

Die heterogene Gattung *Gomontia*

I. Der sporangiale Anteil, *Codiolum polyrhizum*¹⁾

Von P e t e r K o r n m a n n

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland, List auf Sylt
(Mit 9 Abbildungen im Text)

Einleitung

1885 beschrieb LAGERHEIM eine in Muschelschalen lebende, weit verbreitete einzellige Grünalge, *Codiolum polyrhizum*. Sie ist, wie im folgenden gezeigt wird, die unselbständige Sporophytengeneration zu einem bisher nur in Kulturen nachgewiesenen Gametophyten. Mit diesem Ergebnis wird auch die systematische Stellung einer Chlorophyceae geklärt, die seit über 70 Jahren bekannt ist, aber wie kaum eine andere zu irrtümlichen Auffassungen Anlaß gab.

Von BORNET et FLAHAULT (1888, 1889) wurde *Codiolum polyrhizum* für das Sporangium einer fädigen, kalkbohrenden Grünalge gehalten, die sie *Gomontia* nannten. Diesen Irrtum hat KYLIN (1935) aufgeklärt. Ich habe die in den Abbildungen von BORNET et FLAHAULT (1889) dargestellte fädige Form schon öfter in Muschelschalen finden können und werde darüber in einer späteren Mitteilung berichten.

KYLIN (1935) gelangte in seinen Kulturversuchen zu dem Ergebnis, daß sich *Codiolum polyrhizum* vegetativ durch viergeißelige Zoosporen fortpflanze, aus denen sich unmittelbar wieder der einzellige, unregelmäßige Sporenbehälter bilde. Ich möchte die Möglichkeit nicht ausschließen, daß das von KYLIN untersuchte Material vielleicht einer selbständigen, ungeschlechtlich sich vermehrenden Form angehören könnte. Es darf jedoch nicht übersehen werden, daß seine Untersuchungsmethode nicht immer eine völlig einwandfreie Kontrolle erlaubte. KYLIN ging von einem in Nährlösung ausgelegten Schalenstück aus, das nach entsprechender Prüfung „nur *Gomontia*“ enthalten sollte. Erst nach etwa 2 Monaten erhielt er in dieser Kultur viergeißelige Schwärmer, aus denen sich die neue „*Gomontia*“-Generation entwickelte. Sie ist während der folgenden 6 Monate nicht fertil geworden.

Eigene Versuche

Ich begann meine Kulturen am 28. Januar 1958 mit wenigen Schwärmern, die sich 1¹/₄ Stunden nach dem Auslegen von Muschelschalen an der Lichtseite

¹⁾ Herrn Prof. Dr. Walter Ludorff zum 60. Geburtstag gewidmet.

eines Becherglases mit Seewasser angesammelt hatten. Neben anderen grünen und braunen Formen entwickelte sich auch eine kleine scheibenförmige Grünalge. Aus der Mitte der Zellscheibe erhob sich ein unregelmäßig gestalteter, aufrechter parenchymatischer Sproß mit deutlicher Außenmembran. Nach 4 Wochen wurden die Pflänzchen fertil: im Inneren des nunmehr sackartig gewordenen Sprosses wimmelte es von Schwärmern, die durch eine Öffnung in der Membran ins Freie gelangten. Ohne ihre Natur festzustellen, wurden die Schwärmer in Kultur genommen. Ich war sehr überrascht, als sich daraus eine Generation einzelliger Kugeln entwickelte, deren netzartiger Chromatophor und geschichtete Membran des Rhizoids sie unzweifelhaft als *Codiolium polyrhizum* auswies.

Als die Zellen etwa 4 Wochen alt und dicht mit dunkelgrünem Inhalt angefüllt waren, bildeten sich nur an wenigen Pflanzen dünnwandige, farblose Tuben aus (Abb. 1 A). Jede Zelle konnte einen oder mehrere solcher Fortsätze tragen, von denen dann einer im allgemeinen in unmittelbarer Nähe des Rhizoids entstand. Nach weiteren 10 Tagen war die erste Zelle reif geworden und entleerte sich durch eine Öffnung am Ende des Tubus; im ganzen schwärmten während der folgenden 11 Tage insgesamt 7 oder 8 Zellen aus, während eine Anzahl weiterer Sporangien nicht entleert wurden.

Das Ausschwärmen fand in den Morgenstunden statt, und es gelang mir mehrere Male, die in großer Zahl lebhaft in den Zellen herumschwimmenden Schwärmer zu beobachten und zu untersuchen. Sie waren viergeißelig, in einem Falle ziemlich einheitlich etwa 7μ lang und $4-5\mu$ breit (Abb. 1 B), in einem anderen Falle hatten die bereits zur Ruhe gekommenen Schwärmer eine Länge von $8-9\mu$.

