

Phylogenetische Beziehungen in der Grünalpengattung *Acrosiphonia*

P. KORNMANN

*Biologische Anstalt Helgoland (Meeresstation);
Helgoland, Deutschland (BRD)*

ABSTRACT: Phylogenetical relationships in the chlorophycean genus *Acrosiphonia*. Plasmogamic parthenogenesis and facultative caryogamy have been introduced as new definitions into literature on algal development by JÓNSSON (1964a, b). In his studies on life cycles of *Acrosiphonia incurva* and *A. spinescens*, he expresses the opinion that mating of gametes must not necessarily be followed by fusion of their nuclei. Only true zygotes give rise to unicellular sporophytes, whereas nuclei of false zygotes are separated by a cross-wall in the germinating cell, resulting in a microhaplontic gametophyte. JÓNSSON (1967) described facultative caryogamy also in an Icelandic species, identified by him as "*Acrosiphonia sonderi*". Recently, JÓNSSON (1968a) interpreted the succession of isomorphic generations in the Helgolandian species *Acrosiphonia arcta* by plasmogamic parthenogenesis, caryogamy being totally suppressed. In my studies on life histories of *Acrosiphonia* species, facultative caryogamy has never been observed. Four different types of life-cycles are combined to a most striking example of phylogenetical relationships within a genus. Life-history is heteromorphic in *A. spinescens*. Zygotes develop into an independent Codiolum-like sporophyte, its zoospores give rise to the filamentous gametophytes. Biflagellate swimmers are able to develop in the same way, but very few of them germinate directly into gametophytes. Alternation of generations is not to be found in the Icelandic species *A. grandis* (KORNMANN 1970). Though its zygotes give rise to a free-living, true Codiolum-stage at first, zoospores are not produced. After increasing the number of nuclei up to 16 by simultaneous divisions, the Codiolum-like cell grows out, directly producing a filamentous plant. Unfused swimmers develop in the same way. *Acrosiphonia arcta*, too, lacks an alternation of generations, but a Codiolum-like stage is brought about no more. The nucleus of the zygote divides twice, a process which is supposed to represent meiosis. The enlarged zygote develops into the filamentous plant, and generations are isomorphic throughout. Germinating biflagellate swimmers behave similarly after the nucleus has divided once. In *Acrosiphonia sonderi*, finally, sexual reproduction does not occur. Biflagellate zoospores only are produced, which develop in the same way as has been shown in the above-mentioned examples of direct reproduction in *A. arcta* and *A. spinescens*. Two trends of phylogenetical relationships become obvious in this series of *Acrosiphonia* life cycles: (1) Alternation of the heteromorphic generations is gradually reduced to a succession of isomorphic ones, in which the germinating zygote constitutes the diplontic phase. (2) Direct development of swimmers, occurring exclusively in asexually reproducing species, is rarely found in the diplohaplontic type of cycles. This pattern of life-histories represents an efficient basis for taxonomical classification in the genus *Acrosiphonia*, whose species often lack clear morphological characters for distinction.

EINLEITUNG

Die Literatur über die Lebensgeschichte der Algen ist seit JÓNSSONS (1964a, 1964b) Untersuchungen über die Entwicklungszyklen von *Acrosiphonia incurva* und *Acrosiphonia spinescens* durch zwei neue Begriffe bereichert worden: die plasmogame Parthenogenese und die fakultative Karyogamie. Es soll damit zum Ausdruck gebracht werden, daß einer Fusion von Gameten einheitlichen Ursprungs nicht unbedingt eine Karyogamie folgen muß. Verschmelzen die Kerne, so entwickeln sich die „echten Zygoten“ zu einzelligen Codiolum-Sporophyten. In den „falschen Zygoten“ verschmelzen die Kerne nicht; sie werden durch die erste Querwand des Keimlings getrennt, und es entsteht ein miktohaplontischer Gametophyt. JÓNSSON erklärt mit diesem wahlfreien Verhalten das gleichzeitige Auftreten von Sporophyten und Gametophyten in der Nachkommenschaft von Einzelpflanzen der beiden obengenannten monözischen Arten.

Später fand JÓNSSON (1967) fakultative Karyogamie auch bei einer von ihm als *Acrosiphonia sonderi* bezeichneten monözischen Art von Island. Obwohl sein Untersuchungsobjekt sicherlich nicht mit *Acrosiphonia sonderi* vom typischen Fundort Helgoland identifiziert werden kann – sie pflanzt sich nur durch ungeschlechtliche zweigeißelige Schwärmer fort – verknüpft JÓNSSON diese beiden Zyklen als entwicklungsgeschichtliche Modifikationen ein und derselben Art.

Schließlich untersuchte JÓNSSON (1968a) auch *Acrosiphonia arcta* von Helgoland und erklärt die Aufeinanderfolge isomorpher Generationen aus Zygoten dieser monözischen Art durch plasmogame Parthenogenese. *A. arcta* wird als eine von *A. spinescens* genetisch nicht zu trennende Form aufgefaßt, bei der echte Zygoten überhaupt nicht mehr gebildet werden.

In mehrjährigen entwicklungsgeschichtlichen und zytologischen Untersuchungen an *Acrosiphonia*-Arten konnte ich niemals fakultative Karyogamie beobachten. In den Zygoten von *Acrosiphonia arcta* verschmelzen die Gametenkerne, wie in der vorliegenden Studie gezeigt werden wird. Bei *Acrosiphonia grandis* von Island, einer Art, die der von JÓNSSON (1967) als *A. sonderi* bezeichneten zumindest sehr ähnlich, wenn nicht gar mit ihr identisch ist, konnte fakultative Karyogamie nicht festgestellt werden (KORNMANN 1970). Wenn schließlich in der Nachkommenschaft der von mir untersuchten Herkünfte von *Acrosiphonia spinescens* gelegentlich fädige Pflanzen neben Codiolum-Stadien auftreten, so läßt sich dies auch ohne plasmogame Parthenogenese erklären. Damit soll die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß es auch Stämme von *Acrosiphonia grandis* und von *A. spinescens* gibt, die die von JÓNSSON beobachteten Erscheinungen zeigen.

