

Zur Taxonomie und Entwicklung der *Monostroma*-Arten von Helgoland

Von Peter Kornmann und Paul-Heinz Sahling

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland

(Mit 13 Abbildungen im Text)

A. Einleitung

Mit der vorliegenden Untersuchung möchten wir zur Revision der Gattung *Monostroma* anregen. Unser Beitrag beschränkt sich auf die Arten unseres Stationsbereiches. Zahlreiche Arten und Varietäten sind in dieser Gattung beschrieben worden, obwohl sie nur so wenige ausgeprägte Unterscheidungsmerkmale aufweisen. Die Auswertung des Schrifttums und die Bearbeitung des in den Herbarien gesammelten Materials können daher keine tragfähige Grundlage für eine taxonomische Gliederung der Gattung bilden. Entscheidend wichtig ist die eingehende Beobachtung der Formen am natürlichen Standort und das Studium ihrer Entwicklung im Kulturversuch. Entwicklungsgeschichtliche Studien lassen neue und wesentliche Merkmale für die Unterscheidung der Arten offenbar werden. Diese Untersuchungsmethode ist zwar nicht bequem, aber man wird sie nicht entbehren können, um die Gattung *Monostroma* von dem Ballast ihrer synonymen Arten zu befreien. Es wäre daher wünschenswert, wenn gleichartige Untersuchungen auch im Bereich anderer Stationen durchgeführt würden, ganz besonders dort, wo Material von typischen Standorten erreichbar ist. Die bisher bereits vorliegenden entwicklungs-geschichtlichen Arbeiten japanischer Autoren (KUNIEDA, YAMADA und Mitarbeiter) stellen zusammen mit den Beobachtungen von TOKIDA sowie SEGI and Goro wertvolle Unterlagen für die Taxonomie der japanischen *Monostroma*-Arten dar und werden in die allgemeinen Betrachtungen einbezogen.

Bei Helgoland kommen vier *Monostroma*-Arten vor. Sie treten alle im zeitigen Frühjahr auf, wenn die Wassertemperatur ihren tiefsten Wert überschritten hat, im allgemeinen also im März. Bis Ende Mai können sie nebeneinander am gleichen Standort, der unteren Hälfte der Gezeitenzone, vorkommen. Nach ihrer äußeren Gestalt gehören zwei zur *cornucopiae*-Gruppe. In dieser Gruppe vereinigen wir alle Arten, deren Thallus wenigstens im Jugendstadium sackartig ist. Erst die verschiedenartige Entwicklung von Einzelpflanzen eines einheitlich erscheinenden Ausgangsmaterials ließ uns erkennen, daß es zwei Arten enthielt.

Die Arten dieser Gruppe passen zu LYNGBYES (1819) Beschreibung von *Scytosiphon intestinalis* γ *cornucopiae*. Von der auf den Färöer gesammelten

Pflanze heißt es in der Diagnose: „Fronde tubulosa, brevissima, aggregata, superne dilatata, fauce aperta.“ Der beschreibende Text gibt weitere Einzelheiten an: „Varietas γ est membranacea, ad basin filiformis, mox dilatata in tubulum pollicarem apice apertum, qui semipollicem circiter in diametro tenet, infra intense viridis, apicem versus dilutior, albescens.“

Unter der Bezeichnung *Ulva cornucopiae* Lyng. liegt eine Pflanze in CARMICHAELS Herbar. Sie stand uns als gütige Leihgabe aus dem Herbarium der Royal Botanic Gardens in Kew zur Verfügung. HOOKER (1833) reihte sie unter *Enteromorpha* ein und HARVEY bildete sie in der *Phycologia britannica* auf Tafel 304 ab. COTTON vermerkte die Zugehörigkeit der Pflanze zu der Gattung *Monostroma* durch seine Notiz auf dem Herbarblatt „*M. Grevillei* var. *cornucopiae*“.

LE JOLIS (1864, p. 37) erörtert die Variabilität der von THURET (1854) als *Enteromorpha Grevillei* bezeichneten Art und stellt die Übereinstimmung eines Teils seiner „*Ulva Grevillei* (Thur.)“ mit der von HARVEY in der *Phycologia britannica* Pl. 304 abgebildeten *Enteromorpha Cornucopiae* fest. BATTERS (1889) schließt sich dieser Ansicht an und führt die Pflanze unter *Monostroma Grevillei* auf.

Der Name *cornucopiae* kann nicht als Artname dienen, denn es genügen allein schon zwei Arten von Helgoland dieser Beschreibung. Zu welcher Art die von LYNGBYE und von CARMICHAEL gesammelten Pflanzen gehören, wird sich mit Sicherheit nicht mehr feststellen lassen. Nach ihrem Habitus gehören vermutlich noch weitere Arten, die zu anderen Jahreszeiten oder in anderen Meeresgebieten vorkommen, zur *cornucopiae*-Gruppe.

Die beiden anderen Arten von Helgoland haben kein sackartiges Jugendstadium und lassen sich morphologisch ohne weiteres unterscheiden. Die großen, leuchtend grün gefärbten Thalli von *Monostroma undulatum* mit ihrem gewellten Rand sind nicht zu übersehen. Dagegen entgehen die kleinen, äußerst zarthäutigen und blaßgrünen Thalli von *Monostroma leptodermum* leicht der Beobachtung.

B. Kulturversuche

1. *Monostroma grevillei* (Thur.) Wittr.

Wie bereits erwähnt, führte erst die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung vieler Einzelpflanzen zur Unterscheidung zweier Arten in der *cornucopiae*-Gruppe. Zur praktischen Durchführung einer solchen Prüfung wird aus dem frisch gesammelten Material eine größere Anzahl fertiler Pflanzen in eine feuchte Kammer auf Filtrierpapier ausgelegt. Am nächsten Tag werden die Pflanzen einzeln in Schalen mit Seewasser übertragen, wobei im allgemeinen reichlich Schwärmer austreten. Sie sammeln sich bei Tageslicht entweder positiv oder negativ phototaktisch am Schalenrand an. In vielen Fällen wird man die Schwärmer einer Pflanze auch an beiden Seiten einer Schale antreffen.

Die Schwärmer der eindeutig positiv phototaktischen Säume erweisen sich im Kombinationsversuch als Gameten. Dichte Ansammlungen verraten schon durch ihre gelblich-orange bzw. dunkelgrüne Färbung das Geschlecht der untersuchten Pflanze. Hier handelt es sich um die Form, die als *Monostroma grevillei* in die Literatur eingegangen ist.

