

Der Lebenszyklus von *Porphyrostromium obscurum* (Bangiophyceae, Rhodophyta)

P. Kornmann

Biologische Anstalt Helgoland (Meeresstation); D-2192 Helgoland,
Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: The life cycle of *Porphyrostromium obscurum* (Bangiophyceae, Rhodophyta). Studies on the sexuality and the heteromorphous life cycle of *Erythrotrichia ciliaris* provided decisive criteria for the establishment of the genus *Erythrotrichopeltis* (Kornmann, 1984). This genus was transferred by Wynne (1986) to *Porphyrostromium* Trevisan 1848. In the present study *Erythrotrichia obscura*, the original species of Berthold's (1882) classical observations on the sexuality of this genus, is incorporated to *Porphyrostromium*. Previously regarded as synonyms, *Porphyrostromium ciliare* (Carm. ex Harv.) Wynne and *P. obscurum* (Berth.) nov. comb. proved to be distinct species, differing both in the filamentous and in the peltoid phases of their life cycle. The relationship between *P. ciliare* and *P. boryanum* (Montagne) Trevisan, type species of the genus, may only be elucidated by future investigations on the basis of field collected material.

EINLEITUNG

Nach mehr als 100 Jahren konnten Bertholds Beobachtungen in Neapel über die Sexualität einer *Erythrotrichia*-Art bestätigt und zugleich deren nicht obligater heteromorpher Generationswechsel nachgewiesen werden (Kornmann, 1984). Das Ausgangsmaterial für diese Untersuchung waren scheibenförmige Thalli, die aus Rohkulturen mit Algen von Helgoland isoliert wurden. Nach vielen gleichartigen Generationen entstanden in den Kulturen *Erythrotrichia*-Fäden. Auf dem heteromorphen Lebenszyklus wurde die Gattung *Erythrotrichopeltis* mit *E. ciliaris* (Carm.) Batters als typischer Art gegründet, ihr wurde *Erythrotrichia boryana* (Mont.) Berth. zugeführt.

Erythrotrichopeltis wurde von Wynne (1986) als nomenklatorisches Synonym der Gattung *Porphyrostromium* Trevisan 1848 erkannt; als taxonomisches Synonym war *Erythrotrichia* Areschoug 1850 gegen diese Gattung konserviert. Typische Art der Gattung *Porphyrostromium* ist *P. boryanum* (Montagne) Trevisan. Ardré (1970; Pl. 4, Figs 10–11) bildete Typusmaterial von Alger aus dem Herbarium Montagne ab. Ihre beiden Zeichnungen zeigen eine 200 µm breite Zone aus dem flächigen Thallus und die verschmälerte Basis. *Porphyrostromium boryanum* wurde noch nicht entwicklungsge­schichtlich untersucht, doch lassen die Angaben bei Ardré (1970) und Berthold (1882) auf einen heteromorphen Lebenszyklus schließen.

Die Übereinstimmung meines 1984 untersuchten Objekts mit *Bangia ciliaris* Carmichael dürfte durch Batters' (1900) eingehende Beschreibung als sicher gelten. Der Thallus ist wie bei *P. boryanum* flächig, die meist schmal bandförmigen Pflanzen können

in den Kulturen gelegentlich bis zu 125 µm breit werden (Abb. 1). Ob *P. ciliare* (Carm. ex Harv.) Wynne mit *P. boryanum* identisch ist, kann nur durch vergleichende entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen auf der Basis von Naturmaterial geklärt werden.

In der vorliegenden Studie wird der Gattung *Porphyrostromium* das klassische Untersuchungsobjekt Bertholds, *Erythrotrichia obscura*, eingegliedert, eine polysiphone Art der Gattung. Sie wurde in meiner Arbeit von 1984 irrtümlich als Synonym von *E. ciliaris* angesehen. Soweit Bertholds dürftige Beschreibungen ein Urteil zulassen, besteht kein Unterschied zwischen den fädigen Pflanzen von *E. discigera* und *E. obscura*. Die in der Aufsicht abgebildeten Scheiben von *E. discigera* (Berthold, 1882; Figs 15–16), die Schmitz (1896) zum Typus seiner Gattung *Erythropeltis* erhoben hat, lassen sich keiner der Arten zuordnen. Dagegen stellt das Querschnittsbild der breiten Scheibe mit aufrechten Fäden (Berthold, 1882; Fig. 17) ein Entwicklungsstadium von *P. boryanum* dar; entsprechenden Keimlingen von *P. obscura* fehlt eine ausgeprägte Scheibe.

