Zur Kenntnis der *Porphyra*-Arten von Helgoland

Von Peter Kornmann

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland

(Mit 12 Abbildungen im Text)

A. Einleitung

Die Versuche der Systematiker, die *Porphyra*-Arten nach den authentischen Beschreibungen und Aufsammlungen zu ordnen und zu benennen, haben seit etwa 100 Jahren zu einer nicht mehr zu steigernden Verwirrung geführt. Die subjektiven Auffassungen der Autoren spiegeln sich in der Nomenklatur der *Porphyra*-Arten wider, in der alle Möglichkeiten der Kombination von Arten und Formen zu finden sind.

Die Unterscheidung der *Porphyra*-Arten mußte sich bisher im wesentlichen auf ihre recht variablen morphologischen Merkmale beziehen. Diese Grundlage verbreitert sich durch KATHLEEN M. DREWS Entdeckung der *Conchocelis*-Phase im Lebenszyklus von *Porphyra*. In Zukunft wird man nicht auf die taxonomischen Merkmale des *Conchocelis*-Stadiums verzichten können.

Vor 1½ Jahren habe ich damit begonnen, die fünf bei Helgoland vorkommenden *Porphyra*-Arten in Kultur zu nehmen. Dabei ergaben sich so kennzeichnende Unterschiede ihrer *Conchocelis*-Stadien, daß die Selbständigkeit der von mir unterschiedenen Arten bestätigt wurde. Ohne weiteres ließen sich die von mir (1960) von einer *Balanus*-Platte isolierte *Conchocelis*-Probe sowie eine spontan in einer *Monostroma*-Kultur aufgetretene *Conchocelis* den entsprechenden *Porphyra*-Arten zuordnen. Umgekehrt ist es auch möglich, zweifelhafte *Porphyra*-Arten auf dem Weg über ihr *Conchocelis*-Stadium zu bestimmen. Eine mir unbekannte, nur auf einen kleinen Standort bei Helgoland beschränkte Form zeigte auch in ihrer *Conchocelis*-Phase durchaus eigene Merkmale.

Neben der Klärung ihrer Taxonomie haben die Untersuchungen das Stadium des Lebenszyklus der *Porphyra*-Arten zum Ziel und werden mich wahrscheinlich noch längere Zeit beschäftigen. Daher möchte ich die bereits erarbeiteten Ergebnisse schon jetzt bekanntgeben in der Hoffnung, damit die Durchführung gleichartiger Versuche an anderen Stellen anzuregen. Nur durch eine Zusammenarbeit aller daran interessierten Forscher erscheint es mir möglich, zu einer Übersicht über die Taxa und ihre geographische Verbreitung zu gelangen. Zweckmäßig wäre ein Austausch von Kulturen, damit die Formen

unter den jeweiligen Versuchsbedingungen des Bearbeiters unmittelbar verglichen werden können.

B. Material und Methode

Alle Kulturen sind Spezies-Reinkulturen und stammen aus Karposporen von Einzelpflanzen, die jeweils mit entsprechender Kennzeichnung im Herbar verwahrt werden. Wenn es zweckmäßig erscheint, werden von der frischen Pflanze auch mikroskopische Präparate hergestellt. Von den ausgewählten Pflanzen werden fertile Randpartien abgeschnitten und in flache Schalen mit wenig sterilem Seewasser ausgelegt. Im allgemeinen fallen bereits in den ersten Stunden so viele Sporen aus, daß sie sich als gefärbte Flecke auf dem Boden der Schale erkennen lassen. Sie werden mit Glaskapillaren in die Kulturschalen übertragen.

Als Kulturflüssigkeit hat sich Erdschreiberlösung bewährt. Sie enthielt 20 oder 50 ccm Erdabkochung im Liter, gelegentlich auch einen Zusatz von Minimumstoffen des Seewassers. Sich auf eine genaue Zusammensetzung festzulegen, ist bei einem Medium, das in der Erdabkochung einen so unbestimmbaren Faktor enthält, ohnehin illusorisch.

Die Kulturen stehen in einem Raum mit einer Temperatur von 15° C und erhalten täglich 14 Stunden lang Licht einer 40 Watt-Leuchtstoffröhre aus 40 bis 50 cm Entfernung. Bei zwei der untersuchten Arten wird die *Conchocelis* bei 15° C wohl fertil, jedoch keimen bei dieser Temperatur nur wenige Conchosporen. Eine reichlichere Fertilisierung und größere Keimungsrate läßt sich bei diesen Arten durch Überführen in eine Temperatur von etwa 3—5° C erreichen. Bei den beiden anderen Arten wurde die *Conchocelis* bisher nicht fertil. So können neben morphologischen Merkmalen auch physiologische Unterschiede des *Conchocelis*-Stadiums zur Kennzeichnung der Arten dienen.

