

Zur Biologie von *Spongomorpha aeruginosa* (Linnaeus) van den Hoek¹

PETER KORNMANN

Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation, Helgoland

ABSTRACT: On the biology of *Spongomorpha aeruginosa* (Linnaeus) van den Hoek. The results of my formerly published investigation on the life-cycle of *Spongomorpha aeruginosa* (= *Sp. lanosa*) are confirmed: *Codiolum petrocelidis* from Helgoland as type-locality is the sporophytic stage of the above mentioned alga. The development of the gametophyte both from zoospores of *Codiolum petrocelidis* and of *Chlorochytrium inclusum* is quite identical. This was proved by numerous series of cultures during the period of fertility of these two endophytes in the winter 1963/64. There is no relation between *Codiolum petrocelidis* and *Acrosiphonia arcta*, as stated by JÓNSSON on the basis of his experiments performed at Roscoff. Unfortunately, he did not observe the complete life-history of these algae in culture. It is possible, however, that *Codiolum petrocelidis* from Roscoff represents the sporophytic stage of another *Spongomorpha*-species.

EINLEITUNG

Bei seinen umfangreichen Herbarstudien zur Taxonomie der Gattung *Cladophora* fand VAN DEN HOEK (1963, S. 225) im Herbarium DILLENIIUS die Alge, die bisher unter dem Namen *Spongomorpha lanosa* (ROTH) KÜTZ. bekannt war. LINNÉ hatte ihr den Namen *Conferva aeruginosa* gegeben. Das Typusexemplar wächst epiphytisch auf *Polyides rotundus*, der Wirtspflanze, die auch ihren als *Chlorochytrium inclusum* beschriebenen Sporophyten beherbergt. Dieser Zusammenhang wurde zuerst von JÓNSSON (1959b) nachgewiesen und später von mir bestätigt (1961). Darüber hinaus stellte ich fest, daß auch der in Helgoland erstmalig gefundene und unter dem Namen *Codiolum petrocelidis* von KUCKUCK beschriebene Endophyt in *Petrocelis Henedyi* in den Lebenszyklus von *Spongomorpha aeruginosa* gehört. JÓNSSON (1958, 1959a) dagegen hält das in *Petrocelis cruenta* bei Roscoff gesammelte *Codiolum petrocelidis* für den Sporophyten von *Acrosiphonia arcta* (= *A. spinescens*). Dieses unterschiedliche Ergebnis läßt sich auch nicht durch JÓNSSONS (1963) neuerliche Interpretationsversuche klären. Er erhielt zwar in seinen Kulturen aus *Chlorochytrium inclusum* fertile Nachkommen, aus *Codiolum petrocelidis* dagegen bei völlig gleichen Versuchsbedingungen nicht. Auch waren die Zellen der Keimlinge aus den Zoosporen von *Chlorochytrium* einkernig, diejenigen aus *Codiolum petrocelidis* mehrkernig. Diese Unterschiede wei-

¹ Herrn Professor Dr. ADOLF BÜCKMANN zum 65. Geburtstag in Verehrung gewidmet.

sen auf eine genetische Verschiedenheit der in *Polyides* und *Petrocelis* gefundenen Sporophyten hin. Wie ein Vergleich seiner Abbildungen zeigt, ist tatsächlich der Habitus der aus *Codiolum petrocelidis* hervorgegangenen dickfädigen, gedrungenen, kurz-zelligen Pflänzchen (JÓNSSON 1962, Tafel XII) ein anderer als der aus den Zoosporen von *Chlorochytrium inclusum* erhaltenen Nachkommen (Tafel XV). Sie stimmen aber auch nicht mit den auf Tafel VII und VIII dargestellten „parthenogenetischen“ Pflanzen von *Acrosiphonia spinescens* überein. Damit ist die Frage aufgeworfen, ob vielleicht der Endophyt in *Petrocelis cruenta* von Roscoff in den Lebenszyklus einer anderen *Spongomorpha*-Art gehören könnte. Das widersprechende Ergebnis in JÓNSSONs und meinen Untersuchungen würde so eine einfache Erklärung finden. Es scheint mir daher dringend notwendig, die Natur des *Codiolum petrocelidis* von Roscoff im lückenlosen Kultorexperiment aufzuklären.