VERSUCHSANORDNUNG

Wie bereits früher an Natur- und Kulturmaterial von *Acrosiphonia arcta* beobachtet wurde und wie es auch bei Kulturen von *Acrosiphonia grandis* und *Acrosiphonia spinescens* der Fall ist, sammeln sich die frisch entleerten Schwärmer positiv phototaktisch an. Kopulanten werden nach kurzer Zeit negativ phototaktisch. Zwi-

schen ihnen befinden sich zuerst nur einzelne zweigeißelige Schwärmer, jedoch nimmt ihr Anteil im Laufe der nächsten Stunden zu. Es verbleibt aber in allen Fällen ein Saum positiv phototaktischer zweigeißeliger Schwärmer. Ihrer Entwicklung wurde in meinen früheren Untersuchungen nicht die nötige Beachtung zuteil.

Das mengenmäßige Verhältnis zwischen zweigeißeligen Schwärmern und Zygoten ist in den einzelnen Kulturen unterschiedlich und wahrscheinlich von schwer kontrollierbaren Versuchsbedingungen abhängig. Sie können auf Qualitätsunterschieden der Nährlösung beruhen, die durch das Seewasser oder die Erdabkochung bedingt sind. Ganz deutlich wirkt sich aber die Temperatur aus: die bei 15° C fertil gewordenen Kulturen enthalten verhältnismäßig mehr zweigeißelige Schwärmer als die bei 6° C gehaltenen, sie können sogar ausschließlich zweigeißelige Schwärmer bilden.

Im Hinblick auf die eigentliche Fragestellung, die Klärung der Kernverhältnisse in den Keimungsstadien, war eine möglichst saubere Trennung von Zygoten und zweigeißeligen Schwärmern unabdingbare Voraussetzung. Die Aufzucht auf Deckgläsern ermöglichte die technische Durchführung von Färbungen der mikroskopischen Stadien nach einer Methode, die VON STOSCH (1952) beschrieben hat. Bis zum Festsetzen einer genügend großen Zahl von Schwärmern schwammen die Deckgläser auf der Oberfläche der Kulturflüssigkeit in Petrischalen, dann erst wurden sie untergetaucht. Auf diese Weise bleibt die Konzentration der Flüssigkeit in den Tropfen unverändert. Keimlinge können in ihnen mehrere Monate lang am Leben bleiben, wenn sie auch infolge Nährstoffmangels nicht mehr wachsen. In Nährlösung gebracht, nehmen sie sofort ihr Wachstum wieder auf.

VERSUCHSERGEBNISSE

Acrosiphonia spinescens

Auf Grund ihrer morphologischen Ähnlichkeit und ihres gleichartigen Verhaltens im Kulturexperiment werden Herkünfte von Brest, Anglesey und Bergen zu *Acrosiphonia spinescens* gestellt. Sie alle lassen sich leicht kultivieren und werden reichlich fertil. Dies gilt auch für das eine in Kultur zwischen *Spongomorpha aeruginosa* aufgetretene Exemplar dieser Art (KORNMANN 1965), das lange Zeit der alleinige Beleg für das Vorkommen von *Acrosiphonia spinescens* bei Helgoland war. Erst Ende Juni 1970 konnte ein Büschel dieser Alge am natürlichen Standort zwischen *Acrosiphonia arcta* gesammelt werden. Ihr Entwicklungszyklus wies sie als *Acrosiphonia spinescens* aus: die Zygoten ergaben Sporophyten, aus deren Zoosporen bei Abschluß des Manuskripts eine Generation junger Gametophyten herangewachsen war.

Von diesen Herkünften unterscheiden sich ganz eindeutig die 6 Kulturen von *Acrosiphonia spinescens*, die aus Einzelpflanzen von Roscoff stammen. Unter den gleichen Bedingungen wie alle anderen Kulturen wachsend, wurden bisher nur vier dieser Pflanzen – und auch diese zum Teil sehr spärlich – fertil; alle neigen, besonders in älteren Kulturen, zu starker Rhizoidbildung. Ihre Nachkommenschaft bestand überwiegend aus Codiolum-Stadien, fädige Pflanzen traten in unterschiedlichem Anteil auf. Da sie nur schwer fertil wurden, konnten die Pflanzen von Roscoff nicht in die zyto-

logischen Untersuchungen einbezogen werden. Die an dem Material von Brest und von Helgoland durchgeführten Versuche führten zu folgenden Ergebnissen.

Entwicklung der Zygoten

Die Zygoten entwickeln sich in der früher (KORNMANN 1965) beschriebenen Weise. Die Kernverschmelzung erfolgt in allen Zygoten während der ersten 3 Tage, es entsteht eine einheitliche Sporophytengeneration. In den vielen Parallelkulturen dieser Art traten keine fädigen Pflanzen auf. Kernfärbungen ließen sich leider nicht über mehr als 10 Tage ausdehnen, weil sich dann die langgestielten Sporophyten in den Reagenzien ablösten.

