

Kalkbohrende Mikrothalli bei *Helminthocladia* und *Scinaia* (Nemaliales, Rhodophyta)

P. Kornmann & P.-H. Sahling

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

ABSTRACT: Shell-boring microthalli in *Helminthocladia* and *Scinaia* (Nemaliales, Rhodophyta). Spores shed from pink mussel shells were shown to develop into branched monosiphonous thalli, their filaments penetrating into shell fragments. Isolates from four single germlings were cultivated. Two of these produced gametophytes of *Helminthocladia* and *Scinaia*; the others have so far only reproduced by tetraspores or monospores. Evidently the microthalli of some genera of the Nemaliales – which are, with the exception of *Nemalion multifidum*, known only from cultures – are shell-inhabiting and have therefore not been found in nature. The adult algae occur mainly on shells and CaCO₃ substrates. Until the beginning of the century, *Helminthocladia* and *Scinaia* frequently occurred at Helgoland, but they have not been found there for more than 50 years. Their microthalli, however, are still present as shell-boring algae. This study is intended to stimulate similar ones in other genera of the Nemaliales so as to obtain a broader basis for discussion of systematic and phylogenetic relationships.

EINLEITUNG

Rosa gefärbte Anflüge in Muschelschalen und Gehäusen von *Pomatoceros* werden im allgemeinen als *Conchocelis*, die kalkbohrende Phase im Lebenszyklus von *Porphyra*, angesehen. Dies trifft auch in vielen Fällen zu und kann im Kulturexperiment leicht objektiv geprüft werden. Aus der Oberfläche von rosa gefärbten *Balanus*-Platten wuchsen fertile Stadien von *Conchocelis* aus, deren Sporen sich zu *Porphyra umbilicalis* entwickelten (Kornmann, 1960). Meistens erhält man aber aus den bis zu Sandkorngröße zerkleinerten Bruchstücken von Muschelschalen oder *Pomatoceros*-Gehäusen zuerst vegetative *Conchocelis*-Fäden.

Dies wäre nicht bemerkenswert, wenn nicht aus den in Nährlösung ausgelegten rosa gefärbten Kalkschalen auch Rotalgen-Sporen ausgefallen wären, die sich auf dem Boden der Kulturschalen zu verzweigten monosiphonen Thalli entwickelten, aber trotz äußerer Ähnlichkeit nicht *Conchocelis* sein konnten (Abb. 1). Es wurden Keimlinge von verschiedenem Ausgangsmaterial isoliert; sie wuchsen in freier Kultur zu großen Büscheln heran, und ihre Fäden drangen in Kalkschalen ein. Die Pflänzchen ließen sich zunächst nicht identifizieren, auch nicht, als sie nach einigen Monaten fertil wurden. Erst nachdem in zwei Kulturen aufrechte Sprosse entstanden, wurden sie als fädige Entwicklungsstadien von Vertretern der Nemaliales erkannt. Auf der Suche nach den Tetrasporophyten haben mehrere Autoren in den letzten Jahren entwicklungsgeschicht-

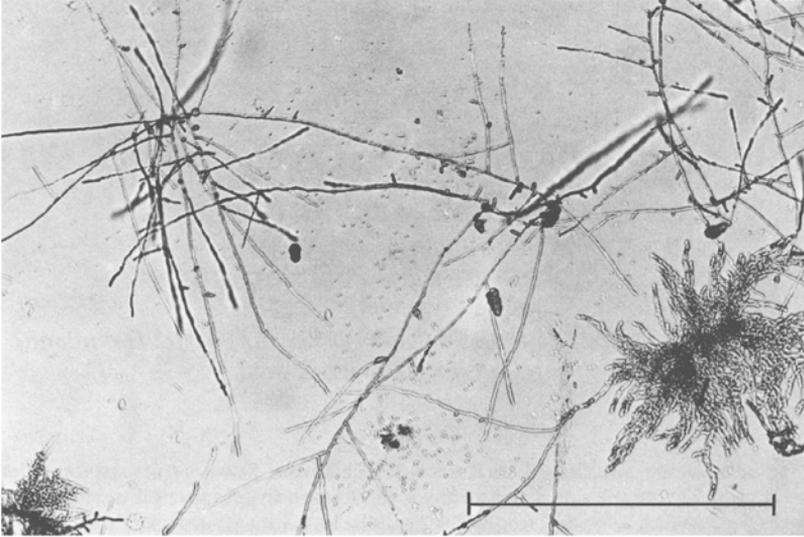


Abb. 1. *Conchocelis*-artige Thalli, 19 Tage nach dem Auslegen einer Muschelschale neben scheibenförmigen Grün- und Braunalgen auf dem Boden einer Kulturschale entstanden. Maßstrecke = 500 μm

liche Beobachtungen an Gattungen der Nemaliales durchgeführt, in die sich die Ergebnisse unserer Kulturversuche einfügen.