Aus meiner Angabe, daß in Helgoland fertile Pflanzen von *Acrosiphonia arcta* und *Spongomorpha aeruginosa* häufig miteinander vermischt vorkommen, leitet JÓNSSON (1963) die Möglichkeit ab, daß dann auch deren Sporophyten in dem gleichen Substrat, *Petrocelis Henneidy*, vorkommen könnten, und daß daher Versuche, die auf solchem Ausgangsmaterial basieren, zu schwerwiegenden Irrtümern führen könnten. Nach meinen umfangreichen Versuchen haben sich die Endophyten in *Petrocelis* als einheitlich erwiesen. Ich habe von November 1963 bis März 1964 in Abständen von etwa 2–3 Wochen neun Versuchsreihen mit Zoosporen von jeweils mehreren *Petrocelis*-Proben von verschiedenen Fundstellen angesetzt. Zum Vergleich wurden einige Versuchsreihen mit den Endophyten aus *Polyides* eingeschaltet. Alle diese Versuche verliefen völlig gleichartig und bestätigten mein früheres Ergebnis. Außerdem wurde *Spongomorpha aeruginosa* aus der Ostsee in die Versuche einbezogen. Die aus dieser Herkunft in Kultur erzielten Sporophyten glichen völlig denen aus Helgoländer Material.

Mittlerweile konnten auch die Sporophyten in den Kulturen zur Reife gebracht und damit der vollständige Lebenszyklus von *Spongomorpha aeruginosa* im Kulturversuch beobachtet werden. Zugleich wurde die Entwicklung von *Codiolum petrocelidis* im natürlichen Substrat während des ganzen Jahres beobachtet, so daß jetzt die Biologie von *Spongomorpha aeruginosa* weitgehend geklärt ist.

Über die Entwicklung von *Acrosiphonia arcta*, deren Lebenszyklus kein *Codiolum*-Stadium aufweist, habe ich bereits ausführlich berichtet (KORNMANN 1964).

KULTURVERSUCHE

Entwicklung des Gametophyten

Abbildung 1 zeigt die in meiner früheren Arbeit (1961) nicht dargestellten jüngsten Stadien der Gametophytenentwicklung. Durch entsprechende Buchstaben gekennzeichnet, werden gleichalte und unter gleichen Kulturbedingungen gewachsene Entwicklungsstadien aus den Zoosporen von *Codiolum petrocelidis* beziehungsweise *Chlorochytrium inclusum* miteinander verglichen. Das Wachstum der Keimlinge erfolgt bei 15° C erstaunlich schnell. Die zweizelligen Fädchen bei A und A' sind 4 Tage, die

