

Was ist *Acrosiphonia arcta*?¹

PETER KORNMANN

Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation, Helgoland

ABSTRACT: What is *Acrosiphonia arcta*? No answer to this question is presented in this article. Two species, morphologically alike, differ in their life-cycles. One of these species has hitherto been found only once in a culture of *Spongomorpha aeruginosa*, which was started using zoospores of *Codiolum petrocelidis*. It has never been found in natural environments at Helgoland. This species has a heteromorphic life-cycle: a monoecious gametophyte which alternates with a unicellular sporophytical stage. Gametes do not develop parthenogenetically. The other species is a monoecious diplont, common at Helgoland and designated as *Acrosiphonia arcta*. It will not be possible to assign a name to these forms unless life-cycles of species from type-localities have been studied. In general, life-cycles are not significant for the characterization of units higher than genera. The order of Acrosiphoniales is characterized by operculate sporangia and gametangia respectively, as well as by the shape of the vegetative thallus.

EINLEITUNG

Die Frage des Themas wird in dem vorliegenden Beitrag nicht beantwortet. Sie muß gestellt werden, nachdem in meinen Kulturen ganz zufällig eine zweite Art vom Habitus der *Acrosiphonia arcta* aufgetreten ist. Die beiden Formen unterscheiden sich durch ihren Lebenszyklus. Die eine ist der monözische Diplont, den ich bisher als *A. arcta* bezeichnet habe. Die andere ist ein monözischer Haplodiplont mit Codiolum-artigem Sporophytenstadium. Einen ähnlichen Zyklus hat JÓNSSON (1962) für *A. spinescens* von Roscoff beschrieben. Während aber bei der Helgoländer Form der Wechsel der Generationen obligat ist, weist *A. spinescens* eine ungewöhnliche Variante der Entwicklung auf: die wahlweise Entstehung von Sporophyten oder Gametophyten, je nachdem, ob in der Zygote die Kerne verschmelzen oder nicht. JÓNSSON bezeichnete diese Besonderheit als plasmogame Parthenogenese (1963) beziehungsweise fakultative Karyogamie (1964).

Acrosiphonia spinescens und *A. arcta* wurden allgemein als synonym angesehen. Es ist daher nicht verwunderlich, daß die Deutung der unterschiedlichen Ergebnisse auf beiden Seiten zu irrtümlichen Auslegungen geführt hat. Ich halte es nicht für angebracht, den bisherigen Deutungsversuchen weitere Vermutungen zuzufügen. Nur die Ergebnisse lückenlos beobachteter Entwicklungszyklen können zu einer Kennzeichnung und Entwirrung der in dem *Acrosiphonia arcta*-Komplex zusammengefaßten Arten führen. Solche Untersuchungen müssen mit Material von den Typus-Fundorten der

¹ Herrn Prof. Dr. FRIEDRICH LAIBACH zum 80. Geburtstag in Verehrung gewidmet.

betreffenden Arten durchgeführt werden. Nur auf diese Weise kann die Synonymie oder Selbständigkeit der Arten geklärt werden, die durch morphologische Merkmale nicht zu unterscheiden sind. Dieses Ziel müßte sich durch eine planmäßige Zusammenarbeit der daran interessierten Forscher und einen Austausch von Kulturen erreichen lassen. Bis zur Klärung der im Thema gestellten Frage vermeide ich die Anwendung bisher gebräuchlicher Artnamen. *Acrosiphonia* Form *A* entspricht dem von mir 1964 als *A. arcta* bezeichneten Diplonten. Über die Entwicklung von Form *B* mit heteromorphem Generationswechsel wird im folgenden Abschnitt berichtet.

