

Über *Monostroma bullosum* (Roth) Thuret und *M. oxyspermum* (Kütz.) Doty

PETER KORNMANN

Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation Helgoland

ABSTRACT: On *Monostroma bullosum* (Roth) Thuret and *M. oxyspermum* (Kütz.) Doty. The genus *Monostroma* THURET is characterized by a heteromorphous life-cycle and special developmental features of its type-species *Monostroma bullosum*. *M. oxyspermum* differs from these characteristics and must be excluded from this genus. Its definite taxonomic position depends on further information to be obtained on the development of related species.

EINLEITUNG

Die Entwicklung der bisher untersuchten *Monostroma*-Arten ist so verschiedenartig, daß BLIDING (1960) und GAYRAL (1962) eine Aufteilung der Gattung auf der Grundlage entwicklungsgeschichtlicher Merkmale vorschlagen. Ich habe 1962 die Ergebnisse unserer Studien an vier Helgoländer Formen in eine Übersicht aller mir damals bekannten Lebenszyklen monostromatischer Arten eingegliedert. Eine Neuordnung der komplexen Gattung setzt die Kenntnis der Entwicklung möglichst vieler Vertreter dieses Formenkreises voraus und sollte daher nicht voreilig erfolgen. Besonders wünschenswert schien mir eine Wiederholung der Untersuchungen von REINKE (1878) und CHODAT (1894) über die Entwicklung von *Monostroma bullosum*. Diese im Süßwasser lebende Form ist die typische Art der von THURET (1854) aufgestellten Gattung. Ebenso notwendig erschien mir die Untersuchung von *Monostroma oxyspermum* (KÜTZ.) DOTY. BORNET untersuchte ihre Entwicklung (als *M. Wittrockii* in BORNET et THURET, 1880) und wies auf die weitgehende morphologische Ähnlichkeit mit *M. bullosum* hin, so daß es gerechtfertigt erschien, *Monostroma oxyspermum* als typische Art der Gattung zu wählen (PAPENFUSS, 1960). Die völlig andere ontogene-tische Entwicklung schließt diese Form jedoch aus der Gattung *Monostroma* aus.

MONOSTROMA BULLOSUM

CHODATS (1894) Feststellungen über die Entwicklung von *M. bullosum* weichen ganz von denen REINKES (1878) ab. Dennoch sind die Angaben der beiden Autoren richtig, sie haben jedoch verschiedene Phasen des Lebenszyklus von *Monostroma bullosum* beschrieben. REINKE entdeckte die Sporophytengeneration, ohne aber ihre Rolle

im Lebenszyklus der Alge erkannt zu haben. Auch ist seine Vorstellung nicht richtig, daß die Teilung und periphere Anordnung der Zellen innerhalb der „Dauerspore“ zu einer Hohlkugel, dem neuen *Monostroma*-Säckchen, führen sollte. CHODAT schildert die Entstehung des jungen *Monostroma*-Thallus aus Zoosporen völlig richtig, beschränkt sich in seinen Abbildungen aber auf die Darstellung der ersten Keimungsstadien. Er hat in seinen Kulturen auch „Hypnocysten“ beobachtet, doch sind seine Vorstellungen über deren Herkunft und Weiterentwicklung zu unklar, um hier näher erörtert zu werden.

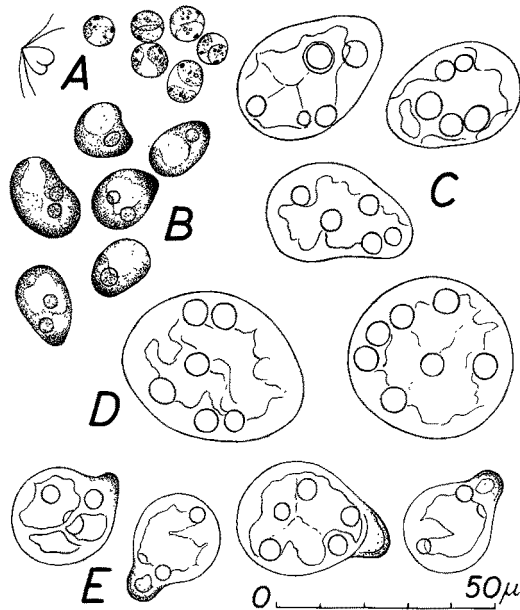


Abb. 1: *Monostroma bullosum*. A–D Sporophyten aus Zygoten der Ausgangspflanze, 4, 7 bzw. 12 Tage alt; E 5 Tage alte Sporophyten aus Kulturmaterial, im Leben mit braun behüteter Basis