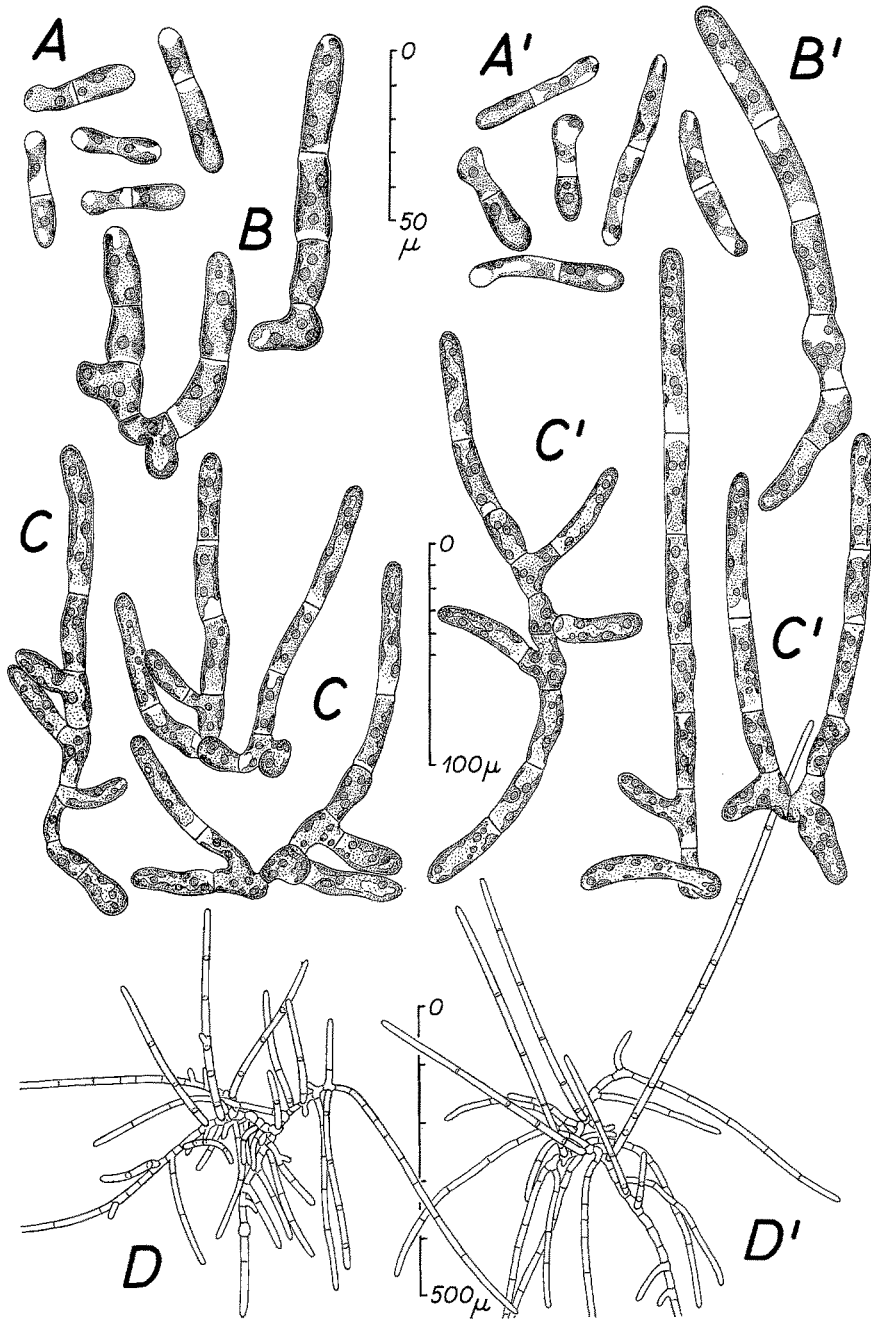


Abb. 1: *Spongomorpha aeruginosa*. Gleichalte Keimlinge aus Zoosporen von *Codiolum petrocelidis* (A–D) beziehungsweise *Chlorocytrium inclusum* (A'–D')

im allgemeinen noch kriechenden Stadien bei C und C' sind 8 Tage alt. 12 Tage alte Kulturen haben bereits reichlich aufrechte Fäden, an denen schon die ersten Seitenzweige entstehen können. Natürlich sind zwei Kulturen selten vollkommen gleich. In den beiden in Abbildung 1 verglichenen Kulturen waren die Keimlinge aus *Chlorochytrium* von Anbeginn etwas schlanker. Hier mögen sich unvermeidbare Einflüsse der