C. Die äußeren Merkmale der Helgoländer *Porphyra*-Arten

Die Durchführung dieser Untersuchung wurde dadurch begünstigt, daß bei Helgoland fünf *Porphyra*-Arten vorkommen, die laufend am Standort beobachtet und gesammelt werden konnten. Sie lassen sich im allgemeinen morphologisch ohne Schwierigkeit unterscheiden.

1. *Porphyra leucosticta* Thur.

Diese *Porphyra* ist durch die mosaikartig am Thallusrand verteilten farblosen Spermatangiosori mit keiner der anderen Arten zu verwechseln. Sie wird in dieser vergleichenden Studie nicht behandelt. Über ihre Entwicklung berichte ich in einer besonderen Mitteilung (im gleichen Bande S. 167).

2. *Porphyra linearis* Grev.

Ihre morphologischen Merkmale sind ebenso wie ihre ökologischen Besonderheiten bereits durch den Autor (1830) so klar herausgestellt worden, daß seiner Beschreibung kaum mehr etwas hinzuzufügen ist. Die von den späteren

Bearbeitern angerichtete Verwirrung hätte vermieden werden können. HARVEY hielt die Pflanze für eine unter den Bedingungen ihres exponierten Standortes nur kümmerlich ausgebildete *P. vulgaris*. Von REES (1940) wurde sie als Jugendstadium von *P. umbilicalis* angesehen, in die sie sich allmählich verwandeln sollte.

Diese Art ist nur in den Wintermonaten auf stark exponierten Felsen und Betonblöcken an der Hochwasserlinie zu finden. Sie ist unverkennbar durch ihre schmalen, lanzettförmigen Thalli mit deutlich abgesetztem Haftorgan (Abb. 1).

Abb. 1. *Porphyra linearis* Grev.
Linkes Blatt: 23. Nov. 1959, rechts: 27. Oktober 1956

3. *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz.

Schwieriger als ihre Kennzeichnung ist die Benennung dieser Art. Unter *Porphyra umbilicalis* verstehe ich die bei Helgoland in der obersten Gezeitenzone meist an exponierten Stellen wachsende Form. Ohne zu der Problematik dieses Namens Stellung nehmen zu können, möchte ich annehmen, daß diese Form den Beschreibungen bei ROTH (1806) und LYNGBYE (1819) zugrunde lag. Ihr Thallus ist wellig-faltig, er fühlt sich etwas pergamentartig an. Die büschelige Pflanze ähnelt einer filterartig in Falten gelegten mehr oder weniger runden Scheibe und läßt sich auch wie ein Faltenfilter in eine Ebene ausbreiten. Allerdings ist die Haftscheibe nicht „umbilicat“ im eigentlichen Sinne, sondern in ihr vereinigen sich ein oder mehrere sektorenförmige Thallusteile (Abb. 2). Die nicht untergetauchte Pflanze hängt als Büschel zusammengefaltet an ihrer Unterlage; ihre Wuchsform und die derbe Beschaffenheit ihrer Membran verhindern es, daß sich die Pflanzen beim Trockenfallen dem Substrat anlegen (Abb. 3). Nur junge, oft noch zungenförmige Exemplare trocknen mit glatter, glänzender Oberfläche auf der Unterlage an.

In dieser Form bildet *Porphyra umbilicalis* bei Helgoland ein geschlossenes Band oberhalb *Fucus spiralis* oder zusammen mit *Blidingia minima*. Sie

kommt aber in Einzelexemplaren in der ganzen Gezeitenzone vor. Die Thalli werden immer mehr flächenartig, je tiefer im Niveau die Alge wächst. Von der viel zarthäutigeren, sich etwas schleimig anführenden *Porphyra purpurea* lassen sich solche Exemplare im allgemeinen durch ihre derbere Membran unterscheiden.

Porphyra umbilicalis ist diözisch; die weiblichen Pflanzen fallen durch die kräftig rote Punktierung der fertilen Randpartien auf. Die aufgelegte Alge

Abb. 2. *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz.
Zwei Aufsammlungen vom September 1961

löst sich leicht von dem Papier ab; sie haftet um so schlechter, je höher ihr Standort war, ein offensichtlicher Zusammenhang zwischen der längerwährenden Austrocknung und der Membranbeschaffenheit.

4. *Porphyra purpurea* (Roth) C. A. Ag.

