

Zur Analyse des Wachstums und des Aufbaus von *Acrosiphonia*

PETER KÖRNMANN

Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation, Helgoland

ABSTRACT: On the analysis of growth and structure of *Acrosiphonia*. *Acrosiphonia* cultures proved to be very suitable for observations on growth and structure in this alga. Only the apical cells of the branched monosiphonous filamentous alga increase in length, and it is easy to measure their growth. Growth-rate of an apical cell depends on the one hand on its size and location in the branching system and on the other on the conditions of the experiment. The length at which an apical cell divides is also dependent upon these factors. Under defined conditions mitosis and cell division occur synchronously. Nuclear phases were coordinated to the externally visible division process. A well-regulated chain of processes in the dividing apical and the branching subapical cells leads to a regularly-shaped acrosiphonian plant, in which the size of each cell is determined by its topographical location in the plant system. Under different culture conditions and in nature, *Acrosiphonia* exhibits a similar structural variability. Such comparisons give us an idea of the formative influences of ecological factors in the object under investigation.

EINLEITUNG

Wie in entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen bereits gezeigt wurde, lassen sich die *Acrosiphonia*-Arten leicht kultivieren. Damit wurde ein Weg gewiesen, ihre Taxonomie auf der lückenlosen Kenntnis des Lebenszyklus neu aufzubauen. Zahlreiche Arten sind in der herkömmlichen Weise nach morphologischen Merkmalen beschrieben worden. Ob sie selbständige Taxa oder nur Formen weniger, unter den Umwelteinflüssen variierender Arten sind, läßt sich im Kulturexperiment objektiv durch vergleichende Prüfungen feststellen. Mit dieser Methode wurden die bei Helgoland vorkommenden *Acrosiphonia*-Arten untersucht (KÖRNMANN 1962, 1964, 1965) und damit ein Ausgangspunkt für ein entsprechendes Studium der Formen anderer Küstenabschnitte geschaffen.

Die mehrjährige Beschäftigung mit *Acrosiphonia*-Kulturen gab Gelegenheit, zahlreiche Beobachtungen über Erscheinungen des Wachstums und der Gestaltung dieses Objekts zu machen, über die hier berichtet werden soll. Das Wachstum der reichverzweigten Alge ist auf die Spitzenzellen der monosiphonen Fäden beschränkt; der Zuwachs dieser großen Zellen läßt sich mikroskopisch messen oder photographisch registrieren. Äußere und innere Einflüsse bestimmen die Wachstumsgeschwindigkeit und zugleich die Länge der Apikalzelle, bei der sie sich teilt. Zell- und Kernteilung lassen

sich durch entsprechende Wahl der Versuchsbedingungen synchronisieren. Der geregelte Ablauf des Wachstums und der Verzweigung führt zu dem ganz regelmäßigen Aufbau des *Acrosiphonia*-Thallus, in dem die Dimensionen jeder einzelnen Zelle gemäß ihrer topographischen Stellung in dem System bestimmt sind. Unter verschiedenen Kulturbedingungen zeigt *Acrosiphonia* eine ähnliche Variabilität wie am natürlichen Standort. Solche Vergleiche geben uns Einblick in die formative Wirkung ökologischer Faktoren auf das Versuchsobjekt.

MATERIAL UND METHODE

Als Untersuchungsobjekt diente die Art, die ich in einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung (1964) als *Acrosiphonia arcta* bezeichnet hatte. Über die Problematik der Nomenklatur wurde 1965 berichtet und zur vorläufigen Kennzeichnung dieses einzigen bisher in der Gattung bekannt gewordenen monözischen Diplonten die Bezeichnung *Acrosiphonia* Form *A* gewählt, unter der ich sie auch hier führe. Die Einheitlichkeit des Untersuchungsmaterials wurde durch Verwendung einer Klonkultur gewährleistet.

Als Kulturmedium wurde Erdschreiberlösung mit 25 cm³ Erdextrakt im Liter Flüssigkeit benutzt. Als Lichtquelle diente eine Tageslicht-Leuchtstoffröhre (40 Watt); zur Variation der Beleuchtungsstärke wurden die Kulturen in verschiedenem Abstand von der Lampe aufgestellt. Außer der Lichtstärke und -rhythmik wurde die Temperatur in den wenigen Versuchsreihen variiert, an denen hier die Brauchbarkeit der Methode und ihre Anwendungsmöglichkeit gezeigt werden soll.

Die Versuchspflanzen wurden unter Verwendung eines Okularmikrometers ein- oder zweimal täglich skizziert. Die so erhaltenen Bildreihen geben den Wachstumsverlauf und den morphologischen Aufbau des Objektes anschaulich wieder und lassen sich zu ihrer Analyse auswerten.

Zum Studium der Zell- und Kernteilung wurden die Pflanzen in bestimmten Intervallen – stündlich oder auch kürzer – fotografiert und unmittelbar danach für die zytologische Untersuchung fixiert. Dadurch war es möglich, den äußerlich sichtbaren Stadien des Teilungsablaufes die entsprechenden karyologischen Phasen zuzuordnen. Ich möchte an dieser Stelle meinem technischen Assistenten, Herrn P.-H. SAHLING, meinen besonderen Dank für seine Mitarbeit aussprechen. In seinen zahlreichen Versuchen hat sich die Kernfärbung mit Eisenhämatoxylin nach HANSEN – fixiert wurde in sehr verdünnter Chromessigsäure – als zweckmäßig erwiesen. Die gefärbten Pflanzen wurden auf Objektträger in verdünntes Glycerin gebracht und die Präparate nach dem Verdunsten des Wassers verschlossen. Auch die Photos und die zytologischen Zeichnungen verdanke ich Herrn SAHLINGS Fertigkeit.

DAS WACHSTUM BEI 15° C

Abbildung 1 zeigt das Wachstum einer Pflanze bei Bedingungen, unter denen nach meinen Erfahrungen Algenkulturen gut gedeihen. Bei konstanter Temperatur von

15° C erhalten die Pflanzen täglich 14 Stunden Licht. Der Abstand von der Leuchtstoffröhre beträgt 30 bis 35 cm. Schon ein Überblick über die aufeinanderfolgenden Bilder läßt die völlige Regelmäßigkeit des Wachstums und Aufbaus der Pflanze erkennen. Hauptachse und Zweige verlängern sich in gesetzmäßiger Ordnung. Jede Spitzenzelle wächst mit der ihrem Rang in dem System entsprechenden Geschwindigkeit. Gegen 22 Uhr ist in fast allen Spitzenzellen die Teilung eingeleitet.

Zur näheren Analyse des Wachstumsverlaufes sollen die beiden Bildfolgen der Abbildung 2 dienen. Sie zeigen die Regeneration einer Pflanze aus einer einzelnen abgetrennten Spitzenzelle. In der oberen Reihe stammte diese von einem kräftig wach-

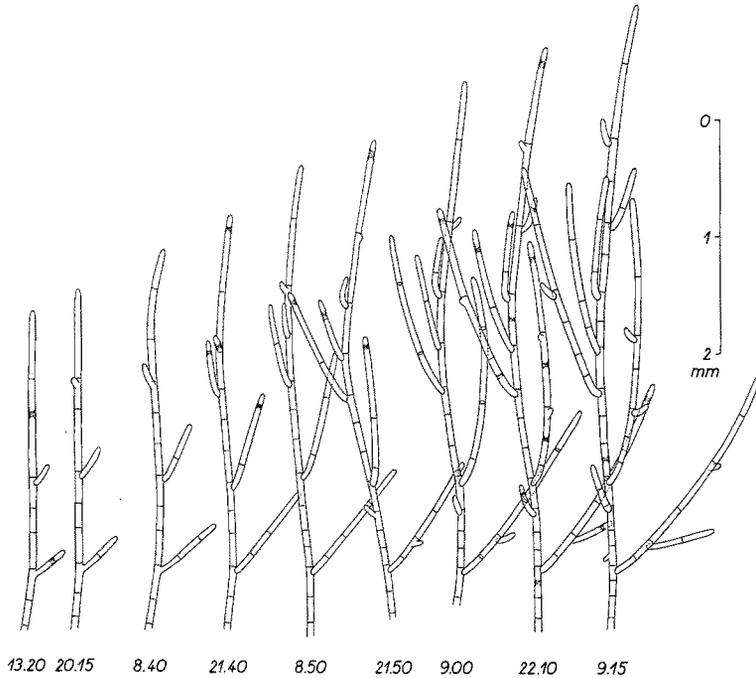


Abb. 1: *Acrosiphonia* Form A. Wachstumsverlauf in halbtägigen Intervallen. 15° C, 14stündige Belichtung

senden Hauptfaden (*a*), während die Pflanze in der unteren Reihe aus der kurzen und dünnen Spitzenzelle eines Seitenzweiges der gleichen Pflanze entstand (*a'*). Die abgeschnittenen Endzellen wachsen ganz normal weiter, so daß ihre Teilung wie bei den Spitzenzellen der Ausgangspflanze noch am späten Abend erfolgt. Mit etwa gleichbleibender Geschwindigkeit strecken sich die neuen Spitzenzellen und stehen 24 Stunden später wieder vor der Teilung (*b*, *b'*). Das Pflänzchen bei *b* ist inzwischen vierzellig geworden; im Laufe des Tages hat seine Subapikalzelle in ihrem oberen Drittel eine Zweiganlage und eine Querwand gebildet, die in der Zeichnung um 9.15 Uhr noch nicht zu sehen sind. Der in der zerschnittenen Zelle verbliebene Rest des Protoplasten, der zunächst ganz von der Wand gelöst und zusammengefließen war, hatte sich während der Nacht bereits geschlossen und zu einer wachstumsfähigen Zelle