Auf den Kreideklippen von Helgoland kamen noch am Ende des vorigen Jahrhunderts *Helminthora*, *Helminthocladia* und im Sublitoral der Nordreede *Scinaia* vor, sie wurden jedoch seit 50 Jahren nicht mehr gefunden. Nur vereinzelte Pflanzen von *Nemalion* wurden 1959 gesammelt. Offenbar sind die Mikrothalli von *Scinaia* und *Helminthocladia* noch immer als kalkbohrende Rotalgen vorhanden, während die stattliche Gametophyten-Generation verschwunden ist.

MATERIAL UND METHODE

Im Mai 1979 aus 6 m Tiefe der Nordreede besorgte Muschelschalen mit rosafarbenem Anflug wurden unter Wasser abgebürstet und 2 Tage lang in Petrischalen mit Erdschreiberlösung ausgelegt. Das Medium enthielt GeO_2 , um das Wachstum von Diatomeen zu unterdrücken. Zur Aufzucht der isolierten Rotalgen-Keimlinge wurde zunächst Erdschreiberlösung benutzt, später Nährlösung nach Provasoli mit Erdabkochung, in der die Gametophyten besser gedeihen. Die Raumtemperatur war $\pm 15^\circ\text{C}$, die tägliche Belichtungszeit 14 Stunden. Je nach der Entfernung von der 40-Watt-Tageslichtlampe schwankte die Beleuchtungsstärke zwischen 1000 und 2500 Lux.

KULTURVERSUCHE

Vier aus einer größeren Zahl isolierte Keimlinge entwickelten sich zu fädigen Büscheln und wurden durch Zerteilen beliebig vermehrt. Sie erwiesen sich – ein