Diese Art wurde von ROTH (1797) nach Material von der deutschen Nordseeküste eindeutig beschrieben und abgebildet. Im Rijksherbarium von Leiden hatte ich Gelegenheit, „*Ulva purpurea*, Roth“ aus JÜRGENS' *Algae aquaticae*, Dec. 2 von der ostfriesischen Küste sowie „*Porphyra purpurea* Ag. Syst., *P. vulgaris* Ag. in Flor. ratisbon. ex insula Föhr“ von FRÖLICH zu sehen. Beide Herbarpflanzen waren zungenförmig, eine bei Sylt und Helgoland häufige Erscheinungsform der Alge (Abb. 5). C. A. AGARDH (1827) hat den Namen in *Porphyra vulgaris* geändert und gibt an, daß diese Alge im Adriatischen Meer

sehr häufig sei. Abgesehen davon, daß kein Grund zur Änderung des Namens besteht, dürfte hier — wie bereits von THURET (in LE JOLIS, 1863) erörtert — eine Verwechslung mit der dort häufigen *Porphyra leucosticta* vorliegen.

Porphyra purpurea (Roth) Ag. ist offenbar die gleiche Form, die THURET in LE JOLIS (1863) als *Porphyra laciniata* (Lightf.) Ag. bezeichnete und die KATHLEEN M. DREW (1954) unter dem Namen *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *laciniata* (Lightf.) J. Ag. für ihre entwicklungsgeschichtlichen Studien verwendet hat. DIXON (1959) hat inzwischen nachgewiesen, daß *Ulva laciniata*

Abb. 3

Abb. 4

Abb. 3. *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz.

Breites Band von 50—70 cm Höhe oberhalb *Fucus spiralis* (am unteren Rande des Bildes) an stark exponierter Mauer auf Beton, 21. Sept. 1961

Abb. 4. *Porphyra purpurea* (Roth) Ag.

Ruhiger Standort an der Innenseite einer Mauer. Die größeren zungenförmigen Exemplare sind etwa 30 cm lang. Der Stein im Vordergrund ist völlig überzogen von den glatt anliegenden Thalli, 21. Sept. 1961

im Herbarium LIGHTFOOT eine *Nitophyllum*-Spezies ist. Damit scheidet also dieser Name für die Bezeichnung der Alge aus.

In ihrer äußeren Form ist *Porphyra purpurea* sehr variabel (Abb. 5). Häufig findet man sie als schmale, zungenförmige Pflanze, die der Abbildung von ROTH (1797) entspricht und die von den Autoren als f. *vulgaris* gekennzeichnet wurde. Alle Übergänge führen von dieser Form zu ovalen bis etwa kreisrunden Exemplaren. Sie können ganzrandig oder in verschiedenem Maße zerschlitzt sein, solche Formen stellen die f. *laciniata* der Autoren dar. Stets ist aber eine Basis ausgeprägt, an welcher der flächenartige Thallus angeheftet ist.

Porphyra purpurea ist dünnhäutig und fühlt sich etwas schleimig an. Beim Antrocknen am Standort legt sich die Alge dem Substrat glatt an und hat eine glänzende Oberfläche (Abb. 4). Sie haftet fest auf Papier.

Abb. 5. *Porphyra purpurea* (Roth) Ag.
Aufsammlungen vom September 1961

Bei Helgoland ist *Porphyra purpurea* im allgemeinen monözisch, oft trennt eine gerade Linie die beiden Areale (Abb. 5). Die männlich fertilen Thallusränder fallen durch ihre gelblich-weiße Färbung auf, auch die fertilen weiblichen Partien lassen sich an ihrer braunroten Färbung ohne weiteres

erkennen. Häufig bildet eine Pflanze zunächst nur Spermatangien aus oder hat die entleerten männlichen Thallusteile bereits verloren, wenn die Reife der Karposporen erst beginnt. Dies läßt sich besonders anschaulich bei zungenförmigen Pflanzen beobachten, bei denen die Trennungslinie etwa in der Mediane des Thallus verläuft.

Porphyra purpurea kommt bei Helgoland etwa im Niveau von *Fucus vesiculosus* vom Frühsommer bis zum Herbst vor. Die größten Exemplare wurden im August 1960 beobachtet; sie erreichten 1 m Länge und waren etwa 10 cm breit.

5. *Porphyra* spec. (*amethystea* Kütz.?)

Die Besonderheiten dieser *Porphyra* fielen meinem technischen Assistenten, Herrn Paul-Heinz SAHLING, auf, der sie auf der Helgoländer Düne, dem alleinigen bei Helgoland bekannten Standort, sammelte. Die Düne ist eine flache Sandinsel, sie liegt etwa 1,5 km östlich der Felseninsel.