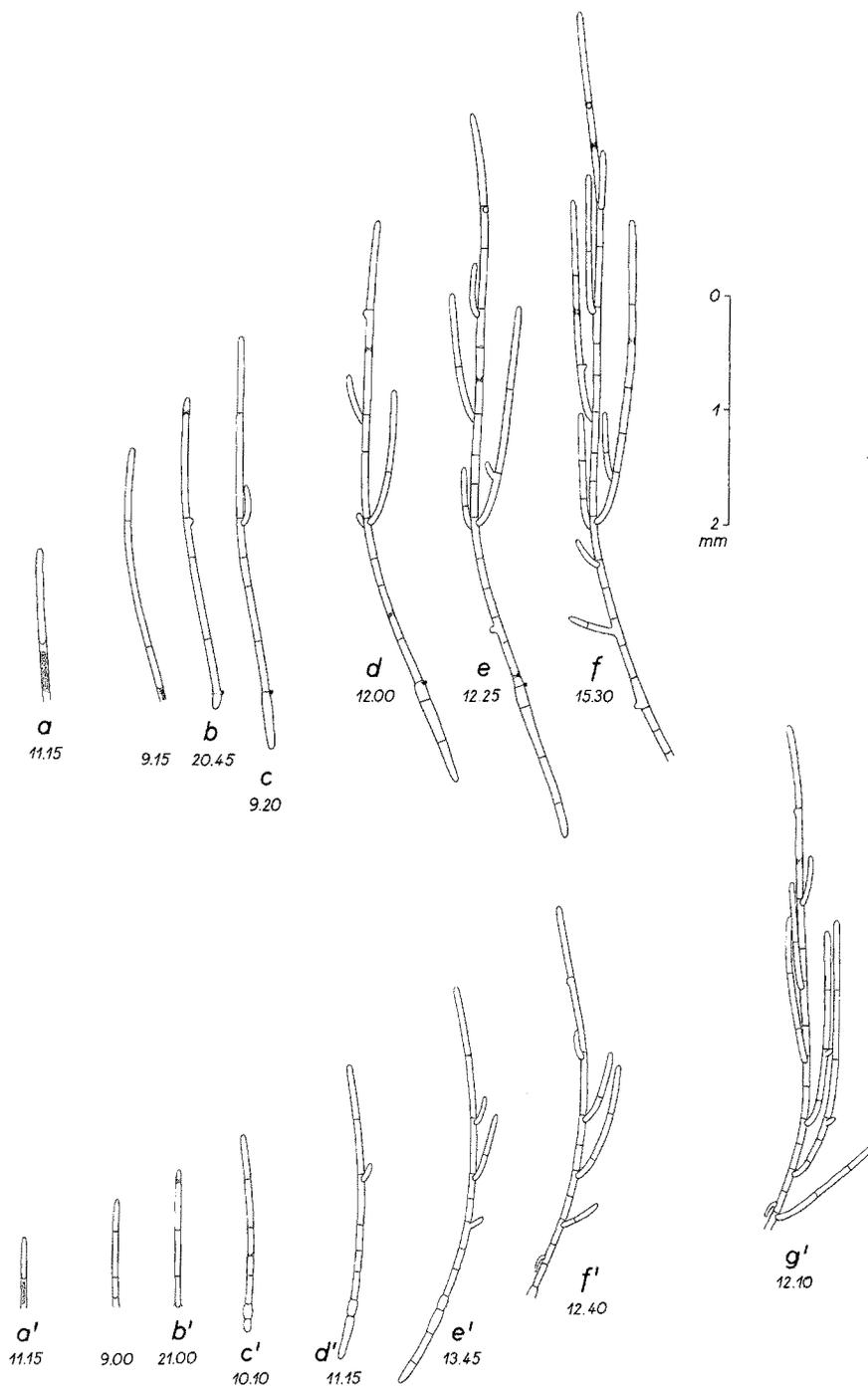


Abb. 2: *Acrosiphonia* Form A. Regeneration aus Apikalzellen verschiedener Größe. 15° C, 14stündige Belichtung. Nähere Erklärung im Text

regeneriert. Sie ist im Laufe des Tages aus der Membranhülle der zerschnittenen Zelle herausgetreten; aus ihr entwickelt sich ein kräftiges Rhizoid.

Der aufrechte Teil des Achsenfadens nimmt täglich um die Länge einer Zelle zu, in vorliegendem Beispiel sind dies etwa 900 μ . Ganz regelmäßig wiederholt die jeweilige Subapikalzelle ihre Verzweigung und Querwandbildung. Die Seitenzweige wachsen kräftig heran, jeweils am Abend des zweiten Tages werden sie zweizellig. Die täglichen Zuwachswerte der Seitenzweige sind geringer als die der Hauptachse. In der weiteren Entwicklung verlangsamt die Hauptachse ihr Wachstum, die Seitenzweige werden dominant, bis auch sie die Führung an ihre jeweiligen Tochterzweige abgeben. Auf diese Weise entsteht die büschelige Wuchsform der *Acrosiphonia*-Pflanze.

Wachstumsgeschwindigkeit und Größe der Apikalzellen sind einander zugeordnet, sie werden durch ihre topographische Stellung in dem Verzweigungssystem bestimmt. Dies zeigt in eindrucksvoller Weise ein Vergleich der beiden Bildserien in Abbildung 2. In der unteren Reihe stammte die Spitzenzelle von einem Seitenzweig und war bei Beginn des Versuchs 370 μ lang. Ihre Regeneration verläuft in ähnlicher Weise wie sie oben bereits eingehend beschrieben wurde, jedoch besteht die junge Pflanze am Abend des zweiten Tages nur aus drei Zellen (*b'*), die sehr viel kleiner sind als die der gleichalten Pflanze in der oberen Reihe. Im Laufe der folgenden Tage kräftigt sich das Pflänzchen, die Spitzenzelle wird länger und dicker, und dementsprechend wächst sie schneller. Die Steigerung des Wachstums kann an der stetig zunehmenden Höhe der täglich gebildeten Stockwerke – 430 μ bei *c'* bis 790 μ bei *g'* – abgelesen werden. Obwohl inzwischen auch die Seitenzweige lang ausgewachsen sind, hat die Pflanze im Alter von 7 Tagen (*g'*) noch nicht die Größe des 5 Tage alten Regenerats in der oberen Reihe (*f*) erreicht.

Der Teilungsmodus der Subapikalzelle ist aus den beiden Bildreihen ebenfalls klar ersichtlich. Er ist verschiedenartig und hängt in erster Linie von der Höhe der täglich gebildeten Stockwerke ab, steht also auch in Beziehung zur Wachstumsgeschwindigkeit. Bei *b* und *d* finden wir die erste Querwand etwa im oberen Drittel der Zelle, die Schwesterzelle wird am folgenden Tage geteilt. Bei *e* und *f* dagegen wird die Querwand nahezu in der Mitte der Subapikalzelle angelegt; der Teilungsmodus stellt sich mit zunehmendem Alter eines Fadens um. In dem hier dargestellten Beispiel erfolgt zugleich mit der Teilung auch die Verzweigung der Subapikalzelle (*b* bis *f*).

Die langsam wachsende Pflanze in der unteren Reihe behält zunächst den Wachstums- und Teilungsmodus eines untergeordneten Seitenzweiges bei. Ihre Subapikalzellen bleiben zunächst ungeteilt, die erste Querwand treffen wir in der drei Tage alten Interkalarzelle an. Auch die Seitenzweigbildung erfolgt noch nicht an der subapikalen, sondern an der nächst tieferen Zelle (*d'*, *e'*). Mit dem Erstarken des Pflänzchens ändert sich der Teilungs- und Verzweigungsmodus seiner Hauptachse: bei *f'* entsteht ein Seitenzweig aus der Subapikalzelle, und bei *g'* wird sie gleichzeitig etwa in der Mitte geteilt.