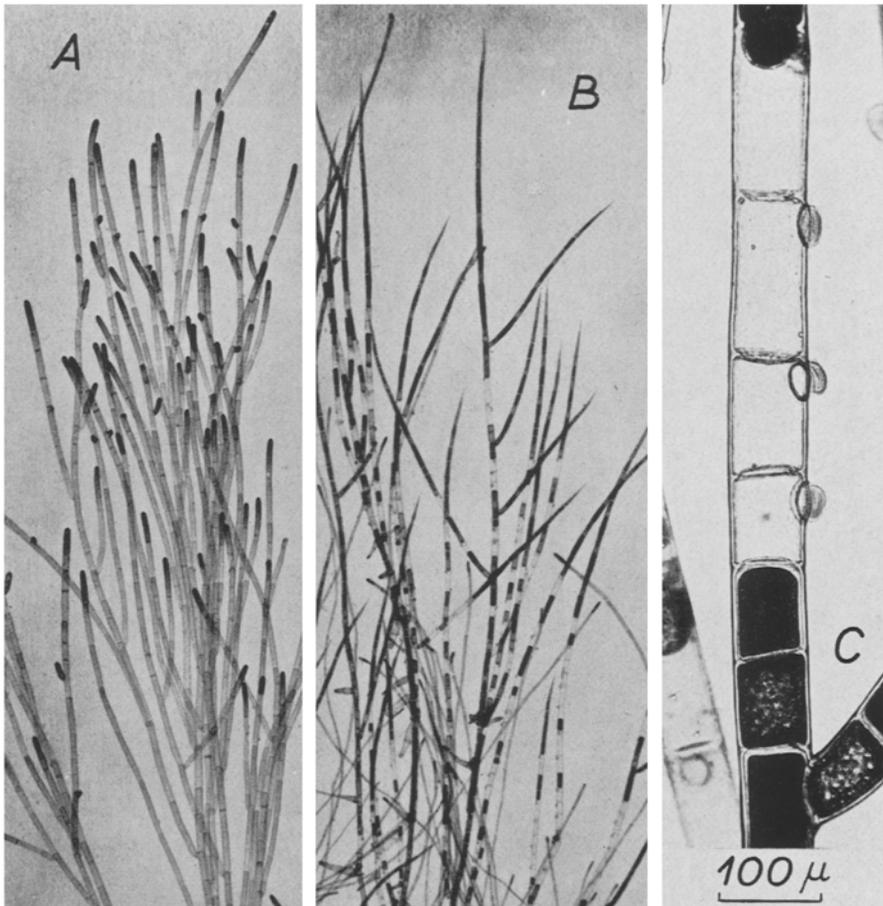


Abb. 1: *Acrosiphonia* Form *B*, in Kultur gewachsen. *A* vegetativer, *B* fertiler Thallus. *C* Fadenstück mit reifen und entleerten Gametangien. *A*, *B* $\times 13$

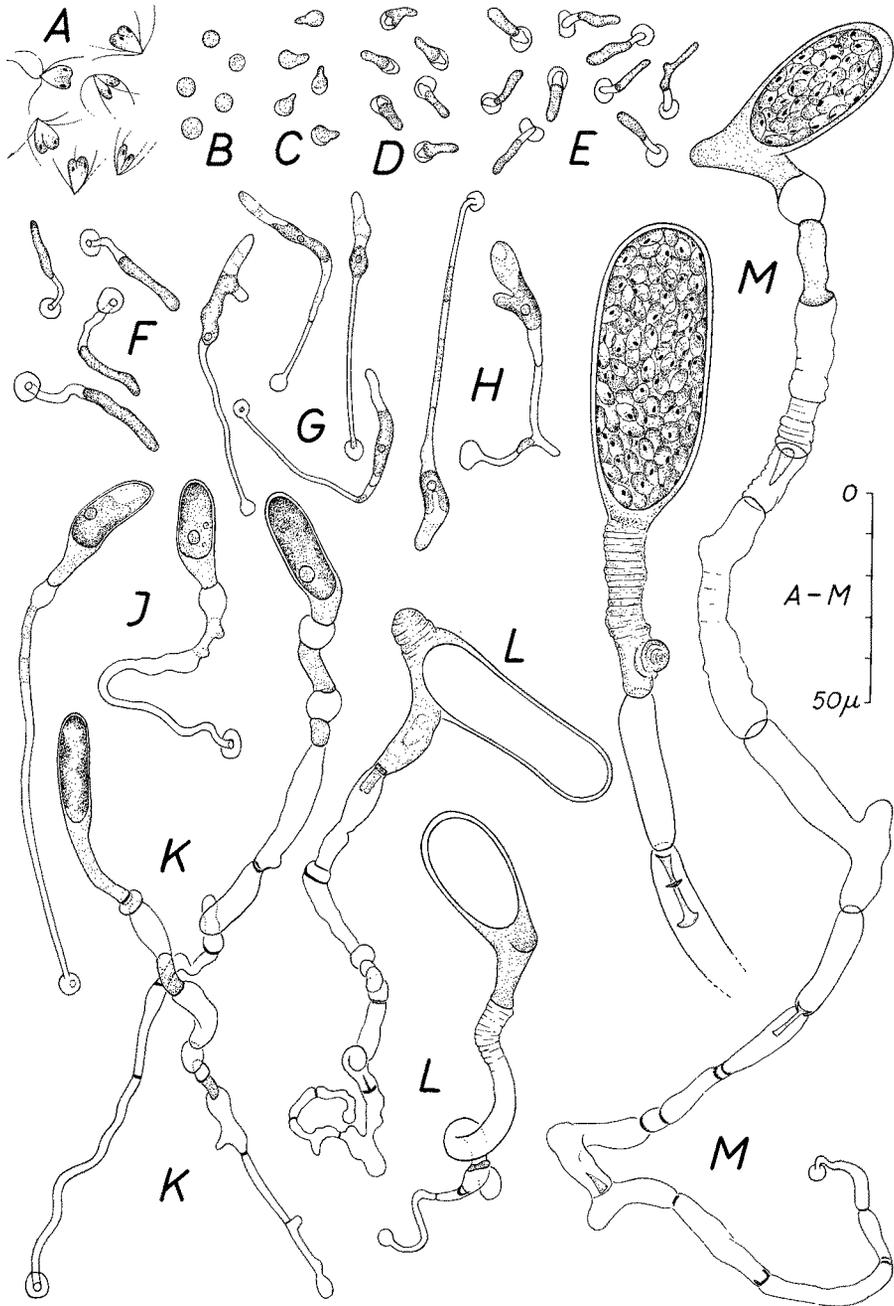


Abb. 2: *Acrosiphonia* Form B. Entwicklung der Sporophyten. A, B Bewegliche bzw. zur Ruhe gekommene Zygoten. C-E Keimungsstadien bis zu 3 Tagen alt. F-H Sporophyten im Alter von 4 bis 7 Tagen. J-L 11 und 18 Tage bzw. 7 Wochen alt; alle bisher abgebildeten Stadien sind bei 15°C gewachsen. M Reife Sporophyten, bei 5°C fertil geworden

