

Die *Ulothrix*-Arten von Helgoland. I.

PETER KORNMANN

Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation Helgoland

ABSTRACT: The *Ulothrix*-species of Helgoland. I. This is the first taxonomic account on *Ulothrix*-species from Helgoland based on culture and rearing experiments. Morphological properties alone have proved insufficient for a proper species characterization. Any diagnosis should take into consideration functional aspects as well. Of special importance are developmental features and life cycle stages. Two new species are being described: one of them is structurally quite similar to *Ulothrix speciosa* (syn.: *U. flacca* according to WILLE's conception); the other differs from *U. subflaccida* in reproducing only asexually.

EINLEITUNG

Seit dem Frühjahr 1963 beschäftige ich mich eingehend mit den *Ulothrix*-Arten Helgolands. Zahlreiche Beobachtungen aus den vergangenen Jahren verbreitern die Grundlage für die erste hier vorliegende entwicklungsgeschichtlich-taxonomische Studie. Eine Revision der Gattung *Ulothrix* ist dringend notwendig; die hier mitgeteilten Ergebnisse zeigen, wie ungeeignet die bisherigen morphologischen Bestimmungsmerkmale, meist absolute und relative Maßangaben über ihre Fäden, für eine Kennzeichnung der Arten sind. Dagegen bietet ihre Entwicklung genügend spezifische Unterscheidungsmerkmale.

Im allgemeinen enthält eine am Standort gesammelte Probe mehrere Arten vermischt, so daß es unbedingt notwendig ist, die Untersuchungen auf Einzelpflanzen zu gründen. Dies kann durch Isolierung von Fäden des natürlichen Materials geschehen, oder es können Einzelpflanzen aus Kulturen isoliert werden, die aus dem Schwärmergemisch einer Probe entstehen.

Die Nachteile des Experimentierens mit Einzelfäden sollen nicht verschwiegen werden. Bei diözischen Arten wird die Menge der Gameten aus isolierten Fadenstücken für Kombinationen im allgemeinen nicht ausreichen, diese Versuche müssen später mit Gameten der Folgegenerationen durchgeführt werden. Dabei darf nicht übersehen werden, daß die isolierten Fäden diözischer Formen zufällig alle dem gleichen Geschlecht angehören können. Unter Umständen kann auch eine Art nur mit einem Exemplar in den Kulturen vertreten sein. Solche methodisch bedingten Nachteile müssen aber in Kauf genommen werden, wenn eine Übersicht über die *Ulothrix*-Arten in einem Meeresgebiet gewonnen werden soll.

Die neuere Literatur über *Ulothrix* spiegelt viel zu sehr die subjektiven Befunde der Autoren wider, um eine Grundlage für die Taxonomie und Nomenklatur bilden zu können. Von besonderem Wert sind hingegen CARMICHAELS Beschreibungen zweier

Formen, die HARVEY (1849) übernommen hat. *Lyngbya Carmichaelii* bedeckt *Fucus vesiculosus* und Felsen als grüne, wollige Masse; die schlaffen Fäden sind mehrere Zoll lang. Im fertilen Zustand sind sie locker gewunden. Die trockene Alge erscheint mattgrün, auch grau- oder spangrün, sie glänzt nicht. Die Fäden von *Lyngbya speciosa* CARM., die ausgedehnte Überzüge auf Felsen bildet, sind doppelt so dick wie die der vorigen Art, 3–4 Zoll lang, glatt und schlaff. Zuletzt werden sie gelockt, und die Wandung ausgeschwärmter Fäden ist durch die vorgezogenen Sporangienöffnungen gekerbt. Die Sporangien sind sehr flach und linsenförmig. Die trockene Alge ist dunkelgrün und glänzend.

Diese Beschreibungen kennzeichnen ganz eindeutig die beiden Arten, die auch in Helgoland in den Frühjahrsmonaten in großer Menge nebeneinander vorkommen und nicht übersehen oder verkannt werden können. Der von der Sonne getrocknete Überzug von „*Lyngbya speciosa*“ kann auf Felsen geradezu lackartig hart und glänzend sein, während die Epiphyten auf *Fucus* im trockenen Zustand wollig und matt sind. Auch im Herbarium bleiben diese Unterschiede der beiden Arten deutlich sichtbar.

Lyngbya speciosa ist sicherlich mit *Ulothrix flacca* (DILLW.) THURET vieler Autoren identisch, die sich auf WILLES (1901) Kennzeichnung dieser Art beziehen. Allerdings ist es weder erwiesen noch scheint es mir berechtigt, diese Alge mit *Conferva flacca* DILLWYN gleichzusetzen. DILLWYN (1809, Tafel 49) und HARVEYS (Phycol. brit., Tafel 300) Abbildungen stellen eine kleine, zarte, epiphytische Form dar. Es ist daher völlig willkürlich, wenn THURET (in LE JOLIS 1863) *Conferva flacca* und *Lyngbya speciosa* für verschieden weit fortgeschrittene Entwicklungsstadien der gleichen Art ansieht. WILLE übernimmt kritiklos die Bezeichnung von THURET, weist aber ausdrücklich auf die Kompliziertheit der Synonymie hin und auf die Aussichtslosigkeit, durch Untersuchung von Original Exemplaren Klarheit zu erlangen.