Wenn man diese Zusammenhänge und die Gesetzmäßigkeit des Wachstums bei ganz bestimmten Kulturbedingungen erkannt hat, bedarf es der aufeinanderfolgenden Bilder nicht mehr, um die Entwicklung und den Aufbau eines Thallus zu analysieren. Es wäre z. B. leicht möglich, in Abbildung 2 das Bild der zwischen *f'* und *g'* nicht dargestellten Pflanze aus jeder der benachbarten Figuren zu ergänzen. Ebenso könnte der

oberen Reihe das Bild der einen Tag älteren Pflanze ohne weiteres zugefügt werden. In Tagesintervallen rückwärts schreitend, läßt sich die Entstehung eines Zweigsystems bis auf seine Ursprungszelle zurückverfolgen.

MODIFIKATION DES HABITUS DURCH STÄRKEREN LICHTGENUSS

Abbildung 3 zeigt unsere Pflanze in einem gänzlich veränderten Habitus: die regelmäßigen gegenständlichen Verzweigungen an den niedrigen, täglich gebildeten Stockwerken geben ihr eine dichtwüchsige Erscheinungsform. Der Teilungsrythmus der Spitzenzellen ist nicht verändert, Hauptachse und Seitenzweige gliedern täglich eine neue Zelle an. Diese charakteristische Veränderung des Habitus wurde allein durch eine höhere Lichtintensität erzielt; die Pflanzen wuchsen unter sonst gleichen Bedingungen in 10 cm Abstand von der Leuchtstofflampe. Das Wachstum ist verlangsamt, doch kommen die Spitzenzellen der Hauptachsen und Zweige täglich zur Teilung. Die Subapikalzelle bildet einen Seitenzweig, zu dem am nächsten Tag ein opponierter Zweig tritt. Interkalare Teilungen erfolgen in den kurzen Zellen des Achsenfadens erst nach etwa 5 Tagen.

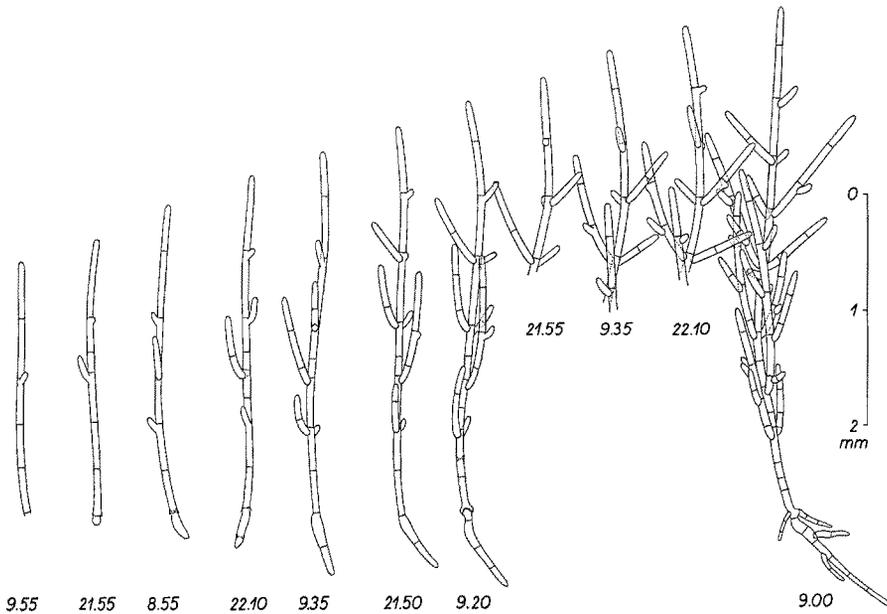


Abb. 3: *Acrosiphonia* Form A. Gedrungener Habitus bei gleicher Temperatur und Lichtrythmik wie in Abbildung 1 und 2, aber etwa 10mal stärkerer Belichtung

DAUERLICHT

Das in Abbildung 4 links dargestellte Stadium war bereits seit vier Tagen an die Versuchsbedingungen gewöhnt. Bei 15° C teilen sich die Apikalzellen auch im Dauer-

licht täglich einmal. Wie bei 14stündiger Belichtung erfolgt die Teilung synchron, jedoch ist der Zeitpunkt auf den frühen Nachmittag verschoben.

Ein Licht-Dunkel-Wechsel ist also für die normale Entwicklung von *Acrosiphonia* nicht notwendig. Das Dauerlicht fördert die Wachstumsgeschwindigkeit, Apikal- und

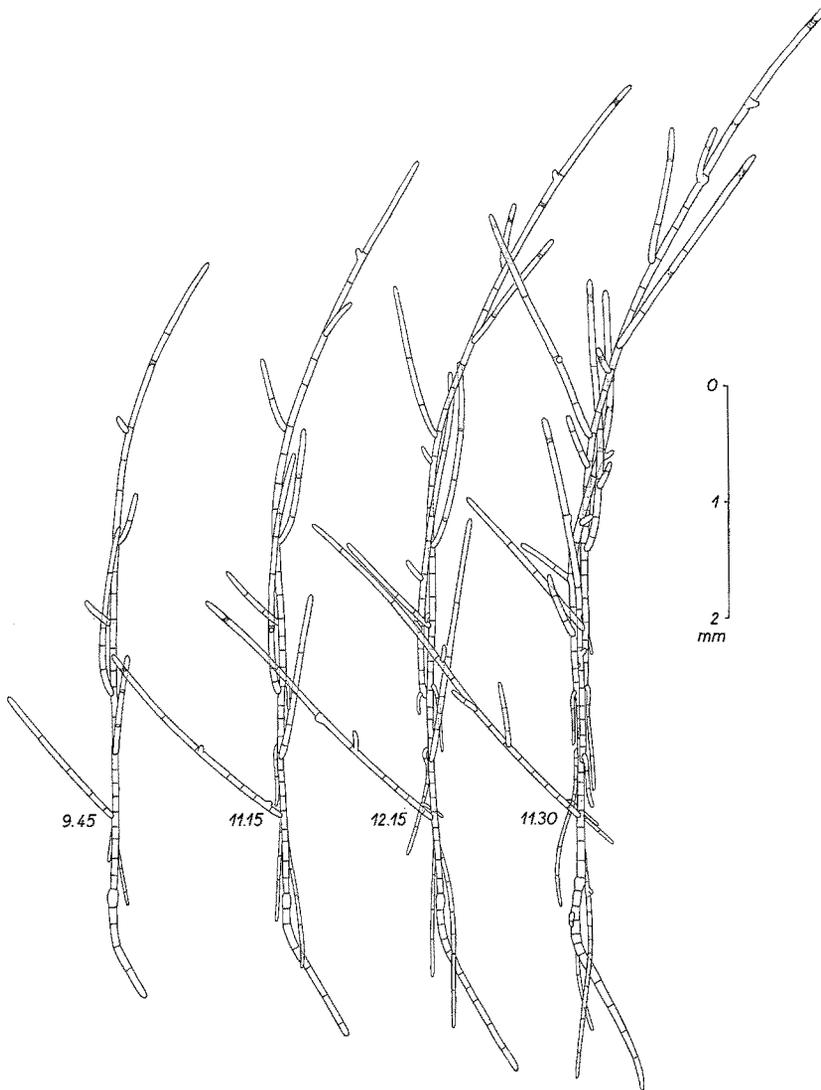


Abb. 4: *Acrosiphonia* Form A. Wachstum bei Dauerlicht, 15° C

Subapikalzellen werden daher entsprechend lang. Die jeweilige Subapikalzelle erfährt ganz regelmäßig ihre Teilung im oberen Drittel zugleich mit ihrer Verzweigung; die Schwesterzelle wird am nächsten Tage geteilt.



Abb. 5: *Acrosiphonia* Form A. Wachstumsverlauf in Tagesintervallen bei 6stündiger Belichtung, 15° C

SECHS STUNDEN LICHTGENUSS

Bei einer täglichen Belichtungsdauer von nur sechs Stunden wächst die Pflanze so langsam, daß die Spitzenzelle erst nach zwei Tagen die zur Teilung erforderliche Länge erreicht (Abb. 5). Es wurde nicht untersucht, ob eine höhere Lichtintensität die kürzere Belichtungszeit auszugleichen vermag, beziehungsweise wie solche Versuchsbedingungen den Habitus der Pflanze gestalten. Ebenso ließe die Beobachtung des Wachstums bei verschiedener Lichtqualität aufschlußreiche Ergebnisse erwarten.