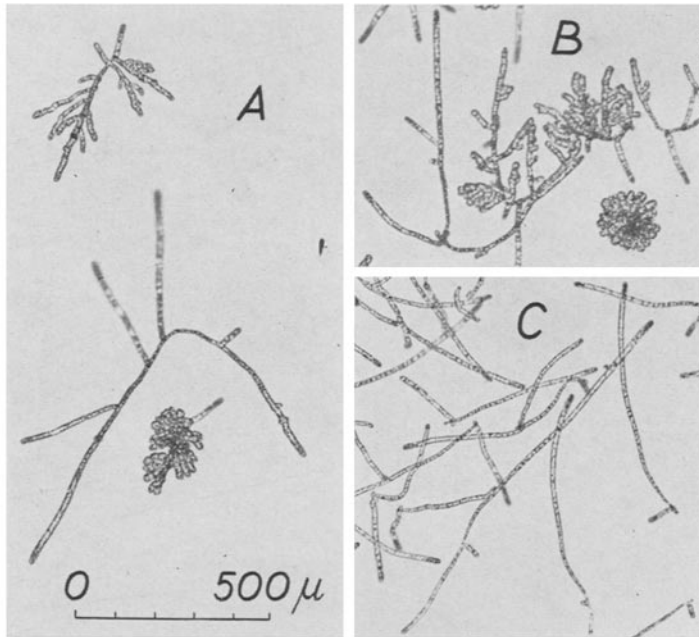


Abb. 2: *Spongomorpha aeruginosa*. A–C Zehn Tage alte Parallelkulturen aus Zoosporen von *Codiolum petrocelidis*

Glasgefäße auswirken, die jeder kennen und erkennen lernt, der sich mit Algenkulturen beschäftigt. Daher empfiehlt sich stets eine serienmäßige Durchführung der Versuche. Ich habe auch die zu vergleichenden Schwärmer in getrennten Tropfen einer einzigen Petrischale zur Ruhe kommen lassen. Unter diesen Bedingungen stimmen die *Spongomorpha*-Generationen aus den Zoosporen von *Codiolum petrocelidis* und *Chlorochytrium inclusum* völlig überein.

Selbst in ein- und derselben Kulturschale können sich die einzelnen Pflanzen uneinheitlich entwickeln, wie Abbildung 2 A an einer 10 Tage alten Kultur aus Zoosporen von *Codiolum petrocelidis* zeigt, die fädige Stadien neben scheibenartigen aufweist. Die Ausschnitte B und C stammen aus Parallelkulturen mit gleichem Schwärmermaterial; in B sind sehr viele scheibenartige Stadien aufgetreten, während solche in C fehlen. Aus allen diesen morphologisch unterschiedlichen Anfangsstadien entwickelten sich die reich verzweigten Gametophyten (1961, Abb. 4). Sie waren nach 30 Tagen etwa 1 cm hoch und wurden fertil.

Entwicklung des Sporophyten

Die Entwicklung des Sporophyten wurde bereits früher ausführlich dargestellt. Auf einem äußerst zarten, gegliederten und farblosen Suspensor wird die nur sehr langsam zum Sporangium anschwellende chromatophorenhaltige Zelle getragen. Zugleich mit dem Wachstum dieses Trägers differenziert sich die basale Wandung des Sporangiums zu dem mehr oder weniger ausgeprägten Sporn. Diese Einzelheiten lassen

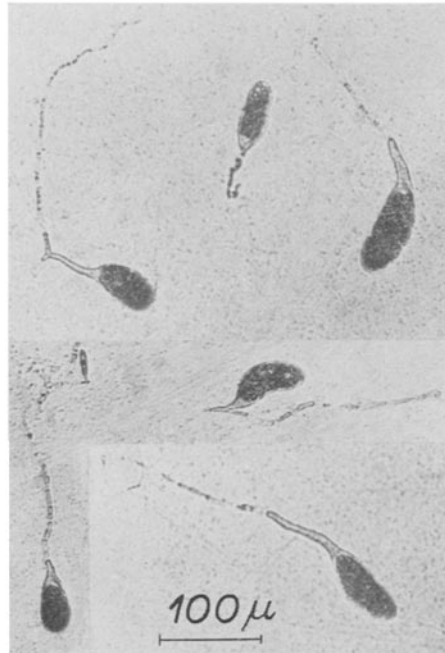


Abb. 3: *Spongomorpha aeruginosa*. Sporophyten aus einer sieben Monate alten Kultur

sich nur in Kultur beobachten; die jüngsten Stadien der Sporophytenentwicklung im natürlichen Substrat zu studieren, dürfte wegen technischer Schwierigkeiten nicht möglich sein.