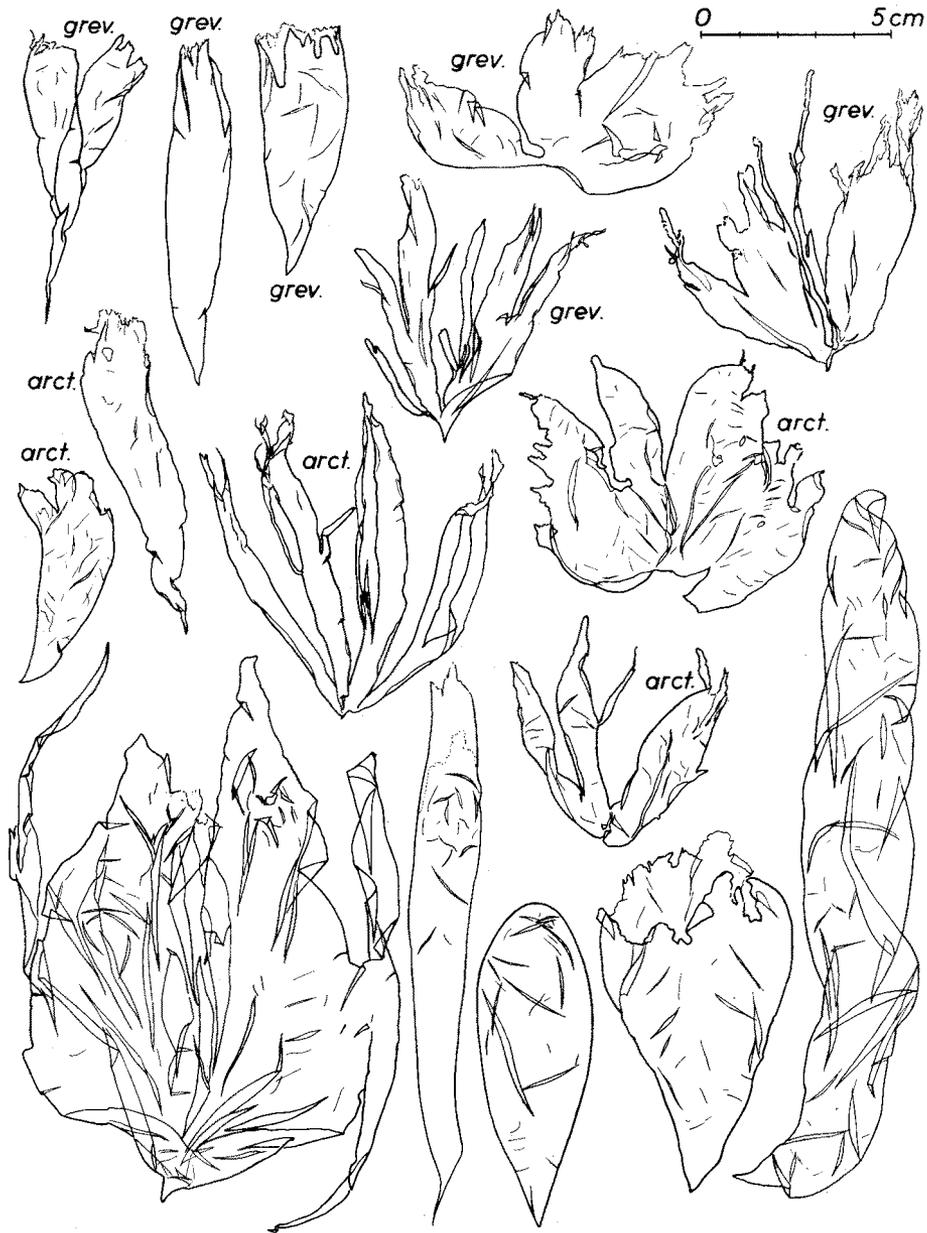


Abb. 1. *Monostroma grevillei* und *M. arcticum*. Herbarpflanzen von Helgoland. Die bezeichneten Pflanzen wurden in Kulturversuchen geprüft. Die übrigen Exemplare entstammen Aufsammlungen von 1960 und 1961. $\frac{1}{2}$ natürl. Größe

Die Prüfung der lebenden Pflanze und ihre Entwicklung sind unabdingbare Voraussetzungen für die sichere Bestimmung von *Monostroma grevillei*. Über ihren Lebenszyklus wurde bereits ausführlich berichtet (KORNMANN 1962). Der trichterförmige oder blattartige Thallus steht als Gametophyt mit einem einzelligen, kalkbohrenden Sporophyten in Generationswechsel. Nur bei niedrigerer Temperatur — in meinen Versuchen zwischen 3 und 5° C — entstehen

aus den Zoosporenkeimlingen die sackartigen Gametophyten. Die Gameten entwickeln sich leicht parthenogenetisch zu einer Generation, die dem Sporophyten gleicht. Ganz anders verläuft die Entwicklung der ebenfalls zweigeißeligen Zoosporen von *Monostroma arcticum*, der mit *M. grevillei* vermischt wachsenden Art. Dadurch ist es möglich, die Artzugehörigkeit einer einzelnen fertilen Pflanze zu bestimmen.

Die äußere Gestalt einwandfrei als *Monostroma grevillei* erkannter Pflanzen schwankt je nach ihrem Entwicklungszustand und den ökologischen Verhältnissen des Standorts in weiten Grenzen (Abb. 1 *grev.*). Im ruhigen Wasser eines Hafenbeckens können die Pflanzen als geschlossene Säcke eine Höhe von etwa 10 cm erreichen und sich erst mit Beginn der Fertilisierung an ihrer Spitze öffnen. Je weiter die Gametenentleerung nach unten fortschreitet, um so kürzer werden die spitzen Tüten durch den Verlust der oberen Teile. Die Pflanze kann aber auch frühzeitig bis zum Grunde in eine mehr oder weniger große Zahl von Lappen aufgeschlitzt werden, so daß ihre Gestalt zwischen einem ausgebreiteten Lappen und einem vielzipfeligen Thallus variiert. Häufig schlitzt sich der sackförmige Thallus nicht bis zur Basis auf, die dann dünn röhrenförmig bleibt und oft mit feinem Sand angefüllt ist. An exponierteren Standorten findet man im allgemeinen nur die lappige Form, da hier die jungen sackartigen Stadien meist schon frühzeitig aufreißen.

Auf der gleichen Tafel sind auch einige Exemplare von *Monostroma arcticum* abgebildet. In ihrer äußeren Form sind sie nicht von *M. grevillei* zu unterscheiden (Abb. 1 *arct.*). Einige abweichende Typen vervollständigen das Bild von der Variabilität der *cornucopiae*-Gruppe. Sie wurden 1960 und 1961 gesammelt, bevor wir die beiden Arten zu unterscheiden wußten. Die langen schlauchförmigen und großflächigen Pflanzen der Vorjahre waren im Frühjahr 1962 nicht zu finden. Offenbar variiert der Habitus auch mit den von Jahr zu Jahr wechselnden Umweltfaktoren, insbesondere dem Temperaturverlauf.

Unter mehr als 100 geprüften Einzelpflanzen fanden sich zwei zwitterige. An 2 bis 3 aufeinanderfolgenden Tagen wurden bei den nach jedem Schwärmen wieder trockengelegten Pflanzen Ansammlungen der negativ phototaktischen Zygoten beobachtet.

2. *Monostroma arcticum* Wittr.

Wie bereits erwähnt, läßt sich diese Art nicht durch morphologische Merkmale von *M. grevillei* unterscheiden. Im allgemeinen ist ihr Thallus etwas dicker, und die Pflanze erscheint etwas derber als *M. grevillei*, doch möchten wir die variable Thallusdicke nicht als diagnostisch verwertbares Merkmal ansehen. Zu *Monostroma arcticum* gehören diejenigen der einzeln geprüften Pflanzen, deren Schwärmer nicht ausgeprägt positiv phototaktisch reagieren, sondern ausschließlich oder zum Teil negativ phototaktisch sind, so daß Säume am hinteren Rande oder an beiden Rändern der Schale entstehen. Im Tropfen auf einem Objektträger suchen aber auch die Schwärmer vom Lichtrand einer Schale gern die dunkelste Stelle auf.

Die Zoosporen von *Monostroma arcticum* sind bei einer durchschnittlichen Länge von 8 μ größer als die weiblichen Gameten von *M. grevillei* (Abb. 2). Im Gegensatz zu deren unruhig zitternder Bewegung schwimmen sie

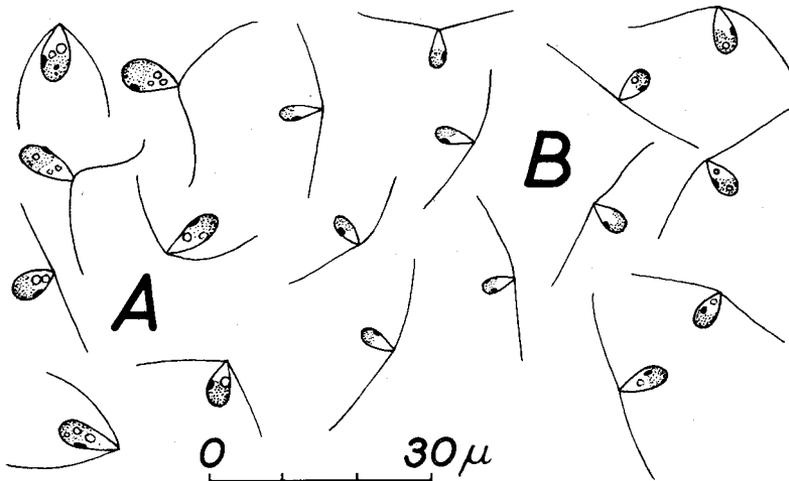


Abb. 2. *A* *Monostroma arcticum*, Zoosporen, *B* *Monostroma grevillei*, männliche und weibliche Gameten