Entwicklung zweigeißeliger Schwärmer

Während ein erheblicher Teil der abgerundeten Stadien aus zweigeißeligen Schwärmern in den ersten 3 Tagen zugrunde ging, entwickelten sich die übrigbleibenden Keimlinge in allen Kulturen zu Codiolum-Stadien. Sie wuchsen etwas langsamer als die aus Zygoten entstandenen Sporophyten. Durch Färbungen wurde bestätigt, daß alle auf den Deckgläsern zur Ruhe gekommenen Schwärmer einkernig waren. Ein Teil des Aufwuchses wurde fertil und gab einer fädigen Generation den Ursprung.

In mehreren Kulturen entstanden neben den Sporophyten auch einzelne fädige Pflanzen. Dies ist das bedeutsamste Ergebnis der Versuche mit den zweigeißeligen Schwärmern. Es bedarf keines weiteren Kommentars, wenn es auch nicht zu erklären ist, warum sich ein minimaler Anteil zweigeißeliger Schwärmer unmittelbar zu fädigen Pflanzen entwickeln kann.

Acrosiphonia grandis

Über die Entwicklung der monözischen *Acrosiphonia grandis* aus Island wurde ausführlich berichtet (KORNMANN 1970). In allen Zygoten erfolgt die Karyogamie. Zygoten und zweigeißelige Schwärmer entwickeln sich in gleicher Weise zu gestielten Codiolum-Stadien, die aber keine Zoosporen erzeugen, sondern zu einem Stolo auswachsen, auf dem sich die fädige Pflanze erhebt.

Acrosiphonia arcta

Acrosiphonia arcta ist die bei Helgoland am reichlichsten vertretene Art der Gattung; über ihren Lebenszyklus wurde bereits früher berichtet (KORNMANN 1964). Gleichartiges Material stand mir von der Isle of Man, von Bergen und von Island zur Verfügung. Da sich bei *Acrosiphonia arcta* sowohl Zygoten als auch zweigeißelige Schwärmer zu fädigen Pflanzen entwickeln, mußte das für die Versuche benutzte Aus-

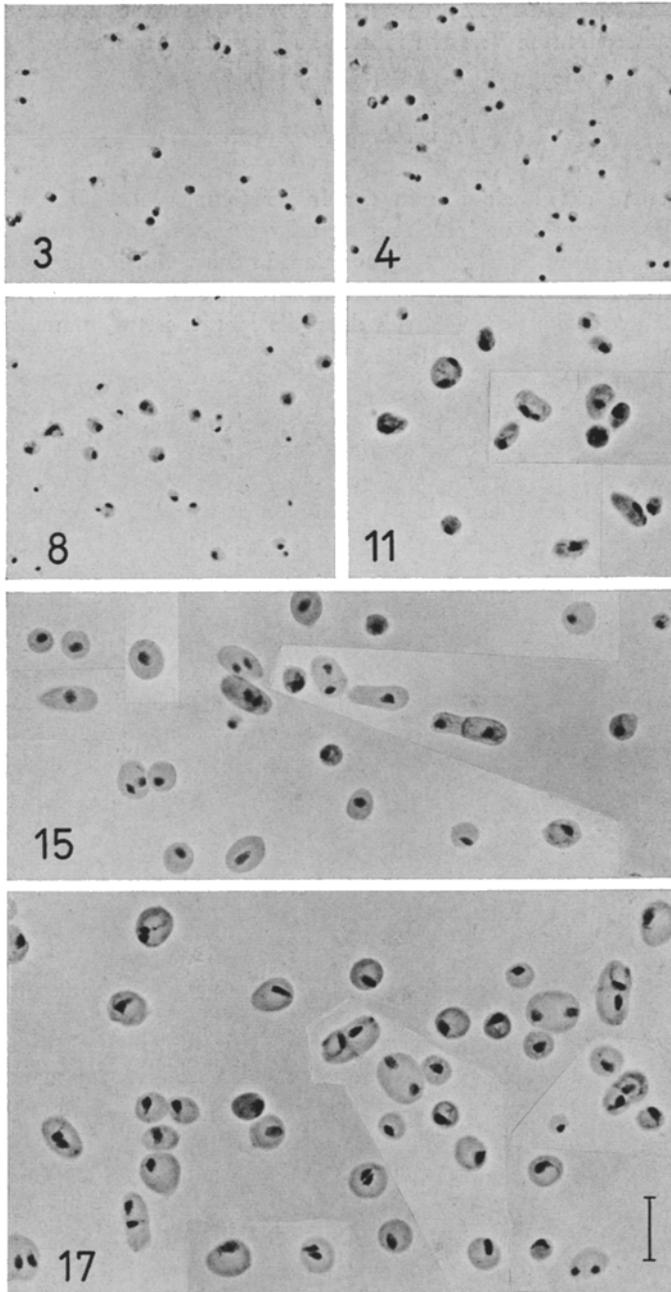


Abb. 1: *Acrosiphonia arcta*. Entwicklung zweieißeliger Schwärmer. Die eingetragenen Zahlen geben das Alter der Keimlinge in Tagen an, der Maßstab entspricht 20 μm . Weitere Erklärung im Text