Das Ausgangsmaterial für meine Kulturen verdanke ich der Liebeshwürdigkeit von Herrn Tyge CHRISTENSEN in Kopenhagen, der keine Mühe scheute, mir diese recht seltene Alge zu beschaffen. Er fand am 26. Mai 1963 ein einziges, noch sackartig geschlossenes Pflänzchen am Ufer des Flusses Susaa (vgl. CHRISTENSEN in BERG 1948, p. 228). Der an der Wandung eines verschlossenen Röhrenglases haftende Thallus war während des Versandes fertil geworden und entließ am 29. und 30. Mai Gameten, die reichlich kopulierten. Die festsitzenden Zygoten umgaben sich mit einer braunen Membran und wurden zu einzelligen Kugeln, genau wie REINKE es beschrieben hatte (Abb. 1). An der raschen Vergrößerung der Zellen nahm die Basis nicht teil; der braun umhütete rhizoidartige Fuß trat an etwa 5 Tage alten grünen Kugeln besonders deutlich in Erscheinung (Abb. 1 E). In dem Kulturmedium, das 60 ccm Erdabkochung in einem Liter destilliertem Wasser enthielt, erreichten die Kugeln

unter den Bedingungen meines Kulturraumes (15° C, 14 Stunden Licht einer Leuchtstofflampe in etwa 40 cm Entfernung) in 4 Wochen Durchmesser bis zu 70 μ . Sie entsprachen völlig den Sporophyten, die aus Zygoten von *Ulothrix speciosa* oder aus Zoosporen von *Monostroma undulatum* entstehen. REINKE (1878) wies bereits auf ihre Ähnlichkeit mit den Dauersporen von *Ulothrix zonata* bei DODEL (1876) hin. Reife Sporophyten konnte ich in meinen Kulturen bisher noch nicht erzielen.

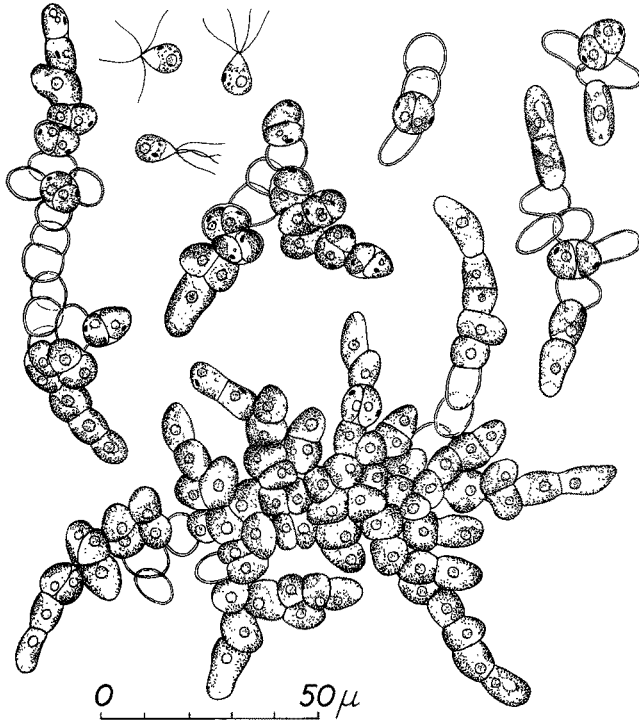


Abb. 2: *Monostroma bullosum*. Fädige und flächenförmige Stadien mit Zoosporangien

Außer diesen Kugeln traten in allen Kulturen ganz vereinzelt *Monostroma*-Thalli auf (Abb. 3 A). Sie wuchsen in 4 Wochen zu kugeligen oder länglichen Blasen bis zu 5 mm Länge heran und zeigten die typische gruppenweise Anordnung ihrer Zellen in einer gallertigen Membran (Abb. 3 C).