KULTURVERSUCHE

Acrosiphonia Form B

Herkunft des Materials

Der Anlaß zu dieser Arbeit war der überraschende Fund einer einzelnen *Acrosiphonia*-Pflanze in einer aus Schwärmern vom 30. November 1964 stammenden Kultur von *Spongomorpha aeruginosa*. Sie erwies sich als Gametophyt in einem hetero-

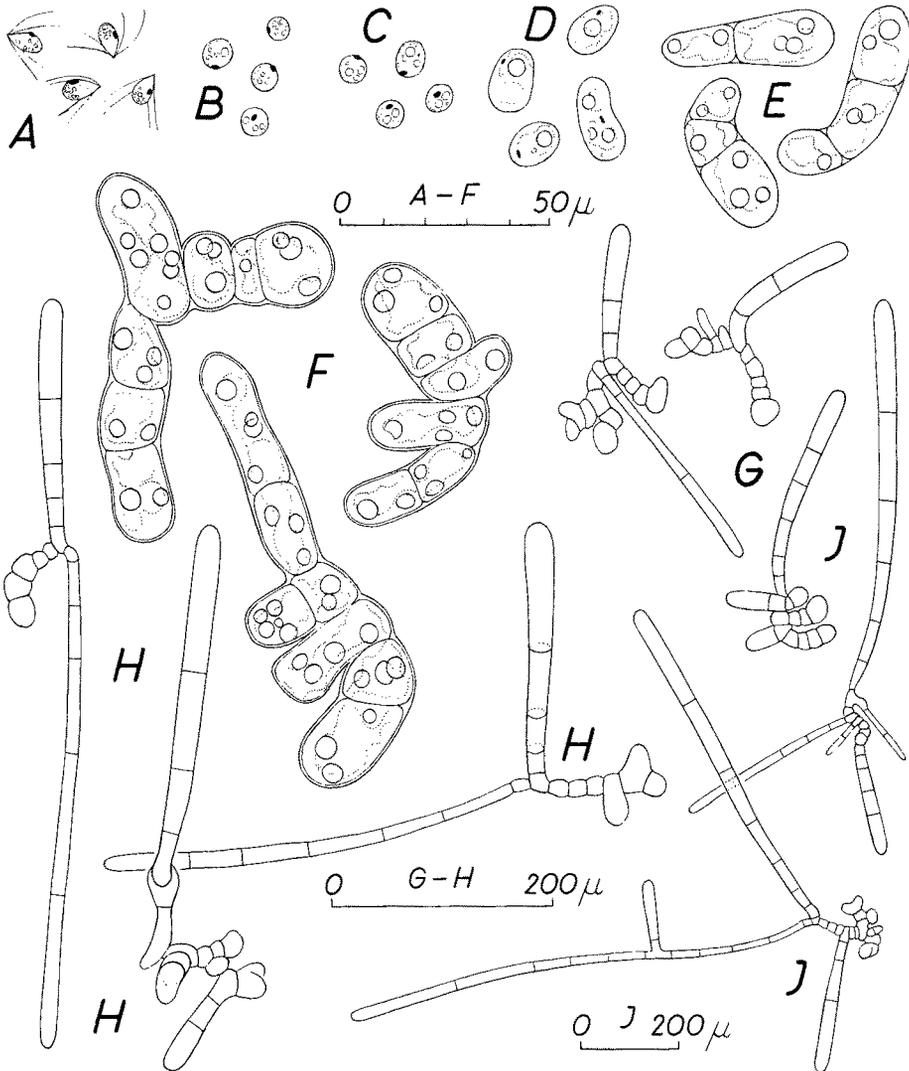


Abb. 3: *Acrosiphonia* Form B. Entwicklung der Gametophyten. A-C Bewegliche, gerade fest-sitzende bzw. einen Tag alte Zoosporen. D-F Keimlinge am 3., 5. und 7. Tage. G-J Stadien vom 10., 11. und 14. Tage

morphen Zyklus. Die Pflanze ist bisher nicht wiedergefunden worden, weder in den wiederholten Kulturen mit Schwärmern aus *Codiolum petrocelidis*, noch in den an verschiedenen Standorten gesammelten *Acrosiphonia*-Proben. Diese Pflanzen waren im allgemeinen nicht fertil, sie ließen sich aber bei einer Temperatur von 5° C nach zwei bis drei Wochen stets zur Reife bringen. Alle geprüften Pflanzen waren monözische Gametophyten. Aus ihren Zygoten gingen aber niemals *Codiolum*-artige Sporophyten hervor, sondern stets wieder *Acrosiphonia*-Pflanzen. Sie entsprachen also der von mir früher als *Acrosiphonia arcta* bezeichneten Art.