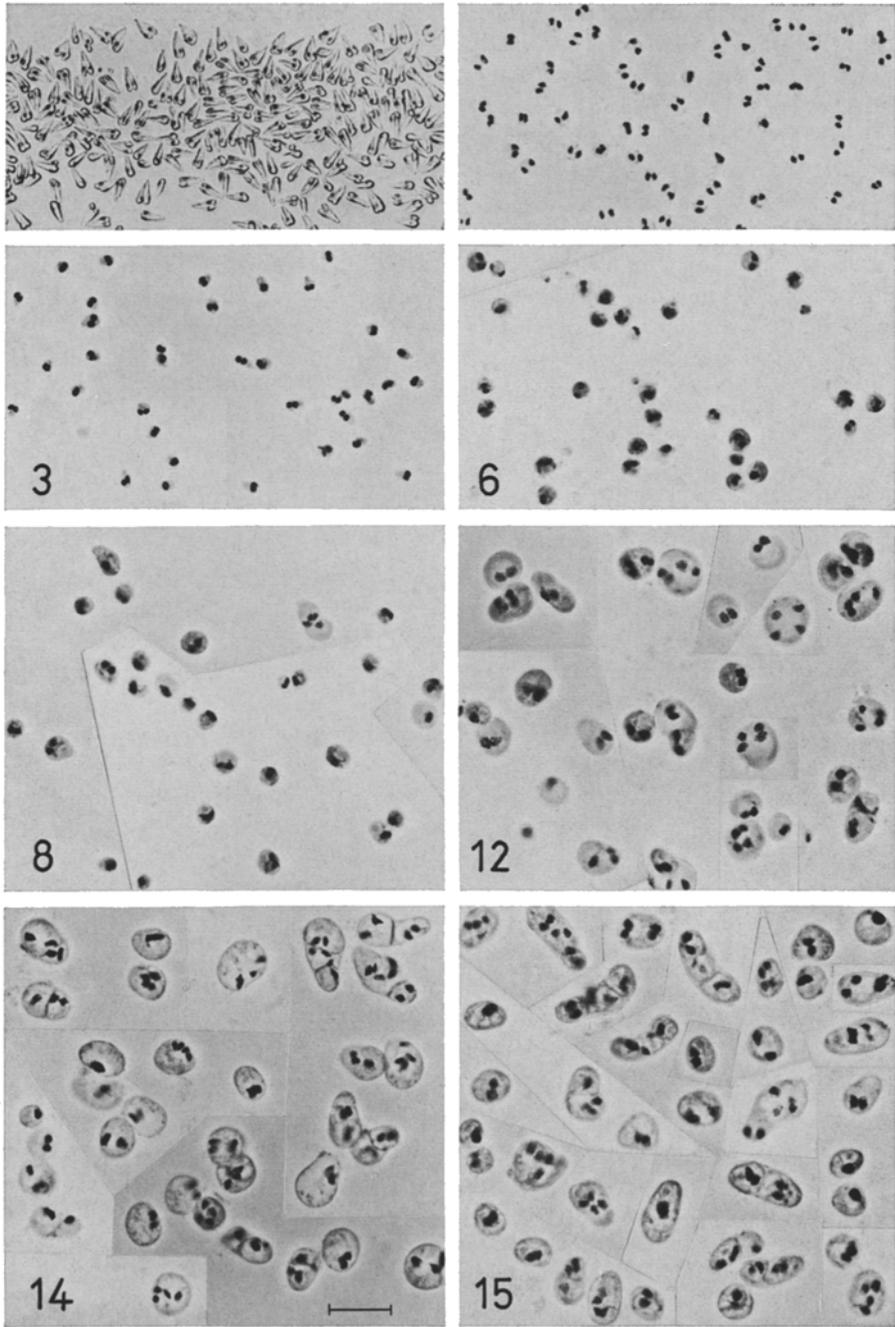


Abb. 2: *Acrosiphonia arcta*. Zygotenentwicklung. Die eingetragenen Zahlen geben das Alter der Keimlinge in Tagen an, der Maßstab entspricht 20 μ m. Nähere Erklärung im Text

gangsmaterial besonders sorgfältig kontrolliert werden. Für die nachstehend beschriebenen Versuchsserien diente Naturmaterial vom April 1970. Zygoten wurden kurz nach dem Ausschwärmen am hinteren Rande einer großen Glasschale entnommen, zweigeißelige Schwärmer erst nach mehreren Stunden aus der positiv phototaktischen Ansammlung. Sie wurden noch mehrere Male gründlich gemischt, so daß sich kopulationsbereite Gameten hätten finden müssen.

Optimale Kulturbedingungen – Erdschreiberlösung, 15° C und täglich 14stündige Beleuchtung – wurden in dieser Serie nicht gewählt, um den Entwicklungsablauf zu verzögern. Die Schwärmer bleiben sehr unterschiedlich lange in den Tropfen beweglich und entwickeln sich nach dem Festsetzen verschieden schnell. Die beabsichtigte Verlangsamung wurde durch Kultur in Schreiberlösung bei einer Temperatur von 6° C erreicht, der Lichtrythmus von 14:10 Stunden wurde beibehalten. Durch die zeitliche Dehnung lassen sich die karyologischen Vorgänge in den Keimungsstadien klarer erkennen.

Entwicklung zweigeißeliger Schwärmer

Es ist zweckmäßig, mit der Entwicklung der zweigeißeligen Schwärmer zu beginnen, die naturgemäß keine Besonderheiten aufweist. In den Abbildungen 1 und 2 geben die in die einzelnen Bilder eingetragenen Zahlen das Alter der Kultur in Tagen an. Die meisten Schwärmer blieben 3–4 Tage lang beweglich; die Wiedergabe drei Tage alter Stadien zeigt in der unteren Hälfte des Bildes festsitzende, darüber noch freibewegliche, aus dem gleichen Tropfen entnommene Schwärmer. Das Versuchsmaterial ist ausnahmslos einkernig. In der 8 Tage alten Kultur weisen die Keimlinge erhebliche Größenunterschiede auf, ein Teil geht noch zugrunde. Die ersten Kernteilungen erfolgen in den 11 Tage alten Zellen; im Alter von 15 Tagen sind die größten Keimlinge bereits zweizellig, jede Zelle enthält einen Kern. Die weitere Entwicklung bis zu fädigen Pflanzen zeigt – von einer geringen zeitlichen Verzögerung abgesehen – keine Unterschiede gegenüber der Entwicklung aus Zygoten.