Ein entscheidender Fortschritt der Arbeit wurde eingeleitet, als am 15. Juni an der Oberfläche einer Kultur des ausgeschwärmten Ursprungsmaterials zwischen den vielen kugeligen Sporophyten wenigzellige fädige Keimlinge gefunden wurden. An ihrer Zugehörigkeit zu *Monostroma bullosum* war nicht zu zweifeln. Nach dem Übertragen in neue Kulturen wurden diese fädigen oder seltener auch flächenförmigen Stadien nach wenigen Tagen fertil. Jedes Sporangium enthielt zwei große, viergeißelige Zoosporen (Abb. 2). Aus ihnen entstanden auf dem Substrat kriechende, geschlossene Scheiben, die sich in die hohlen *Monostroma*-Bläschen umwandelten. Ihre

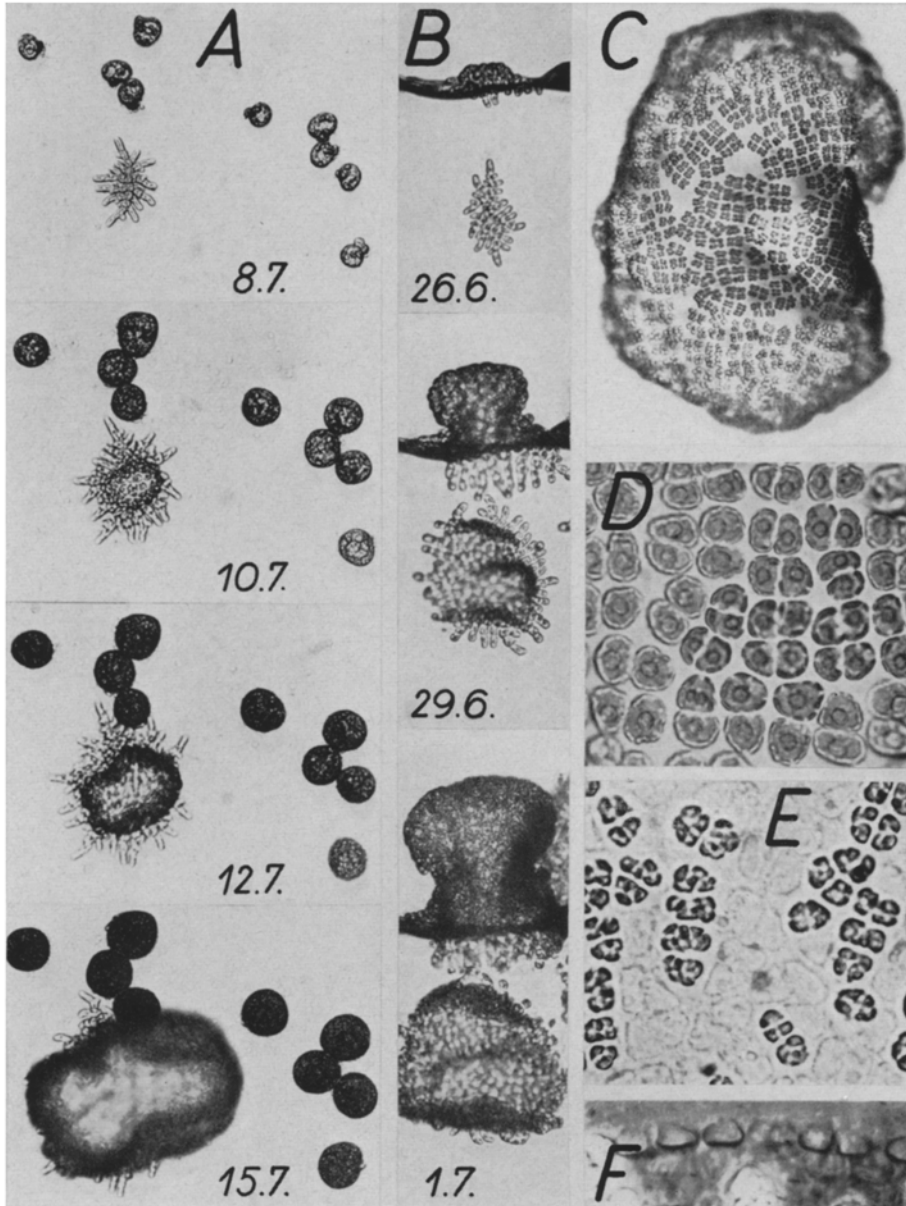


Abb. 3: *Monostroma bullosum*. A Einzelner Gametophyt zwischen vielen Sporophyten. Am 8. Juli war die Kultur 5 Tage alt; B Aus Zoosporen entstandene Gametophyten auf der Fläche und an der Kante eines Deckglases; C Junger Gametophyt; D, E Ausschnitte aus dem vegetativen und fertilen Thallus; F Entleerte Gametangien mit weiter Öffnung (Phasenkontrast). A, B $\times 150$; C $\times 50$; D-F $\times 600$

Entwicklung ist in Abb. 3 B veranschaulicht; die eingetragenen Daten lassen das rasche Wachstum der jungen Gametophyten erkennen.

Die Gametophyten wurden nach 5–6 Wochen fertil (Abb. 3 E, F). Wie bei dem Ausgangsmaterial enthielt auch ihre Nachkommenschaft immer wieder vereinzelte Gametophyten neben den zahlreichen Sporophyten (Abb. 3 A). Daraus ist zu schließen, daß in der Regel einzelne Zoosporangien außer den Gametangien gebildet werden. Möglicherweise kann sich unter besonderen Umständen das Verhältnis verschieben¹.