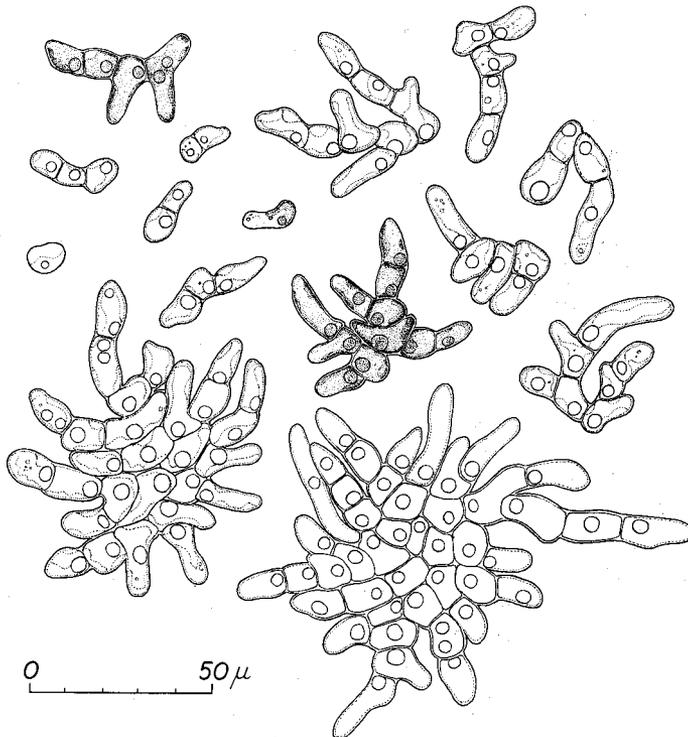


Abb. 3. *Monostroma arcticum*. Keimlinge und Basalscheiben im Alter bis zu 10 Tagen, bei 15° C kultiviert

erstaunlich gleichmäßig geradeaus. Auch sie sind zweigeißelig, jedoch wurden in vielen Kombinationen niemals Kopulationen beobachtet.

Wenn auch das phototaktische Verhalten der Schwärmer, ihre Größe und ihre Reaktion in Kombinationsversuchen auf die Artzugehörigkeit schließen läßt, so ist doch die verschiedenartige Entwicklung das sichere Merkmal, an

dem die beiden Arten schon nach wenigen Tagen erkannt werden können. Die Zoosporen keimen zu einem Fädchen aus, das sich verzweigt und zu einer kleinen Scheibe zusammenschließt (Abb. 3). Bei 15° C kultiviert, entsteht daraus nur ein Polster aus aufrechten, verzweigten Fäden und blasigen Zellen. Bringt man dagegen die Keimlinge im Alter von etwa einer Woche in einen Raum von 3—5° C, so wölbt sich die Mitte der Scheibe kugelig auf, und es entwickelt sich ein *Monostroma*-Säckchen (Abb. 4) in gleicher Weise wie die

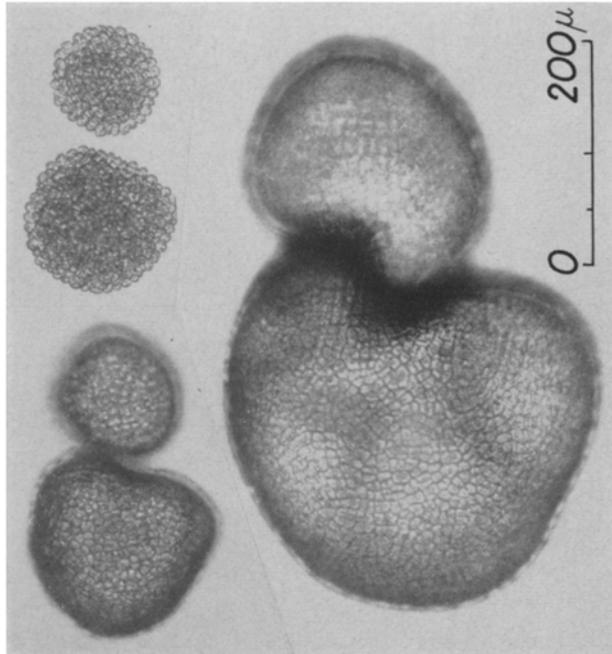


Abb. 4. *Monostroma arcticum*. Stadien der Entwicklung des sackartigen Thallus. Bei 15° C kultiviert vom 16. bis 25. August, danach bei 3—4° C. Photos am 6., 10. und 17. Sept. 1962

Gametophyten von *M. grevillei* entstehen (KORNMANN 1962, Abb. 3). Die zwei Monate alten Pflanzen — sie waren dann über 1 cm groß — wurden nach Übertragen in einen Raum von 15° C bald fertil und entließen wiederum zweigeißelige Zoosporen. Dieser Entwicklungskreislauf wurde im Laufe der letzten beiden Jahre mehrmals im Kulturversuch wiederholt.

Die Bezeichnung *Monostroma arcticum* für diese Pflanze mag wohl gewagt erscheinen, zumal das der Beschreibung WITTROCKS zugrunde liegende Material epiphytisch wuchs. Wir sind uns auch völlig darüber bewußt, daß sich ein auf ein vorhandenes Typus-Material zu gründender Identitätsnachweis nicht führen lassen wird. Dennoch wenden wir diesen Namen an, um die Nomenklatur nicht mit einer neuen Art zu belasten und erweitern die Diagnose von *M. arcticum* durch die oben mitgeteilten Beobachtungen über ihre Entwicklung.

ROSENVINGE (1893) stellte *Monostroma arcticum* sowie mehrere andere Arten als Varietäten zu *M. grevillei*, da die Morphologie keine grundlegenden unterscheidenden Merkmale erkennen ließ. Die Beschreibung und Abbildungen seiner var. *arctica* stimmen weitgehend mit der Pflanze von Helgoland überein. Als Synonyme seiner var. *arctica* führt ROSENVINGE auf: *M. sacco-deum* Kjellm., *M. cylindraceum* Kjellm. und *M. angicava* Kjellm.

3. *Monostroma undulatum* Wittr.

Erst im letzten Jahrzehnt fiel uns diese *Monostroma*-Art auf, die vor 1939 nicht von uns in Helgoland beobachtet wurde und die auch nicht in Kuckucks Algenherbar enthalten ist. Sie trat in den letzten Jahren so reich-



Abb. 5. *Monostroma undulatum*. Herbarpflanzen von Helgoland

lich auf, daß sie überhaupt nicht übersehen werden konnte. Die leuchtend grünen, am Rande wellig-faltigen Thalli werden bis zu 25 cm lang (Abb. 5). Dem Herbarium des Botanischen Museums Kopenhagen danken wir für Vergleichsmaterial von den Färöer und von Grönland, dem unsere Pflanzen von

Helgoland völlig entsprechen. Die Pflanze erscheint bei Helgoland im März-April und verschwindet im Mai-Juni. Sie wächst auf Steinen oder epiphytisch. 1960 bildete die Menge der losgerissenen Pflanzen einen dichten Spülsaum.