Die hier vorliegende Mitteilung kennzeichnet vier in Helgoland vorkommende Arten. Sie vervollständigt unsere Kenntnis von einer Form, die WILLES Beschreibung von *Ulothrix subflaccida* entspricht. Freilich läßt sich die Identität mit dieser Art nicht beweisen, allenfalls könnte durch eine Untersuchung lebenden Materials vom typischen Standort die Berechtigung meiner Annahme geprüft werden. Eine neu zu beschreibende Art unterscheidet sich von *Ulothrix subflaccida* nur durch die ausschließlich ungeschlechtliche Vermehrung mittels viergeißeliger Zoosporen. Weiterhin werden die Entwicklungszyklen von *Ulothrix speciosa* und einer neuen, ihr morphologisch sehr ähnlichen Art beschrieben. Die auffallende Dicke ihrer Fäden sondert diese beiden Arten von den übrigen Vertretern der Gattung ab. Ein weiteres gemeinsames Merkmal zeigen sie in dem starken Aufquellen der mittleren Membranschicht ihrer Fäden nach dem Fixieren in sauren Lösungen. Die Zellreihen erscheinen dann wie von einem weiten Schlauch umgeben (Abb. 4), was HARVEY dazu veranlaßt haben mag, *Conferva speciosa* in die Cyanophyceen-Gattung *Lyngbya* einzugliedern.

ULOTHRIX SPECIOSA (CARM.) NOV. COMB.¹

Lyngbya speciosa (CARM.) HARVEY (1849, 227).
non *Ulothrix speciosa* (CARM.) KÜTZ. (1849, 348).
Ulothrix flacca (DILLW.) THURET bei WILLE (1901).

Der Beschreibung dieser Art in den einleitenden Bemerkungen braucht hier nur wenig zugefügt zu werden. Die Dicke eines einzelnen Fadens kann zwischen 20 und 70 μ schwanken, wie auch die Form seiner Zellen unterschiedlich ist (Abb. 1). Oberhalb der Basis sind sie meist isodiametrisch, am Fadenende sind die Zellen oft halb so

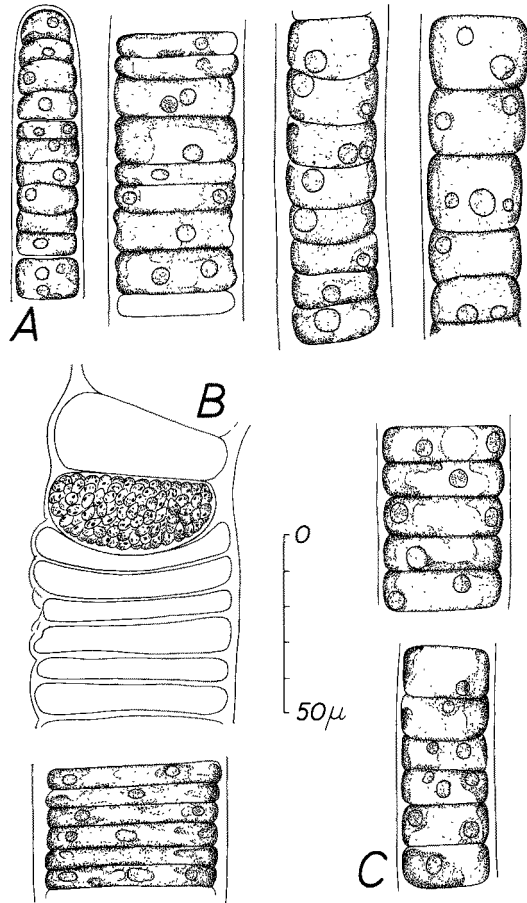


Abb. 1: *Ulothrix speciosa*. A, B und C sind jeweils Abschnitte aus isolierten Fäden für Kulturen

hoch wie der Faden dick ist; in den Zonen intensiver Teilung kann die Höhe von 4–6 Zellen dem Durchmesser des Fadens gleichkommen. Der gürtelförmige Chromatophor tritt in den ausgewachsenen Zellen der Basis am deutlichsten in Erscheinung, hier und in den Zellen unterhalb der Spitze trägt er oftmals nur ein Pyrenoid, wäh-

¹ Die von mir früher (1961) von HAMEL (1931) übernommene Identifizierung einer monözischen *Urospora*-Art mit *Lyngbya speciosa* kann ich nicht mehr aufrechterhalten. Die Kennzeichnung jener Art wird in anderem Zusammenhang nachgeholt werden.

rend die flachen Zellen im allgemeinen 2–3 Pyrenoide enthalten. An fixiertem Material wird die bereits erwähnte Verquellung der mittleren Membranschicht deutlich.