Man findet die Alge während des ganzen Jahres in großer Menge auf den Pfählen und Steinen einer alten, bereits stark eingesandeten Buhne am Südstrand der Düne und an einer in der Nähe befindlichen Steinschüttung neben der Einfahrt zum Dünenhafen. Sie fällt durch ihre stattliche Größe, ihre in feuchtem Zustand dunkelolivgrüne Farbe und die Dicke ihres glatten Thallus auf. Die bei Niedrigwasser angetrockneten Pflanzen erscheinen nahezu schwarz, sie haben eine glänzende Oberfläche und schmiegen sich dem Substrat glatt an. Auffallend sind die hellen, gelblich-weißen Ränder der männlichen Pflanzen, während die weiblich fertilen Ränder sich nicht ohne genaueres Hinsehen von sterilen Pflanzen unterscheiden lassen. Monözische Pflanzen kommen vereinzelt vor.

Die äußere Form dieser *Porphyra*-Art ist recht vielgestaltig. Im Herbst 1961 waren überwiegend runde, am Rande kräftig gewellte Thalli zu finden. Solche Pflanzen erhalten beim Auflegen auf Papier breite Falten, die oftmals die Mitte des Thallus oder die Haftscheibe erreichen (Abb. 6 oben). Ihre Basis ist in vielen Fällen herzförmig, es können sich aber auch mehrere Thallusteile an ihrer gemeinsamen Basis überlappen, so daß Formen entstehen, die „umbilicat“ erscheinen. Bei einer Exkursion im Oktober 1960 wurden meist langgestreckte, zungenförmige oder auch lappig zerschlitzte Pflanzen gesammelt (Abb. 6).

Beim Trocknen haften nur die fertilen und in Auflösung befindlichen Thallusränder auf dem Papier. Regelmäßig löst sich die noch feuchte Alge beim ersten Umlegen vom Papier ab und kontrahiert sich wie eine gespannte Gummifolie. Dabei kann sich ihr Durchmesser um etwa $\frac{1}{5}$ verringern.

Die Herbarblätter einiger Aufsammlungen haben eine amethystfarbene Tönung angenommen. So irreführend auch eine Farbangabe sein kann, — in KÜTZINGS Diagnose (1849) bezieht sie sich wahrscheinlich auf das getrocknete Exemplar, das er von SHUTTLEWORTH erhalten hatte, während die gleiche Angabe in NEWTONS (1931) Bestimmungsschlüssel sicherlich die Farbe des lebenden Materials kennzeichnen soll — so ging ich doch diesem Hinweis nach. Tatsächlich schließt die Beschreibung KÜTZINGS eine Zugehörigkeit der bei Helgoland gesammelten Form zu *Porphyra amethystea* nicht aus. Man kann sogar kurzgestielte Exemplare finden, die der Abbildung KÜTZINGS in Tab. phyc. XIX, 83 entsprechen, doch sind das seltene Ausnahmen. Aus dem Quer-

Abb. 6. *Porphyra* spec. (*amethystea* Kütz.?)
Helgoländer Düne. Das obere Exemplar vom 18. Sept. 1961, die übrigen vom 11. Okt. 1960

schnittsbild auf eine Dicke des Thallus von ca. 40 μ zu schließen, halte ich kaum für angängig, weil nichts über die Behandlung des der Zeichnung zugrundeliegenden Präparates ausgesagt ist. Der frische Thallus der Pflanze von Helgoland ist 80 μ dick. Abb. 7 A, B zeigt den frischen vegetativen Thal-

lus in der Aufsicht und im Querschnitt; bei *C* ist ein etwas schräger Schnitt durch den fertilen Thallusrand gezeichnet, an dem die weit über die Oberfläche vorragenden Papillen der reifen Karpogonien auffallen.

NEWTON (1931) gibt mehrere Fundorte von *Porphyra amethystea* an; die Entscheidung, ob die hier morphologisch und in ihrer Entwicklung gekennzeichnete Form mit *Porphyra amethystea* Kütz. übereinstimmt, muß britischen Phykologen nach einer vergleichenden Untersuchung lebenden Materials vom typischen Fundort überlassen bleiben.