Das einmalig in einer Kultur gewachsene Exemplar von *Acrosiphonia* Form *B* kann nur aus einem Sporophyten hervorgegangen sein, der das Substrat mit *Codiolum petrocelidis* teilte. Die Alge ist aber bei Helgoland äußerst selten, sonst hätte sie bereits in den vielen Kulturen gefunden werden müssen, die ich in früheren Jahren und besonders 1963/64 während der Untersuchung über die Biologie von *Spongomorpha aeruginosa* ansetzte (1964b). In der drei Wochen alten Kultur war die einzelne dickfädige, etwa 8 mm hohe *Acrosiphonia*-Pflanze zwischen den zarten Thalli von *Spongomorpha aeruginosa* nicht zu übersehen. Sie wurde zerteilt und zunächst bei 15° C weiterkultiviert, so daß nach kurzer Zeit genügend Material zur Variation der Kulturbedingungen vorhanden war. Abbildung 1 *A* zeigt die bei 15° C gewachsene vegetative Pflanze. In eine Temperatur von 5° C übertragen, wurden die Pflanzen genau in der gleichen Weise fertil, wie dies früher für Form *A* beschrieben wurde. Zunächst werden die Fadenenden spitz, während sich die Fadenzellen in Gametangien umwandeln (Abb. 1 *B, C*). Nach zwei bis drei Wochen wurden die Gameten entleert. Sie sind positiv phototaktisch, während die Zygoten die dunkelste Stelle aufsuchen.

Der Sporophyt

Die Zygoten entwickeln sich bei 15° C rasch zu den in den Abbildungen 2 und 4 dargestellten Sporophyten. Der unterschiedlichen Größe der Pärchen entsprechend (Abb. 2 *A*) sind auch die Durchmesser der zur Ruhe gekommenen Zygoten recht ungleich (*B*). Die keimende Zygote bildet am zweiten Tage einen dünnen Schlauch, in den der gefärbte Inhalt hineinwandert (*C*). Vom dritten Tage an wird deutlich sichtbar, daß der fadenförmige Keimling mit einem farblosen Stielchen in der Mitte einer kleinen Scheibe befestigt ist, mit der die zur Ruhe gekommene Zygote am Substrat haftete (*D-F*). Trotz äußerlicher Ähnlichkeit liegt hier keine Embryosporonenkeimung vor. Sechs Tage alte Keimlinge tragen auf einem langen dünnen Stiel ein nur wenig angeschwollenes Köpfchen, das den Chromatophor mit deutlichem Pyrenoid enthält (*G*). Gelegentlich kommen zweigartige Bildungen vor (*H*). Köpfchen und Stiel wachsen stetig weiter, wobei der letztere sich nicht nur verlängert, sondern auch dicker wird und sich zugleich in eigenartiger Weise differenziert. Blasige Auftreibungen wechseln mit Einschnürungen ab, so daß der Eindruck einer Kammerung entsteht, zumal einzelne Abschnitte mit hyalinem Inhalt angefüllt sind (Abb. 2 *J-L* und Abb. 4). Bei Keimlingen, die frei in die Flüssigkeit hineinragen, bleiben die Stielchen ziemlich gerade; sie krümmen sich, wenn das Köpfchen an dem Boden der Kulturschale haftet.

Im Alter von sieben Wochen wurde ein Teil der Kulturen in 5° C übertragen.

Drei Wochen später waren die ersten Sporophyten fertil und entließen Zoosporen (*M*). Etwa drei Wochen lang reiften immer weitere Sporophyten nach. In den bei 15° C verbliebenen Kulturen kamen dagegen niemals Zoosporen zur Reife. Der Sporangieninhalt konnte sich zwar in linsenförmige Körper mit Augenflecken aufteilen, die indessen stets degenerierten.

Die Sporophyten dieser *Acrosiphonia*-Art entwickelten sich in gleicher Weise wie die von *Spongomorpha aeruginosa*, die jedoch schwieriger und erst nach längerer Kultur bei 15° C zur Reife gebracht werden konnten. Beide Objekte bedürfen der niedrigen Temperatur zur normalen Ausbildung ihrer Zoosporen.