Die vegetativen Fäden von *Ulothrix speciosa* sind gerade; fertile Fäden fallen in einer Probe durch ihre spirale Winding und die olivgrüne Färbung des Inhalts ihrer Gametangien auf. *Ulothrix speciosa* ist diözisch. Die Gameten eines Einzelfadens entwickeln sich ebenso wie die Zygoten zu einzelligen, kugeligen Sporophyten, jedoch entsteht in diesen Kulturen stets eine geringe Anzahl fädiger Keimlinge (Abb. 2 A). Sie wurden 10–20 cm lang und lieferten große Mengen von Gameten für

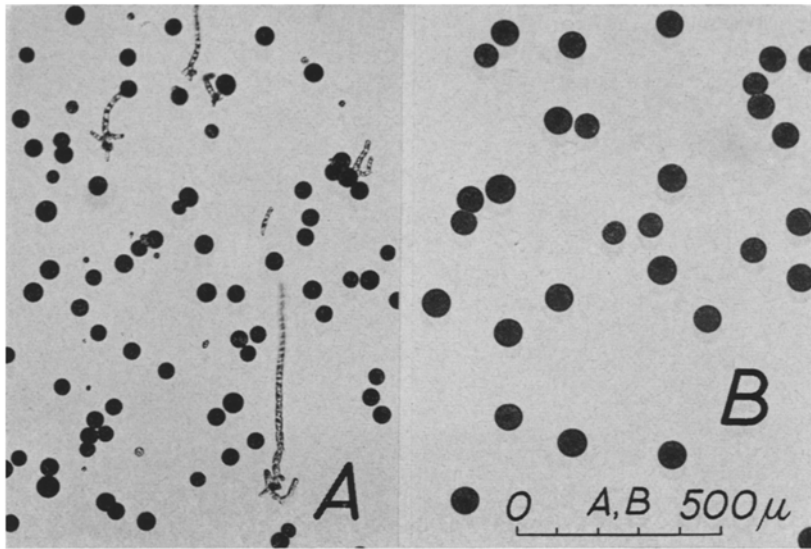


Abb. 2: *Ulothrix speciosa*. 26 Tage alte Kulturen: A aus Gameten, B aus Zygoten

Kombinationsversuche. Größe und Form der Gameten schwanken bei beiden Geschlechtern in den gleichen Grenzen, aber die Kopulanten sind durchweg anisogam. Die positive Phototaxis der Gameten schlägt nach ihrer Vereinigung in die gegenteilige Reaktion um.

Die aus Zygoten entstandenen Sporophyten erreichten bei einer Temperatur von 15° C nach 4 Wochen Durchmesser von 75 μ (Abb. 2 B). Bei dieser Temperatur wurden sie niemals fertil, und es sind mir bisher noch nicht die Bedingungen bekannt, unter denen sie zur Reife gebracht werden können. Nur in einzelnen bei etwa 1° C gehaltenen Kulturen konnten wenige entleerte Sporophyten gefunden werden. Einmal gelang es mir, aus einer solchen Kultur Schwärmer zu erhalten, die sich zu fädigen Pflanzen entwickelten.

Einzelne Fäden von *Ulothrix speciosa* wurden bereits am 1. März 1963 gefunden, als noch große Eisschollen das Wasser bedeckten. Sie wuchsen zusammen mit anderen Arten in einem Hafenbecken an der Niedrigwasserlinie. Die eigentliche Vegetationszeit von *Ulothrix speciosa* fällt in die Monate April und Mai, wo große

Flächen geeigneten Substrats, z. B. die als Wellenbrecher der Uferschutzmauer vorgelagerten Betonblöcke im unteren Drittel der Gezeitenzone, von der Alge besiedelt werden.

ULOTHRIX FLEXUOSA NOV. SPEC.

Ab *Ulothrix speciosa* filamentis monoicis et sporophytis aplanosporas formantibus differt.

Einer der Fäden, die aus der am 1. März 1963 gesammelten Probe isoliert worden waren, erwies sich als monözisch. Monözisch waren auch die Einzelfäden aus einer