Zygoten-Entwicklung

Abbildung 2 zeigt oben das Ausgangsmaterial dieser Versuchsreihe: links lebende Zygoten am Rand eines ganz flachen Tropfens, rechts eine wenige Stunden alte gefärbte Probe noch schwimmender Zygoten. Durch die beiden Augenpunkte der Pärchen und die beiden Kerne in dem gefärbten Präparat wird die einwandfreie Beschaffenheit des Versuchsmaterials hinreichend ausgewiesen. Die am dritten Tage gefärbten festsitzenden Stadien sind alle noch zweikernig, während in einzelnen 6 Tage alten Keimlingen die Karyogamie bereits erfolgt ist. In der 8 Tage alten Kultur haben sich in den kleinen Zellen die Kerne noch nicht vereinigt; einkernige Zygoten sind ebenso vorhanden wie größere zweikernige Stadien, in denen die erste Kernteilung bereits vollzogen ist. Nur ausnahmsweise kommen vierkernige einzellige Keimlinge in der 8 Tage alten Kultur vor; der zweite Teilungsschritt erfolgt also, bevor die Zelle

sich teilt. Die 12 Tage alte Probe zeigt bereits einzelne zweizellige Keimlinge mit je zwei Kernen, außerdem zahlreiche vier- und zweikernige, noch ungeteilte Zellen. Kleine Zygoten mit dem Verschmelzungskern sind nur noch vereinzelt zu finden. Nach 14 und 15 Tagen sind die am schnellsten sich entwickelnden Keimlinge zwei- und dreizellig geworden; vier- und zweikernige ungeteilte Zellen sind nicht selten. Verhältnismäßig viele Zellen weisen trotz ansehnlicher Größe noch immer den ungeteilten Zygotenkern auf.

Dieses in mehreren Versuchsreihen immer wieder bestätigte Ergebnis stimmt nicht mit der Feststellung JÓNSSONS (1968a) an Material von *Acrosiphonia arcta* von Helgoland überein. Die übersandten Pflanzen sind in seinem Laboratorium in Paris fertil geworden. Nach JÓNSSONS Beobachtungen bleiben die beiden Pronuclei nach der Verschmelzung der Gameten stets getrennt. Die erste – und zwar immer asynchrone – mitotische Aktivität zeigt sich entweder bei oder nach der ersten Zellteilung. Die Keimlinge enthalten dann entweder je einen Kern in jeder Zelle, oder zwei Kerne in der einen, und einen Kern in der anderen Zelle. Durch die apokaryogame Entwicklung entsteht aus falschen Zygoten ein miktohaplontischer Gametophyt. *Acrosiphonia arcta* von Helgoland wird als nahe verwandte, wenn nicht gar mit *Acrosiphonia spinescens* identische Form aufgefaßt, bei der die geschlechtliche Fortpflanzung bis zur plasmogamen Parthenogenese rückgebildet ist. Meine über Jahre fortgesetzten Untersuchungen haben indessen immer wieder bestätigt, daß *Acrosiphonia arcta* und *A. spinescens* auf Grund ihrer Lebenszyklen getrennte Arten sind. Zwischen ihnen vermittelt in eindrucksvoller Weise der Entwicklungszyklus von *Acrosiphonia grandis*, wie im nächsten Abschnitt an Hand der schematischen Abbildung 3 ausführlicher dargestellt wird.

LEBENSZYKLEN IN DER GATTUNG ACROSIPHONIA

Acrosiphonia spinescens

Der Lebenszyklus ist heteromorph. Aus der Zygote geht ein einzelliger Sporophyt hervor, der unter natürlichen Bedingungen endophytisch in den Krusten von *Petrocelis* lebt. Nur in freier Kultur sitzen die grünen Zellen auf einem langen, gewundenen, scheinbar segmentierten Stiel, während sie in kultivierten *Petrocelis*-Thalli die Form von *Chlorochytrium inclusum* annehmen (KORNMAN, unveröffentlicht). Es ist nicht daran zu zweifeln, daß die Reduktionsteilung bei der Zoosporenbildung erfolgt, wenn sie auch nicht nachgewiesen ist. Die Zoosporen bilden ein niederliegendes, scheibenartig verzweigtes System oder einen rhizoidartigen Stolo; beiderlei Keimlinge kommen nebeneinander in der gleichen Kultur vor, auf ihnen erhebt sich der aufrechte Gametophyt.

Zweigeißelige Schwärmer – es soll hier nicht näher diskutiert werden, ob es sich dabei um Gameten oder Zoosporen handelt (vgl. KORNMAN 1970) – entwickeln sich in gleicher Weise zu einem einzelligen Codiolum-Stadium; aus seinen Zoosporen gehen ebenfalls Gametophyten hervor. Ob diese Entwicklung mit karyologischen Besonderheiten – Aufregulierung der Chromosomenzahl und Meiosis – verbunden ist, ist nicht bekannt; dies gilt auch für den analogen Fall bei *Acrosiphonia grandis*.

Ein kleinerer Anteil zweigeißeliger Schwärmer kann sich auch unmittelbar zu Gametophyten entwickeln. Diese drei verschiedenen Entwicklungsmöglichkeiten im Lebenszyklus der monözischen *Acrosiphonia spinescens* sind indessen kein Einzelfall, darauf sei bereits an dieser Stelle mit besonderem Nachdruck hingewiesen. Beide Geschlechtspflanzen der diözischen *Monostroma grevillei* können sich in genau der gleichen Weise entwickeln (KORNMANN 1962a, JÓNSSON 1968b).