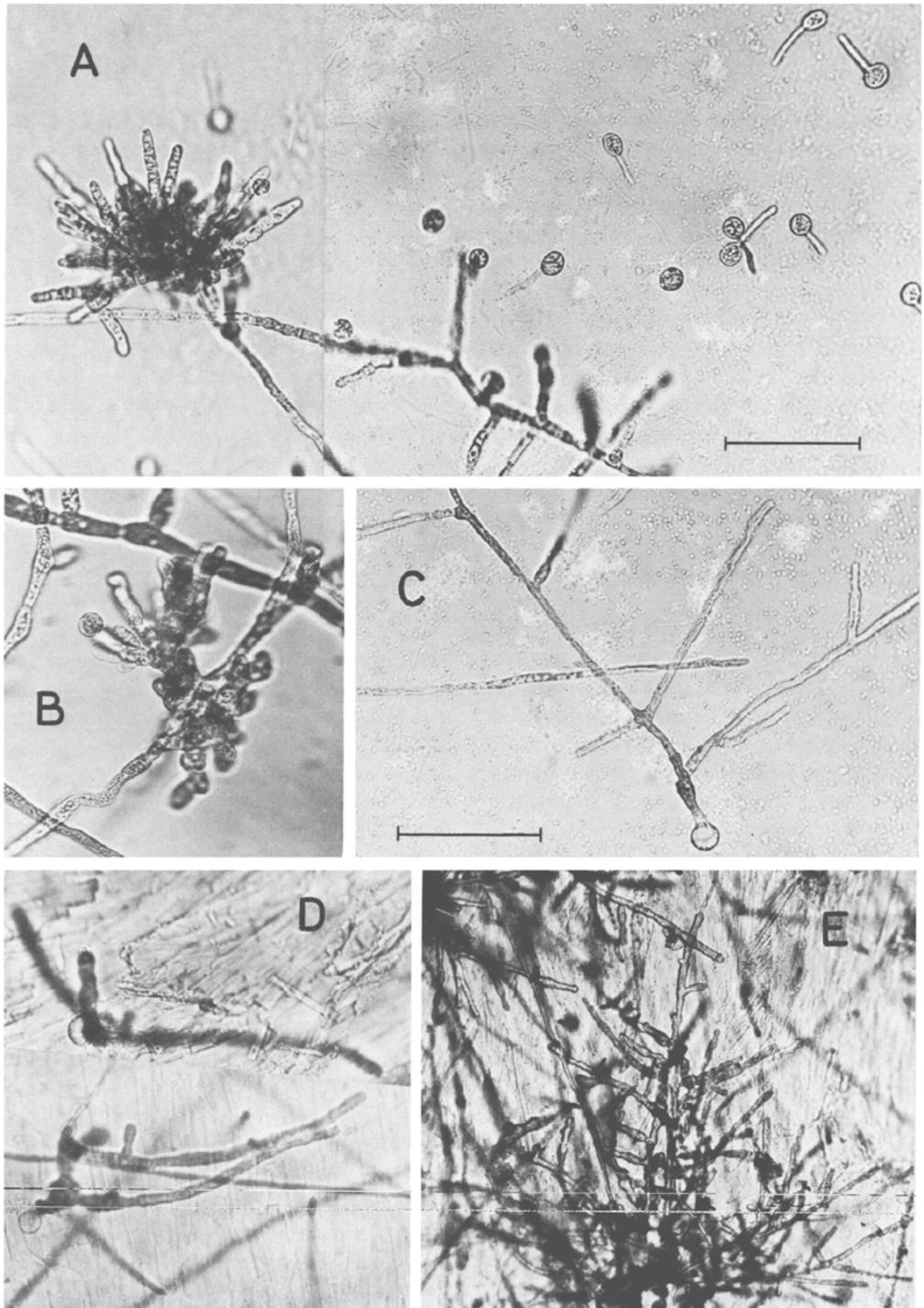


Abb. 2. *Helminthocladia calvadosii*. A Fadenende eines Mikrothallus mit hexenbesenartiger Verzweigung. Am Boden Sporen und Keimlinge. B Zweignäuel mit entleertem Monosporangium. C Ausschnitt aus einem etwa 12 Tage alten, auf einem Deckglas wachsenden Monosporangium-Keimling. D In Muschelschalenfragment eingedrungene Monosporangium-Keimlinge, etwa 8 Tage alt. Die leere Sporenhülle liegt auf der Oberfläche. E Mikrothallus in Kalkschale wachsend. Maßstrecken: A, E = 100 μm ; B-D = 50 μm