Abb. 7. *Porphyra* spec. (*amethystea* Kütz.?)
A, B Vegetativer Thallus im Querschnitt und in der Aufsicht — C Reife Karpogonien

D. Die Kennzeichnung der *Conchocelis*-Stadien

Die diagnostisch verwertbaren Merkmale der *Conchocelis*-Stadien können morphologischer Art sein oder sich auf physiologische Eigenschaften beziehen. Sie reichen zu einer klaren Unterscheidung der hier untersuchten Arten aus. Den Beschreibungen liegt stets die freiwachsende *Conchocelis* zugrunde. Alle Formen entwickeln sich auch sehr gut in Kalkschalen, jedoch sind hier die

Abb. 8. Unterschiedliche Wuchsformen der *Conchocelis*-Stadien verschiedener Porphyren
A *P. linearis* — B, C *P. umbilicalis*, B mit sporogenen Zweigen — D *P. spec. (amethystea?)*,
oben links ein sporogener Zweig — E *P. purpurea*

Unterschiede in der Wuchsform und Fadendicke zu gering, um als Grundlage für einen Vergleich zu dienen.

Klarer und deutlicher als jede Beschreibung und Abbildung es darzustellen vermag, würde der unmittelbare Vergleich lebenden Materials die Besonderheiten und Unterschiede der einzelnen Arten erkennen lassen. In Abb. 8 sind die Wuchsformen der vier *Conchocelis*-Arten in Übersichtsbildern bei gleicher Vergrößerung nebeneinandergestellt. Mit Ausnahme des Bildes *B*, für das ein mikroskopisches Präparat angefertigt werden mußte, wurden Randpartien von natürlich gewachsenen *Conchocelis*-Flöckchen photographiert. Einzelheiten sind aus den Zeichnungen der Abb. 9 zu erschen.

1. *Porphyra linearis* Grev.

Die Karposporen dieser Art keimen sehr schnell, bereits nach einem Tag erreichen die auswachsenden Fädchen die doppelte Länge des Sporendurchmessers. In einer frisch umgesetzten, gut wachsenden Kultur fällt das geradlinige Wachstum der Fäden und ihre geringe Verzweigung auf. Die Zweige entstehen meist aus knospenartigen, im rechten Winkel von dem Faden abstehenden Sprossen aus wenigen kurzen und dicken Zellen, die aber im allgemeinen schon bald wieder zu dünnen Fäden auswachsen (Abb. 9 *A*, *C*). Nur gelegentlich entwickelten sich diese Knospen zu größeren dickfädigen Sproßsystemen, bei denen eine Fertilisierung zu erwarten war. Es gelang jedoch bisher auch durch Veränderung der Versuchsbedingungen nicht, fertile Stadien zu erhalten.

Ältere *Conchocelis*-Flöckchen sind locker-wattig, die verfilzte Mitte eines Flöckchens ist von langen, radial auswachsenden, geraden Fäden umgeben. In überständigen Kulturen wird die *Conchocelis* von *Porphyra linearis* grün, nimmt aber nach dem Übertragen in frische Nährlösung schon nach wenigen Tagen wieder ihre rosa Färbung an. Diese Besonderheit teilt sie mit keiner der anderen hier beschriebenen *Conchocelis*-Formen.

2. *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz.

Ihre Karposporen (Abb. 10 *B*) sind deutlich kleiner als die von *Porphyra purpurea* (*C*); wie diese enthalten sie stets einen geringen Anteil von größeren Sporen. Aus solchen Sporen gehen die *Porphyra*-Pflänzchen hervor, die man in einem Teil der Kulturen findet. Es sind aber nur wenige der dicken Sporen, die sich in dieser Weise entwickeln, die meisten keimen zu *Conchocelis* aus oder gehen zugrunde.

Die Karposporen keimen besonders gut, wenn sie völlig ungestört dicht nebeneinander auf dem Boden der Kulturschale liegenbleiben, so wie sie aus einem fertilen Thallusstück ausgefallen sind. Überträgt man sie mit einer Glaskapillare in andere Schalen, was notwendig ist, um zu reinen Kulturen zu gelangen, so kommen nur wenige Sporen sehr verzögert zur Keimung.