Die Entwicklung von *Monostroma bullosum* läßt sich wie folgt zusammenfassen. Der monostromatische Thallus entsteht aus einer Zellscheibe, die sich zu einem hohlen Säckchen aufwölbt. Der monözische Gametophyt kann wahrscheinlich vereinzelte Zoosporangien erzeugen, aus deren ungeschlechtlichen Schwärmern unmittelbar wieder Gametophyten entstehen. Aus den Zygoten entwickelt sich der einzellige, *Codiolum*-artige Sporophyt. Diese der typischen Art eigenen entwicklungsgeschichtlichen Merkmale kennzeichnen die Gattung *Monostroma* THURET zur Genüge und grenzen sie gegen andere Formen mit einschichtigem Thallus ab.

MONOSTROMA OXYSPERMUM

In seiner sehr verdienstvollen Arbeit über die Gattungen der Ulvales und den Status dieser Ordnung hat PAPENFUSS (1960) *Monostroma oxyspermum* (KÜTZ.) DOTY als typische Art gewählt. Von ihren zahlreichen Synonymen (HAMEL 1931, DOTY 1947) hat *Monostroma Wittrockii* BORNET (in BORNET & THURET 1880) am meisten Eingang in die Literatur gefunden, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß BORNET seine Art mit einer eingehenden morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Beschreibung einführte. Dabei wies er auch auf die ursprüngliche Begrenzung der Gattung *Monostroma* bei THURET (1854) hin. Sie sollte auf einschichtige Arten beschränkt sein, deren Zellen in einer leicht verquellenden Membran eingelagert sind, während Formen mit deutlich erkennbarem polygonalem Zellennetz in der Gattung *Ulva* (einschichtig im Sinne KÜTZINGS) verbleiben sollten. WITTRÖCK (1866) dagegen vereinigte alle einschichtigen Formen in der Gattung *Monostroma*. BORNET bezweifelt, ob diese Erweiterung mit dem Charakter der Gattung vereinbar ist, und es verdient Beachtung, daß er eine Klärung dieser Frage von zukünftigen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen erwartete (S. 177): «Un jour viendra sans doute où, la reproduction des *Monostroma* ayant été étudié dans toutes les espèces, il sera possible de décider entre les deux manières de voir.» Viele Jahrzehnte sind vergangen, bevor diese Vorhersage sich erfüllte und die Diagnose der Gattung auf entwicklungsgeschichtliche Befunde gegründet werden kann.