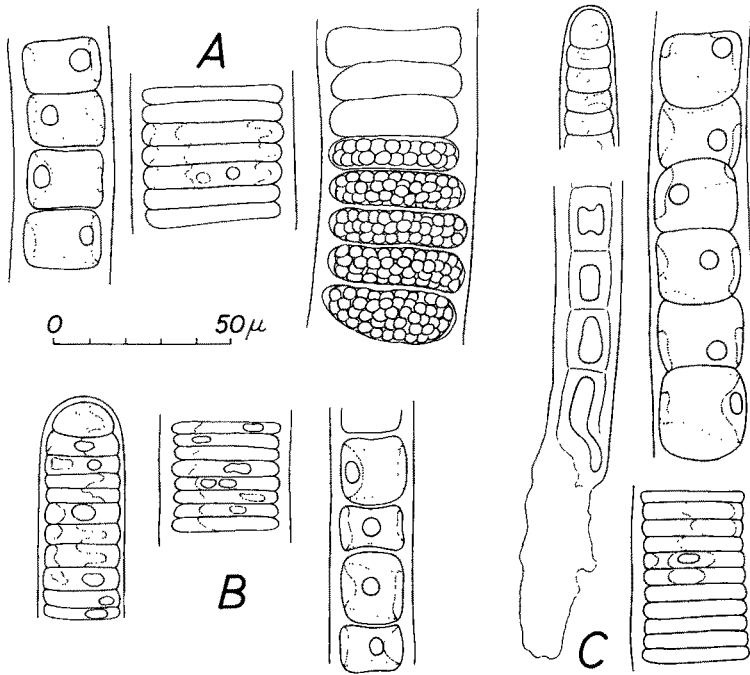


Abb. 3: *Ulothrix flexuosa*. A, B und C sind jeweils Abschnitte aus isolierten Fäden für Kulturen

ganz einheitlichen und sauberen Probe, die am 13. März 1963 an einer Buhne am Strand der Helgoländer Düne nahe der Niedrigwasserlinie gefunden wurde. Die Düne, eine Sandinsel, liegt 1,5 km östlich von der Hauptinsel. Von diesem Material, dem Typus der neuen Art, werden ein Exsikkat und zwei mikroskopische Präparate in der Sammlung der Biologischen Anstalt Helgoland verwahrt.

Nach lebendem bzw. fixiertem Material gezeichnete Fäden (Abb. 3 und 4) lassen die starke Verquellung der mittleren Membranschicht vegetativer Fäden erkennen. Im übrigen weichen Fadenbreite und Zellform nicht von denen bei *Ulothrix speciosa* ab, aber die Zellen enthalten im allgemeinen nur ein Pyrenoid. Vor der Teilung stehende Zellen haben ein zweites, etwas kleineres Pyrenoid.

Die Gameten eines Fadens kopulieren sofort, so daß in einer schwärmenden Kultur praktisch nur Kopulanten zu finden sind. Aus der Zygote entwickelt sich der einzellige Sporophyt. Die Kugeln wurden bei 15° C und 14stündiger Beleuchtung nicht

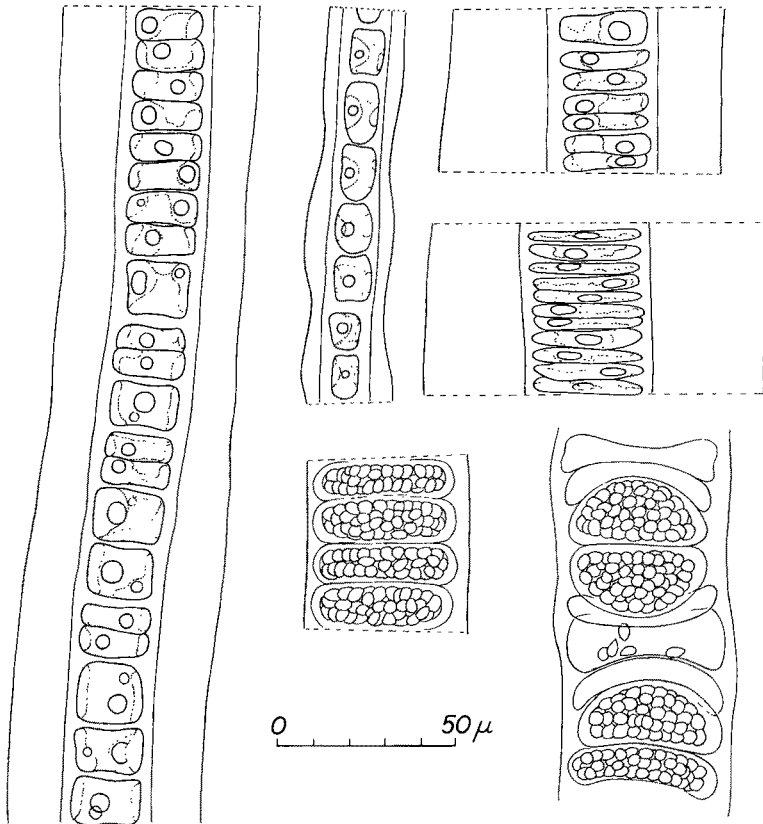


Abb. 4: *Ulothrix flexuosa*. Fadenabschnitte aus dem Typusmaterial, fixiert mit Chromessigsäure

fertil (Abb. 5 A). Ihre Entwicklung läßt sich aber durch Einwirkung tieferer Temperatur auslösen. Wenn 7 Tage alte Sporophyten in einen Raum von 4° C übertragen werden, so keimt bei gleichem Lichtgenuß ein großer Teil zu den in Abb. 5 B und 6 C, D dargestellten Stadien aus. Die Sporophyten teilen sich in 4, 8 oder 16 Aplanosporen auf, die unmittelbar keimen und meist zu strahligen Fadensternen auswachsen. Bei 4° C gedeiht *Ulothrix flexuosa* besser als bei 15° C, die Sporophyten kommen aber auch bei dieser Temperatur und 14stündigem Lichtgenuß nicht zur Aplanosporenbildung.