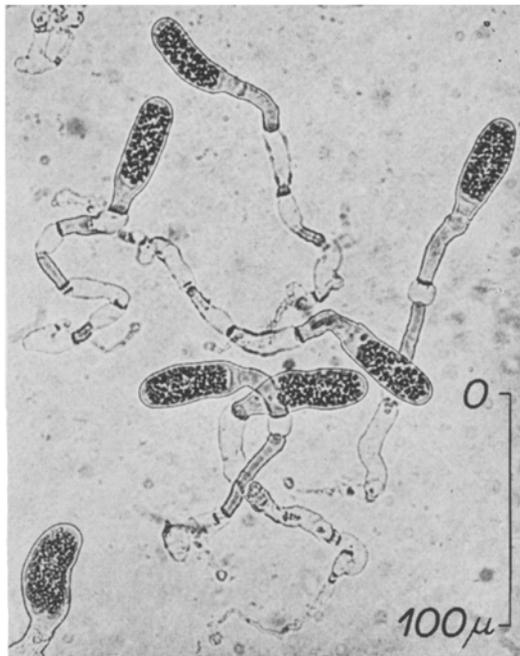


Abb. 4: *Acrosiphonia* Form B. Sporophyten 24 Tage alt, bei 15° C gewachsen

Der Gametophyt

Die Zoosporen sind negativ phototaktisch und haben einen länglich-ovalen, scheibenförmigen Augenfleck. Sie entwickeln sich bei 15° C erheblich schneller als bei der tiefen Temperatur. Abbildung 3 zeigt Stadien der Entwicklung innerhalb der ersten zwei Wochen. Eine 26 Tage alte Einzelpflanze ist bereits verzweigt und trägt an den reichlich vorhandenen Rhizoiden mehrere aufrechte Fäden (Abb. 5).

Es ist überraschend, und ich möchte daher ganz ausdrücklich darauf hinweisen, wie gleichartig die Entwicklung dieser Zoosporenkeimlinge und der Zygotenkeimlinge der früher als *Acrosiphonia arcta* bezeichneten Art verläuft (vgl. 1964a, Abb. 1 und 2). Auch die ausgewachsenen Pflanzen zeigen in den Kulturen keine Unterschiede.

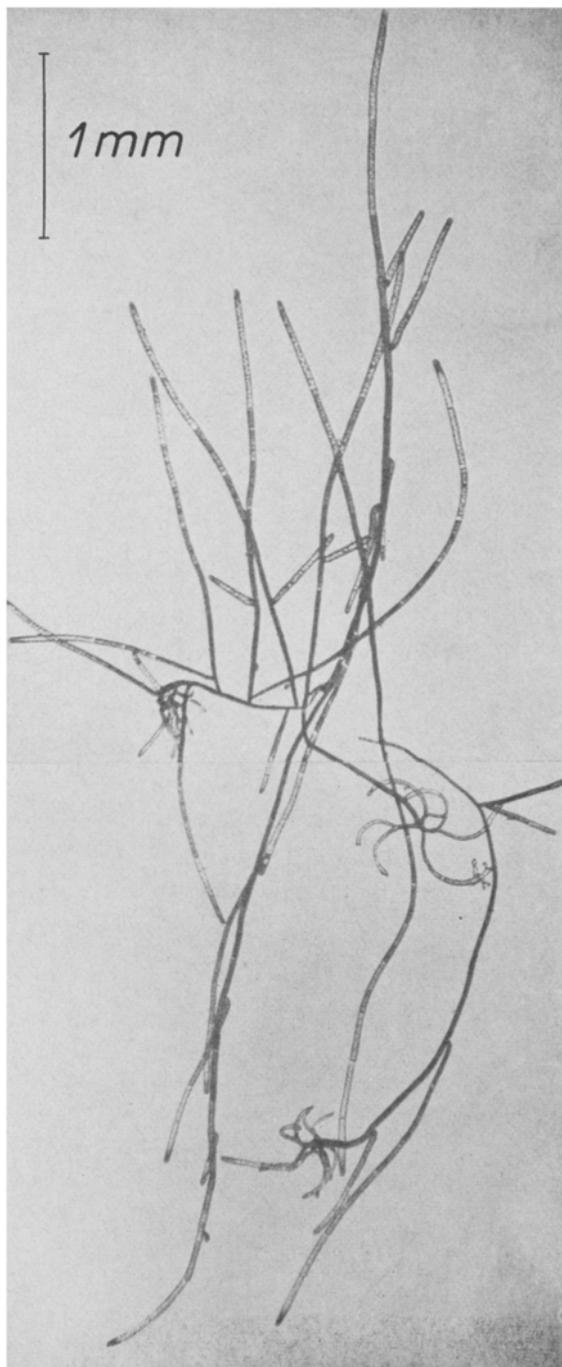


Abb. 5: *Acrosiphonia* Form B. Ein 26 Tage alter Gametophyt

Die aus den Zoosporen aufgezogenen Gametophyten wurden im Alter von acht Wochen fertil. Unter den günstigen und zweckmäßig gewählten Versuchsbedingungen der Kulturen schließt sich der Entwicklungszyklus in knapp vier Monaten, während er unter natürlichen Verhältnissen im Jahresrhythmus abläuft.

Parthenogenese?

