinander vorkommen, die morphologisch nicht sehr verschieden

sind. Das Auftreten von *Codiolum* ist keineswegs auf die kalte Jahreszeit beschränkt. Ich fand die Alge fertil oder wenigstens mit entwicklungsfähigen Fortpflanzungszellen am 8. Juni, vegetativ am 16. Juli 1960. A. BRAUN (1855) hat sie in Helgoland im Herbst 1852 in vegetativem und fertilem Zustand gefunden. KUCKUCK (1897) sammelte spärliches Material im Oktober 1894. PRINTZ (1926) fand *Codiolum gregarium* im Trondhjemsfjord Anfang Oktober mit Zoosporen; *Codiolum cylindraceum*, das mit der vorigen Art identisch sein dürfte, fruktifizierte bereits Ende August und im September. Bei Helgoland tritt *Codiolum* von Dezember bis Februar massenhaft im oberen Litoral auf, ebenso an Stellen, die häufiger von Spritzwasser erreicht werden. Reife Zellen finden sich reichlich im Januar. Es bedarf weiterer Untersuchungen, ob die zu so verschiedener Jahreszeit fertilen Pflanzen vielleicht zu verschiedenen Arten gehören.

Vorläufig scheint es mir noch nicht möglich, die Beobachtungen im Laboratorium auf den Entwicklungsablauf unter natürlichen Bedingungen zu übertragen. Ich habe inzwischen damit begonnen, *Urospora* vom natürlichen Standort in die Versuche einzubeziehen und ihre Entwicklung in Abhängigkeit von der Temperatur zu untersuchen. Frühere, bei 15° C durchgeführte Versuche konnten nur das Ergebnis von FAN (1959) bestätigen: ich erhielt immer wieder ungeschlechtlich sich vermehrende *Urospora*-Generationen. Nur einmal wurden in einer von vielen unter gleichen Bedingungen wachsenden Kulturen zweigeißelige, langgeschwänzte Schwärmer gebildet, aus denen wieder *Urospora* hervorging, die keine Besonderheiten zeigte.

Meinem technischen Assistenten, Herrn Paul-Heinz SAHLING, danke ich für die Hilfe bei der Durchführung der Versuche und die Anfertigung der Zeichnungen.

#### D. Zusammenfassung

*Codiolum gregarium*, eine fädige *Urospora* sowie Zwergpflanzen sind Glieder eines Entwicklungszyklus. Bei allen drei Erscheinungsformen wurden nur ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen beobachtet. Die Entwicklungsabläufe werden entscheidend von der Temperatur beeinflusst (Schema Abb. 5). Wahrscheinlich ist die fädige Generation mit *Urospora wormskoldii* identisch.

#### Literatur

- Areschoug, J. E., 1866: Observationes phycologicae. I. Nova acta Soc. sc. Upsal., Ser. III. 6.  
 Braun, A., 1855: Algarum unicellularium genera nova et minus cognita.  
 Fan, K. C., 1959: Studies on the life histories of marine algae I. *Codiolum petrocelidis* and *Spongomorpha coalita*. Bull. Torrey Bot. Club 86.  
 Jorde, Ingerid, 1933: Untersuchungen über den Lebenszyklus von *Urospora* Aresch. und *Codiolum* A. Braun. Nyt Magazin for Naturvidensk. 73.  
 Kuckuck, P., 1897: Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland. II. Wiss. Meeresunters. N. F. 2.  
 Papenfuss, G. F., 1955: Classification of the algae in: A century of progress in the natural sciences 1853—1953. Calif. Acad. Sc., San Francisco.  
 Printz, H., 1926: Die Algenvegetation des Trondhjemsfjordes. Norske Vidensk.-Akad. Oslo, Skrifter. I. Mat.-Naturw. Klasse, No. 5.  
 — 1932: Observations on the structure and reproduction in *Urospora* Aresch. Nyt Magazin for Naturvidensk. 70.