1959 berichtete FAN über den Lebenszyklus von *Spongomorpha coalita*, einer an der Pazifikküste Nordamerikas vorkommenden Art. Ihr Sporophyt – zu Unrecht als *Codiolum petrocelidis* KUCKUCK bezeichnet und von diesem nach den Feststellungen von FAN durch den nach außen gerichteten Sporn unterschieden – entwickelt sich in gleicher Weise auf einem gegliederten Stiel. Die *Spongomorpha*-Sporophyten sind also morphologisch von denen der Ulotrichales im Sinne meiner Definition (KORNMANN 1963) verschieden. Diesen fehlen das gegliederte Stielchen und der Sporn. Wo bei den Sporophyten der Ulotrichales ein Stiel vorkommt, z. B. bei *Codiolum gregarium* oder einigen *Ulothrix*-Arten, differenziert er sich aus dem stets einzelligen Zygotenkeimling. Die äußere Ähnlichkeit des oftmals mit einem langen Sporn versehenen Endophyten in

Petrocelis war für KUCKUCK der Anlaß, diesen der ehemaligen Gattung *Codiolum* zuzuführen, zu deren Vertretern keine genetische Beziehung besteht.

Bei der Aufzucht der Sporophyten von *Spongomorpha aeruginosa* mußten einige versuchstechnische Besonderheiten erkannt und beachtet werden. In den Kulturen, in denen die Gametophyten gewachsen und fertil geworden waren, entwickelten sich stets reichlich Sporophyten sowohl auf dem Boden der Schalen als auch an der Oberfläche der Kulturflüssigkeit. Dagegen schlugen alle Versuche fehl, die Sporophyten getrennt von den Gametophyten zur Entwicklung zu bringen, selbst wenn die Kulturflüssigkeit mit großen Mengen von Zygoten in eine andere Schale übergegossen wurde. Junge Sporophytenkeimlinge gingen sogar zugrunde, wenn die Mutterpflanze aus der Kulturschale entfernt wurde. Daraus ist auf einen stofflichen Einfluß der Gametophyten zu schließen, der die Entwicklung des in der Natur nur endophytisch lebenden Sporophyten im Laboratoriumsversuch ermöglicht. Die Mutterpflanze hört infolge der Erschöpfung der Nährstoffe bald auf zu wachsen und wird überständig, was aber die Entwicklung der Sporophyten nicht beeinträchtigt.

Die Sporophyten wachsen nur sehr langsam, Abbildung 3 zeigt Ausschnitte aus einer sieben Monate alten Kultur. Die hier dargestellten Sporophyten stammen aus *Spongomorpha aeruginosa* von Gilleleje auf Seeland; das Ausgangsmaterial wurde mir zusammen mit anderen Algen von Herrn Tyge CHRISTENSEN, Kopenhagen, lebenswürdigerweise übermittelt. Die jungen Sporophyten zeigen die morphologischen Merkmale der Endophyten aus *Petrocelis*: die dicht mit grünem Inhalt gefüllte Zelle, deren Membran sich an der Basis in den Sporn verlängert. Selbst das sehr durchsichtige, gegliederte Fädchen, das den Sporophyten trägt, ist auf der Reproduktion gut erkennbar.

Erst wenn die Sporophyten mindestens 6 Monate alt sind, läßt sich ihre Fertilisierung durch Übertragen in neue Nährlösung und Weiterkultur bei etwa 5° C einleiten, die dann nach etwa 4–5 Wochen eintritt. Wie im natürlichen Material verrät die bräunliche Färbung des im oberen Teil der Zelle zusammengeballten Inhalts die bevorstehende Reife. Die in Kultur erzielten Zoosporen keimen ebenso wie die aus den natürlichen Sporophyten leicht zur neuen Gametophytengeneration aus.