Bertholds (1882) Angaben zur Kennzeichnung der Arten seien hier kurz zusammengestellt. *E. obscura* gehört zusammen mit *E. discigera* und *E. boryana* zu den Arten, deren "fadenförmige Thallome aus einer basalen Scheibe zu mehreren entspringen oder auch ganz fehlen können, sodass nur die Scheibe entwickelt ist" (p. 25). Die Fäden von *E. discigera* werden mit denen von *E. ciliaris* sensu Berthold verglichen; danach ist der Thallus polysiphon mit 4 bis 8 Zellen auf dem Querschnitt. Die Diagnose von *E. obscura* folgt im Wortlaut: "Von schwärzlicher Färbung und mit relativ grossen Zellen. Aufrechte Thallome, höchstens 3 mm lang, gewöhnlich kürzer, oder auch fehlend (im Sommer vielfach). Im oberen Theil liegen 2, seltener 4 Zellen in einer Ebene neben einander, weniger häufig unregelmäßig gekreuzt. Thallome zuweilen an der Basis in 2 oder 3 Aeste sich theilend" (p. 26). Nur im Text werden einige Angaben über die Fruktifikation gemacht. Verglichen mit *Bangia* und *Porphyra* sind bei den Erythrotrichien weibliche Pflanzen weit seltener. "Bei *Er. obscura* und *Er. discigera*, habe ich sie etwas häufiger gefunden, die überwiegende Mehrzahl der Exemplare war aber auch bei ihnen immer neutral" (p. 17). Die Fäden scheinen "oft rein männlich zu sein, so finden sich bei *Er. discigera* und *Er. obscura* vielfach nur Fäden mit Spermatienfructification. Andere Fäden derselben Arten erzeugten aber neben den Spermatien auch reichlich neutrale Sporen, und in noch anderen, aber selteneren Fällen fanden sich auch Spermatien und Procarpien auf denselben Fäden ein (Fig. 23 bei a)" (p. 13).

E. obscura erscheint nur selten in den Florenlisten (Børgesen, 1927; Dangeard, 1932, 1968; Feldmann, 1939, 1954). Geschlechtszellen werden niemals erwähnt. Dangeards (1968) Beobachtungen an Kulturen von *E. obscura* werden in anderem Zusammenhang diskutiert.

MATERIAL UND METHODE

Auch diese Studie ist ein Geschenk des Zufalls: *Griffithsia flosculosa* wurde mir überlassen, um optimale Bedingungen für ihre Aufzucht zu erproben. Von dem aus Roscoff stammenden Material wurden mehrere Erythropeltidaceen isoliert, darunter einige der schon von Helgoland bekannten Formen (Kornmann & Sahling, 1985). Weder *Porphyrostromium obscurum* noch die anderen Vertreter der Familie waren auf der Ausgangspflanze zu erkennen; alle entwickelten sich auf den Boden der Kulturschalen.