In einer umfangreichen Versuchsserie wurde die Möglichkeit der parthenogenetischen Entstehung von Gametophyten untersucht. Fertile Pflanzen wurden täglich oder nach zwei Tagen in neue Kulturschalen umgesetzt, so daß alle entleerten Gameten zur Entwicklung kommen konnten. Wenn die Flüssigkeit allzu viele Gameten und Zygoten enthielt, wurde sie in größere Schalen übergelassen. In dem über zwei Wochen lang fortgesetzten Versuch mit insgesamt 54 Kulturen entwickelten sich 126 Gametophyten zwischen vielen Hunderttausenden von Sporophyten. Nur in wenigen Schalen war ein Gametophyt auf 5 cm² Bodenfläche anzutreffen, in den meisten Kulturen waren sie noch vereinzelter. Das Verhältnis von Gametophyten zu Sporophyten ist mit dem Wert 1 : 100 000 nicht zu hoch veranschlagt; dieser Schätzung liegt die Auszählung von photographischen Aufnahmen zugrunde. Die angegebenen Zahlen schließen die Möglichkeit einer parthenogenetischen Entwicklung von Gameten aus. Ich möchte annehmen, daß die wenigen Gametophyten aus einzelnen kugeligen Gebilden entstanden sind, die mit den Gameten entleert werden. Sie können mehrere Chromatophoren enthalten und langsame Drehbewegungen ausführen. Solche Kugeln kommen auch in den Kulturen von *Acrosiphonia* Form *A* vor. Sicherlich handelt es sich um Teile des Protoplasten, in denen die Gametogenese noch nicht zur vollständigen Ausbildung von Gameten fortgeschritten war.

Die ausführliche Darstellung dieses Prüfungsergebnisses erfolgte im Hinblick auf die Beobachtungen JÓNSSONS bei *A. spinescens* (1964).

Acrosiphonia Form *A*

Spitze Hakenzweige kennzeichnen diese bei Helgoland vorkommende Art ebenso wie *Acrosiphonia spinescens* von Roscoff. Durch dieses Merkmal lassen sich junge Pflanzen der Form *A* von der mit Vorbehalt zu *A. centralis* gestellten Art unterscheiden, vorausgesetzt, daß überhaupt schon Haken vorhanden sind. Ein Verfahren, das immer zu einem Ergebnis führt, ist die Hälterung der zu prüfenden Pflanzen bei 5° C. Bei sauberem Ausgangsmaterial können auch unmittelbar Fadenenden isoliert und kultiviert werden. Form *A* wird, wie bereits erwähnt, unter diesen Bedingungen nach 2 bis 3 Wochen fertil. *A. centralis* hingegen wächst zu langen verzweigten Thalli aus, wobei sich viele Zellen in einer Weise differenzieren, die völlig einer Fertilisierung gleicht; es werden jedoch niemals Schwärmer entleert.

Unter den zahlreichen *Acrosiphonia*-Proben, die während der letzten Jahre bei Helgoland gesammelt wurden, zeichnete sich eine durch zahlreiche Hakenzweige aus, deren Endzellen nicht spitz, sondern abgerundet waren (Abb. 6 *A*). KJELLMANS Abbil-

dung (1893, Tafel IV Fig. 8) verleitet dazu, solche Hakenzweige als kennzeichnend für eine Form anzusehen, die er mit *A. centralis* identifizierte. Ähnliche Haken kehren auch in einer Zeichnung von JÓNSSON wieder (1962, Fig. 3, 6), in der er einen Faden von *A. centralis* darstellt, ohne aber ausdrücklich auf diese Besonderheit hinzuweisen. Vielmehr hält JÓNSSON es nicht für ausgeschlossen, daß ökologische Faktoren die Er-