Die Zoosporen verteilten sich über die Bodenfläche der Petrischale, kamen rasch zur Ruhe und keimten bald aus. Schon nach 2 Tagen hatten sich langgestreckte Zellen mit wandständigem Chromatophor und deutlichem Pyrenoid gebildet, nach 4 Tagen waren sie zu 2- bis 3zelligen Fäden herangewachsen, die sich nach 8 Tagen zu kleinen Zellkomplexen entwickelten (Abb. 2). Die Pflänz-

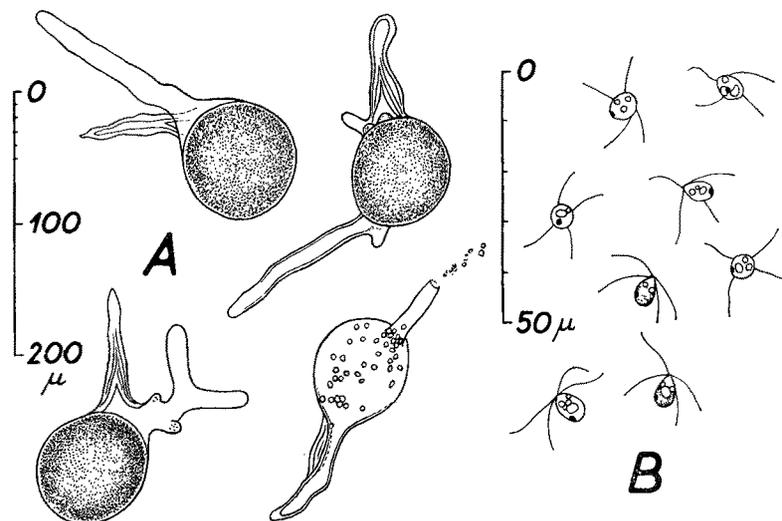


Abb. 1. *Codiolum polyrhizum* aus Kultur, etwa 4 Wochen alt.
A Reife bzw. ausgeschwärmte Sporangien mit Entleerungstabus. B Zoosporen.

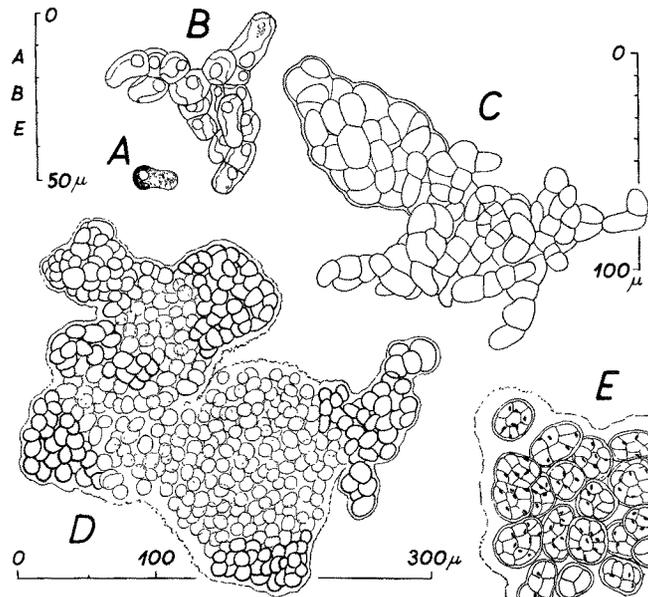


Abb. 2. Entwicklung des Gametophyten.

A—C Pflänzchen 2 bzw. 8 und 15 Tage alt. *D* Teilweise fertilisierter Gametophyt, 24 Tage alt. Die stärker konturierten Zellen sind noch vegetativ. *E* Ausschnitt aus dem fertilen Thallus mit reifen Gametangien.

chen hafteten dieses Mal nicht auf der Unterlage und es bildeten sich keine Zellscheiben, sondern unregelmäßige parenchymatische Zellkomplexe aus, die bereits im Alter von 15 Tagen eine einheitliche dickere Außenmembran erkennen ließen. Nach 3 Wochen begann die Fertilisierung; sie erstreckte sich über größere Teile des Thallus, wie in Abb. 2 *D* an einem leicht gequetschten Präparat veranschaulicht wird. Während an einzelnen Stellen des Thallus die Zellen noch vegetativ und frischgrün waren (in der Figur stärker konturiert), enthielten sie in anderen Teilen Schwärmer mit deutlichen Augenflecken (Abb. 2 *E*). Die fertilisierten Teile fielen schon bei schwacher Vergrößerung durch ihre gelblich-grüne Färbung auf.

Der Schwärmeraustritt war viel geringer, als dies auf Grund der ersten Beobachtung zu erwarten war. Zwar wurden aus jedem Thallus einzelne Schwärmer entlassen, die sich in unmittelbarer Nähe der Mutterpflanzen festsetzten und zur Sporophytengeneration entwickelten. Die überwiegende Mehrzahl der Schwärmer keimte jedoch innerhalb der gemeinsamen Hülle aus, die dabei gesprengt wurde, so daß dichte traubenartige Gebilde aus kugeligen Zellen entstanden (Abb. 3).