Die Kulturbedingungen waren dieselben wie in früheren Arbeiten: 15 °C, 14stün-

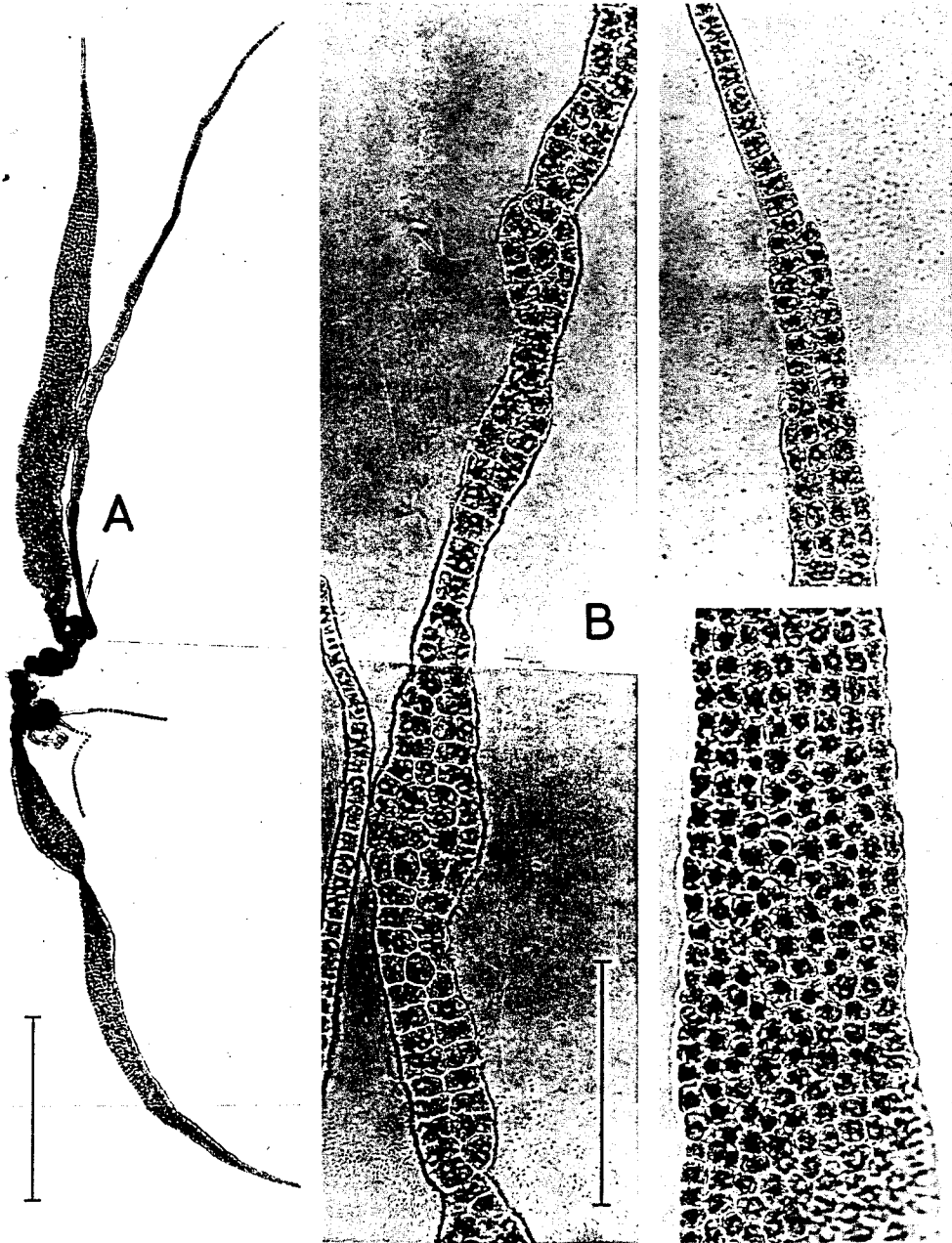


Abb. 1. *Porphyrostromium ciliare*. Kulturmaterial, aus der bei Helgoland allein vorkommenden scheibenförmigen Generation entstanden. A, B Habitus und Details aus verschiedenen Thallusabschnitten. Maßstrecken: A = 0,5 mm; B = 100 µm

dige Beleuchtung bei Lichtstärken zwischen 1000 und 1800 Lux; als Medium wurde Nährlösung nach Provasoli mit einem Zusatz von Erdabkochung verwendet.

VERSUCHSERGEBNISSE

Die Scheibengeneration

Zuerst wurden Scheiben isoliert, die in Form und Größe ihrer Zellen sowie ihrer Entwicklung ganz der peltoiden Phase von *Porphyrostromium ciliare* entsprachen (Abb. 2 A, B). Sie waren aber violett gefärbt und die älteren Thalli wölbten sich halbkugelig auf (Abb. 2 C, D). Die anfänglich sehr reichliche Sporenbildung verringerte sich in Kulturen, in denen die Nährlösung nicht erneuert wurde, dabei färbte sich der Bodenbelag grau-violett. Unerwartet rasch – schon nach 8 bis 10 Wochen – traten in allen Kulturen spontan aufrechte Fäden an den Scheibenaggregaten auf (Abb. 2 F). Auch dies ist ein wesentlicher Unterschied gegen *P. ciliare*, bei der die fädige Generation erst nach dem Übertragen sehr alter Kulturen in frische Nährlösung erhalten wurde.

Die Fadengeneration

Schon aus den Rohkulturen konnten einige mehrreihige, violett gefärbte *Erythrotrichia*-Fäden isoliert werden, aus deren Sporen sich sowohl Fäden als auch Scheiben entwickelten. Etwa 14 Tage alte, oft noch monosiphone Fäden erzeugen zuerst nur Monosporen, aus denen fädige Thalli hervorgehen. Ziemlich spontan erscheinen Spermastien auf den Fäden; als helle Kügelchen mit deutlichem Chromatophor haften sie auf ihrer Oberfläche und werden in den nächsten Tagen immer zahlreicher (Abb. 3).

Die Spermastien werden wie die Monosporen in der für die Ordnung typischen Weise als kleine Körperchen von ihren Mutterzellen abgegliedert und gelangen durch die sich öffnende Zellwand nach außen (Abb. 3 E, G). Die Fäden sind monözisch; die weiblichen Zellen zeigen keine auffallenden Merkmale, die sie als Prokarprien von vegetativen Zellen unterscheiden. Auf einen Befruchtungsvorgang weisen Stadien hin, wo ein feiner Schlauch das Spermastium mit einer Fadenzelle verbindet; sie werden besonders in Präparaten nach Zusatz von Glycerin sichtbar (Abb. 3 E, F, H).

Keimung und Entwicklung der Sporen

Die unterschiedliche Keimung der Sporen aus älteren, mit Spermastien besetzten Fäden weist eindeutig auf einen Befruchtungsvorgang hin. Schon 2 bis 3 Tage nach dem Erscheinen der Spermastien entstehen aus den Sporen der bis zu 3 mm langen polysiphonen Fäden fädige und scheibenförmige Keimlinge. Eine Gruppe von Keimlingen wurde an drei aufeinanderfolgenden Tagen aufgenommen (Abb. 4 A–C). Die Karposporen teilen sich in der Ebene zu scheibenförmigen Thalli. Zwischen den Scheiben sind sechs fädige Keimlinge klar zu erkennen. Die jungen Fädchen erheben sich aufrecht in die Flüssigkeit, ohne daß vorher eine Basalscheibe gebildet wird. Noch deutlicher zeigt sich das Fehlen einer Basalscheibe an den Aufnahmen fädiger Keimlinge in verschiedenem Niveau (Abb. 4 D, D').