¹ Anmerkung bei der Korrektur: Die Richtigkeit dieser Vermutung konnte inzwischen bestätigt werden. Thallusstücke aus Kulturen, die bereits mehrere Monate alt waren und deren Zellen sich nicht mehr teilten, wurden in frischer Nährlösung schon nach wenigen Tagen fertil. In einem Falle entstanden ausschließlich Zoosporangien, die meist vier Zoosporen enthielten, in anderen Proben war der Anteil von Zoosporen und Zygoten etwa gleich.

Mein Versuchsmaterial stammt aus der Ostsee, wo ich es zusammen mit Herrn Tyge CHRISTENSEN, Kopenhagen, an zwei Stellen von Seeland Ende Oktober 1962 sammelte. Die Alge ist in der Ostsee weit verbreitet. KÜTZINGS Material von *Ulva oxysperma* (1843) stammt aus dem Schleibusen. Unter der Bezeichnung *Monostroma Wittrockii* wird sie im Kopenhagener Herbarium von zahlreichen Fundorten an den

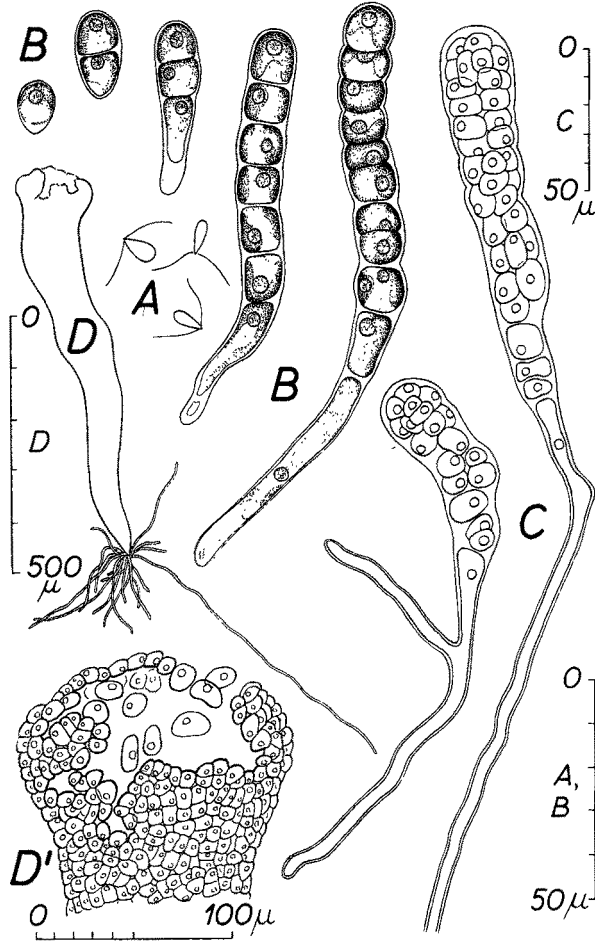


Abb. 4: *Monostroma oxyspermum*. A Zoosporen; B, C Keimlinge bis zu 7 Tagen bzw. 11 Tage alt; D, D' Schlauchförmige Pflanze, die sich am Scheitel öffnet

Küsten Dänemarks verwahrt. Sie kommt in der Danziger Bucht mit einem Salzgehalt von etwa 7‰ vor (LAKOWITZ 1907), wächst aber auch im stark salzigen Wasser an der Atlantikküste. In meinen Kulturen war der Salzgehalt der Nährlösung für das Gedeihen der Alge völlig belanglos; sie gedieh in Erdschreiberlösung mit Seewasser von etwa 30‰ ebenso gut wie in destilliertem Wasser mit einem Zusatz von Nähr-

salzen und Erdabkochung. Auch ein Übertragen aus dem einen in das andere Medium wurde ohne Schaden überstanden. Änderungen des Salzgehaltes durch Verdunstung und Aussüßung ist die Alge auch an ihren natürlichen Standorten ausgesetzt.

Die wesentlichen Beobachtungen über ihre Entwicklung wurden schon von BORNET gemacht, wenn er auch bei seinen damaligen Kulturmethoden nur kümmerliche Pflänzchen erzielen konnte. Auch BLIDING (1935) ist bei seinen Versuchen mit *Monostroma Wittrockii* von der schwedischen Westküste offenbar nur zu kleinen Thalli gelangt, über deren Entstehung nur eine ganz knappe Darstellung gegeben wird.