Ulothrix flexuosa ist vielleicht identisch mit der monözischen Form, die HYGENS (1948) Versuchen über den Einfluß der Tageslänge auf die Entwicklung von „*Ulothrix flacca*“ zugrunde lag. Auch ich konnte eine Keimung von Zygoten erzielen, die dau-

ernnd bei etwa 4° C standen, aber täglich nur 8 Stunden lang Licht erhielten. Die gleiche Wirkung hat, wie oben dargestellt wurde, der Temperaturwechsel bei unveränderter Tageslänge von 14 Stunden. Die Fortsetzung der Untersuchungen über die Bedingungen der Zygotenkeimung bei *Ulothrix flexuosa* läßt nähere Aufschlüsse über diese entwicklungsphysiologisch so reizvollen Vorgänge erwarten.

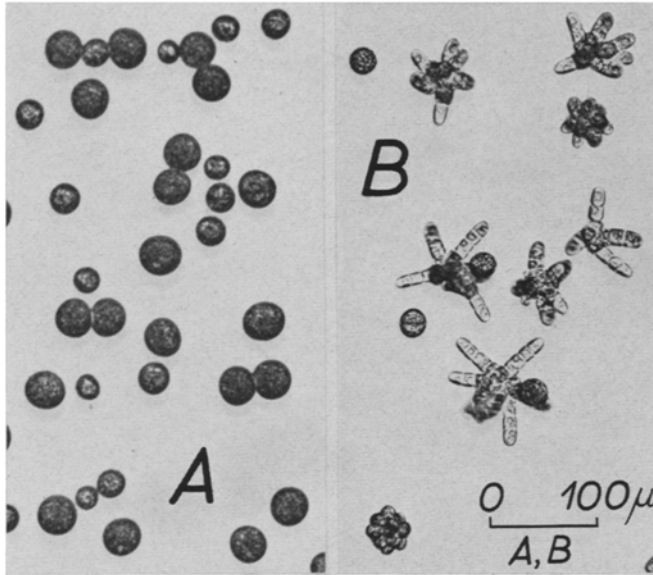


Abb. 5: *Ulothrix flexuosa*. 19 Tage alte Kulturen aus Zygoten: A dauernd bei 15° C gehalten, B nach 7 Tagen in 4° C überführt. Beleuchtung jeweils 14 Stunden täglich

ULOTHRIX SUBFLACCIDA WILLE

Nach der Beschreibung, mit der WILLE (1901) diese Art einführte, wäre es wohl kaum möglich gewesen, sie von ähnlichen Formen zu trennen. Erst die 1913 mitgeteilten Ergänzungen statteten sie mit Merkmalen aus, die die Identifizierung einer Form von Helgoland mit WILLES Art vertretbar erscheinen läßt. 1919 berichtete JÖRSTAD über die Entwicklung von *Ulothrix subflaccida*. Er machte seine Beobachtungen an Zygoten und deren Keimungsstadien, die er zusammen mit der fädigen Alge am natürlichen Substrat gefunden hatte. Da die Zusammengehörigkeit dieser Stadien nicht erwiesen ist, kommt der Arbeit von JÖRSTAD nur eine geringe Bedeutung zu.

Das wesentliche Merkmal, mit dem die Entwicklungsgeschichte zur Kennzeichnung von *Ulothrix subflaccida* beiträgt, ist die ungewöhnlich kurze Zeit, in der die Sporophyten reif werden. Bei einer Temperatur von 15° C entläßt ein Teil der gut gekennzeichneten Sporophyten bereits nach 7–10 Tagen seine Zoosporen, aus denen nach 15 Tagen wieder eine fertile Fadengeneration herangewachsen ist.