Die frühen Entwicklungsstadien ihrer fädigen Keimlinge sind bei *Porphyrostromium*

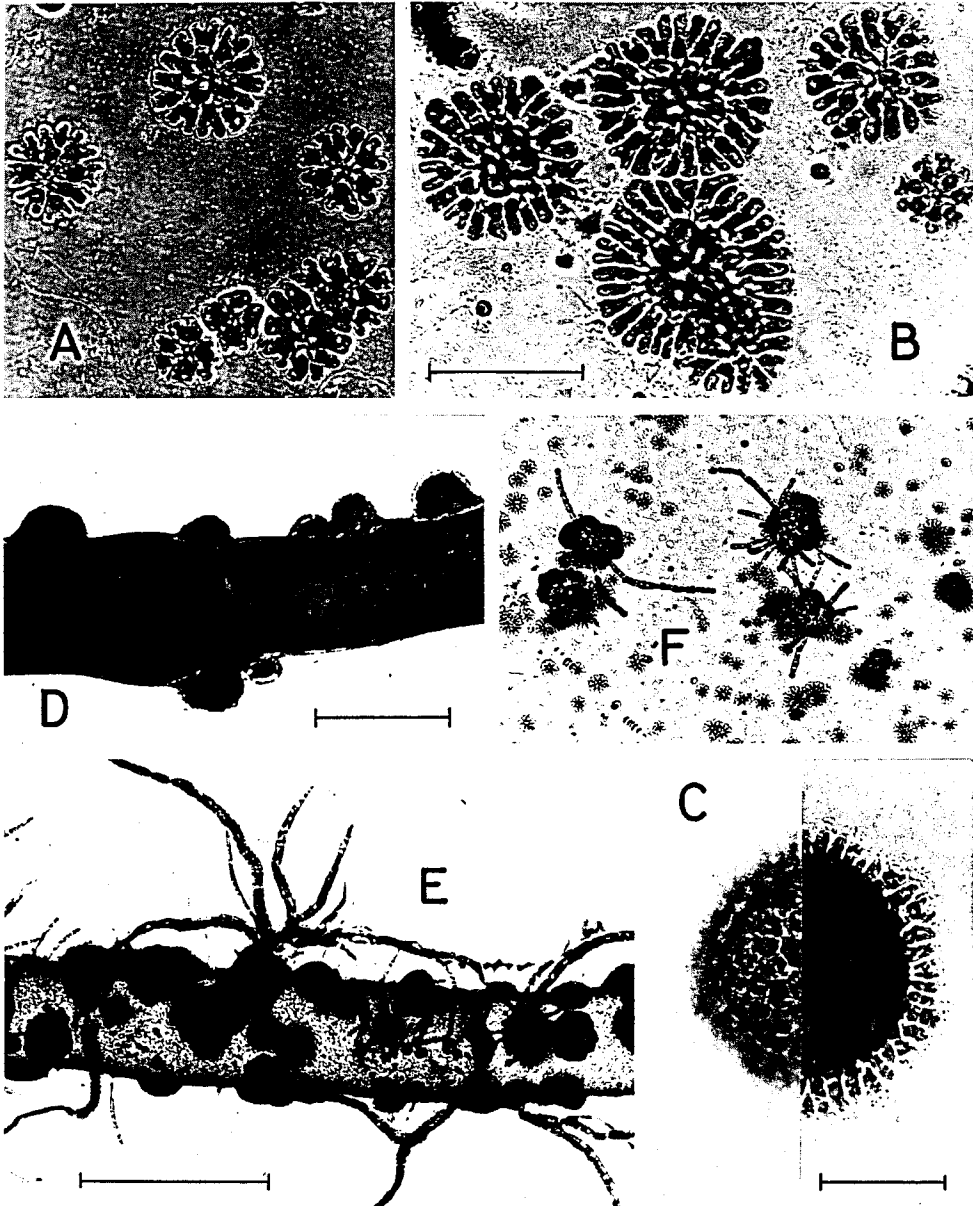
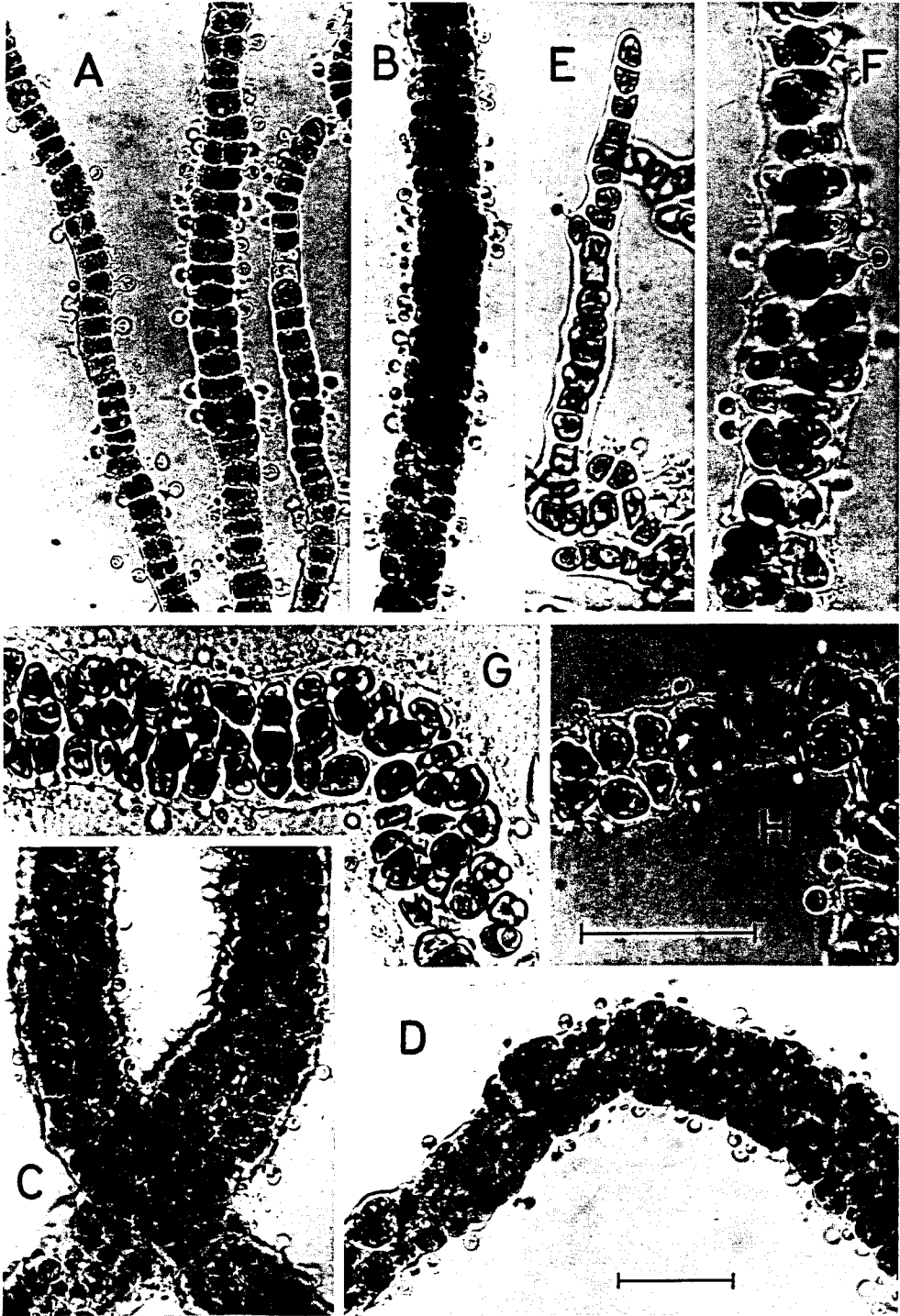