Erst 14 Tage später ergaben die inzwischen reif gewordenen Thallusteile einen reichlichen Schwärmeraustritt, der Beobachtungen über die Natur der Schwärmer ermöglichte. Die Schwärmer waren zweigeißelig und positiv phototaktisch. Sie vereinigten sich zu meist deutlich anisogamen Pärchen, die sich vom Licht abwandten. Die Größe der Gameten lag zwischen 6 und 9 µ, wobei man aber die Länge nicht als Geschlechtsmerkmal werten darf, denn es kamen Pärchen aus kleinen wie aus großen oder aus recht unterschiedlichen Partnern vor (Abb. 4). Die Verschmelzung erfolgte nur sehr langsam; selbst nach längerem

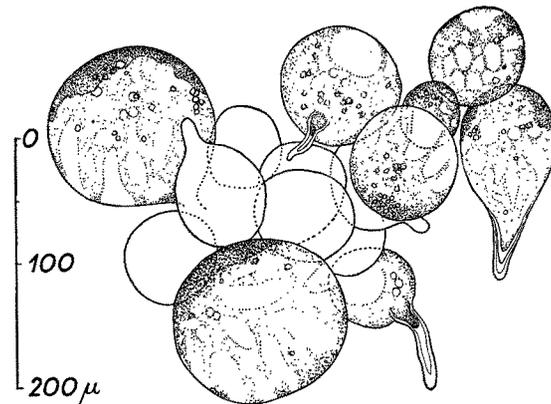


Abb. 3. Teil eines aus nicht freigewordenen Gameten entstandenen Sporophyten-Haufens.

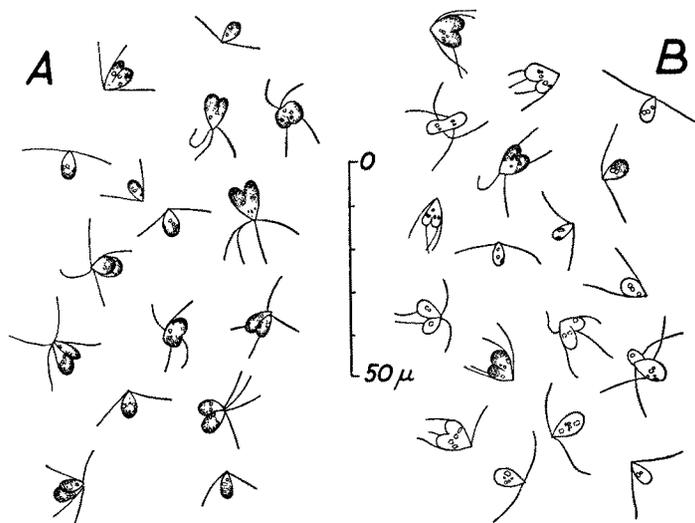


Abb. 4. Gameten und Kopulanten, *A* aus einer Einzelpflanze, *B* aus einem Gemisch der Gameten vieler Gametophyten.

Umherschwimmen und dem Festsetzen waren die Partner im allgemeinen noch klar zu erkennen.

Die Gametophyten erwiesen sich als monözisch. Von 24 in hängende Tropfen gebrachten Einzelpflanzen lieferten 19 Gameten. In allen Fällen wurden — mitunter an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen — Kopulationen beobachtet.

Ob die Gameten sich auch ohne Verschmelzung entwickeln können, läßt sich infolge der Monözie nur schwer feststellen. Nach meinen Beobachtungen ist eine parthenogenetische Entwicklung unwahrscheinlich; es entstanden am Lichtrand nur wenige Pflanzen, vielleicht aus dort zur Ruhe gekommenen Zygoten.

Die jungen Sporophyten entwickelten sich sehr schnell (Abb. 5). Schon nach einem Tage sind langgestreckte Keimlinge vorhanden, der Chromatophor ist in das freie Ende gewandert, während sich das festhaftende Ende zu einem kleinen Scheibchen verbreitert. Das Kopfende schwillt keulig an, und nach wenigen

Tagen sieht man mehrere Pyrenoide in dem durchbrochenen Chromatophor. 10 Tage alte Keimlinge haben zum Teil schon Rhizoid mit deutlicher Membranschichtung; in Größe und Form variieren die Zellen erheblich. Mit zunehmendem Alter wird der Chromatophor dichter und die Zelle füllt sich mit dunklem Inhalt an. Wie sich unter natürlichen Bedingungen die dünnwandige Kuppe der Zelle immer tiefer in das Substrat einsenkt, so wächst auch die freiliegende Zelle apikal auf einem ungewöhnlich verlängerten Rhizoid, dessen Membranschichten tütenartig ineinanderstecken (Abb. 5 F).