Über diese Art liegen so ausführliche Angaben japanischer Autoren vor, daß nicht an der Identität mit dem Helgoländer Material zu zweifeln ist. TOKIDAS (1954, S. 61) Beschreibung des fertilen Thallus und seine Schilderung des Schwärmeraustritts aus den Zellen kann wörtlich übernommen werden. Sie ist außerdem durch sehr gute Abbildungen veranschaulicht. Wenn die fertilen

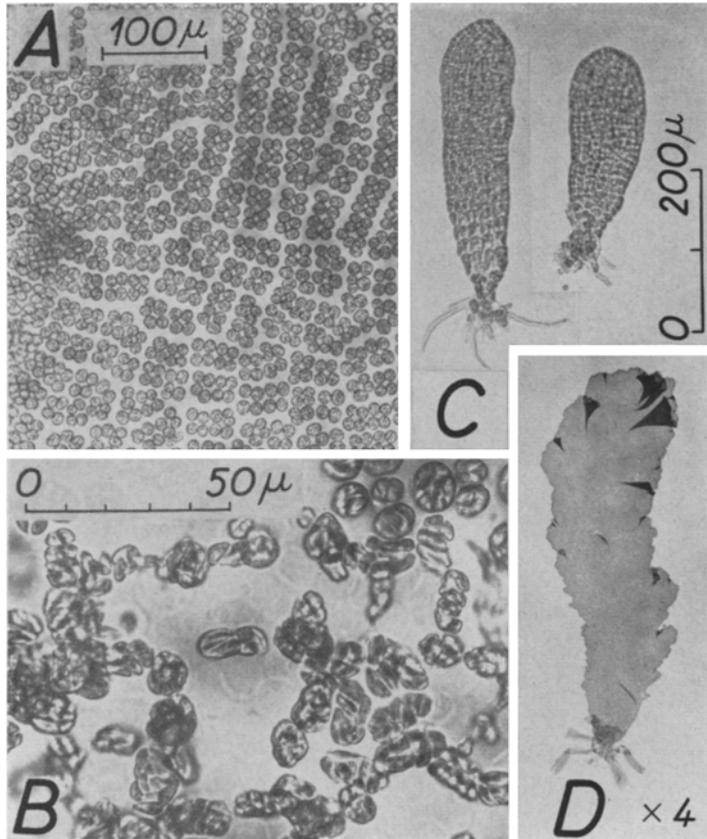


Abb. 6. *Monostroma undulatum*. A Reifer Thallus mit gruppenweise geordneten Sporangien, B Entleerung der Sporangien in die Interzellularen, C, D In Kulturen gewachsene Thalli, 3 bzw. 9 Wochen alt

Teile der zarten Alge in flachen Gezeitentümpeln an die Oberfläche des Wassers gelangen, so ist es nicht möglich, den Thallus unbeschädigt aufzusammeln. Er zerfällt in einzelne Stücke, die als Film an der Wasseroberfläche haften. In einem solchen fertilen Thallusstück sind die Sporangien gruppenweise geordnet (Abb. 6 A). Die Entleerung der Schwärmer bietet ein reizvolles Bild. "If one of these pieces is taken in a drop of water on a slide-glass, the swarmer ooze out from almost all the fertile cells spontaneously into the intercellular spaces and as a whole assume a net-work appearance. The swarmer slip out one after another through the lateral wall of fertile cells into

the intercellular space, move passively in the space turning their posterior ends containing plastids usually forward, and finally become free in water from the margin of frond. The free swimmers do not swim away but immediately attach with their posterior ends to each other, and often several dozens of them form a mass, which oscillates by the ciliary movement of each cell.“ In Abb. 6 B ist der geschilderte Vorgang festgehalten, der Inhalt der Sporangien tritt in die Interzellularen aus, in denen dann die Schwärmer in gleichmäßigem Strome zum Rand des Thallus fließen.

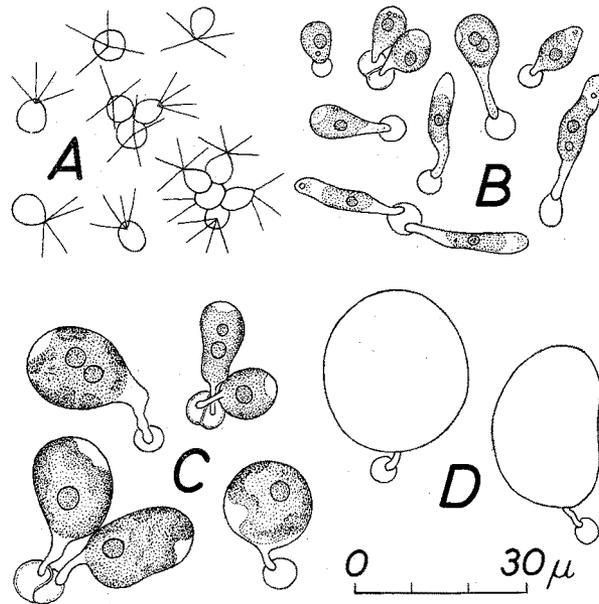


Abb. 7. *Monostroma undulatum*. A Zoosporen des flächigen Thallus, B—D Entwicklungsstadien der einzelligen Generation: 3—6, 7—10 bzw. 14—17 Tage alt

Über die Entwicklung von *Monostroma undulatum* berichteten YAMADA and SAITO (1937, unter dem Namen *M. pulchrum*, vgl. TOKIDA) sowie YAMADA and TATEWAKI (1959). Die viergeißeligen Zoosporen ohne Augenfleck und ohne phototaktische Reaktion keimen nach ihren Angaben mit einem kurzen Schlauch, der den Zellinhalt aufnimmt und zu einer Blase heranwächst. Diese einzelligen Stadien wurden nach 8 Monaten fertil und bildeten wiederum viergeißelige Zoosporen. Aus diesen entstanden einige zweizellige Keimlinge, deren weitere Entwicklung nicht verfolgt wurde. Auf die Besonderheit in diesem Entwicklungsgang, das zweimalige Auftreten ungeschlechtlicher viergeißeliger Zoosporen, haben die Autoren hingewiesen.

Wir können die Beobachtungen YAMADAS und seiner Mitarbeiter an dem Material von Helgoland bestätigen und in einigen Punkten ergänzen. Die viergeißeligen Schwärmer aus dem flächigen Thallus, nach einem Präparat im Dunkelfeld gezeichnet, sind rundlich bis oval und etwa 7μ lang (Abb. 7 A). Ihre Keimung und Entwicklung erfolgt ähnlich wie bei *M. grevillei* (Abb. 7 B—D). Ein besonderer Keimschlauch wird nicht gebildet, vielmehr heftet sich die Zoospore an der Unterlage mit einem Scheibchen an und streckt sich in die Länge, so daß ein mehr oder weniger deutlich abgesetztes Stielchen

entsteht. Den Keimlingen an der Flüssigkeitsoberfläche fehlt das Haftscheibchen. Die heranwachsende kugelige Anschwellung wird von dem Chromatophor mit großem Pyrenoid nahezu ausgefüllt. Die Kugeln erreichten sowohl bei Temperaturen von 15° C als auch etwa 4° C Durchmesser bis zu 120 μ , wurden aber nicht fertil. Auch bohrten sich die Zoosporen-Keimlinge nicht in Kalkschalen ein, wie es die jungen Sporophyten von *M. grevillei* tun.