Ulothrix subflaccida wurde am 1. und 5. März 1963 in den gleichen Proben ge-

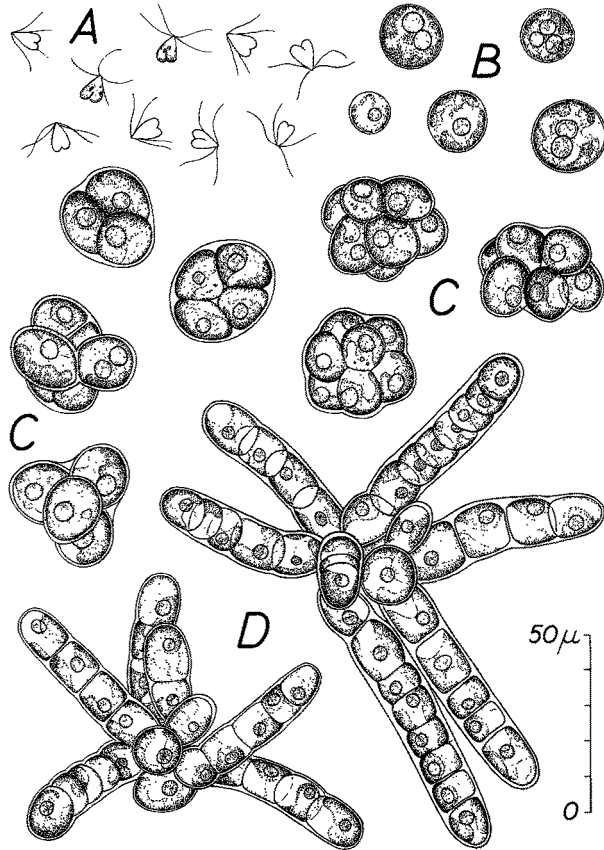


Abb. 6: *Ulothrix flexuosa*. A Zygoten; B junge Sporophyten; C Aplanosporenbildung nach Einwirkung tiefer Temperatur; D 3 Wochen alte Fadensterne aus Aplanosporen

sammelt, die auch die beiden dickfädigen Arten enthielten. Aus diesem Material wurden die in Abb. 7 A dargestellten Fadenstücke isoliert. Auch der langzellige Faden erwies sich ganz unerwartet als *U. subflaccida*, es handelte sich um einen Basalabschnitt. Dieses Beispiel zeigt in überzeugender Weise, wie ungeeignet morphologische Merkmale zur Kennzeichnung von *Ulothrix*-Arten sind. Die zarte Membran und der gürtelförmige Chromatophor mit einem Pyrenoid finden sich auch bei anderen Formen, wie auch Länge und Breite der Zellen in den einzelnen Abschnitten eines Fadens stark schwanken.

Einer der isolierten Fäden enthielt Sporangien mit großen Schwärmern (Abb. 7 A). Man findet sie auch in den Kulturen; aus ihren viergeißeligen Zoosporen entwickelt sich eine neue Fadengeneration. Viel häufiger als Zoosporangien wurden aber in den Kulturen Gametangien gebildet, die leicht an der größeren Anzahl der wesentlich kleineren Gameten und an ihrer gelbgrünen Farbe zu erkennen sind. *Ulothrix subflaccida* ist monözisch. Aus den Zygoten entwickeln sich einzellige Sporophyten,

kugelige bis ovale Säckchen mit einem oft seitlich inserierten Stielchen, dessen oberer, oft fein geringelter Abschnitt intensiv braun gefärbt sein kann. Es haftet der Unterlage mit einem kleinen Scheibchen an. Auch die Sporangienhüllen sind leicht bräunlich, was besonders nach ihrer Entleerung erkennbar wird. Das Ausschwärmen konnte öfters beobachtet werden. Die wenigen recht großen Zoosporen eines Behälters sind