Es sei nochmals ausdrücklich darauf hingewiesen, daß in meinen Kulturen nur ganz wenige Sporophyten fertil geworden sind. In vielen Kulturschalen mit Hunderten von Zellen wurden niemals Schwärmer erhalten. Es gelang auch nicht, durch Änderung der äußeren Bedingungen die Bildung von Schwärmern auszulösen. Ein zweites Ausgangsmaterial, das aus einer am 11. April 1958 gesammelten *Cardium*-Schale stammt, lieferte 32 Sporophyten. An mehreren bildeten sich Anfang Juni Entleerungstuben. Zwei dieser Zellen schwärmten Mitte Juli aus, und es entwickelte sich in gleicher Weise die Gametophyten-generation.

Der Lebenszyklus der Alge konnte bisher dreimal hintereinander lückenlos im Kulturversuch beobachtet werden. Ich benutzte daher die Gelegenheit, die Schwärmer auch auf Muschelschalen anzusiedeln und die Entwicklung der Generationen auf dem natürlichen Substrat zu untersuchen. Die Gametophyten entwickelten sich auf Kalkschalen größtenteils zu Zellscheiben, die aus radial verwachsenen Fäden zusammengeschlossen sind (Abb. 6 A und 8 C). Diese Scheiben wurden in ihrem zentralen Bezirk durch tangentielle Teilungen mehrschichtig. Im Alter von etwa 3 Wochen begann die Fertilisierung, die sich auf alle

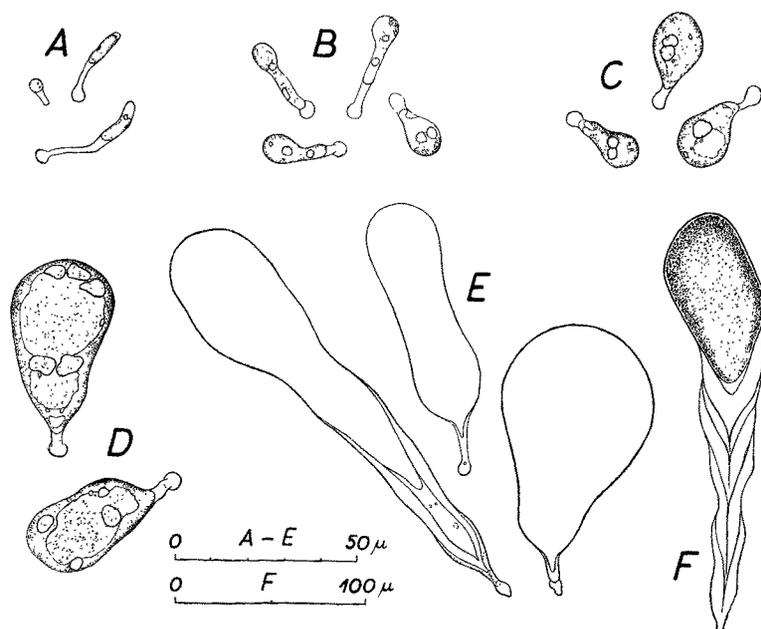


Abb. 5. Entwicklung des Sporophyten. A Keimungsstadien. B—E im Alter von 3, 5, 8 und 10 Tagen. F 4 Wochen alte Pflanze, das Rhizoid mit mehreren Membranschichten.

Zellen mit Ausnahme einer ringförmigen Randzone erstreckte (Abb. 6 *B*). Die Zellen kugelten sich gegeneinander ab, zugleich verquollen die Membranen, so daß die vorher flach linsenförmigen Thalli mehr oder weniger halbkugelig wurden, wie es die Aufnahme zweier am Rande einer Muschelschale wachsender Gametophyten zeigt (Abb. 8 *D*). Man erkennt deutlich eine dicke Außenhülle. Der halbkugelige fertile Thallus ist palmellenartig von den Gametangien erfüllt. Die Gameten werden durch Verquellen der Membrankuppe und teilweise Auflösung der Gametangienwände frei, nicht selten sieht man sie noch im Inneren der Blase herumschwimmen, bevor sie ins Freie gelangen. Gelegentlich werden auch einzelne Gametangien aus der Öffnung in der Membrankuppe herausgepreßt. Die zunächst noch vegetativ gebliebenen Randzellen der Gametophyten wurden später ebenfalls fertil, so daß schließlich der gesamte Thallus in Gametangien umgewandelt wurde.