DAS WACHSTUM BEI 5° C

Nicht minder als das Licht übt auch die Temperatur ihren Einfluß auf die Erscheinungsform des Versuchesobjektes aus. Abbildung 6 zeigt den täglichen Zuwachs eines Zweiges bei 5° C; die Pflanze erhielt 14 Stunden Licht von einer 40 cm entfernten Leuchtstofflampe. Unter diesen Bedingungen können die Apikal- und Subapikalzellen bis zu 1,6 mm groß werden. Dabei wächst die Alge gar nicht besonders schnell, der tägliche Zuwachs der größeren Zweige beträgt im Durchschnitt 700 bis 800 μ . Dementsprechend teilen sich die Zellen auch nicht täglich, sondern an jedem zweiten Tag, nach-

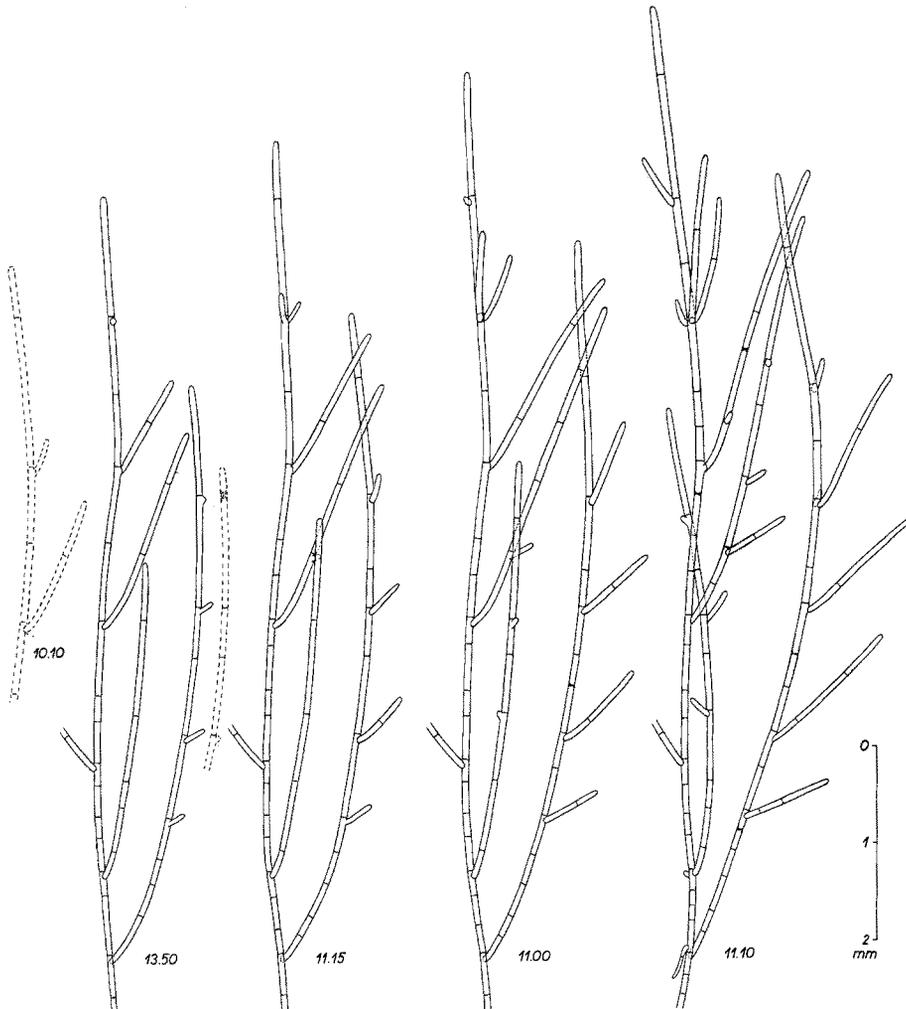


Abb. 6: *Acrosiphonia* Form A. Langzelliger Wuchs bei 5° C und 14stündiger Belichtung. In gestrichelten Umrissen sind Teile der Pflanze am vorhergehenden Tage gezeichnet

dem sie ausgewachsen und teilungsfähig sind. Der Zeitpunkt der Teilung kann für die Apikalzelle jedes einzelnen Zweiges interpoliert werden, da ihre Wachstumsgeschwindigkeit in solch kurzen Intervallen praktisch konstant ist.

DIE VARIABILITÄT VON *ACROSIPHONIA* UNTER NATÜRLICHEN VERHÄLTNISSEN

Der formative Einfluß der Versuchsbedingungen im Laboratorium macht die starke Veränderlichkeit des Objektes in seinem natürlichen Lebensraum verständlich,

für die Abbildung 7 einige Beispiele zeigt. Bei *A* sind Zweigstücke einer am 9. Februar 1965 bei Helgoland gesammelten Pflanze dargestellt. Um diese Jahreszeit beträgt die Wassertemperatur etwa 3 bis 4°C; über den Lichtgenuß am Standort lassen sich ohne entsprechende Beobachtungen keine Angaben machen. Die Erscheinungsform dieser Pflanze entspricht völlig der in Kultur bei 5°C gewachsenen (vgl. Abb. 6).

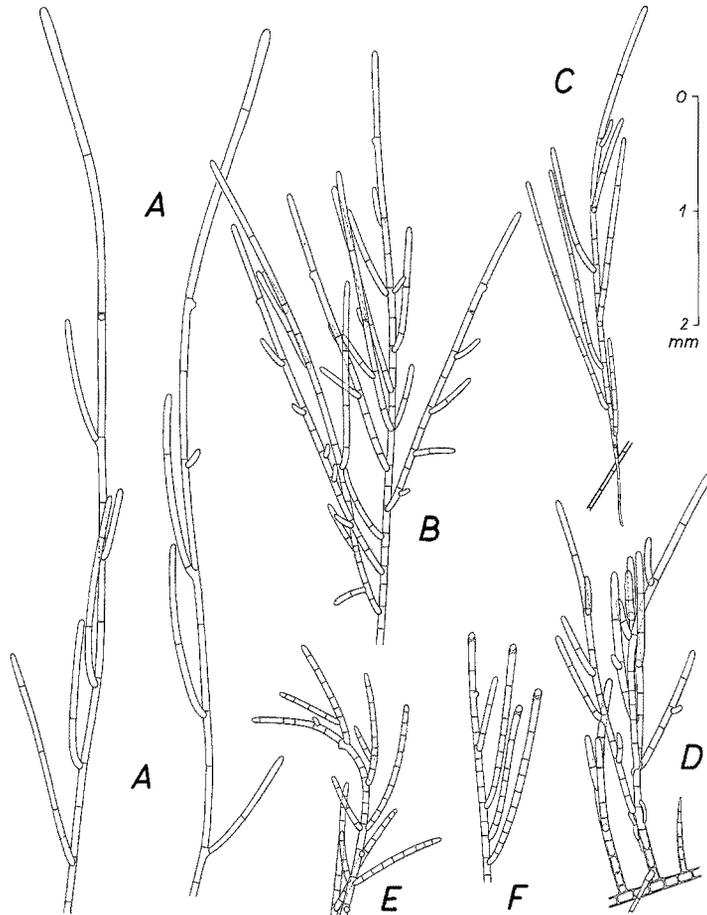


Abb. 7: *Acrostiphonia* Form A. Variabilität des Naturmaterials von Helgoland. *A* 9. Februar 1965; *B* 6. Juni 1962; *C* junge Pflanze aus einem zwischen *Fabricia*-Wohnröhren kriechenden Rhizom, 20. August 1962; *D* Regenerat aus einer überständigen Pflanze, 23. August 1963; *E* 11. Juni 1963; *F* synchrone Teilung der Apikalzellen, 21. Juni 1960

Pflanzen vom Habitus der bei 15°C kultivierten wurden am 6. Juni 1962 gesammelt (Abb. 7 *B*). Die jungen Pflanzen vom 20. August 1962 (Abb. 7 *C*) könnten ebenso im Laboratorium bei 15°C gewachsen sein. Ganz ähnlich sehen frisch auswachsende Regenerate aus alten, überständigen Büscheln aus, die am 23. August 1963 gesammelt wurden (Abb. 7 *D*). Die Erscheinungsform der bei *E* und *F* dargestellten Pflanzen ist in

den Kulturen nicht beobachtet worden. Wahrscheinlich bedingte hoher Lichtgenuß am Standort die Wuchsform der am 11. Juni 1963 gesammelten Pflanze (*E*). Synchrone Teilungen kommen bei *Acrosiphonia* auch unter natürlichen Bedingungen vor. In einer am 21. Juni 1960 am späten Nachmittag gefundenen kurzzelligen Pflanze waren fast alle Apikalzellen in Teilung (*F*).