BEOBSACHTUNGEN AN NATURMATERIAL

In Abbildung 4 sind die während eines Jahres gesammelten Beobachtungen an *Codiolum petrocelidis* im natürlichen Substrat dargestellt. Fertile Sporophyten wurden von Ende November 1963 bis Mitte März 1964 angetroffen. Als Untersuchungsmaterial dienten jeweils Flächen von 20–30 cm² *Petrocelis Henedyi*, die – bei Niedrigwasser trockenliegend – von mehreren Krusten mit dem Messer abgeschnitten und gleich nach Rückkehr ins Laboratorium in Wasser gebracht wurden. Die reifen Sporophyten entleerten sich innerhalb der ersten halben Stunde. Ein dichter grüner Saum positiv phototaktischer Zoosporen wurde am 6. und 21. Dezember 1963 erhalten; die Präparate dieser Proben enthielten viele große fertile Endophyten neben kleinen vegetativen. Wesentlich weniger Schwärmer ergab Material vom 9. Januar 1964. Die im Februar und März gesammelten Proben enthielten zwar immer noch genügend Zoosporen, um Kulturen anzulegen, jedoch waren in den Präparaten nur noch einzelne

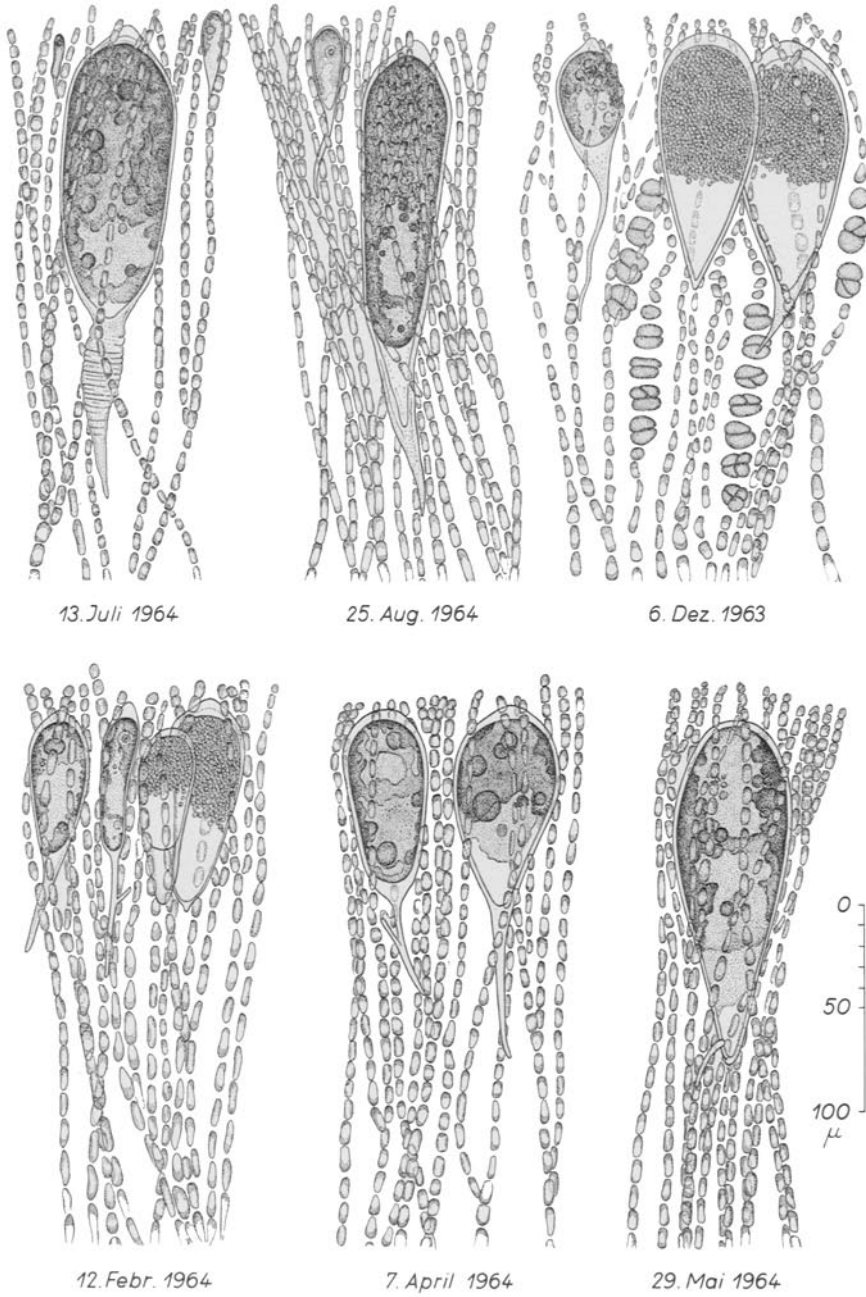


Abb. 4: *Spongomorpha aeruginosa*. Jahresrhythmus des Sporophyten im natürlichen Substrat: *Codium petrocelidis* in *Petrocelis Henedyi*

fertile Sporophyten zwischen vielen vegetativen anzutreffen. Diese wachsen in den Frühjahrsmonaten rasch heran und erreichen im Mai bis Juni ihre endgültige Größe. Im Sommer und Herbst sind die Endophyten reichlich mit Öltröpfchen und Stärke angefüllt. Zu Beginn des Winters wird die Mehrzahl der großen Zellen fertil; aus ihnen stammt die Masse der Schwärmer in meinen Dezember-Proben. Die im Februar reifen Sporophyten waren dagegen auffallend klein, oft nicht größer als die vielen gleichzeitig vorhandenen vegetativen Zellen. Daraus ist zu schließen, daß sie der Generation des Vorjahres angehören. Nur ein kleiner Teil dieser Generation wird bereits am Ende des Winters fertil, während die überwiegende Zahl der Zellen heranwächst und erst zu Beginn des folgenden Winters – also im Alter von etwa 1½ Jahren – zur Reife gelangt.