In meinen Kulturen ließ sich die Entwicklung über mehrere Generationen verfolgen, dabei wurden immer nur zweigeißelige ungeschlechtliche Schwärmer beobachtet. Bis zu 7 Tage alte Keimlinge sind in Abb. 4 B dargestellt; es sind einreihige

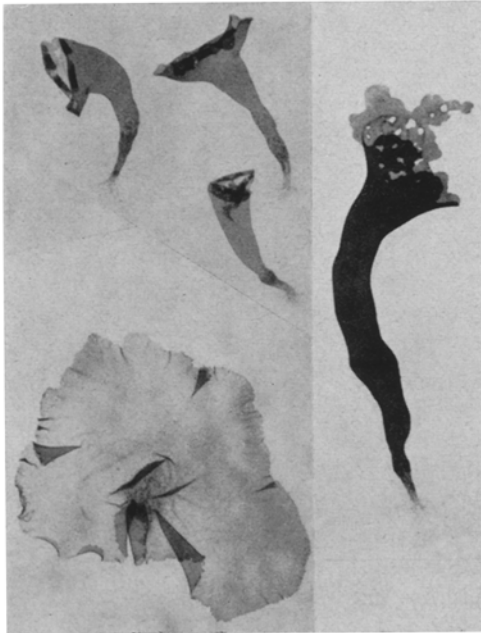


Abb. 5: *Monostroma oxyspermum*. Die trichterförmigen Pflänzchen oben links sind 27 Tage alt und $8\frac{1}{2}$ fach vergrößert, die 33 Tage alte Pflanze rechts 10 fach. Der ausgebreitete Thallus unten links ist 8,7 mm breit

Fäden mit wohlausgebildetem Rhizoid. Im Alter von 11 Tagen haben sich die Zellen mehrfach längsgeteilt, zugleich entsteht ein zentraler Hohlraum (Abb. 4 C). 18 Tage alte Pflänzchen sind bereits hohle Schläuche bis zu 1,5 mm Länge. In diesem Stadium beginnt ein intensives Wachstum der Zellen am Scheitel, das zu einem Aufreißen des Schlauches mit einer unregelmäßig-lappigen Öffnung führt (Abb. 4 D, D'). Dabei können einzelne Zellen oder Zellgruppen aus dem Verband gelöst werden, sie nehmen noch an Größe zu, ohne sich aber weiter zu teilen. Es entstehen trichterartige Pflänzchen, deren Randlappen besonders stark wachsen (Abb. 5). Solche Thalli ent-

sprechen dem jungen, noch festsitzenden Exemplar von *Monostroma orbiculatum* bei HAMEL (1931, Fig. 41 II). Die Kulturpflanzen erreichten nach etwa 5 Wochen einen Durchmesser von knapp 1 cm, dann wurden sie an ihrem Saum fertil.

Eine Erörterung der Synonymie dieser Art scheint mir im Rahmen einer entwicklungsgeschichtlichen Studie nicht angebracht. Auf die verschiedenartigen äußeren Lebensbedingungen, insbesondere Salzgehalt, Temperatur und Nährstoffgehalt des Mediums, dürfte die habituelle Differenzierung zurückzuführen sein, die zur Beschreibung der vielen synonymen Arten einer so anpassungsfähigen Form geführt hat. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen können erweisen, ob diese Annahme zu Recht besteht.