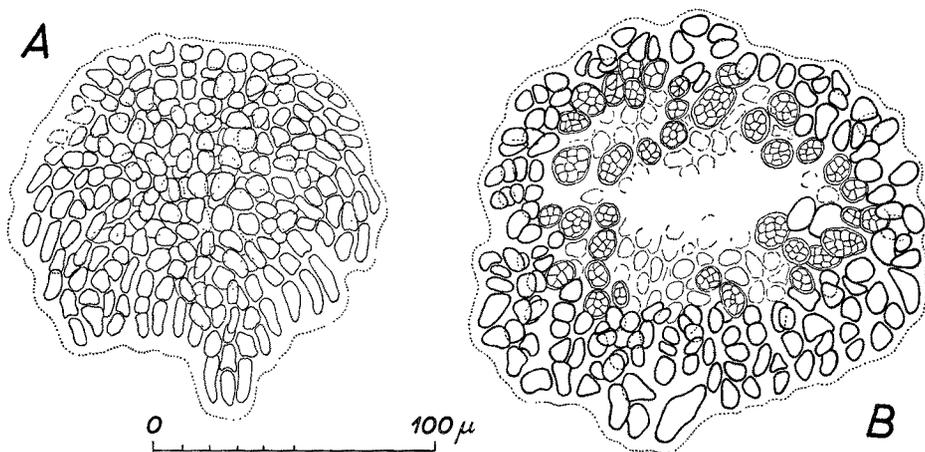


Abb. 6. Auf Muschelschalen kultivierte Gametophyten.
A 20 Tage alt. *B* 26 Tage alt, fertil, mit einer ringförmigen Zone vegetativer Zellen.

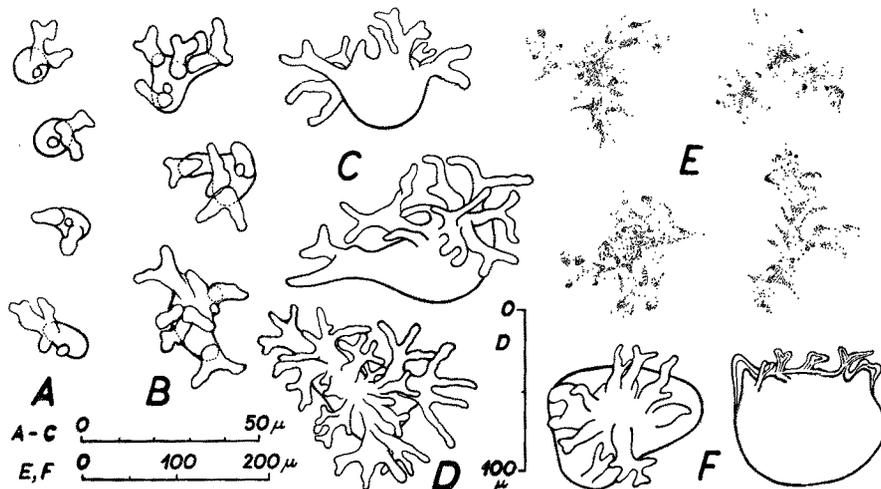


Abb. 7. In Muschelschalen kultivierte Sporophyten, *A—E* lebend.
A—D im Alter von 5, 8, 12 und 19 Tagen. *E, F* 8 Wochen alt, die gleichen Zellen in der Aufsicht und nach dem Entkalken.