Abb. 2. *Porphyrostromium obscurum*. A-D Thalli der ungeschlechtlichen Generation. A, B Jüngere, noch flache Thalli; C halbkugelig aufgewölbt, je zur Hälfte in verschiedenem Niveau; D auf *Griffithsia*. E Scheiben und Fäden auf *Griffithsia*. F Aufrechte Fäden entspringen aus Scheibenaggregaten einer acht Wochen alten Kultur. Maßstrecken: A, B = 50 μm ; C = 50 μm ; D, F = 200 μm ; E = 500 μm



ciliare und *P. obscurum* eindeutig verschieden. Die Monosporen von *P. ciliare* bilden zunächst vierzellige sternförmige Scheiben, aus deren Mitte sich ein oder mehrere Fädchen erheben (Kornmann, 1984; Abb. 4). Bei *P. obscurum* entsproßt der Spore nach wenigen Teilungen unmittelbar ein Fädchen, mitunter sind es auch zwei. 10 Tage alte Fadenkeimlinge sind im allgemeinen noch nicht mit einer Haftscheibe auf dem Schalenboden verankert (Abb. 4 E, F). Erst später entstehen im Kontakt mit der Unterlage Haftscheiben, denen zusätzlich Fäden entspringen.

EINE INTERPRETATION DER BEOBACHTUNGEN VON DANGEARD

Die gründliche Kenntnis der Entwicklung von *Erythrotrichia obscura* macht einen Teil der Beobachtungen Dangeards über Bangiophyceen einer Interpretation zugänglich. 1968 untersuchte er *E. obscura*; das Material stammte von Banyuls-sur-Mer. Aus den Sporen der Epiphyten auf *Bryopsis muscosa* entwickelte sich auf dem Boden der Kulturschalen eine fädige Nachkommenschaft. Die jungen aufrechten Fäden entsproßten sehr frühzeitig einem aus zwei oder drei Zellen bestehenden Keimling, ganz übereinstimmend mit unseren Beobachtungen. Dangeard erkannte in dieser Entwicklung ein charakteristisches Merkmal von *E. obscura*. "Il n'y a pas formation, chez cet *Erythrotrichia*, d'un état à quatre cellules cruciées, comme c'est le cas chez plusieurs autres espèces d'*Erythrotrichia* . . ." (p. 17). Auf einer später proliferierenden, selten regelmäßigen Basalscheibe erhoben sich die zunächst einreihigen, später mehrreihig werdenden, dem Naturmaterial entsprechenden Fäden.