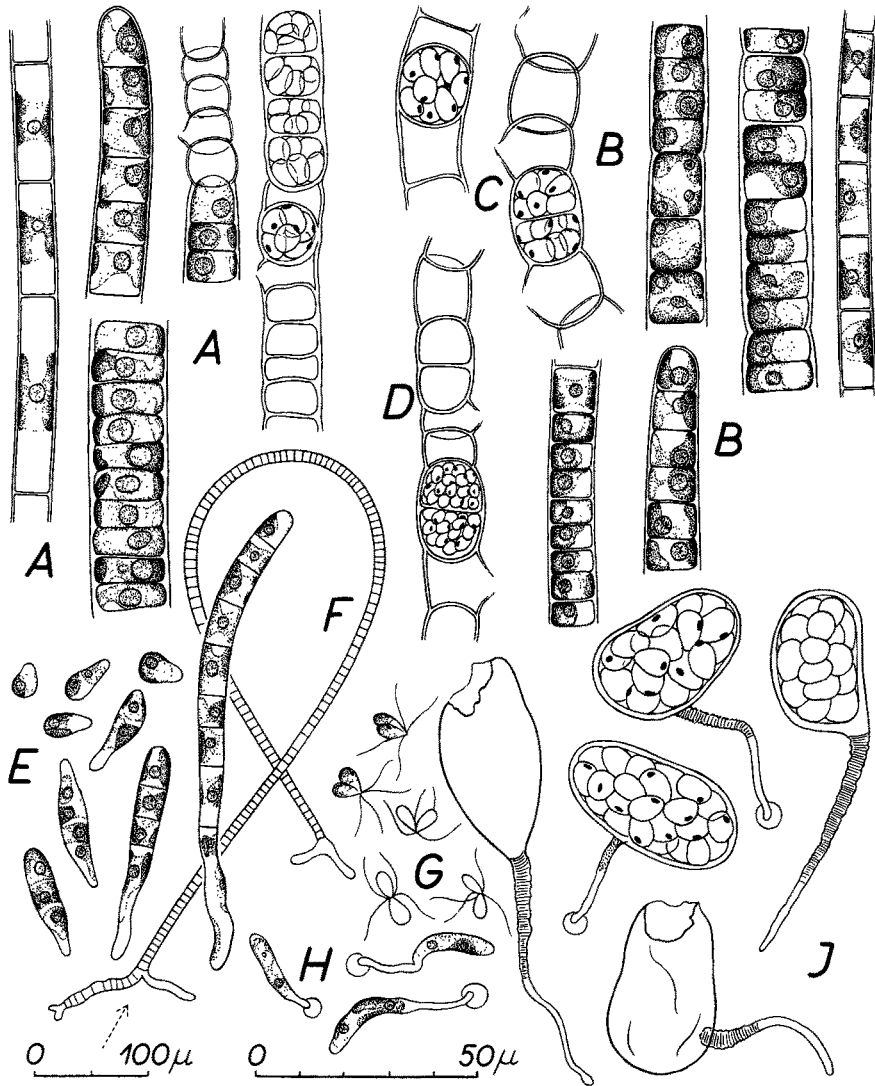


Abb. 7: *Ulothrix subflaccida*. A Isolierte Fadenstücke des Ausgangsmaterials; B, C, D vegetative Fäden sowie Fäden mit Zoosporangien bzw. mit Gametangien aus Kulturen; E Keimlinge aus Zoosporen; F Fadenschleife; G, H Zygoten und junge Sporophyten; J reife und entleerte Sporophyten

rundlich und scheibenförmig abgeflacht. Sie bewegen sich langsam und schaukelnd, die meisten kommen in der Nähe des Sporangiums zur Ruhe. Keimung und Wachstum der neuen Generation erfolgen sehr rasch.

Die Endzelle junger Fäden wächst häufig zu einem Rhizoid aus, besonders bei Berührung mit dem Substrat. Dann bildet der an beiden Enden festgeheftete Faden eine lange Schleife. Aber auch bei frei in die Kulturflüssigkeit ragenden oder an ihrer Oberfläche sich entwickelnden Pflanzen kann die Endzelle zu einem Rhizoid auswachsen.

Ulothrix subflaccida wurde nur Anfang März 1963 in mehreren Proben an einer Stelle des Helgoländer Hafens an der Niedrigwasserlinie gefunden. Die Wasser-

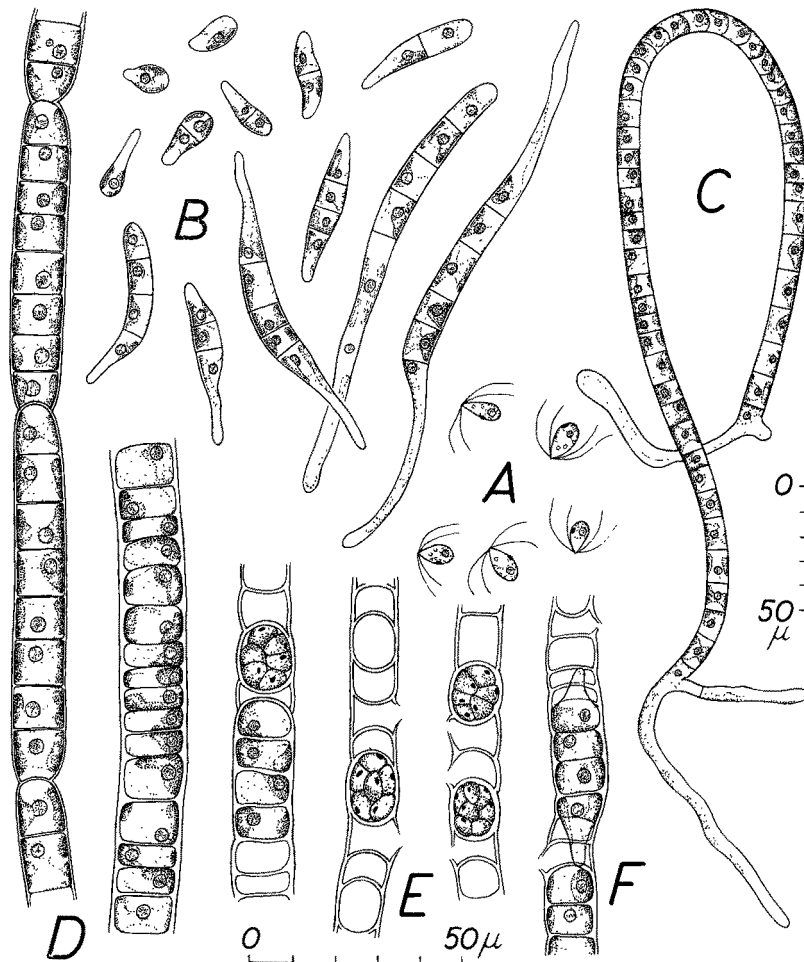


Abb. 8: *Ulothrix acrorhiza*. A, B Zoosporen und deren Keimlinge; C Fadenschleife; D, E vegetative und fertile Fäden; F Regenerat aus einer vegetativ gebliebenen Fadenzelle, beide Endzellen wachsen zu Rhizoiden aus

temperatur lag damals noch unter 0° C. Um so mehr überrascht es, daß in den Kulturen beide Generationen bei 15° C so gut gedeihen, während das Wachstum bei etwa 4° C wesentlich verlangsamt ist.