Daß dennoch fertile Stadien der kugeligen Generation erzielt werden konnten, ist dem Umstand zu verdanken, daß dauernd *Monostroma*-Thalli aus den bei 3—5° C gehaltenen Kulturen für unsere Versuche zur Verfügung standen. Ihre Entstehung ist nicht in allen Einzelheiten geklärt. In den flächigen Thalli der Kulturpflanzen werden offenbar nicht alle Zellen in Sporangien umgewandelt, wahrscheinlich werden einige nur encystiert. Nach dem Ausschwärmen bleibt die Fläche des Thallus als nahezu farblose Membran übrig,

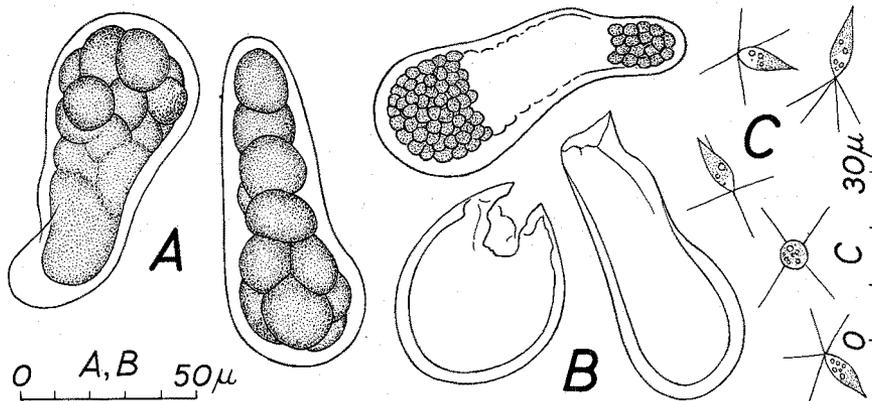


Abb. 8. *Monostroma undulatum*. A Kurz vor der Reife stehende Sporangien, B Reife und leere Sporangien, C Geschwänzte Zoosporen

mehr oder weniger mit anhaftenden oder in einzelnen Zellen zurückgebliebenen Zoosporen besetzt, die dort keimen und sich entwickeln. Bringt man solche Thallusstücke nach einer Ruhezeit von 2—3 Monaten, während der das Wachstum durch den Verbrauch der Nährstoffe zum Stillstand gekommen ist, in neue Nährlösung, so entwickeln sich in der ergrünenden Fläche eine ganze Anzahl von *Monostroma*-Keimlingen mit einem langen Rhizoid. Sie wachsen rasch zu typischen Thalli von 2—3 cm Länge heran und werden fertil wie das Naturmaterial.

Aus solchen in Kultur erhaltenen Thalli von *Monostroma undulatum* stammten die jungen kugeligen Stadien, die im Alter von 3 Monaten in einen durch schmelzendes Eis gekühlten Behälter gebracht wurden. Die Temperatur lag zwischen 0,5 und 1° C. Unter diesen Bedingungen wurde in mehreren Kulturschalen ein Teil der Sporangien nach 4—6 Wochen fertil.

Kurz vor ihrer Reife ist der Inhalt zu kugeligen Massen zusammengeballt (Abb. 8 A). Diese Erscheinung wurde auch von YAMADA and SAITO beobachtet, so daß sie wohl als natürliches Stadium angesehen werden kann. Die Sporangien sind kugelig bis langoval. Ein Entleerungstubus wird nicht gebildet, sondern die Membran reißt an dem Pol auf, wo sie — primär oder sekundär? — dünnwandig ist (Abb. 8 B).

In jedem Sporangium entsteht eine große Anzahl viergeißeliger, geschwänzter Schwärmer ohne Augenfleck (Abb. 8 C, lebend gezeichnet). Aus ihnen geht wieder die flächige Pflanze hervor. Wie Abb. 9 zeigt, entsteht der monostromatische Thallus durch Längsteilung der Zellen eines kurzen monosiphonen Fädchens. Das Wachstum erfolgt bei einer Temperatur unter 1° C äußerst langsam, drei Wochen alte Keimlinge sind unter diesen Bedingungen noch einreihig. Bei Temperaturen um 4° C erreichen die Thalli nach 6 Wochen bereits eine Größe von knapp 1 cm. Aus ihrer Anheftungsstelle entsprossen

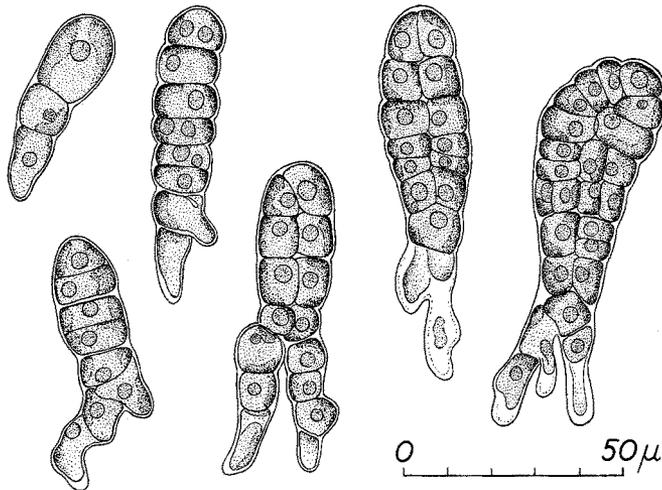


Abb. 9. *Monostroma undulatum*. Entwicklung des flächigen Thallus

meist noch einige adventive Thalli (Abb. 6 D). Eine 10 Wochen alte Kultur war inzwischen fertil geworden und enthielt bereits kugelige Sporophyten der neuen Generation.

Bei 15° C kommt es nicht mehr zur Entwicklung normaler Thalli. *Monostroma undulatum* ist eine Form des kalten Wassers, deren Lebenszyklus sich auch im Kulturversuch nur unter entsprechenden Bedingungen reproduzieren läßt.

YAMADA and SAITO haben auf die Aufeinanderfolge zweier ungeschlechtlicher Generationen mit viergeißeligen Zoosporen im Lebenszyklus von *M. undulatum* hingewiesen. Die Alge zeichnet sich durch eine weitere Besonderheit aus: die geschwänzten Zoosporen der einzelligen, kugeligen Generation. Dieser Schwärmertypus ist bisher nur bei *Urospora* und *Codiolum* bekannt, so daß es naheliegt, an die Möglichkeit eines stammesgeschichtlichen Zusammenhanges zu denken.

4. *Monostroma leptodermum* Kjellm.

Diese Art wurde erst in den beiden letzten Jahren bei Helgoland von uns beobachtet. Vielleicht ist das kleine und zarte Pflänzchen früher übersehen worden. Im Herbarium KUCKUCK ist die Art nicht enthalten. Sie kommt gleichzeitig und zusammen mit den übrigen Arten an den gleichen Standorten auf Steinen wachsend vor.

Man bemerkt die zarthütigen Pflänzchen eigentlich nur, solange sie noch von einer flachen Wasserschicht bedeckt sind und flottieren, die trockenliegenden Exemplare fallen überhaupt nicht auf. Sie wachsen gelegentlich auch an Stellen, wo sich feiner Sand oder Schlamm abgelagert hat; in einer Schicht von etwa 1 cm Höhe ist der größte Teil des in diesem Fall besonders gut ausgebildeten röhri- gen Stielchens eingebettet. Der flächige Thallus ist rundlich

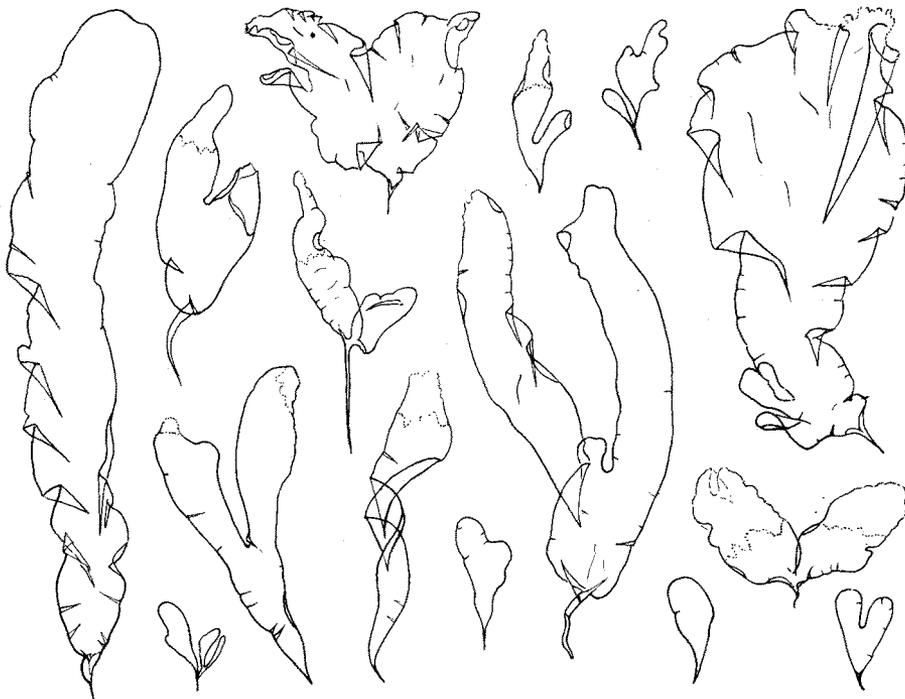


Abb. 10. *Monostroma leptodermum*. Pflanzen nach Helgoländer Herbarmaterial gezeichnet. Natürliche Größe

bis langgestreckt, ungeteilt oder in wenige Lappen zergliedert und am Rande mehr oder weniger eingekerbt (Abb. 10). Die durchschnittliche Größe der helgoländer Pflanzen beträgt etwa 3—5 cm. Pflänzchen von nur 1—2 cm Höhe können bereits fertil sein. Die größten Exemplare waren 9 cm lang.