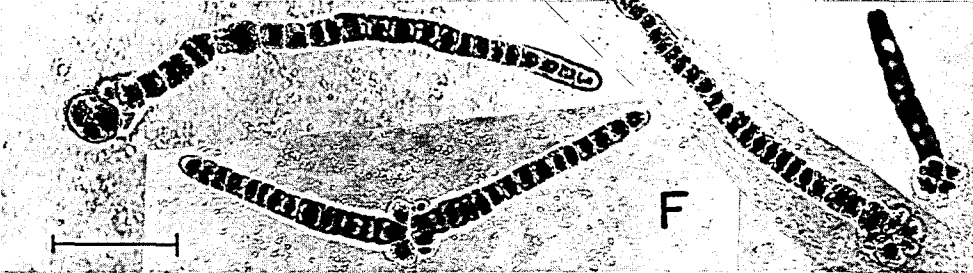
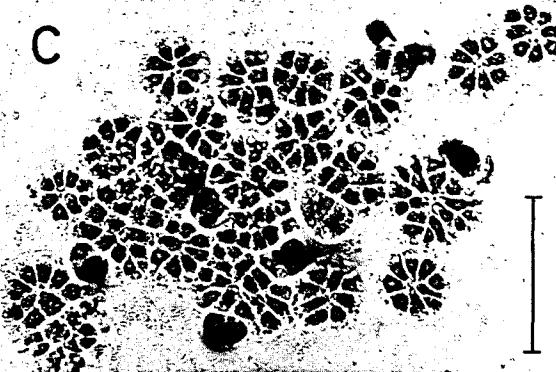
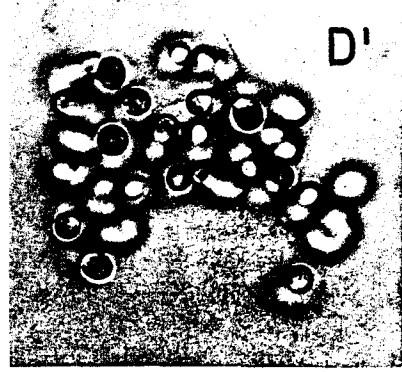
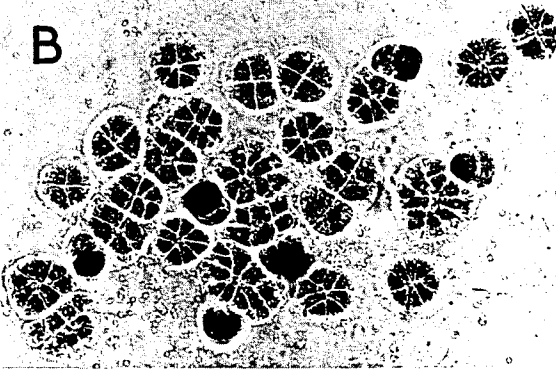
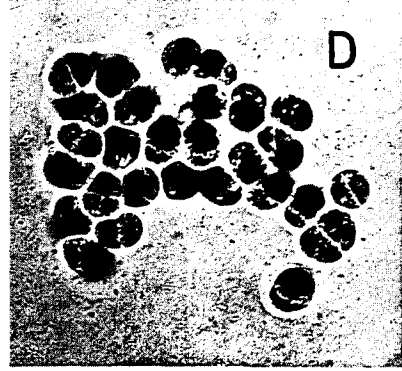
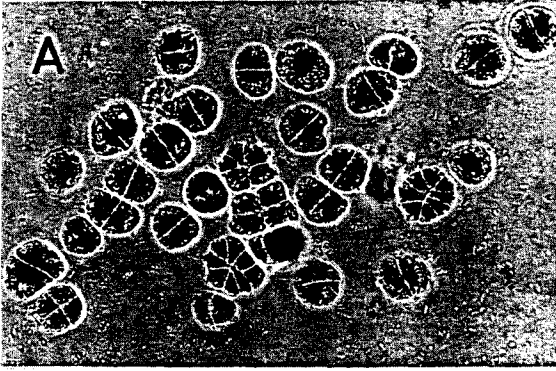
In derselben Arbeit kehrt *E. obscura* unter der Bezeichnung *Erythrotrichia pseudopulvinata* wieder. Ausgangsmaterial der Kulturen war *Petalonia* aus Soulac. Wahrscheinlich trat die Alge in Rohkulturen auf; es geht aus dem Text nicht hervor, ob das Substrat ausgewachsene Pflanzen trug. Die rot-violetten, zuerst ein- dann mehrreihigen Thalli wurden in den Kulturen bis 200 µm hoch und fertil.