ULOTHRIX ACORRHIZA NOV. SPEC.

Filamenta non nisi zoosporas formant. Hac propagatione ab *Ulothrix subflaccida* differt.

Pflanzen dieser neuen Art sind mir nicht vom natürlichen Standort bekannt. Die Alge trat zuerst in einer *Monostroma*-Kultur auf, deren Ausgangsmaterial am 8. Mai 1962 im Helgoländer Südhafen in unmittelbarer Nähe des Fundorts aller übrigen in dieser Arbeit behandelten Formen gefunden wurde. Zum zweiten Male fand ich *Ulothrix acorrhiza* in einer Kultur zusammen mit *Acrosiphonia centralis*. Das Ursprungsmaterial dieser Kultur verdanke ich Herrn Tyge CHRISTENSEN, der mir freundlicherweise eine am 4. Mai 1963 in Kopenhagen gesammelte Probe übermittelte.

Die vegetativen Fäden von *Ulothrix acorrhiza* sind, wie ein Vergleich der Abbildungen 7 und 8 zeigt, von *Ulothrix subflaccida* nicht zu unterscheiden. Während in den Kulturen der letzteren aber stets reichlich Gametangien gebildet werden, vermehrt sich *Ulothrix acorrhiza* nur durch Zoosporen.

Der Wahl des Namens liegt die Beobachtung zugrunde, daß die Endzelle junger Fäden früher oder später regelmäßig zu einem Rhizoid auswächst. Dies kann schon bei wenigzelligen Keimlingen und sogar auch bei regenerierenden Fadenzellen geschehen (Abb. 8 F). Zwischen den beiden verankerten Enden verlängert sich der Faden zu einer Schleife. Auch diese Eigentümlichkeit hat die neue Art mit *Ulothrix subflaccida* gemeinsam. Die ausschließliche Vermehrung durch viergeißelige Zoosporen ist das einzige Unterscheidungsmerkmal von *Ulothrix subflaccida*. Bei 15° C benötigen die aus den Zoosporen entstehenden Fäden nur etwa 15 Tage bis zu ihrer Reife.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Zur Kennzeichnung der *Ulothrix*-Arten von Helgoland dienen entwicklungsge-
schichtliche Befunde, weil morphologische Merkmale nicht zu ihrer Unterscheidung
ausreichen.
2. Die Fäden von *Ulothrix acorrhiza* nov. spec. vermehren sich nur durch Zoosporen.
Die übrigen in dieser Mitteilung behandelten Arten haben einen Generations-
wechsel mit einzelligem Sporophyten.
3. *Ulothrix speciosa* (CARM.) nov. comb. (= *Ulothrix flacca*) ist diözisch, die ihr
morphologisch nahestehende *Ulothrix flexuosa* nov. spec. ist monözisch. Die Fäden
beider Arten erzeugen nur Gameten. In den Sporophyten von *U. speciosa* entstehen
bewegliche Schwärmer, während die Aplanosporen von *U. flexuosa* zu einem stern-
förmigen Fadenknäuel auskeimen.
4. Die monözischen Fäden von *Ulothrix subflaccida* WILLE, die morphologisch

U. acrorhiza entsprechen, bilden Gameten und Zoosporen aus. Die Sporophyten entlassen bewegliche Schwärmer. Unter optimalen Bedingungen schließt sich der Entwicklungskreis in etwa 25 Tagen.

ZITIERTE LITERATUR

- DILLWYN, L. W., 1802–1809. British Confervae. London.
 DODEL, A., 1876. *Ulothrix zonata*. *Jb. wiss. Bot.* **10**, 417–550.
 HAMEL, G., 1931. Chlorophycées des côtes françaises (Fin). *Rev. algol.* **6**, 9–73.
 HARVEY, W. H., 1849. A manual of the British marine algae. London.
 — 1851. *Phycologia britannica III*, London.
 HYGEM, G., 1948. Fotoperiodiske reaksjoner hos alger. *Blyttia* **6**, 1–6.
 JÖRSTAD, I., 1919. Undersökelse over zygoternes spiring hos *Ulothrix subflaccida* Wille. *Nyt Mag. Naturv.* **56**, 61–68.
 KLEBS, G., 1896. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.
 KORNMANN, P., 1961. Über *Codiolum* und *Urospora*. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **8**, 42–57.
 KÜTZING, F. T., 1849. *Species algarum*. Leipzig.
 LE JOLIS, A., 1863. Liste des algues marines de Cherbourg. Paris.
 WILLE, N., 1901. Studien über Chlorophyceen. I–VII. *Vidensk. Selsk. Skr. I. Math.-naturv. Klasse* 1900. No. 6.
 — 1913. Algologische Notizen XXIII. Weitere Beobachtungen über *Ulothrix subflaccida* Wille. *Nyt Mag. Naturv.* **51**, 20–22.