Die kleinsten Sporophyten wurden in dem Zeitraum der Beobachtungen am 7. Juli gefunden. Es waren ganz normale kleine *Codiolum*-Zellen, von denen viele bereits ihren nach abwärts gerichteten Sporn erkennen ließen. Entwicklungsstadien, wie sie JÓNSSON abbildet (1962, Fig. 17), wurden nicht gefunden. Nach seiner Darstellung dringt der junge Sporophyt zunächst mit Hilfe eines nach außen gerichteten Tubus in die Wirtspflanze ein. Später wird dieser Tubus rückgebildet, und dann erst soll sich der nach innen gerichtete Sporn an der Basis der Zelle ausbilden. Diese Umwandlung erfolgt, wie durch die Abbildung erläutert wird, an 40–50 μ großen Zellen.

In dem reichlichen Naturmaterial von Helgoland habe ich keine Stadien gefunden, die JÓNSSONS Vorstellungen stützen könnten, wie auch die Sporophyten im Kulturversuch keine Polaritätsumkehrung zeigen. Einzelheiten über das Zustandekommen der endophytischen Lebensweise von *Codiolum petrocelidis* werden sich durch direkte Beobachtungen an Naturmaterial schwerlich erkennen lassen. Ich nehme an, daß die Zygote ein wenig zwischen die Fäden der Wirtspflanze eindringt. Das dünne gegliederte Fädchen, das in den Kulturen die Endzelle mit dem Chromatophor trägt, wird unter natürlichen Verhältnissen vielleicht ganz kurz bleiben. Es könnte aber auch dazu dienen, die Dickenzunahme der Wirtspflanze so lange auszugleichen, bis die Endzelle genügend groß geworden ist, um ihr Wachstum selbständig mit dem der Wirtspflanze zu koordinieren. Wahrscheinlich steht auch die Ausbildung eines mehr oder weniger langen Sporns beziehungsweise sein Fehlen bei *Chlorochytrium inclusum* in Beziehung zur Beschaffenheit und zur Zuwachsrates des jeweiligen Substrats. Beobachtungen über den Jahreszyklus von *Chlorochytrium inclusum* konnte ich nicht durchführen, weil *Polyides rotundus* in Helgoland viel seltener und schwerer erreichbar ist als *Petrocelis Henedyi*.