Der Thallus ist nur ganz leicht grünlich gefärbt. Die ausgeschwärmten Partien werden nicht abgestoßen, so daß man mitunter völlig farblose Membranen findet. Der Rand der ausgeschwärmten Thallusteile war bei allen untersuchten Pflanzen von vegetativen Zellen gesäumt und mehr oder weniger faltig (Abb. 11). Der Saum kann aus einer einzigen Zellreihe bestehen, meist bleiben aber 2—3 Zellen längs des Randes vegetativ. Die Aufsicht auf den teilweise entleerten Thallus zeigt am besten den Aufbau aus kleinen eckigen Zellen (Abb. 11). In dem hohlen Stiel sind die Zellen langgestreckt.

KJELLMANS (1877) Beschreibung von *Monostroma leptodermum* lagen Bruchstücke des oberen Teils von Pflanzen zugrunde, die bei Nowaja Semlja im September an den Strand gespült waren. Das größte war 10 cm lang und 6 cm breit. Die Zartheit des Thallus und die kleinen eckigen Zellen waren

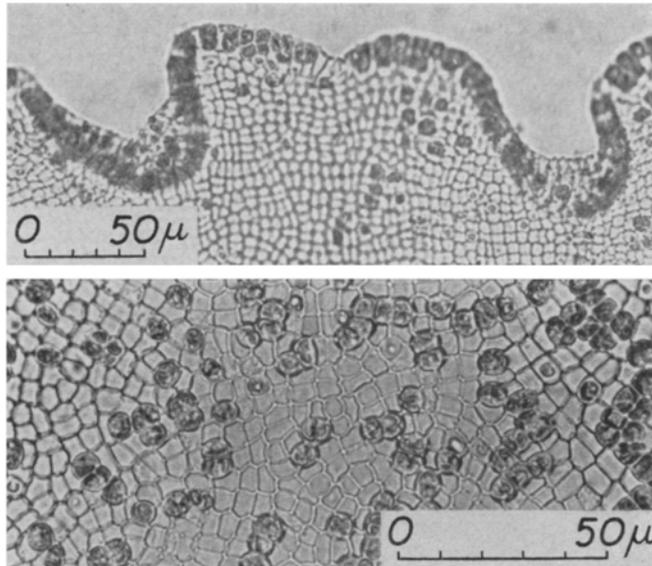


Abb. 11. *Monostroma leptodermum*. Rand eines ausgeschwärmten Thallus mit einem Saum aus vegetativen Zellen (oben). Aufsicht auf den fertilen Thallus (unten). Helgoland, 6. April 1961

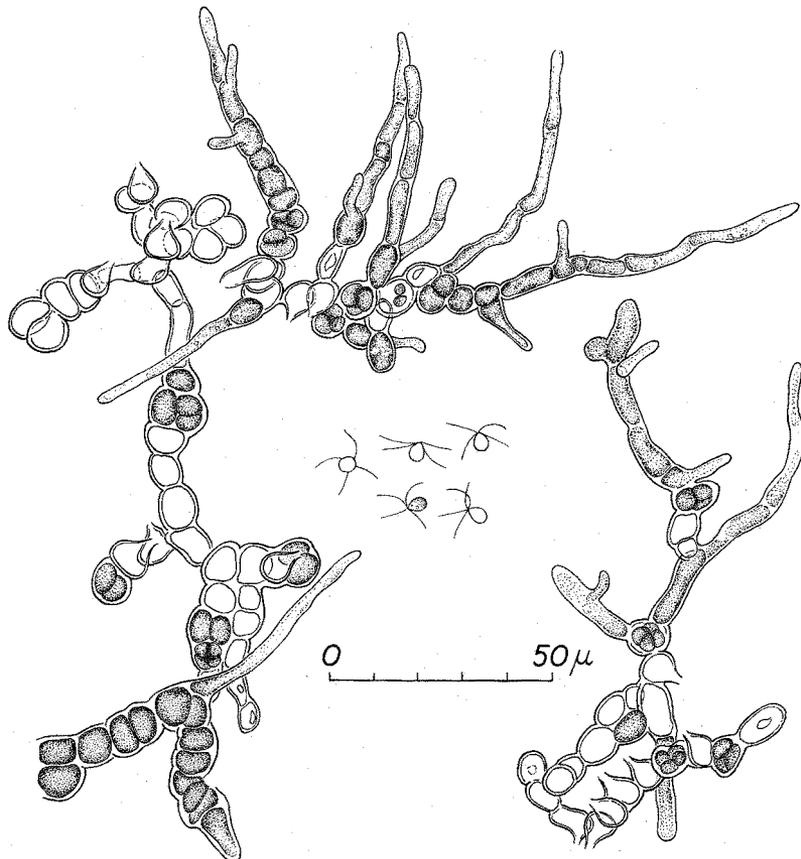


Abb. 12. *Monostroma leptodermum*. Fädiges Stadium aus Kulturen bei 15° C, fertil

klare Merkmale für die Aufstellung der neuen Art. Sie wurde später von ROSENVINGE (1893) und JÓNSSON (1904) in Grönland gefunden. Vergleichsmaterial stand uns aus dem Herbarium des Botanischen Museums in Kopenhagen zur Verfügung. Ein Teil der Exemplare war sehr viel größer als die Pflanzen von Helgoland, andere entsprachen ihnen völlig in Größe und Habitus. *Monostroma leptodermum* wurde auch von TAYLOR (1937) und WILCE (1959) für die Nordostküste Nordamerikas angegeben. Die Abgrenzung gegen *Monostroma zostericola* Tilden dürfte sehr unsicher sein. Falls diese Art wirklich existiert, so wird man zum mindesten einige Funde zu *M. leptodermum*

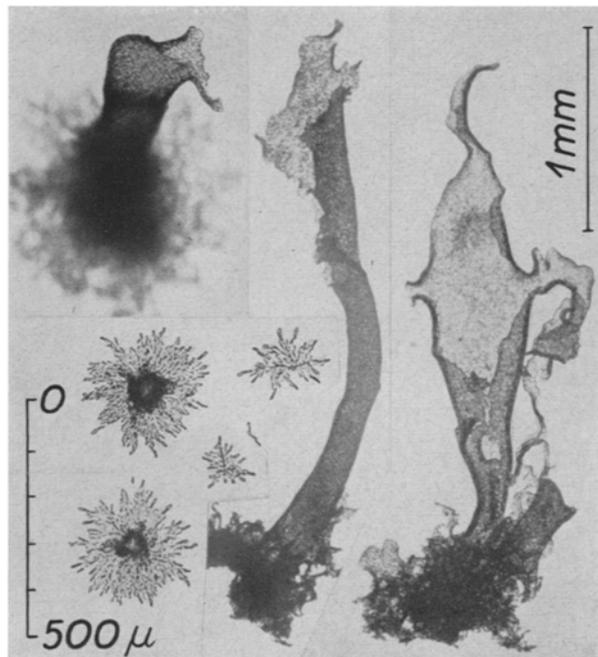


Abb. 13. *Monostroma leptodermum*. Stadien der Entwicklung des röhrig gestielten Thallus aus Kulturen bei 3–4° C

rechnen müssen. So spricht z. B. TOKIDAS genaue Beschreibung seiner Alge von Sachalin für die Zugehörigkeit zu dieser Art. Auch hier werden vergleichende entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen von Nutzen sein, um die Frage zu klären, ob wirklich zwei verschiedene Arten vorliegen.