Acrosiphonia grandis

Der Lebenszyklus von *Acrosiphonia grandis* ist isomorph, ihr Thallus vereinigt jedoch die morphologischen Elemente der heteromorphen Acrosiphoniaceen, die codioloide und die fädige Phase. Aus der Zygote entsteht zunächst ein typisches *Codiolum*, das – nach synchronen Kernteilungen 16kernig geworden – unmittelbar zur fädigen Pflanze auswächst. Den Ort der Reduktionsteilung zytologisch nachzuweisen, war bei dem wenigen verfügbaren Material nicht möglich. Es liegt jedoch nahe, in Analogie zu *Acrosiphonia spinescens* die Meiosis an der Stelle zu suchen, die der bei der Zoosporenbildung entspricht. Bei *Monostroma grevillei* konnte JÓNSSON (1968b) die erste Teilung des Zygotenkerns als Meiosis nachweisen.

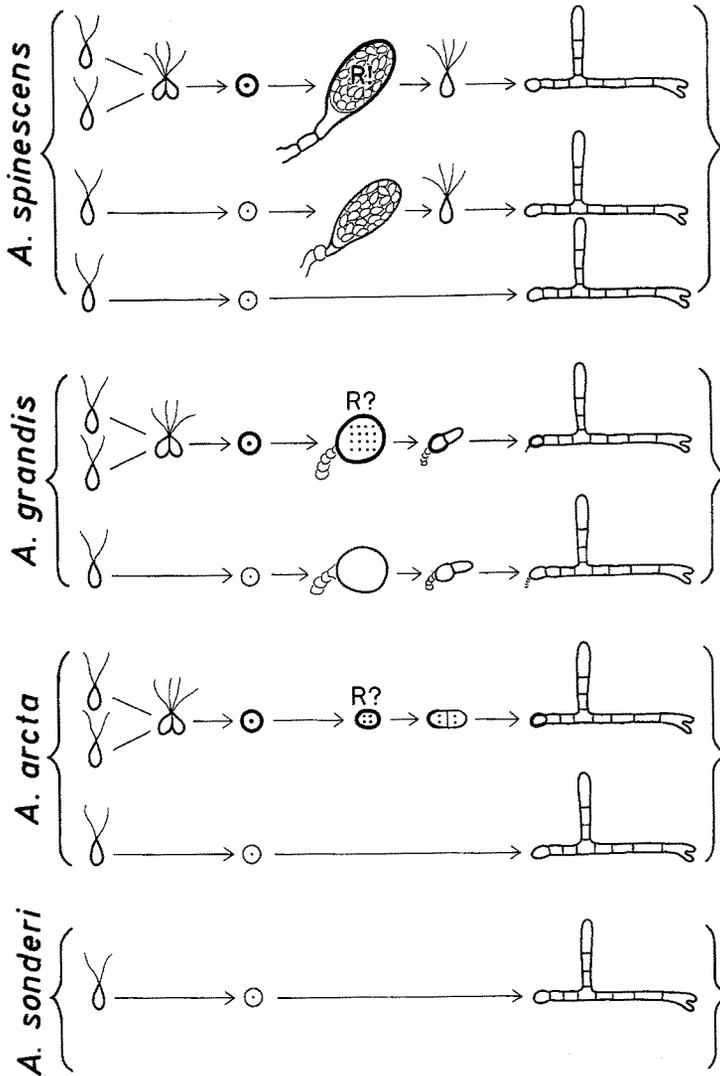
Die Entwicklung zweigeißeliger Schwärmer zeigt keine morphologischen Abweichungen von derjenigen der Zygoten, eine direkte Entwicklung zu fädigen Pflanzen wurde nicht beobachtet.

Acrosiphonia arcta

Die Generationen von *Acrosiphonia arcta* sind durchaus isomorph. Es wird kein codioloides Stadium mehr gebildet wie bei *Acrosiphonia grandis*. Die wachsende Zygote erreicht ein Vierkernstadium und wächst dann unmittelbar zu einem niederliegenden System aus, das dem aus den Zoosporen von *A. spinescens* entstandenen, beziehungsweise dem des auswachsenden codioloiden Stadiums von *A. grandis* entspricht. Was liegt näher, als nach der Kenntnis dieser Zusammenhänge die Reduktionsteilung in dem zweimaligen Teilungsschritt des Zygotenkerns zu suchen? Ich gebe damit meine bisherige Ansicht auf, in der ich die Reduktionsteilung bei der Gametenbildung vermutete. Daß dies nicht der Fall sein kann, hat JÓNSSON (1968a) übrigens an dem *Acrosiphonia arcta*-Material von Helgoland zytologisch nachgewiesen. Er fand in den Teilungsstadien vegetativer Zellen ebenso wie im vorgeschrittenen Stadium der Gametogenese jeweils 5 Chromosomen.

Auch die Anzahl der Kerne in den noch ungeteilten Keimlingen zeigt einen bemerkenswerten Unterschied, der auf eine Reduktionsteilung in der keimenden Zygote schließen läßt: es sind zwei Kerne in denen aus unverschmolzenen Schwärmern gegenüber vier in den Zygotenkeimlingen. Dies alles macht es wahrscheinlich, daß bei *Acrosiphonia arcta* die diploide Phase auf die Zygote beschränkt ist, die sich vegetativ mit dem Haplonten zu einem einheitlichen System verbindet.