Die *Conchocelis*-Fäden von *Porphyra umbilicalis* sind sehr dünn und bei unregelmäßiger Verzweigung stark kraus gewunden (Abb. 8 *C*, 9 *J*), sie verfilzen sich zu dichten, festen Bällchen. Über die ziemlich geschlossene Oberfläche dieser Bällchen erheben sich einzelne oder ganze Stränge etwas dickerer, ziemlich gerader Fäden, auf denen die sporogenen Zweige entstehen (Abb. 8 *B*, 9 *L*, *M*). Diese können zu reichverzweigten, größeren Sproßsystemen her-

Abb. 9. *Conchocelis*-Stadien verschiedener *Porphyra*-Arten

Für die mit * bezeichneten Figuren gilt der untere, für alle anderen der obere Maßstab —
 A—E *P. linearis*. A Vegetative Fäden mit senkrecht abstehenden Verzweigungen; B, C Chromatophoren band- bis sternförmig je nach Gestalt der Zelle; D, E Sporogener Zweig, Zellen mit sternförmigem Chromatophor. — F—H *P. spec. (amethystea?)* F Vegetative Fadenzellen; G, H Sporogene Zweige. — J—N *P. umbilicalis*. J Teil eines 3 Wochen alten, aus einer Karpospore entstandenen *Conchocelis*-Pflänzchens mit dünnen, krausen Fäden; K Dickfädiges vegetatives Stadium; L Anlagen der sporogenen Zweige; M, N Sporogene Zweige. — O—R *P. purpurea*. O Anlage sporogener Zweige endständig oder seitlich an vegetativen Fäden; P Sporogener Zweig, teilweise fertil; Q Zellen aus einem sporogenen Zweig mit sternförmigem Chromatophor; R Entleertes Zweigstück mit einzelnen Conchosporen

anwachsen. Die in meiner früheren Arbeit (1960) in Abb. 1 C dargestellte *Conchocelis* gehört zu *Porphyra umbilicalis*, wie ein Vergleich mit Abb. 8 B, C ohne weiteres erkennen läßt.

Auffallend ist der ausgeprägte Phototropismus der sporogenen *Conchocelis*-Zweige, was bei den entsprechenden Stadien von *Porphyra leucosticta* und *P. purpurea* nicht beobachtet wurde, wohl aber auch bei *P. linearis*. Die Fäden stellen sich teils positiv, teils negativ zur Lichtrichtung ein. Sehr an-

Abb. 10. A *Porphyra umbilicalis*. Phototropische Krümmungen eines sporogenen Zweiges. — B Karposporen von *P. umbilicalis*. — C desgl. von *P. purpurea*

schaulich ist die Abb. 10A eines losgelösten kleinen Zweigstückes, das nach zweimaliger — unbeabsichtigter — Drehung der Kulturschale die entsprechenden Krümmungen ausführte.

Die Fertilisierung der Fäden aus etwas älteren Kulturen läßt sich durch einen Wechsel der Nährlösung auslösen. Gleiche Wirkung hat auch eine Herabsetzung der Temperatur. Über die Entstehung der Conchosporen habe ich noch keine Beobachtungen gemacht; bei der Reife liegen sie nach Auflösung der Querwände frei in den röhrenförmig gewordenen Fäden (Abb. 11).

Eine reichliche Keimung der Conchosporen läßt sich nach meinen bisherigen Erfahrungen nur bei niedrigen Temperaturen von 3—5° C erzielen,

jedoch wachsen die Keimlinge bei dieser Temperatur sehr langsam. Sie wurden daher wieder in 15° C übertragen. Die heranwachsenden Pflanzen unterscheiden sich durch die dunklere, bräunlich-olivgrüne Färbung ihres derberen Thallus stark von den zarthäutigen, etwas violett gefärbten Pflanzen von *Porphyra purpurea*.

Aus den Conchosporen des fertilen *Conchocelis*-Pflänzchens meiner früheren Untersuchung — es handelte sich also nicht um Monosporen, was ich hier-

Abb. 11. *Porphyra umbilicalis*
Fertile *Conchocelis*, ein großer Teil der Conchosporen ist bereits entleert

mit richtigstelle, — sind männliche und weibliche Porphyren hervorgegangen. Vielleicht gelingt es, den Lebenszyklus dieser diözischen Art auf der Basis des Kulturexperimentes zu klären.

3. *Porphyra purpurea* (Roth) C. A. Ag.

Was ich über die Entwicklung dieser Art berichten kann, ist nur eine Ergänzung der Angaben von KATHLEEN M. DREW (1954). Die Karposporen sind sehr unterschiedlich groß (Abb. 10 C) und keimen gut. Die Keimung erfolgt besonders rasch, wenn die Sporen dicht beieinander liegen, so wie es etwa die Abbildung zeigt. Bei einer weniger dichten, aber doch einigermaßen gleich-

mäßigen Verteilung beginnen die Sporen gruppenweise zu keimen und zwar regelmäßig an Stellen, wo kleine Schmutzpartikeln — wahrscheinlich von dem sich auflösenden Thallus stammend — sich zersetzen. Es ist anzunehmen, daß die Keimung durch stoffliche Reize bakteriell abgebauter Substanzen stimuliert wird. Einzelnliegende Karposporen keimen sehr langsam. Die dicken Sporen keimen, wenn überhaupt, nur mit starker Verzögerung. Aus ihnen entwickelte sich immer nur *Conchocelis*.