Die Beschreibung der Sporenkeimung und der frühen Entwicklungsstadien wiederholt fast wörtlich die bei *E. obscura* gemachten Angaben. Ausdrücklich wird darauf hingewiesen, daß keine Scheibe, sondern ein basales Knötchen gebildet wird, dem die aufrechten Fäden entsprossen. Dangeard betont, daß diese Entwicklung die Art kennzeichnet und wesentlich von *E. boryana* oder *discigera* unterscheidet. Es ist nicht recht verständlich, daß er nicht ihre Identität mit *E. obscura* erkannte, sondern sie als *E. pseudopulvinata* beschrieb.

Noch weniger verständlich aber sind die Umstände, auf die Dangeard (1969) seine neue Art *E. nigrescens* gründete. Ausgangsmaterial waren aus Roscoff stammende Pflanzen von *E. obscura*. "Cependant, l'étude des formes développées au laboratoire et qu'il nous a été impossible de ramener à l'*E. obscura* nous a conduit à distinguer une nouvelle espèce . . ." (p. 9). Die Zeichnungen von *E. nigrescens* zeigen mißgestaltete, offensichtlich unter schlechten Kulturbedingungen gewachsene Thalli, die aber trotzdem noch die Zugehörigkeit zu *E. obscura* erkennen lassen.

Ohne jeden Zweifel enthielten Dangeards Kulturen auch die ungeschlechtliche Generation im Lebenszyklus von *E. obscura*; er hat sie 1968 als *Erythrocladia grisea*

Abb. 3. *Porphyrostromium obscurum*. Geschlechtspflanzen mit aufsitzenden Spermarien. A–D lebend; E–H nach Fixierung und Zusatz von Glycerin. Maßstrecken: A–D = 50 µm; E–H = 50 µm



beschrieben. Die Alge bildete auf *Bryopsis muscosa* von Banyuls mitunter ansehnliche Scheiben, oftmals mit geteilten Randzellen und relativ großen polygonalen zentralen Zellen. *Erythrocladia grisea* unterscheidet sich von anderen Arten der Gattung durch ihre schmutzig-violette Farbe, "teinte sombre comparable à celle de l'*Erythrocladia obscura*" (sic ! p. 25).

In Kulturen mit diesen Epiphyten entwickelte sich auf dem Schalenboden eine Nachkommenschaft von halbkugeligen und kugeligen Thalli, jedoch keine Scheiben wie auf *Bryopsis*. Sie fehlten aber nicht völlig, wie auch Knötchen (glomérules) auf den Scheiben vorhanden waren. Die fertilen Thalli, sowohl knötchen- wie scheibenförmige, vermehrten sich durch etwa 10 µm große Sporen zu einer gleichartigen Nachkommenschaft.

Nach dieser Beschreibung stimmt *Erythrocladia grisea* völlig mit der ungeschlechtlichen Generation unserer Kulturen von *E. obscura* überein. Was die beiden Algen in Dangeards Studie miteinander verbindet, ist das Vorkommen auf demselben Substrat: beide Generationen wurden im Mai epiphytisch auf *Bryopsis muscosa* in Banyuls-sur-Mer gefunden. Ob sie gleichzeitig auf derselben Wirtspflanze wuchsen, geht aus Dangeards Angaben nicht hervor.

DER FORMENKREIS VON *PORPHYROSTROMIUM OBSCURUM*

Abweichend von der 1984 gegebenen Zusammenstellung stellt sich der Formenkreis von *Porphyrostromium obscurum* nunmehr wie folgt dar.

Porphyrostromium obscurum (Berth.) nov. comb.

Basionym: *Erythrotrichia obscura* Berth., 1882; p. 26, Tafel I, Figs 19–25.

Synonyme: *Erythrotrichia discigera* Berth., 1882; p. 25, (nur als fädiges Stadium!), Tafel I, Fig. 18.

Erythrotrichia pseudopulvinata Dangeard, 1968; p. 11; Pl. V, Figs 1–7; Pl. XI, Figs A–D.

Erythrotrichia nigrescens Dangeard, 1969; p.9; Pl. I, Figs 1–15.

Erythrocladia grisea Dangeard, 1968; p. 23; Pl. V, Figs 8–12; Pl. X, Figs C, D.

Die von Berthold (1882) auf Tafel I, Figs 15 und 16 dargestellten Scheiben von *Erythrotrichia discigera* können keiner der Arten zugeordnet werden. Die auf ihnen von Schmitz (1896) begründete Gattung *Erythropeltis* kann nur als peltoides Stadium im Lebenszyklus einer der *Porphyrostromium*-Arten angesehen werden.

SCHLUSSBETRACHTUNG

Bertholds klassische Beobachtungen über die Sexualität von *Erythrotrichia* – noch in den letzten Jahren immer wieder in Zweifel gezogen – sind nach mehr als 100 Jahren durch das Kulturexperiment an zwei Arten der Gattung überzeugend bestätigt worden.