Die fertilen Zellen enthalten im allgemeinen vier Schwärmer. Die viergeißeligen Zoosporen haben keinen Augenzentrum. Sie sind rundlich bis oval und etwas unterschiedlich in ihrer Größe (3,5 bis 5 μ lang). Bei einer Temperatur von 15° C gehen aus ihnen Scheiben aus verzweigten Fäden hervor, die sehr fest auf dem Boden der Kulturschale haften. Ein Teil der Keimlinge hingegen entwickelt sich zu freiliegenden Bällchen aus verworrenen, verzweigten Fäden, wie sie später auch auf den Basalscheiben entstehen. Die Fäden werden nach etwa 5 Wochen fertil und bilden in ihren Sporangien wiederum viergeißelige Zoosporen, die zu gleichartigen Generationen führen (Abb. 12). Gelegentlich findet man auch Fadenstücke, die in ihrem fertilen Teil doppelreihig sind.

Bei einer Temperatur von 3—4° C erfolgt das Wachstum sehr viel langsamer. Oft werden die Fäden der lose treibenden Pflänzchen mehrreihig, womit die Bildung eines flächigen Thallus eingeleitet wird. Die typischen Thalli entstehen jedoch auf den fest am Substrat haftenden Scheiben. Abb. 13 stellt einige Stadien ihrer Entwicklung dar. Zuerst differenziert sich die ringförmige Zone in der Mitte der Scheibe. Wenn überhaupt ein geschlossenes sackartiges Stadium gebildet wird — es konnte nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden —, dann ist dies nur ein sehr vorübergehender Zustand. Im allgemeinen ist das röhrig aufwachsende Pflänzchen schon frühzeitig oben geöffnet und trägt einen lappigen monostromatischen Zipfel. In den Kulturen wurden Pflänzchen mit röhrigem Stiel und einem flächigen Thallus von knapp 1 cm Länge erhalten. Sie wurden fertil und entließen ebenso wie die bei 15° C gewachsene fädige Generation viergeißelige Zoosporen.

C. Allgemeine Erörterungen

WITTROCK (1866) unterschied die damals bekannten 14 Arten der Gattung *Monostroma* nach rein morphologischen Merkmalen. Seine Artbeschreibungen gründeten sich im allgemeinen auf das ihm zugängliche Herbarmaterial. Inzwischen sind noch zahlreiche Arten beschrieben worden, mit deren Bewertung als Synonyme oder Varietäten sich die Literatur auseinandersetzt. Nachdem zur Genüge erwiesen ist, daß sich auf diese Weise keine Übersicht über den wirklichen Umfang der Gattung *Monostroma* erzielen läßt, möchten wir eine Registrierung der Arten auf den Ergebnissen der bisher durchgeführten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen aufbauen. Die Lebenszyklen sind so sehr verschieden, daß die Frage berechtigt ist, ob die Vereinigung der Arten in der gleichen Gattung noch vertreten werden kann. BLIDING (1960) hat bereits eine Aufteilung in diesem Sinne durchgeführt und beschränkt die Gattung *Monostroma* auf die Arten mit einer Aufeinanderfolge einer geschlechtlichen und einer ungeschlechtlichen Generation, während er Arten mit ungeschlechtlichen zweigeißeligen Schwärmern zur Gattung *Ulvaria* zählt. Die Gattung *Ulvaria* wurde — wie PAPENFUSS (1960) darlegt — bereits 1851 von RUPRECHT für zwei monostromatische Arten, darunter die spätere *Monostroma fuscum*, aufgestellt. PAPENFUSS schlägt vor, *Monostroma* als Nomen conservandum beizubehalten. Wir möchten uns seinem Vorschlag anschließen. *Ulvaria* könnte vielleicht einmal, falls der Lebenszyklus von *Monostroma fuscum* dies rechtfertigt, Arten mit entsprechender Entwicklung aufnehmen. Solange aber noch nicht die vollständigen Entwicklungszyklen der repräsentativen Arten bekannt sind, erscheint es uns verfrüht, den Namen *Ulvaria* mit der von BLIDING (1935) als *Monostroma Wittrockii* bezeichneten Art zu verbinden und die Gattung aufzugliedern.

Auf der Grundlage aller bisher verfügbaren Angaben über die Entwicklung ihrer Arten teilen wir die Gattung *Monostroma* folgendermaßen ein:

A. Diplohaplonten mit heteromorphen Generationen

a) Sporophyt einzellig-kugelig

1. *Monostroma grevillei*
2. *M. angicava* Kjellm.
3. *M. nitidum* Wittr.?

Hierher rechnen wir alle Formen, deren Lebenszyklus dem von *M. grevillei* entspricht (KORNMANN 1962). Diesem Schema folgen *M. angicava* (YAMADA and SAITO 1938) und eine Art aus japanischen Gewässern, die KUNIEDA (1934) *M. nitidum* Wittr. nannte. SEGI and GOTO (1956) geben in einer japanisch geschriebenen Arbeit eine bildliche Darstellung des Entwicklungszyklus dieser Alge. Aus der englischen Zusammenfassung einer Arbeit von SEGI (1956) ist zu entnehmen, daß sich bei *Monostroma nitidum* der Gametophyt auf einem ausgeprägten Basallager erhebt.

4. *Monostroma latissimum* bei SEGI (1956)

Im Entwicklungsgang von *M. latissimum* dagegen konnte SEGI (1956) kein Basallager feststellen. Aus den Zoosporen entwickelt sich unmittelbar der einschichtige Thallus. Einzellige Sporophyten wurden in der Natur beobachtet.

Die Angaben von SEGI sowie SEGI and GOTO gehen auf Proben zurück, die sie dem natürlichen Substrat in der See entnahmen. In geeigneten Gewässern werden zur wirtschaftlichen Nutzung von *Monostroma* Ansatzmöglichkeiten in Form von ausgespannten Palmgarnnetzen geschaffen. Es wäre wünschenswert, wenn die Feststellungen planmäßig an Kulturen im Laboratorium nachgeprüft würden, zumal SEGI and GOTO (1955) auch über viergeißelige Planosporen bei *M. latissimum* berichteten. Die Ausdehnung der Untersuchungen auf die übrigen japanischen Arten wäre im Vergleich mit unseren Feststellungen gewiß sehr aufschlußreich. Vielleicht könnten sich sogar *Monostroma angicava* oder *M. arcticum* in der Florenliste von TOKIDA (1954) als identisch mit einer der Helgoländer Formen erweisen. Dies wäre nicht sehr verwunderlich, zumal zwei weitere Arten seiner Liste mit Formen von Helgoland übereinstimmen.

b) Sporophyt flächig

Monostroma zostericola bei YAMADA und Mitarbeitern

YAMADA and KANDA (1941) erhielten aus den viergeißeligen Zoosporen ihres Materials unmittelbar wieder neue Thalli. Dieser Befund wurde von YAMADA and TATEWAKI (1959) in einem kurzen Referat über einen Vortrag insofern berichtet, als durch neuere Untersuchungen eine Geschlechtsgeneration im Lebenszyklus dieser Alge festgestellt wurde. Nach SCAGELS Angaben (1960, p. 980) ist dieses geschlechtliche Stadium eine kleine, kriechende Scheibe. Eine ausführliche Darstellung ist uns bisher nicht bekannt geworden. Sie wäre dringend erwünscht für einen Vergleich mit der Entwicklung von *Monostroma leptodermum* und zur Klärung der Beziehungen zwischen diesen beiden Formen.