An ihrem natürlichen Standort – *Acrosiphonia* wächst nahe der Niedrigwassergrenze – ist die Pflanze den stärksten Schwankungen der ökologischen Faktoren ausgesetzt. Die Einstrahlung unterliegt dem jahres- und tageszeitlichen Gang, außerdem verändert sich der Lichtgenuß laufend durch die im Gezeitenrhythmus wechselnde Wasserbedeckung. Entsprechendes gilt für die Temperatur. Demgegenüber sind die Lebensbedingungen in den Kulturen „unnatürlich“, die Temperatur ist konstant, und die Belichtung wechselt in gleichmäßigem Rhythmus. Es ist daher bemerkenswert, daß die Pflanze in ihrem Wachstumsprozeß die dauernde Ungleichförmigkeit der Standortbedingungen so vollkommen auszugleichen vermag, und daß sich ihr Habitus nicht von dem unterscheidet, den sie unter den gleichförmigen Bedingungen im Laboratorium annimmt. Messungen in stündlichen Intervallen haben ergeben, daß das Wachstum völlig stetig verläuft, und die Wachstumsgeschwindigkeit sich auch während der 10stündigen Dunkelperiode und des Teilungsvorganges nicht verändert.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Pflanze unter optimalen Kulturbedingungen schneller und gleichmäßiger wächst als am natürlichen Standort. Dies müßte jedoch nachgeprüft werden. Vielleicht könnten *Acrosiphonia*-Kulturen einmal als bequemes Testobjekt dienen, um die Summe der ökologischen Faktoren im Meer zu den konstanten Bedingungen des Experiments in Beziehung zu bringen.

DIE TEILUNG DER APIKALZELLE

JÓNSSON (1960) hat über die engen Beziehungen berichtet, die zwischen der Kern- und Zellteilung bei *Acrosiphonia spinescens* bestehen. Vor der Teilung einer interkalaren Zelle wie auch am Grunde eines gerade auswachsenden Seitenzweiges sammelt sich ein Teil der Kerne in einer ringförmigen Zone an, in der später die neue Zellwand entsteht. Diese Kerne teilen sich gleichzeitig, während die übrigen in der Zelle verteilten Kerne ungeteilt bleiben. In gleicher Weise verläuft die Teilung der interkalaren Zellen und ihre Verzweigung auch bei meinem Untersuchungsobjekt (Abb. 11, 12).

Besonders lohnend war es jedoch, den Teilungsvorgang der rasch wachsenden Apikalzelle näher zu untersuchen. Er wiederholt sich in den Spitzenzellen der bei 15°C und 14stündiger Belichtung wachsenden Pflanzen täglich zur gleichen Zeit und läuft innerhalb weniger Stunden ab. Dadurch konnten Einzelheiten des Kern- und Zellteilungsvorganges in ihrem zeitlichen Ablauf erkannt werden.

Als erstes Anzeichen der beginnenden Teilung erscheint gegen 20 Uhr ein schwacher hyaliner Ring etwa 140 μ unter der wachsenden Spitze (Abb. 8 *A*). Dieser Gürtel verändert seine Lage zunächst nicht, wohl aber wächst die Zelle oberhalb der Ringzone mit gleichbleibender Geschwindigkeit weiter. Zugleich mit der Bildung des Ringes verlagert sich die Hauptmasse des dunkel gefärbten Inhalts der Zelle aus der Spitze und verdichtet sich ober- und unterhalb des scharf begrenzten, farblosen Gürtels (*B–D*).

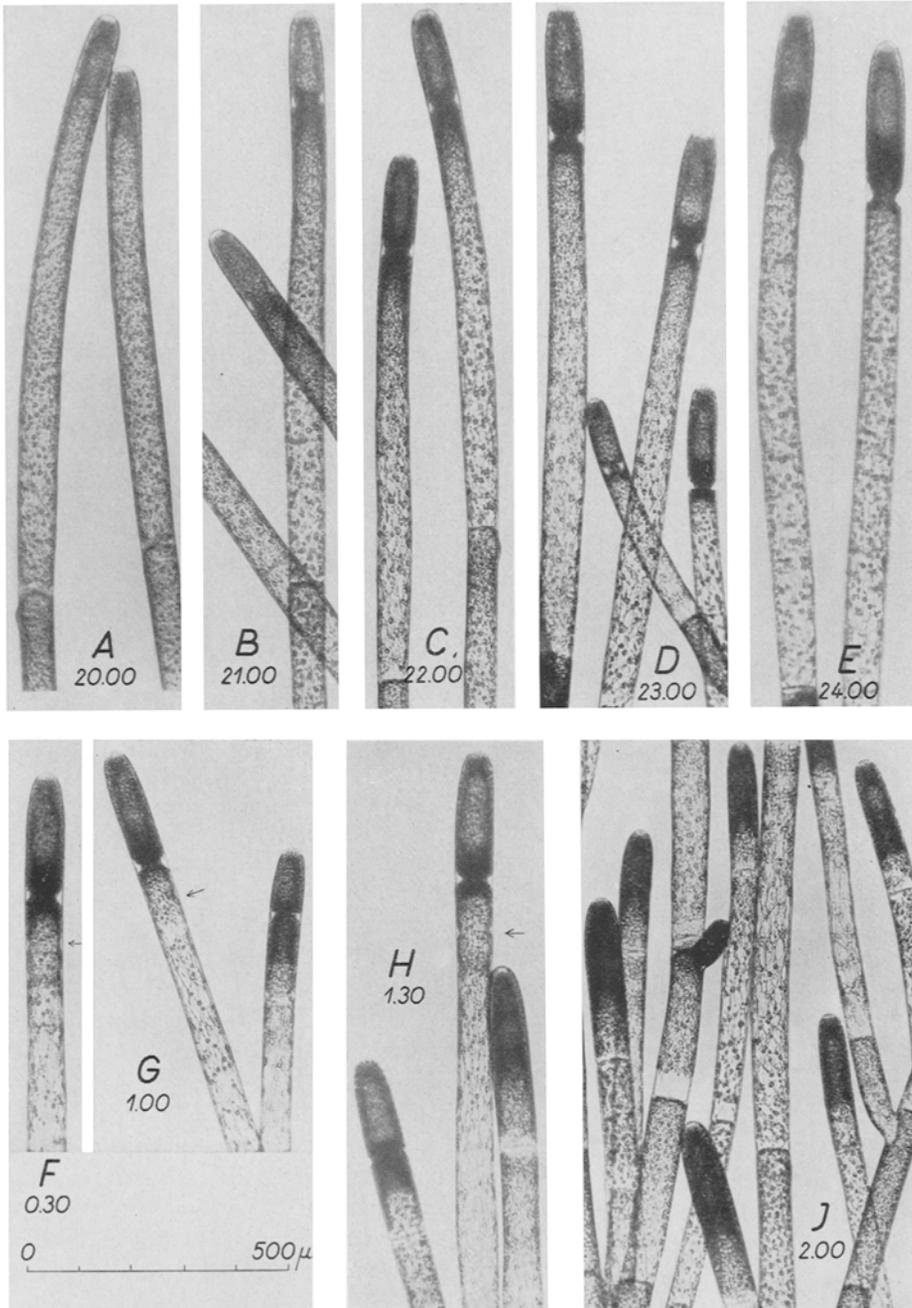


Abb. 8: *Acrosiphonia* Form A. Die synchrone Teilung der Apikalzelle in ihrem zeitlichen Ablauf. Ausschnitte aus Photos von 9 verschiedenen lebenden Pflanzen. Nähere Erklärung im Text

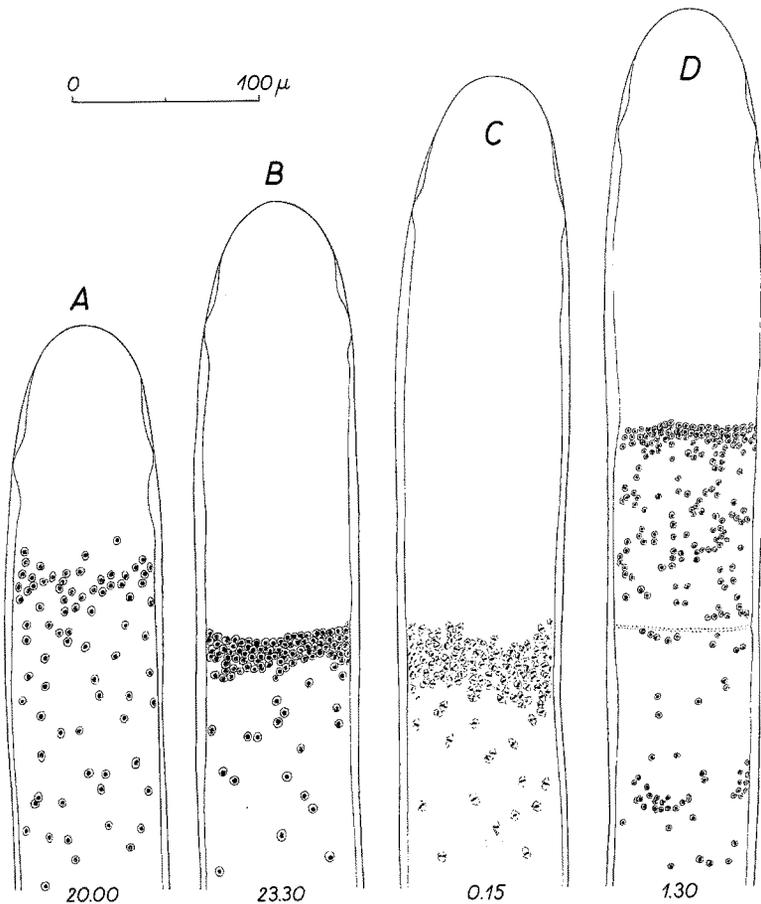


Abb. 9: *Acrosiphonia* Form A. Verhalten der Kerne in der sich teilenden Apikalzelle.
Nähere Erklärung im Text