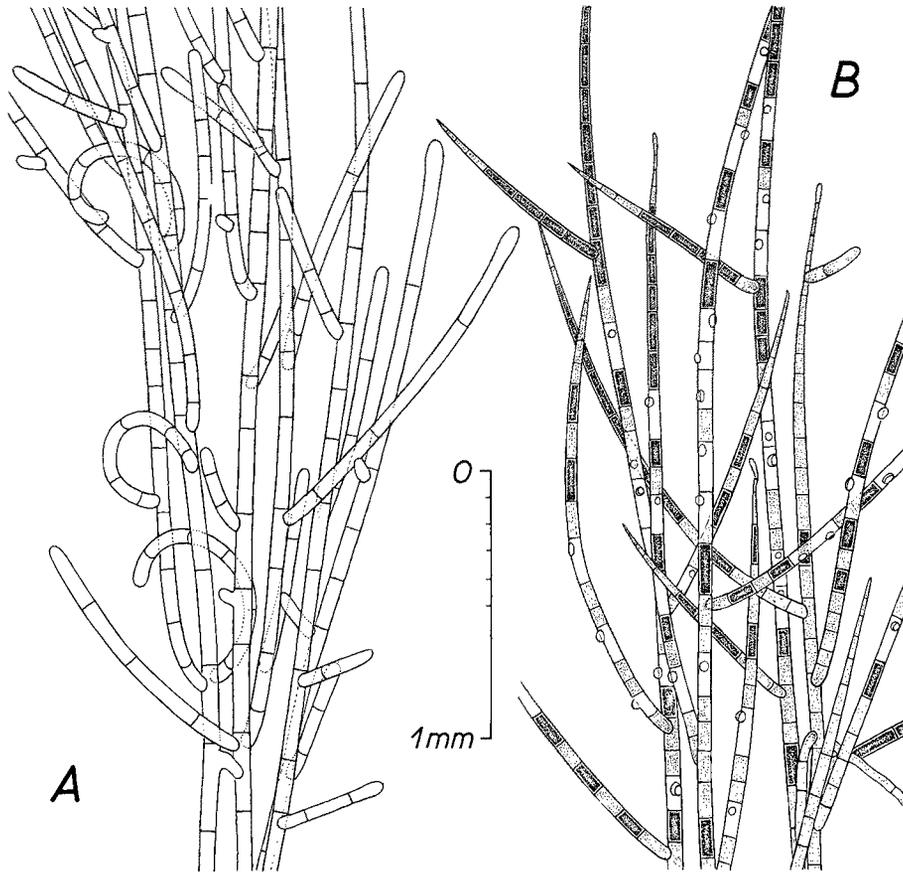


Abb. 6: *Acrosiphonia* Form A, Helgoland, 29. 5. 1964. A Naturmaterial, Hakenzweige mit abgerundeter Endzelle. B Eine fertile Pflanze ihrer Nachkommenschaft

scheinungsform der stark variierenden *A. arcta* DILLW. bestimmen: die reich mit spitzen Zweigen versehene, an exponierten Stellen vorkommende *A. spinescens* und die an ruhigen Plätzen wachsende *A. centralis*, die dieser Merkmale fast entbehrt.

Der in Abbildung 6 A dargestellte Ausschnitt wurde nach einem Photo der lebenden Pflanze gezeichnet. Sie trug überwiegend Hakenzweige mit abgerundeter Endzelle, daneben kamen einzelne zugespitzte vor. Das abgebildete Zweigstück wurde bei 5° C gehältert; über die fertile Pflanze wurden reine Kulturen gewonnen. Abbildung 6 B

zeigt einen Teil einer fertilen Pflanze ihrer Nachkommenschaft. Sie entspricht völlig den Pflanzen, die man aus „typischem“ Ursprungsmaterial der Form *A* erhält. Dieses Beispiel veranschaulicht die Notwendigkeit, morphologisch auffällige oder abweichende Formen im Kulturexperiment zu prüfen und zeigt zugleich die Brauchbarkeit des angewandten Verfahrens auf.

ALLGEMEINE BETRACHTUNGEN

Früher vertretene Ansichten über die Bewertung des Lebenszyklus als taxonomisches Merkmal und über die systematische Stellung von *Acrosiphonia* und *Spongomorpha* kann ich heute nicht mehr aufrechterhalten. Ihre Einordnung bei den Cladophorales muß aufgegeben werden. Sie finden ihren Platz in der Ordnung der Acro-

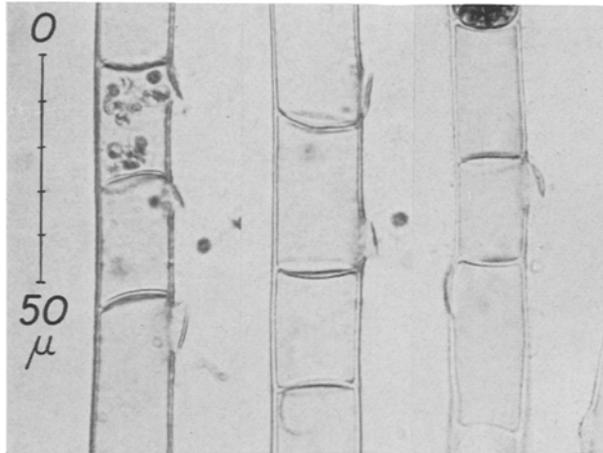


Abb. 7: *Spongomorpha aeruginosa* aus Kultur. Leere Gametangien mit Deckeln

siphoniales, in der JÓNSSON (1962) die Gattungen *Acrosiphonia*, *Spongomorpha* und *Urospora* vereinigte. JÓNSSON sah in dem heteromorphen Generationswechsel dieser Formen ein wesentliches systematisches Merkmal. Die gleiche Vorstellung leitete auch mich bei der Neuordnung der Ulotrichales (KORNMANN 1963).

Inzwischen sind Lebenszyklen mit einzelligem Sporophyten bei einer ganzen Reihe von Gattungen und Arten bekanntgeworden. Man darf wohl diesen Zyklus als ursprünglich ansehen und vielleicht auch eine gemeinsame phylogenetische Wurzel der Formen dieses Entwicklungszyklus vermuten. Die Gruppe ist jedoch zu ungleichartig, um als natürliche systematische Einheit gelten zu können. Morphologische Gegebenheiten bieten sich für ihre Aufgliederung an. Die Eigenart der zugespitzten Schwärmer verleiht *Urospora* eine Sonderstellung, die bis zu einer eigenen Ordnung der Codiolales beibehalten werden muß. Die Ulotrichales nehmen in den Ulotrichaceae Formen mit monosiphonen Fäden auf, während die Monostromaceae Formen mit scheiben- bzw.

sackartigen Thalli vereinigen. Gemeinsam sind beiden Familien übereinstimmende Züge der ontogenetischen Entwicklung, worauf ich 1965 hingewiesen habe (im Druck).