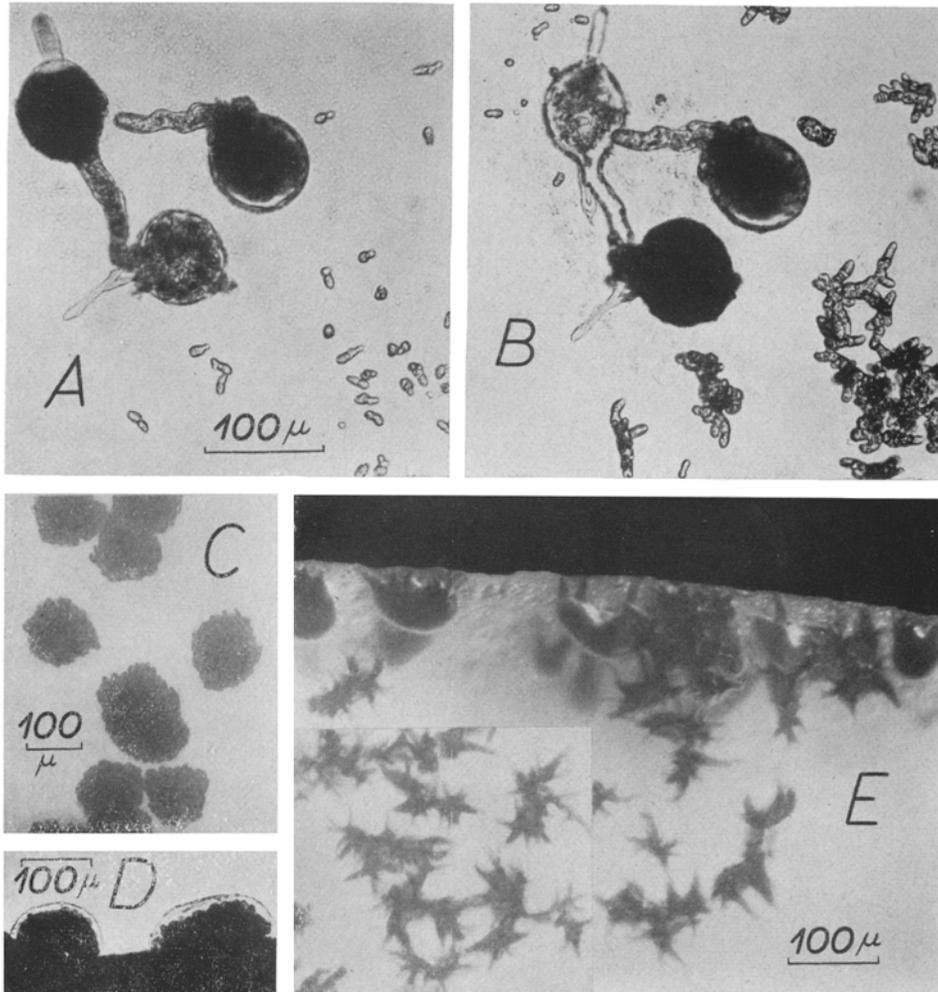


Abb. 8. *A* Das Sporangium oben links ist reif. Die Keimlinge sind 4 Tage alt. Sie stammen aus dem unteren Sporangium, in dem eine Anzahl Schwärmer zurückgeblieben und ausgekeimt sind. *B* Der gleiche Bildausschnitt 4 Tage später. Das Sporangium oben links hat sich inzwischen entleert, aus den Schwärmern sind die kleinen Keimlinge hervorgegangen. Das untere Sporangium ist durch die kräftig herangewachsenen jungen Gametophyten völlig undurchsichtig geworden. *C, D* Vor der Reife stehende Gametophyten auf Kalkschalen in der Aufsicht und im Profil an der Kante des Substrats. *E* Etwa 23 Tage alte Sporophyten in einem dünnen Muschelschalen-Bruchstück wachsend. In der Aufsicht erscheinen sie als unregelmäßig-sternförmige Figuren, während die Form des Zellkörpers an den von der Kante in das Substrat eindringenden Sporophyten deutlich wird. Unten links: eine leere Fläche des Bildes ist durch einen bei gleicher Optik aufgenommenen Ausschnitt ausgefüllt.

Die auf Muschelschalen keimenden Zygoten entwickeln sich zum Teil ebenso wie auf dem Boden der Glasschalen zu kugeligen Blasen, oder sie bohren sich in das Substrat ein, was auch KYLIN (1935) bereits festgestellt hat. Er teilt jedoch keine Einzelheiten über diesen Vorgang mit, und seine Darstellung auf S. 3 vermittelt kein richtiges Bild von dem Eindringen der Zellen in das Substrat und von der Entstehung der Rhizoiden. Schon im Alter von 4 bis 5 Tagen erkennt man an den jungen Sporophyten die Ausbildung unregelmäßiger Rhizoiden

(Abb. 7 A). Der Protoplast erfüllt die ganze Zelle samt ihrer Fortsätze. Nach 12 Tagen erreicht der Rhizoidenkranz schon einen Durchmesser von 50—60 μ und breitet sich auf der Oberfläche der Muschelschale aus, während der zentrale Teil der Zelle sich sackartig in das Substrat einsenkt (Abb. 7 C). Noch immer wachsen die Rhizoiden weiter, bis der Durchmesser der sternförmigen Figur auf der Oberfläche etwa 150—200 μ erreicht hat. Dazu werden 3—4 Wochen benötigt. Zugleich aber vergrößert sich der in die Kalkschale eingedrungene Zellkörper und bohrt sich tiefer ein. Dieses Stadium zeigt Abb. 8 E, die Aufnahme eines sehr dünnen, von dem Sporophyten besiedelten Schalenstückchens. In der Aufsicht auf die Fläche sieht man den unregelmäßig-sternförmigen Rhizoidenkranz, während die von der dünnen Kante aus eingedrungenen Zellen im optischen Schnitt in ihrer natürlichen Lagerung zu sehen sind. Später wird die sternförmige Figur auf der Oberfläche undeutlich; die Zelle hat sich so tief in den Kalk eingesenkt, daß man sie nur noch als schwachen Schatten erkennt, deutlich sind jetzt nur noch die als Punkte erscheinenden, unregelmäßig verteilten Enden der inzwischen senkrecht in dem Substrat verlaufenden Rhizoiden (Abb. 7 E, F). Obwohl sich im Inneren der Kalkschale der Zellkörper zu einer ansehnlichen Größe entwickelt, beschränkt sich die Zerstörung der Schalenoberfläche auf einige schmale Furchen, die großenteils von den senkrecht stehenden Rhizoiden ausgefüllt werden. Aus ihnen zieht sich der Protoplast bei der Ausbildung der Membranschichten immer mehr zurück, so daß ältere im Kalk eingesenkte Zellen kaum noch erkennbar sind.