Die ziemlich dicken Fäden verzweigen sich nur wenig und meist in einem spitzen Winkel. Sie neigen dazu, sich etwas zu krümmen, ohne aber wollig-kraus zu wachsen, so daß von einem *Conchocelis*-Bällchen keine geraden Fäden ausstrahlen.

Die fertilen Stadien und ihre Entstehung stimmen völlig mit den Abbildungen von DREW (1954) überein (Abb. 9 O). Die Fäden sind auffallend dick, die Zellen können mit fortschreitender Entwicklung zur Reife ziemlich tonnenförmig werden. In einem reifen *Conchocelis*-Faden ist der Inhalt jeder Zelle in 2 oder 4 Conchosporen aufgeteilt (Abb. 12). Den Vorgang der Entleerung konnte ich bisher noch nicht im lebenden Präparat verfolgen. Es ist aber anzunehmen, daß die Conchosporen ebenso entleert werden, wie ich es bei *Porphyra leucosticta* beobachtet habe (vgl. diesen Band S. 172). Die Conchosporen sind erheblich dicker als die von *Porphyra leucosticta* oder *P. umbilicalis*.

Es ist mir nicht erklärlich, daß in KATHLEEN M. DREWS Kulturen die sporogenen Zweige niemals zur völligen Reife gelangten. Ich erhielt bei 15° C immer leicht Conchosporen, von denen aber bei dieser Temperatur nur ein geringer Teil keimte. Die Keimungsrate wird durch Einwirkung tieferer Temperaturen (3—5° C) erheblich gesteigert. Zum raschen Wachsen müssen dann die Keimlinge wieder in die höhere Temperatur zurückgebracht werden.

Die *Porphyra*-Thalli erreichten in 2—3 Monaten eine Größe bis zu 20 cm, in vielen Fällen wurde das Wachstum durch die eintretende Fertilisierung beendet. Merkwürdigerweise wurden alle Pflanzen in den Kulturen nur männlich fertil, dabei wandelte sich schließlich fast die gesamte Fläche des Thallus in Spermatangien um¹⁾.

In diesem Zusammenhang sei auf eine ähnliche Beobachtung von KATHLEEN M. DREW (1952) bei *Bangia fuscopurpurea* hingewiesen. In Kulturen von Material aus Neapel erhielt sie neben ungeschlechtlichen Pflanzen immer nur männliche Fäden, obwohl diese Alge im Golf von Neapel mit beiderlei Geschlechtspflanzen vorkommt. Dagegen wurden an der Küste von North Wales und bei der Isle of Man keine weiblichen Pflanzen gefunden (DREW 1958). Offenbar sind in den Kulturen die Voraussetzungen nicht vorhanden, unter denen es bei der Neapeler *Bangia* und bei *Porphyra purpurea* zur Differenzierung des weiblichen Geschlechts kommt. Sie scheinen für *Bangia* in den nördlichen Meeren auch unter natürlichen Bedingungen zu fehlen. *Porphyra purpurea* ist bei Helgoland fast nur zwittrig, während DREWS Mate-

¹⁾ Anmerkung bei der Korrektur: Wie sich erst jetzt — 6 Wochen nach Abschluß des Manuskriptes — erkennen ließ, sind in den nunmehr völlig degenerierten männlichen Thallusteilen einzelne Zellen sowie wenige in Linien geordnete oder zu unregelmäßigen Gruppen vereinigte Zellen erhalten geblieben. Ein Teil dieser Zellen ist zu *Conchocelis* ausgekeimt, aus anderen sind Zellhaufen entstanden, die den bei *Porphyra leucosticta* gefundenen ähneln (vgl. diesen Band S. 170). Wenn auch die Entwicklung im Kulturversuch wieder zu *Conchocelis* führte, so bleibt ihre Entstehung doch ungeklärt. Sie weicht jedenfalls von dem „normalen“ Weg über die Karposporangien ab.

rial von North Wales im allgemeinen diözisch war. Aus dem Vorhandensein von beiderlei Geschlechtsorganen auf die Notwendigkeit einer Befruchtung der Karpogonien zu schließen, ist jedoch nicht berechtigt. KRISHNAMURTHY (1959) konnte bei *Porphyra purpurea* — er nannte sie *P. umbilicalis* var. *laciniata* wie KATHLEEN M. DREW — ebensowenig eine Befruchtung wie eine Reduktionsteilung bei der Bildung der Karposporen nachweisen. Hier harren noch sehr anziehende Fragestellungen ihrer Lösung.