Die kennzeichnenden Merkmale der Acrosiphoniales sind die operculaten Sporangien bzw. Gametangien in Verbindung mit dem Habitus ihrer verzweigten Thalli. Alle fünf *Acrosiphonia*-Arten, die in meinen Kulturen fertil geworden sind, besitzen diesen Öffnungsmechanismus. JÓNSSON hat die Deckel bei *A. spinescens* gefunden und weist auf ihr Vorkommen bei japanischen *Acrosiphonia*-Arten hin (1962, p. 160). Auch bei *Spongomorpha aeruginosa* können die aus der Gametangienwandung herausgeschnittenen kreisförmigen Deckel an der Öffnung haften bleiben. Sie sind bei Pflanzen, die in Kulturen zum Schwärmen kamen, nicht selten zu finden (Abb. 7), sind also nicht so hinfällig, wie JÓNSSON angibt. Die Einzahl der Kerne unterscheidet *Spongomorpha* von der vielkernigen *Acrosiphonia*.

Der heteromorphe Generationswechsel, der zuerst nur bei einzelnen Formen ganz verschiedener systematischer Stellung bekannt war, führte schließlich zur Aufstellung der neuen Ordnungen. Es ist verständlich, daß der Lebenszyklus als systematisches Merkmal zunächst überbewertet wurde. Nachdem die Entwicklung einer größeren Anzahl von Formen untersucht worden war, die auf Grund ihrer morphologischen oder ontogenetischen Übereinstimmung eine Einheit bilden, mußte der Lebenszyklus seine Bedeutung als übergeordnetes Merkmal verlieren. Alle drei Ordnungen mit Codiolumartigen Sporophyten enthalten auch Formen mit monogenetischem Zyklus. Bei *Acrosiphonia* gibt es Arten mit ungeschlechtlicher Vermehrung durch zweigeißelige Zoosporen (*A. sonderi*) oder monözische Diplonten (*Acrosiphonia* Form A). Der digenetische Zyklus kann monözische oder diözische Gametophyten einschließen (*Acrosiphonia* Form B bzw. *A. coalita*). Vielleicht könnte der Lebenszyklus einmal zur Grundlage für die Aufgliederung einer Gattung werden, zum Beispiel bei *Acrosiphonia*, *Monostroma* oder *Ulothrix*.

ZUSAMMENFASSUNG

1. In einer Kultur von *Spongomorpha aeruginosa* trat ein Exemplar einer *Acrosiphonia*-Art auf, deren heteromorpher Generationswechsel mit einzelligem Sporophyten lückenlos im Kultorexperiment verfolgt werden konnte. Die Alge ist bei Helgoland am natürlichen Standort noch nicht gefunden worden.
2. Die Gametophyten dieses obligaten Haplodiplonten stimmen in Habitus und Entwicklung mit der bei Helgoland häufigen und bisher als *Acrosiphonia arcta* angesehenen Art überein, die ein monözischer Diplont ist. Die Taxonomie dieser Arten setzt die Kenntnis des Lebenszyklus der Formen vom Fundort des jeweiligen Typus voraus.
3. Das Merkmal der Acrosiphoniales ist der operculate Öffnungsmechanismus der Sporangien beziehungsweise Gametangien. Der Lebenszyklus kann höhere systematische Einheiten im allgemeinen nicht kennzeichnen.

Meinem technischen Assistenten, Herrn PAUL-HEINZ SAHLING, danke ich für seine Hilfe, besonders für die Anfertigung der Zeichnungen.

ZITIERTE LITERATUR

- JÓNSSON, S., 1962. Recherches sur des Cladophoracées marines (structure, reproduction, cycles comparés, conséquences systématiques). *Annls Sci. nat. (Bot.)*, Ser. 12, **3**, 25–230.
- 1963. Sur quelques variations du cycle de développement dans la famille des Acrosiphoniacées. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris **256**, 5187–5189.
- 1964. Existence d'une caryogamie facultative chez l'*Acrosiphonia spinescens* (KÜTZ.) KJELLM. *Ibid.* **258**, 6207–6209.
- KJELLMAN, F. R., 1893. Studier öfver Chlorophycéslägtet *Acrosiphonia* J. G. AG. och dess skandinaviska arter. *Bihang K. Sv. Vet.-Akad. Handl.* **18**, Afd. 3, No. 5.
- KORNMANN, P., 1962. Eine Revision der Gattung *Acrosiphonia*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **8**, 219–242.
- 1963. Die Ulotrichales, neu geordnet auf der Grundlage entwicklungsgeschichtlicher Befunde. *Phycologia* **3**, 60–68.
- 1964a. Der Lebenszyklus von *Acrosiphonia arcta*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **11**, 110–117.
- 1964b. Zur Biologie von *Spongomorpha aeruginosa* (LINNAEUS) VAN DEN HOEK. *Ibid.* **11**, 200–208.
- 1965. Ontogenie und Lebenszyklus der Ulotrichales in phylogenetischer Sicht. *Phycologia* **4** (im Druck).