Der Habitus der Sporophyten kann durch die Ausgestaltung der Rhizoiden recht verschiedenartig sein. Abb. 9 zeigt Zellen, die zwar in der gleichen Kulturschale, aber auf zwei verschiedenen Muschelschalenstückchen wuchsen. Reichlich verzweigten Rhizoiden mit langen, dünnen Enden stehen wenig verzweigte, gedrungene Rhizoiden gegenüber. Die Gestalt der Zelle hängt also ganz offenbar sehr von der Beschaffenheit des Substrats ab. Es ist vielleicht nicht ausgeschlossen, daß auch in der Natur unter besonderen Bedingungen die Zellen auf

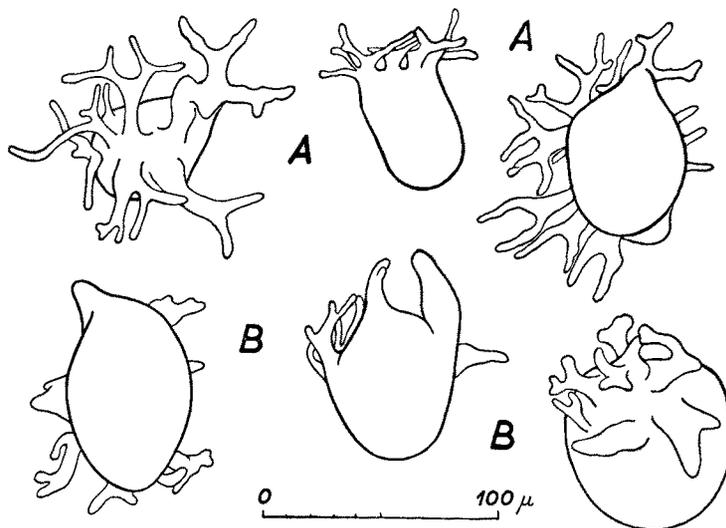


Abb. 9. *Codiolum polyrhizum* aus verschiedenen Muschelschalen. A mit dünnen, stark verzweigten Rhizoiden, B mit gedrunghenen Rhizoiden.

dem Substrat wachsen und dann nur ein einzelnes Rhizoid ausgebildet wird. Der in den Kulturen erzielte Formenreichtum läßt es mir daher als bedenklich erscheinen, die morphologische Ausprägung der Rhizoiden zur Unterscheidung von Arten zu verwerten, wie SETCHELL and GARDNER (1920) das getan haben.

Die ältesten meiner in Kalkschalen wachsenden Sporophyten waren bei Abschluß des Manuskriptes etwa 10 Wochen alt und hatten noch nicht fruktifiziert. In der Literatur wird angegeben, daß *Codiolum polyrhizum* sich auch durch Aplanosporen vermehren könne. Ich habe diese Art der Fortpflanzung weder in Präparaten entkalkter Muschelschalen aus der Natur noch in meinen Kulturversuchen feststellen können. Unerklärlich ist mir auch das abweichende Ergebnis der Kulturversuche KYLINS, sofern es sich nicht noch auf genetische Verschiedenheiten des Untersuchungsmaterials zurückführen läßt.

S c h l u ß b e t r a c h t u n g

Mit der Kenntnis des Lebenszyklus einer Art, zu der *Codiolum polyrhizum* Lagerh. als Sporophyt gehört, klärt sich ihre systematische Stellung und werden einige nomenklatorische Änderungen notwendig. Der Gattungsname *Gomontia* Bornet et Flahault kann unter keinen Umständen beibehalten werden, weil die Beschreibung Bestandteile zweier ganz verschiedener Arten vereinigt. Der Irrtum der französischen Algologen wurde erst 1935 von KYLIN erkannt. Vorher war aber die Gattung *Gomontia* um eine größere Anzahl von Arten bereichert worden. SETCHELL and GARDNER (1920) glaubten Unterschiede des Materials von LAGERHEIM gegenüber dem der französischen Autoren erkannt zu haben und nannten die von BORNET et FLAHAULT beschriebene Art *Gomontia bornetii*. Sie beschrieben außerdem zwei neue Arten, die jeweils einen fädigen und einen sporangialen Anteil enthalten sollten. Ob die morphologischen Unterschiede der Sporangien bei den verschiedenen „*Gomontia*“-Arten zu einer Trennung berechtigen, ist schon früher angezweifelt worden (PRINTZ 1926, KYLIN); die in meinen Kulturversuchen erzielte Mannigfaltigkeit macht es unwahrscheinlich.