Abb. 12. *Porphyra purpurea*. Sporogener Zweig mit Conchosporen, kurz vor der Reife

4. *Porphyra* spec. (*amethystea* Kütz.?)

Die *Conchocelis* dieser Form zeichnet sich durch ihre dicken, etwas starren und sehr unregelmäßig verzweigten Fäden aus (Abb. 8 D). Sie wachsen viel langsamer als die Fäden der anderen Arten und schließen sich nicht zu kugeligen Bällchen zusammen, so daß sich das Fadengeflecht über dem Boden des Kulturgefäßes ausbreitet. Die wohlausgebildeten, gelappten Chromatophoren in den dicken Fäden verleihen den Kulturen ihre rosa Färbung.

Es mag vielleicht daran liegen, daß mir die Bedingungen noch nicht genügend bekannt sind, unter denen diese *Conchocelis* sporogene Zweige anlegt. Sie sind bisher nur in einigen Kulturen aufgetreten und erreichen etwa die Dicke der entsprechenden Zweige von *Porphyra purpurea* (Abb. 9 G). Die Fäden sind bisher noch nicht fertil geworden.

Bei den umfangreichen Arbeiten des Sammelns der Algen, des Ansetzens und der Pflege der Kulturen sowie der Anfertigung der Abbildungen hat mir mein technischer Assistent, Herr PAUL-HEINZ SAHLING, wertvolle Hilfe geleistet.

E. Zusammenfassende Schlußbetrachtung

Von den fünf bei Helgoland vorkommenden *Porphyra*-Arten können drei eine weitgehende Ähnlichkeit ihrer äußeren Form zeigen. Es ist jedoch nach eingehenden Vergleichen und Beobachtungen ohne weiteres möglich, diese Arten auseinanderzuhalten. Entfällt dagegen an einem Küstenabschnitt eine solche Vergleichsmöglichkeit, so kann die Variabilität des Habitus leicht dazu führen, die verschiedenen Erscheinungsformen einer einzigen Art mehreren der beschriebenen Taxa zuzuordnen. Im Gegensatz zu der „relativen“ Bestimmung nach den variablen äußeren Merkmalen des *Porphyra*-Stadiums bietet das gut gekennzeichnete *Conchocelis*-Stadium die Grundlage für eine

„absolute“ Bestimmung der Arten. Durch planmäßige Untersuchung der Porphyren anderer Meeresgebiete mit der in dieser Arbeit angewandten Methode können die Artdiagnosen ergänzt und die Echtheit der beschriebenen Arten geprüft werden.

F. Angeführte Schriften

- Dixon, P. S., 1959: Notes on two important algal herbaria. British Phycol. Bull. **1**, 35—42.
- Drew, Kathleen M., 1952: Studies in the Bangioideae. 1. Observations on *Bangia fuscopurpurea* (Dillw.) Lyngb. in culture. Phytomorphology **2**, 38—51.
- Drew, Kathleen M., 1954: Studies in the Bangioideae. III. The life-history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *laciniata* (Lightf.) J. Ag. A. The *Conchocelis*-phase in culture. Annals Bot., N. S. **18**, 183—211.
- Drew, Kathleen M., 1958: Studies in the Bangiophycidae. IV. The *Conchocelis*-phase of *Bangia fuscopurpurea* (Dillw.) Lyngbye in culture. Pubbl. Staz. Zool. Napoli **30**, 358—372.
- Greville, R. K., 1830: Algae britannicae. Edinburgh.
- Kornmann, P., 1960: Von *Conchocelis* zu *Porphyra*. Helg. Wiss. Meeresunters. **7**, 189—193.
- Krishnamurthy, V., 1959: Cytological investigations on *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *laciniata* (Lightf.) J. Ag. Annals Bot., N. S. **23**, 147—176.
- Kützinger, F. T., 1849: Species algarum. Leipzig.
- Le Jolis, A., 1863: Liste des algues marines de Cherbourg. Mém. Soc. imp. sc. nat. Cherbourg, **10**. Paris.
- Lyngbye, H. C., 1819: Tentamen Hydrophytologiae Danicae. Hafniae.
- Newton, Lily, 1931: A handbook of the British seaweeds. London.
- Rees, T. K., 1940: A preliminary account of the life history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Ag. Annals Bot., N. S. **4**, 669—671.
- Roth, A. G., 1797, 1806: Catalecta botanica. Fasc. 1 et 3. Leipzig.