Gegen 24 Uhr ist der Ring am breitesten und beginnt etwas flacher zu werden (E). Im Laufe der nächsten Stunde erscheint die Querwand; aus einer zunächst kaum wahrnehmbaren Andeutung prägt sich die Membran innerhalb kurzer Zeit klar und deutlich aus (G, H). Den Beobachter dieses Vorganges überrascht es immer wieder, daß die Querwand nicht an der Stelle auftritt, wo er sie erwartet: nicht an der Stelle des Ringes, sondern unterhalb desselben (in F-H weisen Pfeile auf die Querwände hin, die noch nicht deutlich zu erkennen sind). Der Ring hat sich inzwischen mit dem größeren Teil des dunkel gefärbten Protoplasten apikalwärts verlagert, er wird zugleich schwächer und löst sich in der oberen Hälfte der neuen Apikalzelle auf. Schließlich verdichtet sich der dunkelgrün gefärbte Protoplast wieder unter der Spitze.

An den drei in Abbildung 8 H um 1.30 Uhr photographierten Fäden kann der Betrachter diese Endphase gleichsam mitbeobachten. In dem mittleren Faden ist die Wand wenig unterhalb des Ringes gerade erkennbar (Pfeil). In dem linken Faden ist

sie bereits deutlich ausgeprägt, während der Ring noch in der Mitte der jungen Zelle zu sehen ist. Der Faden rechts trägt die fertige neue Apikalzelle. Der Ring ist verschwunden, nur ihre Kürze weist auf die gerade vollzogene Teilung hin. Der Ausschnitt eines Präparates von 2.00 Uhr (*J*) zeigt überall die jungen Apikalzellen, die im Laufe des Tages zur Länge der in Abbildung 8 *A* dargestellten Zellen heranwachsen und sich wieder teilen.

Der synchrone Ablauf der Teilung macht es möglich, dem äußerlich sichtbaren Vorgang das Verhalten der Kerne zuzuordnen (Abb. 9). Um 20 Uhr, also bei Beginn

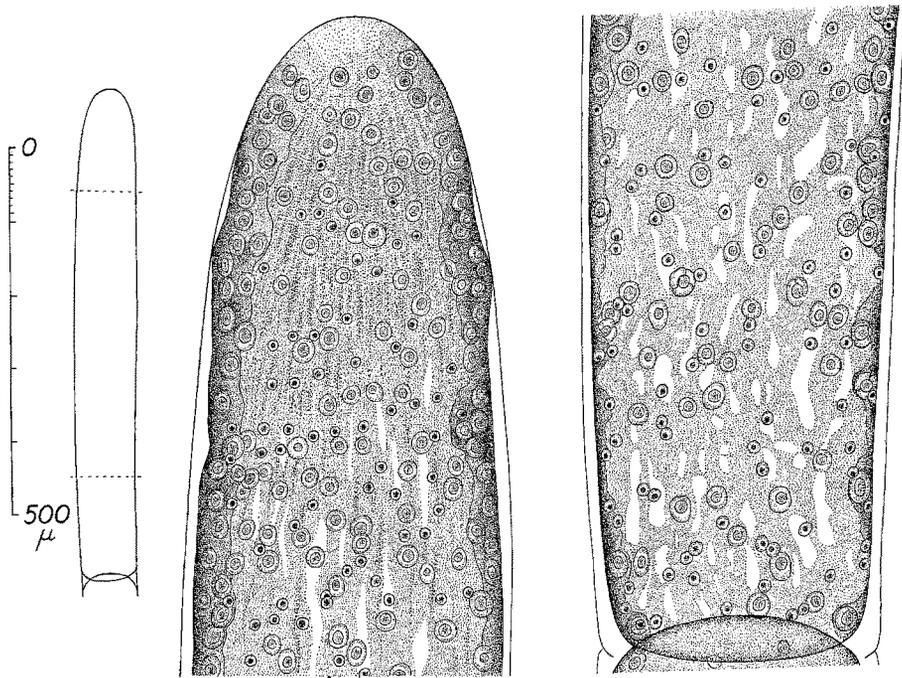


Abb. 10: *Acrosiphonia* Form *A*. Verteilung der Kerne und Pyrenoide in der Spitze und Basis einer etwa 7 Stunden alten Apikalzelle. Eisenhämatoxylin nach HANSEN

der Ringbildung, ziehen sich die Kerne aus der Spitze zurück (*A*). Sie sammeln sich aus dem oberen Teil der Zelle in einem Gürtel an, der bei der großen Zahl der Kerne mehrreihig ist (*B*, 23.30 Uhr). Zwischen 0.00 und 0.30 Uhr findet in den meisten Zellen die Kernteilung statt, an der auch einzeln unterhalb des Gürtels liegende Kerne teilnehmen, die nicht weiter als etwa 150 μ von der dichten Ansammlung entfernt sind. Um 1.30 Uhr ist bereits die zarte Querwand zu erkennen (*D*). Die neuentstandenen Kerne haben sich in ungleichem Verhältnis auf die beiden Zellen verteilt. Die Apikalzelle erhält den weitaus größeren Anteil der Kerne, die in einem geschlossenen Ring zur Spitze vordringen. Ein kleinerer Schwarm von Kernen ist entsprechend weit in die Subapikalzelle herabgewandert.

Ein Vergleich der Abbildungen 8 und 9 zeigt völlig überzeugend, daß sich die

Kerne mit Beginn des Teilungsvorganges in einer hyalinen Gürtelzone ansammeln, in ihr die Teilung vollziehen und auch in hyalinen Ringen in die beiden neuen Zellen vordringen. Der in die Apikalzelle einwandernde Gürtel ist auffallend breit, während der sich in die subapikale Zelle vorschiebende Ring viel schwächer ist. Er ist bei subjektiver Beobachtung deutlich zu sehen und auch auf den Photos zu erkennen (Abb. 8 *F* und *H*, mittlerer Faden). Beide Gürtel befinden sich in gleichem Abstand von der neuen Wand, ganz entsprechend den Kerngürteln in Abbildung 9 *D*. Es ist durchaus möglich, daß der mittlere Faden in Abbildung 8 *H* mit der in Abbildung 9 *D* gezeichneten Zelle identisch ist, da die Pflanzen unmittelbar nach den photographischen Aufnahmen fixiert wurden. Später verteilen sich die Kerne ziemlich gleichmäßig über die ganze Zelle. Abbildung 10 stellt Spitze und Basis einer um 8 Uhr fixierten, also noch verhältnismäßig kurzen Apikalzelle dar. Im Spitzenabschnitt sind die Pyrenoide sehr zahlreich, Kerne werden im obersten Spitzenteil niemals angetroffen. Der fixierte Protoplast zeigt stets die hier und in Abbildung 9 dargestellte Besonderheit: in der Kuppe und einer ringförmigen Zone im oberen Spitzenabschnitt löst er sich nicht von der Membran ab.

Ich habe mich hier auf die Schilderung der Vorgänge beschränkt, wie sie mit Hilfe der angewandten Methoden beobachtet werden konnten. Zu ihrer Interpretation bedarf es der Kinematographie und Elektronenmikroskopie. Für diese Technik bieten die Wandbildung an der wachsenden Spitze und die Entstehung der Teilungsmembran sowie die Differenzierung des netzförmigen Chromatophors aus der recht homogen erscheinenden, dunkel gefärbten Kuppe der Spitzenzellen lohnende Fragestellungen.

DIE TEILUNG DER INTERKALAREN ZELLEN

Die Vorgänge bei der Teilung der interkalaren Zellen laufen in ähnlicher Weise ab wie bei der Apikalzelle. Jedoch erfolgen die Teilungen nicht mit der gleichen zeitlichen Regelmäßigkeit, wenn auch ein Rhythmus der Teilungstätigkeit zu beobachten ist. Zudem erstreckt sich die Teilung einer interkalaren Zelle über einen viel längeren Zeitraum; es dauert 10 bis 12 Stunden vom ersten Beginn einer Ringbildung bis zur klar ausgeprägten Quermembran. Aus diesen Gründen war es nicht möglich, den zeitlichen Ablauf der Teilung in analoger Weise wie für die Apikalzelle darzustellen. Aus den vorhandenen Präparaten wurden in Abbildung 11 einige Stadien der Teilung subapikaler Zellen ausgewählt.