Die Gattung *Gomontia* wurde zum Sammelbecken für eine ganze Reihe von Formen, die sicherlich nichts miteinander zu tun haben. So führte man ihr Arten der Gattung *Foreliella* und *Gongrosira* zu, und auch eine von HARIOT als *Siphonocladus voluticola* beschriebene fädige kalkbohrende Alge fand ihren Platz in dieser Gattung (siehe die ausführliche Zusammenstellung bei v. PIA 1937). Alle diese Arten müssen bis zu einer Klärung zunächst wieder den ursprünglichen Gattungen zufallen.

Die Morphologie des Gametophyten weist der Alge endlich die systematische Stellung wenigstens im großen Rahmen zu. Sie gehört in die Ordnung der Ulotrichales. Die Aufstellung einer eigenen Familie wird notwendig sein, denn aus der einzigen Familie mit einzelliger sporophytischer Phase, den Monostromaceen, schließt sie die Morphologie des Gametophyten aus. Eine weitere Eingliederung möchte ich mir vorbehalten, solange der Gametophyt nur aus Kulturmaterial bekannt ist. Einige Beobachtungen lassen mich vermuten, daß der Gametophyt in der Natur auch in Kalkschalen einzudringen vermag. Ich möchte daher versuchen, ihn auf seinem natürlichen Substrat aufzufinden bzw. ihn vielleicht unter natürlichen Lebensbedingungen, d. h. im freien Meere, zu kultivieren.

Nachdem *Codiolum polyrhizum* als nicht selbständige Generation erkannt ist, scheidet eine weitere Art aus einer Gattung aus, deren typischer Vertreter, *C. gregarium*, als Sporophyt in den Entwicklungszyklus von *Urospora penicilliformis* gehört (JORDE 1933). *Codiolum petrocelidis* stellt das entsprechende Stadium in der Entwicklung von *Spongomorpha coalita* (Rupr.) Collins dar (FAN 1957).

Meinem technischen Assistenten, Herrn P. H. Sahling, danke ich für die Fertigung der Figuren.

Zusammenfassung

Codiolum polyrhizum Lagerh. ist der einzellige Sporophyt im Lebenszyklus einer Art, deren Gametophyt bisher nur aus Kulturen bekannt ist. Dieser bildet auf Muschelschalen kleine Zellscheiben, die in der Mitte mehrschichtig werden. Nicht am Substrat angeheftet wächst er zu unregelmäßigen parenchymatischen Zellhaufen heran, die bei der Fertilisierung vollständig in Gametangien umgewandelt werden. Der Gametophyt ist monözisch, die Kopulation schwach anisogam.

Die Alge ist in eine neu aufzustellende Familie der Ulotrichales einzugliedern.

Auf die notwendigen Berichtigungen in der Nomenklatur wird hingewiesen.

Literaturverzeichnis

- B o r n e t, E. et F l a h a u l t, Ch. (1888): Note sur deux nouveaux genres d'algues perforantes. Journ. de Bot. **2**.
 — (1889): Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des mollusques. Bull. Soc. bot. de France **36**.
 F a n, K. C. (1957): Observations on the Life History of *Codiolum petrocelidis*. Phycol. News Bull. **10**.
 J o r d e, I. (1933): Untersuchungen über den Lebenszyklus von *Urospora* Aresch. und *Codiolum* A. Braun. Nyt mag. for naturvidensk. **73**.
 K y l i n, H. (1935): Über einige kalkbohrende Chlorophyceen. Fysiogr. Sällsk. Förhandl. **5**.
 L a g e r h e i m, G. (1885): *Codiolum polyrhizum* n. sp. Öfversigt Vet.-Akad. Förhandl.
 P i a, J. v. (1937): Die kalklösenden Thallophyten. Arch. Hydrobiol. **31**.
 P r i n t z, H. (1926): Die Algenvegetation des Trondhjemsfjordes. Norske Vidensk.-Akad. Skrifter, I. Matem.-Naturv. Klasse.
 S e t c h e l l, W. A. and G a r d n e r, N. L. (1920): Phycological contributions. I. Univ. Calif. Publ. Bot. **7**.

Nachtrag

Beide Generationen haben während der fünf Monate seit Abschluß des Manuskriptes wiederholt und reichlich fruktifiziert. Die in Kalkschalen eingebohrten Sporophyten bilden ebenso wie die freiwachsenden einen Entleerungstubus, der sich zwischen den Rhizoiden über die Oberfläche des Substrats erhebt.

Alle Versuche, den Gametophyten in Muschelschalen vom Strand aufzufinden, verliefen bisher ergebnislos. In zahlreichen Kulturen mit Schwärmern aus grünbewachsenen Muschelschalen erhielt ich im Oktober und November keine der beiden Generationen.