Die Gametophyten von *Spongomorpha aeruginosa* haben bei Helgoland ihre Hauptentfaltung im Mai und Juni. Auf dem Felswatt an der Südwestseite der Insel findet man sie vorzugsweise in flachen Mulden zwischen sanft ansteigenden harten Sandsteinflächen, auf denen *Petrocelis Henedyi* wächst. Die Mulden liegen bei Niedrigwasser im allgemeinen trocken. Wenn bei auflaufendem Wasser die Gametangien entleert werden, so ist eine reichliche Infektion der *Petrocelis*-Krusten mit Zygoten sichergestellt und das massenhafte Vorkommen des Endophyten in *Petrocelis* wird leicht verständlich. Etwa 4 bis 6 Wochen nach der Reife der Gametophyten trifft man die Masse der jungen *Codiolum*-Zellen in ihrem Substrat an.

Vereinzelte Pflanzen von *Spongomorpha aeruginosa* kann man bereits im Januar und Februar sowie auch im August und September sammeln. Diese Exemplare findet

man zusammen mit *Acrosiphonia arcta* auf weichen Schichtflächen, die von den ausgedehnten Polstern der Wohnröhren von *Fabricia sabella* überzogen sind. Die hier vergesellschafteten Pflanzen entsprossen sicherlich Rhizomen, die ausdauernd in dem weichen Substrat kriechen. Auf diese Gametophyten dürften die nur vereinzelt, etwa im Dezember oder im Mai, in *Petrocelis* zu findenden kleinen Sporophyten zurückgehen. Der eigentliche Jahresrhythmus der Generationen ist durch die Reife des Sporophyten im Dezember bis Januar, des Gametophyten im Mai bis Juni bestimmt.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Durch wiederholte Versuchsserien während des Winters 1963/64 wurde bestätigt, daß *Chlorochytrium inclusum* und *Codiolum petrocelidis* Sporophyten von *Spongomorpha aeruginosa* sind.
2. Unter den ökologischen Gegebenheiten von Helgoland ist der jahreszeitliche Rhythmus der heteromorphen Generationen durch die Reife des Gametophyten im Mai bis Juni, des Sporophyten im Dezember bis Januar bestimmt.
3. Nur ein kleiner Teil der Sporophyten wird im Alter von etwa 8 Monaten fertil, die meisten benötigen etwa 18 Monate. Zu jeder Jahreszeit sind Endophyten in vegetativem Zustand vorhanden.

Für seine Hilfe, besonders die Anfertigung der Zeichnungen, danke ich meinem technischen Assistenten, Herrn Paul-Heinz SAHLING.

ZITIERTE LITERATUR

- FAN, K. C., 1959. Studies on the life histories of marine algae I. *Codiolum petrocelidis* and *Spongomorpha coalita*. *Bull. Torrey bot. Club* **86**, 1–12.
- HOEK, C. VAN DEN, 1963. Revision of the European species of *Cladophora*. Proefschrift. E. J. Brill, Leiden.
- JÓNSSON, S., 1958. Sur la structure cellulaire et la reproduction de *Codiolum petrocelidis* KUCK., Algue verte unicellulaire endophyte. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* **247**, 325–328.
- 1959a. L'existence de l'alternance hétéromorphe de générations entre l'*Acrosiphonia spinescens* KJELLM. et le *Codiolum petrocelidis* KUCK. *Ibid.* **248**, 835–837.
- 1959b. Le cycle de développement du *Spongomorpha lanosa* (ROTH) KÜTZ. et la nouvelle famille des Acrosiphoniacées. *Ibid.* **248**, 1565–1567.
- 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.
- KORNMANN, P., 1961. Über *Spongomorpha lanosa* und ihre Sporophytenformen. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **7**, 195–205.
- 1963. Die Ulotrichales, neu geordnet auf der Grundlage entwicklungsgeschichtlicher Befunde. *Phycologia* **3**, 60–68.