B. Diplonten

a) Mit heteromorphen Generationen

Monostroma undulatum

Über ihre Entwicklung wurde oben ausführlich berichtet. Die Übereinstimmung mit den Beobachtungen von YAMADA and SAITO (1938) an *Monostroma pulchrum* spricht für die Identität mit der Form von Helgoland. Wir halten es nicht für angebracht, Varietäten von *M. undulatum* auf Grund ihres äußeren Habitus zu unterscheiden.

b) Mit isomorphen Generationen

α. Zoosporen viergeißelig

Monostroma leptodermum

Über die Entwicklung dieser Art wurde oben ausführlich berichtet. Unter konstanten Versuchsbedingungen — Temperatur von 3—4° C — kann eine Aufeinanderfolge isomorpher flächiger Generationen innerhalb von zwei Monaten erzielt werden. Diese Bedingungen entsprechen aber nicht den Verhältnissen des natürlichen Lebensraumes bei Helgoland. Es ist daher anzunehmen, daß in der Natur während der warmen Jahreszeit und der langsamen Abkühlung des Wassers ein fädig kriechendes Stadium vorhanden ist. Tatsächlich wurden auch in Naturmaterial auf farblosen Flächen ausgeschwärmter Thalli fädige Keimlinge gefunden, die ganz den in Kultur erhaltenen entsprechen. Es ist also naheliegend, daß aus einem fädigen Stadium — unmittelbar oder nach Fertilisierung? — im zeitigen Frühjahr wieder die flächige Form hervorgeht.

β. Zoosporen zweigeißelig

1. *Monostroma arcticum*

Ihr Entwicklungsgang wurde oben ausführlich beschrieben. Aus den Zoosporen bildet sich zunächst eine Basalscheibe, deren Mitte sich unter geeigneten Versuchsbedingungen aufwölbt und ein Säckchen, das Jugendstadium der Alge, bildet. Ähnlich wie die vorige Art wird auch *Monostroma arcticum* die warme Jahreszeit mit scheibenförmigen kriechenden Stadien überbrücken wie in den Kulturen bei höherer Temperatur.

2. *Monostroma Wittrockii* bei BLIDING (1935)

Die von BLIDING untersuchte Alge wächst an der schwedischen Westküste auf Steinen und war Ende August fertil. Leider gibt BLIDING keine Beschreibung seines Untersuchungsmaterials, doch kennzeichnet KYLIN (1949, S. 14) die Form vom gleichen Fundort als „hellgrün, anfänglich sehr kleine längliche an der Basis angewachsene Säckchen bildend, später in unregelmäßige, zart-häutige Lappen auswachsend. Lappenfrei 3—8 cm im Durchmesser, 16—18 μ dick“. In ihrem Habitus dürfte sie also etwa *Monostroma arcticum* entsprechen, jedoch ist sie eine Spätsommerform und sehr viel dünnhäutiger. Die Entstehung des lappigen Thallus erfolgt nach BLIDINGS Beobachtungen über

ein sackförmiges Stadium. Dieses entsteht — abweichend von *M. arcticum*. — aus einem kurzen Faden, in dessen Zellen frühzeitig Längsteilungen erfolgen, die dann zu einer Hohlkugel führen.

1938 berichtete MÖEWUS über den ganz andersartigen Entwicklungsgang einer Form, die er ebenfalls *Monostroma Wittrockii* nannte. Die Ergebnisse dieser Arbeit möchten wir nicht näher diskutieren und in die vorliegende Zusammenstellung einbeziehen.

D. Zusammenfassung

1. Von den vier *Monostroma*-Arten Helgolands sind drei neu für das Gebiet. Sie sind in den nördlichen Meeren beheimatet.

2. Der Lebenszyklus jeder Art folgt einem eigenen Schema. *Monostroma grevillei* ist ein Diplohaplont mit heteromorphen Generationen. Der einzellige Sporophyt ist kalkbohrend, der Gametophyt bleibt in Kultur sackartig. Bei *M. arcticum* folgen gleichartige, in Kultur sackförmige Generationen mit ungeschlechtlichen zweigeißeligen Zoosporen aufeinander. *M. leptodermum* trägt einen flächigen Thallus auf einem röhri-gen Stiel und vermehrt sich durch viergeißelige ungeschlechtliche Schwärmer. Bei *M. undulatum* stehen zwei ungeschlechtliche, heteromorphe Generationen — flächenförmig bzw. einzellig, beide mit viergeißeligen Schwärmern — miteinander im Wechsel.

3. Auf der Grundlage aller bisher bekannten Ergebnisse über die Entwicklung der *Monostroma*-Arten wird die Gattung neu gegliedert.

Angeführte Schriften

- Batters, E. A. L., 1889: A list of the marine algae of Berwick-on-Tweed. Hist. Berwickshire Nat. Club 12.
- Bliding, C., 1935: Sexualität und Entwicklung bei einigen marinen Chlorophyceen. Svensk Bot. Tidskr. 29.
- 1960: A preliminary report on some new mediterranean green algae. Bot. Notiser 113.
- Harvey, W. H., 1846—1851: Phycologia britannica. Vol. 1—3. London.
- Hooker, W. J., 1833: British Flora. Vol. 2. London.
- Jónsson, H., 1904: The marine algae of East Greenland. Medd. Grønl. 30.
- Kjellman, F. R., 1877: Über die Algenvegetation des Murmanschen Meeres an der Westküste von Nowaja Semlja und Wajgatsch. Nova acta reg. Soc. scient. Upsaliensis, ser. 3.
- Kornmann, P., 1962: Die Entwicklung von *Monostroma grevillei*. Helgol. Wiss. Meeresunters. 8.
- Kunieda, H., 1934: On the life-history of *Monostroma*. Proc. Imp. Acad. Tokyo 10.
- Kylin, H., 1949: Die Chlorophyceen der schwedischen Westküste. Lunds Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2, 40.
- Le Jolis, A., 1863: Liste des algues marines de Cherbourg. Mém. Soc. Sci. Nat. Cherbourg 10.
- Lynngbye, H. C., 1819: Tentamen Hydrophytologiae Danicae. Hafniae.
- Möewus, F., 1938: Die Sexualität und der Generationswechsel der Ulvaceen und Untersuchungen über die Parthenogenese der Gameten. Arch. Protistenk. 91.
- Papenfuss, G. F., 1960: On the genera of the Ulvales and the status of the order. J. Linn. Soc. (Bot.) 56.
- Rosenvinge, L. K., 1893: Grønlands Havalger. Medd. Grønl. 3.
- Scagel, R. F., 1960: Life history studies of the Pacific coast marine alga, *Collinsiella tuberculata* Setchell and Gardner. Can. J. Botany 38.

- Segi, T., 1956: On the development of *Monostroma* in the sea. Rep. Fac. Fish., Pref. Univ. Mie 2.
- Segi, T., and W. Goto, 1955: On the planospores of *Monostroma latissimum* (Kütz.) Wittrock. Bull. Jap. Soc. Phyc. 3.
- — 1956: On *Monostroma* and its culture I. The species, configuration and life history of *Monostroma*. Ebenda 4.
- Taylor, W. R., 1937: Marine algae of the northeastern coast of North America. Ann Arbor.
- Thuret, G., 1854: Note sur la synonymie des *Ulva Lactuca* et *latissima* L., suivie de quelques remarques sur la tribu des Ulvacées. Mém. Soc. Sci. Nat. Cherbourg 2.
- Tokida, J., 1954: The marine algae of southern Saghalien. Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ. 2.
- Wilce, R. T., 1959: The marine algae of the Labrador Peninsula and northwest Newfoundland (Ecology and distribution). Natl. Mus. Canada, Bull. no. 158.
- Wittrock, V. B., 1866: Försök till en monographi öfver algslägtet *Monostroma*. Acad. Afh. Stockholm.
- Yamada, Y., and T. Kanda, 1941: On the culture experiment of *Monostroma zostericola* and *Enteromorpha nana* var. *minima*. Sci. Papers Inst. Algolog. Res., Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. 2.
- Yamada, Y., and E. Saito, 1938: On some culture experiments with the swarms of certain species belonging to the Ulvaceae. Ebenda 2.
- Yamada, Y., and M. Tatewaki, 1959: Life history of *Monostroma*. Proc. IX Int. Bot. Congr. 2.