Abb. 4. *Porphyrostromium obscurum*. Keimung und Entwicklung. A–C Ausschnitt aus einer 2, 3 und 4 Tage alten Kultur mit 6 Monosporenkeimlingen zwischen den aus Karposporen entstandenen Scheiben. D, D' 3 Tage alte Monosporenkeimlinge in verschiedenem Niveau. E, F Fäden aus Monosporen, etwa 9 Tage alt. Maßstrecken: A–D = 50 µm; E = 200 µm; F = 50 µm

Sexualität und heteromorpher Lebenszyklus führen den Erythropeltidales Merkmale zu, die sie in phylogenetischer Hinsicht den Bangiales annähern. Der fädigen Conchocelis-Phase von *Porphyra* entspricht die scheibenförmige Generation von *Porphyrostromium*; beide Generationen dieser Gattung können sich durch Monosporen selbständig vermehren. Wenn auch der zytologische Nachweis fehlt, so sind die Scheiben doch offensichtlich das Ergebnis einer vorausgegangenen Befruchtung. Der Lebenszyklus konnte im Kultur-experiment geschlossen werden, jedoch sind die näheren Umstände der Meiosis nicht bekannt. Nach den vorliegenden Beobachtungen erfolgt sie in alternden Kulturen der Scheibengeneration; vielleicht ließe sie sich unter geeigneten Bedingungen in höherem Maße auslösen.

Berthold war nahe daran, den Zusammenhang schon 1882 aufzuklären; mehrfach kehrt die Angabe wieder, zum Beispiel in der Diagnose von *Erythrotrichia discigera*: "Fäden . . . aus einer einschichtigen Scheibe entspringend, oder letztere allein vorhanden" (p. 25). An keiner Stelle der Arbeit wird aber die Vermutung geäußert, daß diese beiden Erscheinungsformen Glieder eines gemeinsamen Entwicklungszyklus sein könnten. Dies ist um so mehr verwunderlich, als kurz zuvor Falkenberg (1879) in Neapel die Befruchtung und den Generationswechsel von *Cutleria* erkannt hatte.

Abschließend soll noch einmal an die ungewöhnliche Entstehungsgeschichte der vorliegenden Arbeit und der Studie von 1984 angeknüpft werden. Beide sind sozusagen "aus dem Nichts" entstanden. Es lag ihnen kein wohldefiniertes Ausgangsmaterial zugrunde, was im allgemeinen die Voraussetzung für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen ist. Auf dem Umweg über zufällig aus Rohkulturen isolierte Scheibenstadien konnten zwei *Porphyrostromium*-Arten kultiviert und ihr heteromorpher Generationswechsel nachgewiesen werden. Die künftige Bearbeitung der Gattung sollte von Naturmaterial ausgehen; ihr können die aus den Kulturversuchen gewonnenen Ergebnisse dienlich sein.

Danksagung. Das Ausgangsmaterial für die Kulturen, *Griffithsia flosculosa* von Roscoff, verdanke ich Herrn cand. A. Rehm, Frankfurt a. M. Die technische Hilfe von Herrn P.-H. Sahling bei der Durchführung der Arbeit erkenne ich dankbar an.

LITERATUR

- André, F., 1970. Contribution à l'étude des algues marines du Portugal. I. La flore. – Port. Acta biol. (B) 10, 1–423.
- Batters, E. A. L., 1900. New or critical British marine algae. – J. Bot. Lond. 38, 369–379.
- Berthold, G., 1882. Die Bangiaceen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. – Fauna Flora Golf. Neapel 8, 1–28.
- Børgesen, F., 1927. Marine algae from the Canary Islands. III. Rhodophyceae. – Biol. Meddr 6 (6), 1–97.
- Dangeard, P., 1932. Sur quelques *Erythrotrichia* et *Erythrocladia* de Banyuls et du Croisic. – Botaniste 24, 143–155.
- Dangeard, P., 1968. Recherches sur quelques Bangiophycées (Protofloridées). – Botaniste 51, 5–57.
- Dangeard, P., 1969. Observations nouvelles sur les Bangiophycées. – Botaniste 52, 5–14.
- Falkenberg, P., 1879. Die Befruchtung und der Generationswechsel von *Cutleria*. – Mitt. zool. Stn. Neapel 1, 420–447.
- Feldmann, J., 1939. Les algues marines de la côte des Albères. IV. Rhodophycées. – Revue algol. 11, 247–330.

- Feldmann, J., 1954. Inventaire de la flore marine de Roscoff. – Trav. Stn biol. Roscoff (Suppl.) 6, 1–152.
- Kornmann, P., 1984. *Erythrotrichopeltis*, eine neue Gattung der Erythropeltidaceae (Bangiophyceae, Rhodophyta). – Helgoländer Meeresunters. 38, 207–224.
- Kornmann, P. & Sahling, P.-H., 1985. Erythropeltidaceen (Bangiophyceae, Rhodophyta) von Helgoland. – Helgoländer Meeresunters. 39, 213–236.
- Schmitz, F., 1896. Bangiaceae. In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Hrsg. von A. Engler & K. Prantl. Engelmann, Leipzig, 1 (2), 307–316.
- Wynne, M. J., 1986. *Porphyrostromium* Trevisan (1848) vs. *Erythrotrichopeltis* Kornmann (1984) (Rhodophyta). – Taxon 35, 328–329.