Als erstes äußerlich sichtbares Anzeichen der beginnenden Teilung beobachtet man eine Verdichtung des Chromatophors in einer ringförmigen Zone, erst später entsteht an dieser Stelle ein hyaliner Ring. Die schon von JÓNSSON (1960) beschriebene gürtelartige Anordnung eines Teils der in der Zelle enthaltenen Kerne an der Stelle der späteren Membran zeigt Abbildung 11 *A*. Je nach der Anzahl der beteiligten Kerne – sie ist immer viel geringer als in der Apikalzelle – sammeln sie sich in einem ein- oder (seltener) mehrreihigen Ring. In einer breiten Zone ober- und unterhalb des Gürtels enthält die Zelle nur ganz vereinzelte Kerne. Abbildung 11 *B* zeigt die aus der Teilung hervorgegangenen kleinen Kerne. Eine Querwand ist noch nicht vorhanden, doch zeigt der Chromatophor eine leichte Furche. Auf den Bildern *C* und *D* sehen wir die Kerne beim Einwandern in die neugebildeten Zellen; ihre schwarm- oder vielfach auch gürtel-

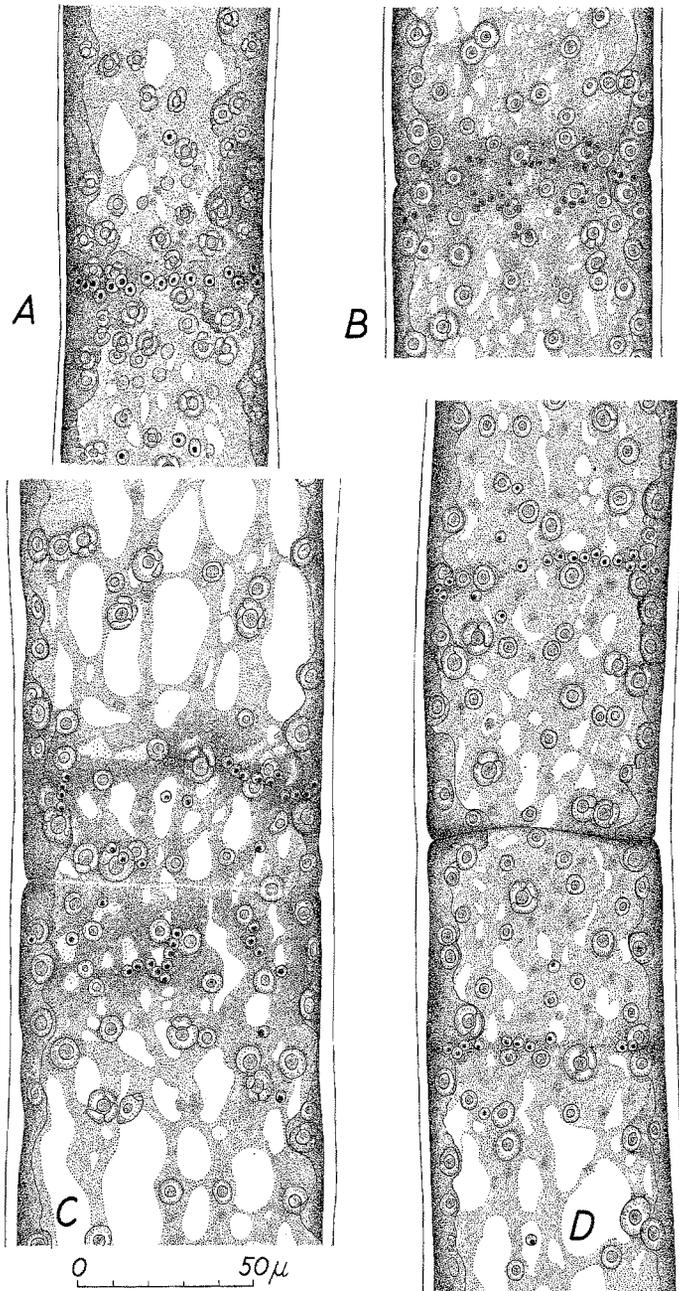


Abb. 11: *Acrosiphonia* Form A. Teilungsstadien aus Subapikalzellen. A Gürtelförmige Anordnung der Kerne vor der Teilung. B Kerne geteilt, noch keine Querwand. C, D In die Schwesterzellen vorrückende Kerngürtel. Eisenhämatoxylin nach HANSEN

förmige Anordnung selbst noch in größerer Entfernung von der Querwand läßt auf einen sehr gleichmäßigen Strömungsvorgang schließen.

DIE VERZWEIGUNG

Die beginnende Verzweigung macht sich durch eine Verdichtung des Chromatophors an dem oberen Ende einer Zelle bemerkbar. Sie entspricht der ringförmigen Verdichtung, die die Teilung einer interkalaren Zelle einleitet. Im Bereiche dieser sehr begrenzten Stelle wölbt sich die Zellmembran vor und wird von dem Protoplasten ausgekleidet. Dies sind die äußerlich sichtbaren Beobachtungen bei der Entstehung einer neuen, apikal wachsenden Achse.

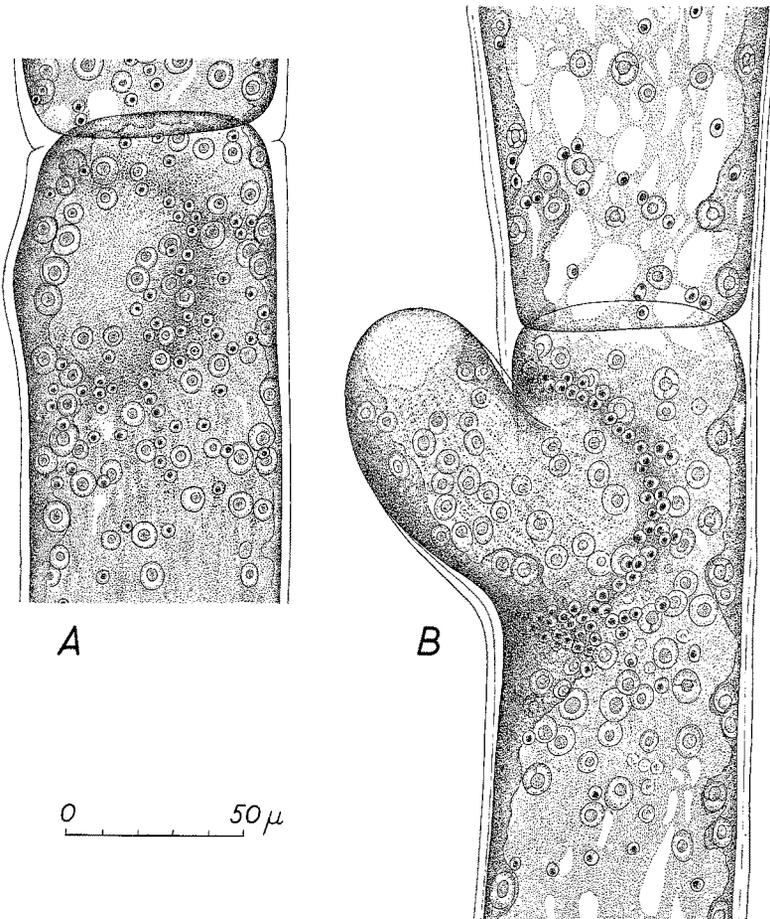


Abb. 12: *Acrosiphonia* Form A. A Entstehung des seitlichen Vegetationspunktes an einer Subapikalzelle; B ringförmige Anordnung der noch ungeteilten Kerne an der Basis eines entstehenden Seitenzweiges. Eisenhämatoxylin nach HANSEN

In den gefärbten Präparaten erweist sich bereits der entstehende Vegetationspunkt als kernfrei (Abb. 12 *A*). In den auswachsenden Seitenzweig wandern zahlreiche Pyrenoide, aber keine Kerne ein (*B*). Auch hier bleibt der fixierte Protoplast am Vegetationspunkt fest mit der Membran verbunden. Die zunächst noch im oberen Teil der Zelle verteilten Kerne sammeln sich ringförmig an der Basis des inzwischen kräftig ausgewachsenen Seitenzweiges an, der schließlich nach der Teilung der Kerne durch eine Wand von der Ursprungszelle abgetrennt wird.