Das Schema Abbildung 3 veranschaulicht ein klassisches Beispiel einer phylogenetischen Entwicklungsreihe innerhalb einer Gattung. In dem ursprünglichen Wechsel

Abb. 3: Lebenszyklen verschiedener *Acrosiphonia*-Arten

heteromorpher Generationen wird die codioloide Phase sowohl zeitlich als auch morphologisch bis zu ihrem Verschwinden reduziert. Unter optimalen Kulturbedingungen im Laboratorium benötigt der Sporophyt von *Acrosiphonia spinescens* bis zu seiner Reife knapp drei Monate; in der Natur mögen es etwa 9–10 Monate sein. Das codioloide Stadium von *Acrosiphonia grandis* wächst bereits nach etwa 22 Tagen zur fähigen Phase aus, nachdem die früheste Teilung des Zygotenkerns etwa nach 14 Tagen erfolgt und in synchronen Teilungsschritten zu einem 16-Kern-Stadium führt, bevor die erste Querwand entsteht. In der lediglich sich vergrößernden Zygote von *Acrosi-*

phonia arcta schließlich teilt sich der Kern unter optimalen Kulturbedingungen bereits nach 3 Tagen; die erste Zellteilung erfolgt in dem vierkernigen Stadium. Abbildung 3 illustriert in treffender Weise FELDMANN'S Formulierung, lange bevor der heteromorphe Generationswechsel von *Acrosiphonia* bekannt war (1952, S. 18): „Finalement, l'une ou l'autre des deux générations subit une réduction de la complexité de sa structure et de sa durée, réduction qui peut aller jusqu'à la disparition complète de l'une des générations.“

Acrosiphonia sonderi

Über die Entwicklung dieser bei Helgoland häufigen Art wurde bereits früher berichtet (KORNMANN 1962b). Später konnte auch Material von Frederikshavn (Dänemark) und Hoek van Holland geprüft werden. *Acrosiphonia sonderi* hat keinen Kernphasenwechsel, sie pflanzt sich nur durch ungeschlechtliche zweigeißelige Zoosporen fort. Ihre Entwicklung entspricht in morphologischer Hinsicht derjenigen der nicht kopulierenden Schwärmer von *Acrosiphonia arcta* und der kleinen Minderheit nicht kopulierender Schwärmer von *Acrosiphonia spinescens*, aus denen kein *Codiolum* entsteht. Nur bei *Acrosiphonia grandis* wurde eine solche direkte Entwicklung zweigeißeliger Schwärmer nicht beobachtet.

Soll man *Acrosiphonia sonderi* als eine weitere Reduktionsstufe von *Acrosiphonia arcta* auffassen, bei der die Fähigkeit zur geschlechtlichen Fortpflanzung verlorengegangen ist? Man wird dies tun dürfen, zumal sich auch hier eine Entwicklungstendenz erkennen läßt. Die direkte Entwicklung zweigeißeliger Schwärmer zur fädigen Pflanze ist selten bei *Acrosiphonia spinescens* mit diplohaplontischem Wechsel, häufiger bei *Acrosiphonia arcta* mit zygotischem Kernphasenwechsel, sie verbleibt als alleinige Möglichkeit bei *Acrosiphonia sonderi* nach dem Wegfall des Phasenwechsels.

Nach der Kenntnis dieser Zusammenhänge stehen sich auch die Entwicklungszyklen von *Monostroma grevillei* und *Monostroma arctica* nicht mehr so getrennt gegenüber wie bisher. Der Lebenszyklus von *Monostroma grevillei* schließt in beiden Geschlechtern die für *Acrosiphonia spinescens* dargestellten Möglichkeiten der Entwicklung unverschmolzener Schwärmer ein (KORNMANN 1962a, JÓNSSON 1968b). Die ausschließlich direkte Entwicklung aus zweigeißeligen Zoosporen bei *Monostroma arctica* (KORNMANN & SAHLING 1962) entspricht der von *Acrosiphonia sonderi*. Die genannten *Monostroma*-Arten können also in gleicher Weise als Anfangs- und Endglied einer Entwicklung aufgefaßt werden.

SCHLUSSBETRACHTUNG

Die Identifizierung der *Acrosiphonia*-Arten bleibt weiterhin schwierig. Eine ganze Reihe von Arten ist inzwischen durch die Kenntnis ihres Lebenszyklus ausreichend charakterisiert. Die hier gegebene Übersicht zeigt einen Weg und ist zugleich der Anfang für eine systematische Gliederung der Gattung. Aber die Methode ist umständlich, sie macht die Aufzucht der Arten im Kulturversuch erforderlich. Zu den vier in Ab-