SCHLUSSBETRACHTUNG UND ZUSAMMENFASSUNG

Die Keimlingsentwicklung und der Lebenszyklus der beiden hier untersuchten Formen sind so verschiedenartig, daß ihre Vereinigung in der Gattung *Monostroma* nicht mehr vertretbar ist. *Monostroma bullosum* (ROTH) THURET ist die typische Art der Gattung. Sie ist gekennzeichnet durch das zuerst scheibenförmige, dann hohlkugelige oder sackartige Jugendstadium und durch ihren einzelligen Sporophyten. Wir finden alle diese Merkmale bei *Monostroma grevillei* wieder. Ich möchte aber die Formen nicht aus der Gattung ausschließen, deren Entwicklung nur in einem wesentlichen Teil mit dem Lebenszyklus der typischen Art übereinstimmt, z. B. *Monostroma arcticum*, die des heteromorphen Generationswechsels entbehrt, während der Habitus und die Entstehung des einschichtigen Thallus völlig mit *M. grevillei* übereinstimmen (KORNMANN und SAHLING 1962). *Monostroma latissimum* besitzt nach den Untersuchungen von SEGI (1956) die einzellige Sporophytengeneration wie *M. undulatum*, doch entwickelt sich der monostromatische Thallus bei diesen Formen durch Teilung der Zellen eines fädigen Keimlings in einer Ebene.

Aus einem fädigen Keimling geht auch *Monostroma oxyspermum* hervor; er wird aber durch Längsteilung seiner Zellen und Bildung eines zentralen Interzellularraumes schlauchförmig. Ein lokalisiertes Wachstum führt zu einer Öffnung dieses Schlauches, so daß der einschichtige Thallus von *Monostroma oxyspermum* nur der sich vergrößernde Rand eines Trichters ist.

Eine ganz entsprechende ontogenetische Entwicklung wurde von GAYRAL (1962) bei *Monostroma obscurum* festgestellt, deren Lebenszyklus jedoch isomorphe Geschlechts- und Sporophytengenerationen umfaßt. Eine Erörterung über die Taxonomie und Nomenklatur dieses Formenkreises muß aber zurückgestellt werden, solange die Entwicklung von *Monostroma fuscum* (= *Ulvaria fusca* POSTELS et RUPRECHT) noch nicht bekannt ist.

Die Mitwirkung meines technischen Assistenten, Herrn P. H. SAHLING, bei der Durchführung dieser Arbeit erkenne ich dankbar an.

ZITIERTE LITERATUR

- BERG, K., 1948. Biological studies on the river Susaa. *Folia limnol. scand.* **4**.
- BLINDING, C., 1935. Sexualität und Entwicklung bei einigen marinen Chlorophyceen. *Svensk bot. Tidskr.* **29**, 57–64.
- 1960. A preliminary report on some new mediterranean green algae. *Bot. Notiser* **113**, 172–184.
- BORNET, E. & THURET, G., 1880. Notes algologiques II. Paris.
- CHODAT, R., 1894. Remarques sur le *Monostroma bullosum* Thuret. *Bull. Soc. bot. Fr.* **41**, CXXXIV–CXLII.
- DODEL, A., 1876. *Ulothrix zonata*. *Jb. wiss. Bot.* **10**, 417–550.
- DOTY, M. S., 1947. The marine algae of Oregon. Part I. Chlorophyta and Phaeophyta. *Farlowia* **3**, 1–65.
- GAYRAL, P., 1962. Reproduction et développement de *Monostroma obscurum* (Kütz.) J. Agardh. *Bull. Soc. bot. Fr.* **109**, 53–59.
- HAMEL, G., 1931. Chlorophycées des côtes françaises (Fin). *Rev. algol.* **6**, 9–73.
- KORNMANN, P. & SAHLING, P.-H., 1962. Zur Taxonomie und Entwicklung der *Monostroma*-Arten von Helgoland. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **8**, 302–320.
- KÜTZING, F. T., 1843. *Phycologia generalis*. Leipzig.
- LAKOWITZ, K., 1907. Die Algenflora der Danziger Bucht. Danzig.
- PAPENFUSS, G. F., 1960. On the genera of the Ulvales and the status of the order. *J. Linn. Soc. (Bot.)* **56**, 303–318.
- REINKE, J., 1878. Über *Monostroma bullosum* Thur. und *Tetraspora lubrica* Kütz. *Jb. wiss. Bot.* **11**, 531–547.
- SEGI, T., 1956. On the development of *Monostroma* in the sea. *Rep. Fac. Fish. Univ. Mie* **2**, 312–316.
- 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**, 17–32.
- WITTRÖCK, V. B., 1866. Försök till es monograph öfver algsläktet *Monostroma*. *Acad. Afh. Stockholm*.