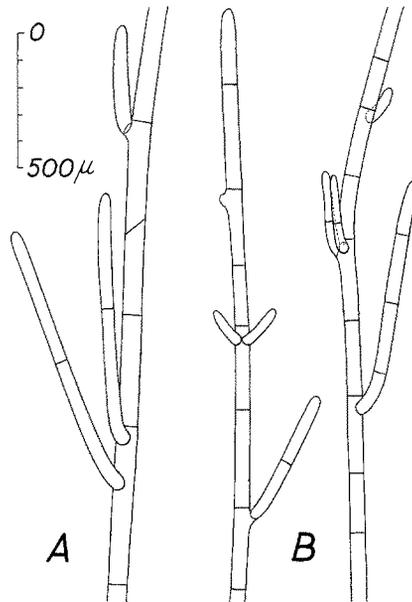


Abb. 13: *Acrosiphonia* Form *A*. Anomale Verzweigung. *A* übereinanderstehende, *B* nebeneinander aussprossende Seitenzweige. Schrägstehende Querwände (*A*) kommen sehr selten vor

Als seltene Anomalie wurde die gleichzeitige Entstehung von zwei Seitenzweigen beobachtet. Im allgemeinen entsprossen sie ihrer Ursprungszelle unmittelbar nebeneinander und sind wesentlich dünner als ein einzelner Zweig (Abb. 13 *B*). Eine doppelte Verzweigung mit deutlicher Förderung des einen Partners ist auch auf Abbildung 6 zu sehen. Zu ihnen gesellt sich zwei Tage später noch ein dritter Zweig. Nur einmal wurde der in Abbildung 13 *A* dargestellte Fall gefunden, wo zwei Zweige von normaler Stärke übereinander gebildet wurden.

THALLUSAUFBAU UND KERNZAHL DER ZELLEN

Das Bild des fertigen, verzweigten Thallus von *Acrosiphonia* vermittelt den Eindruck, daß hier ein Organismus aus innerer Gesetzmäßigkeit zu einem harmonischen Ganzen gestaltet ist. Die dickeren Hauptachsen tragen in regelmäßiger akropetaler

Folge Seitenzweige, die sich wiederum akropetal verzweigen. Die einzelnen Achsen sind in ihrer Größe untereinander abgestimmt. Wenn man indessen nicht das fertige Bild betrachtet, sondern die Entstehung des Thallus schrittweise verfolgt, so offenbaren sich die Regeln, deren Wirken zwangsläufig zum Aufbau des wohlgeordneten Systems führen, in dem selbst die Dimensionen jeder einzelnen Zelle von ihrer topographischen Stellung bedingt sind.

Der Grundplan, nach dem der *Acrosiphonia*-Thallus sich aufbaut, ist völlig unkompliziert. Jeder Achsenfaden wächst nur durch die Tätigkeit einer apikalen Initialzelle. Sein Wachstum ist begrenzt; in Abhängigkeit von der Wachstumsgeschwindigkeit verändert sich die Höhe der abgegliederten Zellen. Sie sind anfänglich kurz, erreichen in gleitendem Übergang in einer Phase des stärksten Wachstums ihre maximale Größe und verkürzen sich in dem Maße, wie das Wachstum der Achse sich verlangsamt und aufhört. Seitenzweige entstehen am oberen Ende der Subapikalzelle. Ihre Wüchsigkeit ist längs des Fadens verschieden, sie hängt von der Länge ihrer Ursprungszelle ab. Die in dem basalen Abschnitt (oder sekundär an interkalaren Zellen) entstandenen Zweige sind daher meist schwächer als diejenigen, die aus den am schnellsten gewachsenen Zellen der Achse entspringen. In der Endregion nimmt die Wüchsigkeit der Zweige zugleich mit der Wachstumsintensität des Achsenfadens wieder ab.

Das Ergebnis dieses Entwicklungsablaufes ist ein verzweigter, büscheliger Thallus, in dem jede Achse sich selbständig, aber mit unterschiedlicher „Startgeschwindigkeit“ entwickelt. Die Größe der Zellen ist außerordentlich verschieden, selbst wenn man nur die Apikalzellen beziehungsweise die Subapikalzellen miteinander vergleicht.

Die karyologische Untersuchung des Objekts führte ganz von selbst zu einer Größe, die zu den aufgezeigten Verschiedenheiten in direkter Beziehung steht: der Anzahl der in den polyenergiden Zellen enthaltenen Kerne, die mit jedem Teilungsschritt wächst. Es ist nicht verwunderlich, daß sich verschieden große Zellen auch in der Anzahl ihrer Kerne unterscheiden. Das Besondere bei *Acrosiphonia* ist die ungleiche Verteilung der jungen Kerne auf die apikale und subapikale Zelle. Möglicherweise kommt gerade den jungen Kernen eine besondere physiologische Aktivität zu. Wenn sie die Funktionen der Zelle steuern, wäre es verständlich, daß mit wachsender Zahl der Kerne Wachstumsgeschwindigkeit und Dimensionen einer Zelle zunehmen. Auch das rasche Wachstum der aus den großen, kernreichen Subapikalzellen entstandenen Zweige ließe sich so erklären: sie beginnen ihre Entwicklung gleich mit einer großen Anzahl von jungen Kernen, während die früher entstandenen Zweige nur mit wenigen Kernen ausgestattet waren und entsprechend langsam wuchsen.

Das „ordnende Prinzip“, das den Thallus von *Acrosiphonia* zu einem „harmonischen System“ gestaltet, läßt sich also mit großer Wahrscheinlichkeit auf die Wirksamkeit eines zahlenmäßig faßbaren Zellbestandteils, der Kerne, zurückführen. Zum mindesten würden damit die Zusammenhänge in der Phase des sich steigernden Wachstums erklärt. „Innere Ursachen“ müssen wir für den Abschnitt der Entwicklung in Anspruch nehmen, der zur Verlangsamung und zum Stillstand des Wachstums führt.

Es wäre interessant, die Entstehung der polyenergiden Zellen aus der Zygote zu untersuchen. Nicht jeder Kernteilung kann eine Zellteilung folgen. Ist vielleicht schon der einzellige Keimling zwei- oder mehrkernig? Die unregelmäßig kriechende oder scheibenartige Basis gliedert wahrscheinlich erst dann einen aufrechten Faden ab, wenn

in seiner Ursprungszelle eine entsprechend große Anzahl von Kernen vorhanden ist. Der mit apikaler Initialzelle wachsende Faden entwickelt sich dann in der beschriebenen Weise weiter: die nacheinander abgegliederten Zellen werden länger und dicker, zugleich steigert der Faden seine Wachstumsgeschwindigkeit.

Diese ursächlich erkannten Zusammenhänge zeigen uns, wie ungeeignet die Angabe von Zelldimensionen wäre, um den Thallus von *Acrosiphonia* zu beschreiben und zu kennzeichnen. Diese Werte hängen nicht nur von der topographischen Stellung der gemessenen Zellen in dem System ab, sie sind bereits verschieden, wenn sie am Morgen und am Abend an der gleichen Pflanze bestimmt werden. In nicht mehr kontrollierbarer Weise aber verändern sich die Maße durch den modifizierenden Einfluß der Umweltfaktoren auf den Habitus der Pflanze und die Größe ihrer Zellen.

Cladophora ist ähnlich aufgebaut wie *Acrosiphonia*. Vielleicht könnte eine entsprechende Analyse des Wachstums und Aufbaus ihrer Arten für die Taxonomie dieser formenreichen Gattung von Nutzen sein.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Dem Thallusaufbau von *Acrosiphonia* liegt eine klar erkennbare Gesetzmäßigkeit zugrunde. Die Entstehung ihres Zweigsystems läßt sich schrittweise bis zu seiner Ursprungszelle zurückverfolgen.
2. Bei entsprechenden Versuchsbedingungen zeigen die kultivierten Pflanzen eine ähnliche Variabilität wie das Naturmaterial.
3. Unter bestimmten Voraussetzungen erfolgen Kern- und Zellteilung in den Apikalzellen synchron.
4. Bei der Teilung einer Apikalzelle werden die neuentstandenen Kerne ungleich verteilt; die junge Spitzenzelle erhält den größeren Anteil.
5. Größe und Wachstumsgeschwindigkeit der Apikalzellen hängen von der Anzahl ihrer Kerne ab.

ZITIERTE LITERATUR

- JÓNSSON, S., 1960. Nouveau type de cytodierèse de la cellule cénocytique observé chez une Algue verte filamenteuse. *C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris* **251**, 2390–2392.
- KORNMANN, P., 1962. Eine Revision der Gattung *Acrosiphonia*. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* **8**, 219–242.
- 1964. Der Lebenszyklus von *Acrosiphonia arcta*. *Ibid.* **11**, 110–117.
- 1965. Was ist *Acrosiphonia arcta*? *Ibid.* **12**, 40–51.