bildung 3 dargestellten Typen des Entwicklungszyklus kommt noch ein weiterer, der heteromorphen Generationswechsel mit Diözie bei *Acrosiphonia coalita* (FAN 1959). Schließlich gibt es Formen, über deren Vermehrung bisher überhaupt noch nichts bekannt ist. Das gilt für eine bei Helgoland häufige Art, die ich als *Acrosiphonia centralis* bezeichnete (KORNMANN 1962b). Zwar werden im Natur- und Kulturmateriale Sporangien angelegt, doch wurde deren Entleerung noch niemals beobachtet. In dieser Hinsicht stimmt sie mit dem Typus der Art aus der Ostsee überein, doch ist nicht ganz sicher, ob die beiden Formen identisch sind. Darüber könnte nur ein eingehender Vergleich an ihren natürlichen Standorten Aufschluß geben. Ein weiterer erschwerender Punkt für die Identifizierung der *Acrosiphonia*-Arten ist die außerordentliche Variabilität während ihrer Vegetationszeit. Nur in wenigen Fällen wird es möglich sein, sich an Hand einer gelegentlich gesammelten, fixierten oder getrockneten *Acrosiphonia*-Probe ein Urteil über ihre Artzugehörigkeit zu bilden. Eine Erweiterung unseres Kenntnis dieser schwierigen Gattung ist nur zu erwarten, wenn die Arbeiten in der hier aufgezeigten Weise an anderen Küstenabschnitten, etwa im Bereich von Forschungsstationen, fortgesetzt werden.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Fakultative Karyogamie konnte bei keiner der untersuchten *Acrosiphonia*-Arten nachgewiesen werden. Alle Arten mit geschlechtlicher Fortpflanzung können sich zusätzlich durch zweigeißelige Schwärmer vermehren.
2. *Acrosiphonia spinescens* hat heteromorphen Generationswechsel; der Sporophyt ist Codiolum-artig, der monözische Gametophyt fädig. Unverschmolzene zweigeißelige Schwärmer entwickeln sich ebenfalls zum Codiolum-Stadium, in seltenen Fällen auch direkt zu fädigen Pflanzen.
3. Dieser wie auch Punkt 5 sind keine Ergebnisse der vorliegenden Studie, ihr Inhalt ist aber für das Verständnis der Zusammenhänge notwendig. Die isländische *A. grandis* hat keinen Generationswechsel, jedoch vereinigt ihr Thallus heteromorphe Bauelemente. Das aus der Zygote zunächst entstehende typische *Codiolum* wächst im 16-Kern-Stadium – vermutlich nach vollzogener Reduktionsteilung – unmittelbar zur fädigen *Acrosiphonia* aus. Die Entwicklung zweigeißeliger Schwärmer zeigt keine morphologischen Unterschiede (KORNMANN 1970).
4. Auch *Acrosiphonia arcta* hat keinen Generationswechsel; die zygotische Phase beschränkt sich auf die erste Zelle ihres fädigen Thallus. Nach wahrscheinlich meiotischer Teilung vierkernig geworden, wächst die Zygote zum fädigen Thallus weiter. Keimlinge aus zweigeißeligen Schwärmern werden nach der ersten Kernteilung zweizellig, ihre weitere Entwicklung gleicht der aus Zygoten.
5. *Acrosiphonia sonderi* pflanzt sich ausschließlich durch ungeschlechtliche zweigeißelige Zoosporen in gleicher Weise fort, wie dies bei *A. arcta* und *A. spinescens* zusätzlich der Fall ist (KORNMANN 1962b).
6. Die *Acrosiphonia*-Arten mit geschlechtlicher Fortpflanzung zeigen eine stufenweise Reduktion der Diplophase von einer absoluten über eine zeitlich begrenzte Selbstständigkeit bis zur völligen Einbeziehung in einen einheitlichen Organismus. Die

Fähigkeit unverschmolzener Schwärmer, sich direkt zu entwickeln, verbindet diese Arten mit denen ohne geschlechtliche Vermehrung.

7. Die Kenntnis der Lebenszyklen der *Acrosiphonia*-Arten bildet die Grundlage für eine systematische Gliederung der Gattung, deren Arten in vielen Fällen kennzeichnender morphologischer Unterschiede ermangeln.

Danksagungen. Zahlreiche Kollegen haben mir die vergleichende Untersuchung von *Acrosiphonia*-Arten der europäischen Küsten durch die liebenswürdige Übersendung lebenden Materials ermöglicht. Dafür sage ich meinen herzlichen Dank an E. BURROWS, Liverpool, England, J. CABIOCH, Roscoff, Frankreich, T. CHRISTENSEN, Kopenhagen, Dänemark, J.-Y. FLOC'H, Brest, Frankreich, I. MUNDA, Ljubljana, Jugoslawien (für Proben von Island), P. H. NIENHUIS, Yerseke, Holland, P. SVENDSEN, Bergen, Norwegen, und P. WILKINSON, Liverpool, England. Die unermüdete und sorgfältige Hilfe von Herrn P. H. SAHLING bei der technischen Durchführung dieser Arbeit erkenne ich dankbar an.

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.
- FELDMANN, J., 1952. Les cycles de reproduction des algues et leur rapports avec la phylogénie. Revue Cytol. Biol. vég. **13**, 1–49.
- JÓNSSON, S., 1964a. Nouveau type de parthénogenèse haploïde chez les Algues: la parthénogenèse plasmogamique. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris **258**, 2145–2148.
- 1964b. Existence d'une caryogamie facultative chez l'*Acrosiphonia spinescens* (Kütz.) KJELLM. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris **258**, 6207–6209.
- 1967. Sur l'existence de générations micro-haploïdes issues de faux zygotes codioloïdes chez l'*Acrosiphonia Sonderi* (Kütz.) KORNM. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris **264**, 1009–1012.
- 1968a. Sur l'existence de lignées micro-haploïdes isolées dans la population naturelle de l'*Acrosiphonia arcta* (DILLW.) J. AG. d'Héligoland. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris **267**, 53–55.
- 1968b. Sur le cycle ontogénique et chromosomique du *Monostroma grevillei* (THUR.) WITTR. de Roscoff. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris **267**, 402–405.
- KORNMANN, P., 1962a. Die Entwicklung von *Monostroma grevillei*. Helgoländer wiss. Meeresunters. **8**, 195–202.
- 1962b. Eine Revision der Gattung *Acrosiphonia*. Helgoländer wiss. Meeresunters. **8**, 219–242.
- 1964. Der Lebenszyklus von *Acrosiphonia arcta*. Helgoländer wiss. Meeresunters. **11**, 110–117.
- 1965. Was ist *Acrosiphonia arcta*? Helgoländer wiss. Meeresunters. **12**, 40–51.
- 1970. Der Lebenszyklus von *Acrosiphonia grandis* (Acrosiphoniales, Chlorophyta). Mar. Biol. **7**, 324–331.
- & SAHLING, P. H., 1962. Zur Taxonomie und Entwicklung der *Monostroma*-Arten von Helgoland. Helgoländer wiss. Meeresunters. **8**, 302–320.

Anschrift des Autors: Dr. P. KORNMANN
Biologische Anstalt Helgoland
(Meeresstation)
2192 Helgoland
Deutschland (BRD)