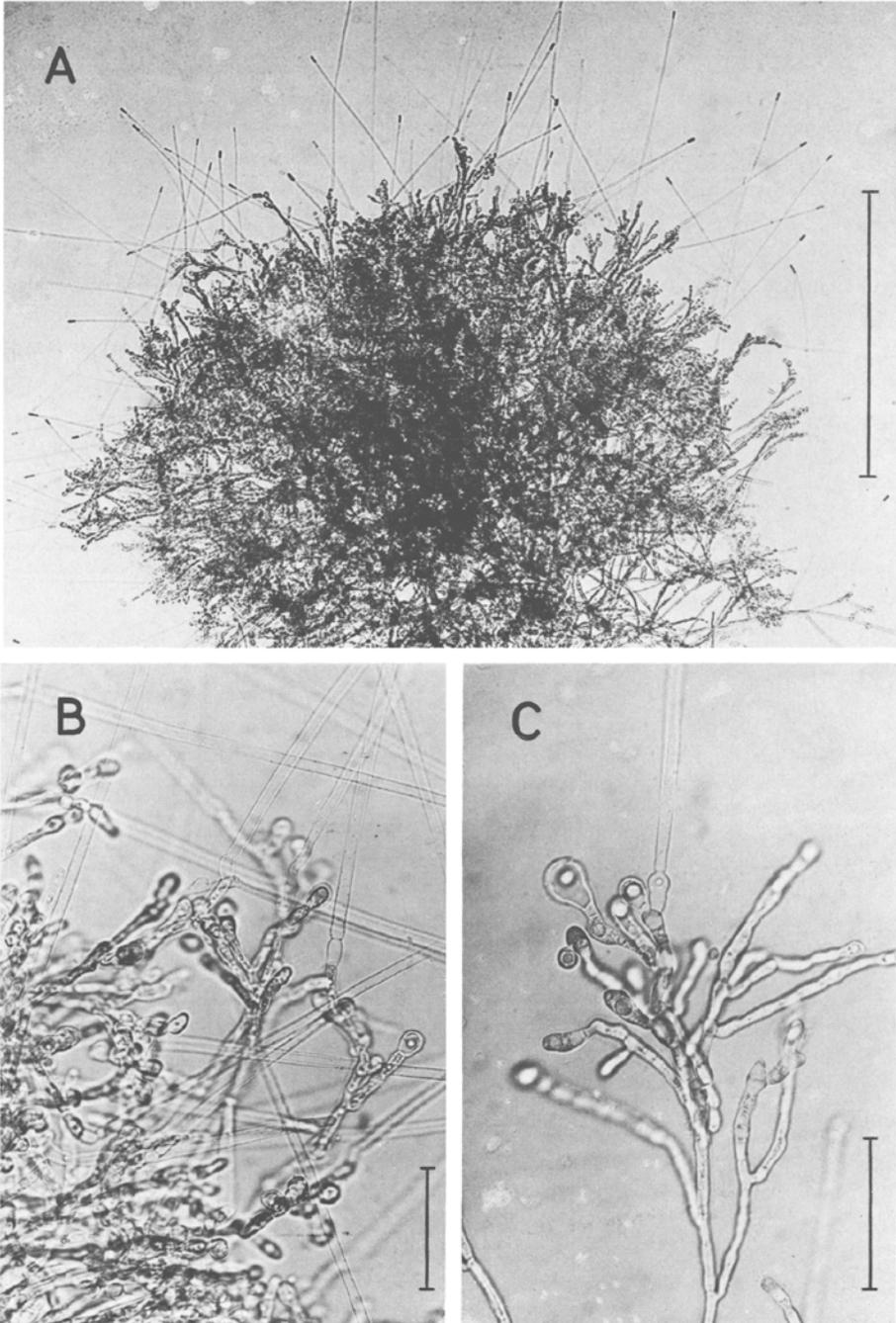


Abb. 3. *Helminthocladia calvadosii*. Mikrothallus mit Haaren (A) und Ausschnitte (B, C). Maßstrecken: A = 500 μm ; B, C jeweils 50 μm

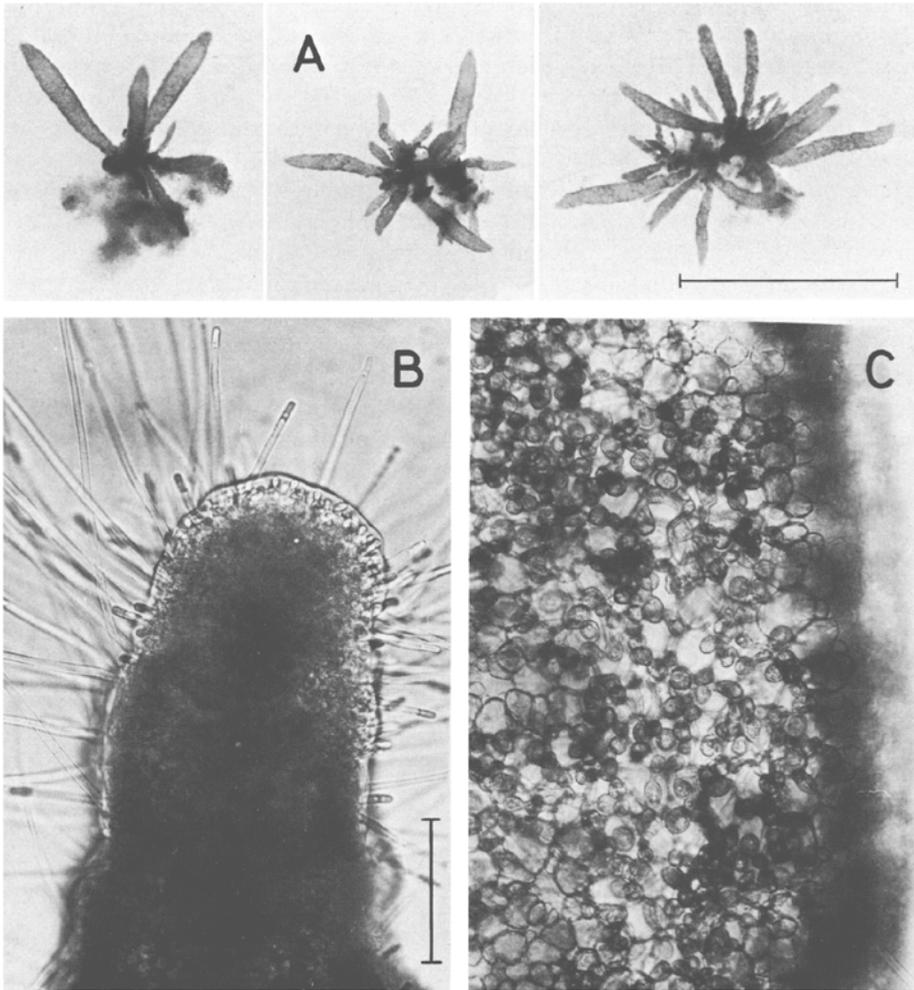


Abb. 4. *Helminthocladia calvadosii*. A Aus haartragenden Mikrothalli wie Abb. 3 nach 11 Wochen entstandene Gametophyten; drei Wochen später waren einige Sprosse knapp 1 cm lang. B Thallusspitze mit Haaren. C Aufsicht auf den Thallus. Maßstrecken: A = 5 mm; B, C = 100 μ m

glücklicher Zufall – als verschiedenartig. In zwei Kulturen sind bisher keine aufrechten Thalli aufgetreten, sie konnten daher noch nicht identifiziert werden. Beide werden jedoch nach Erneuerung der Nährlösung reichlich fertil, die eine bildet Tetra-, die andere Monosporangien.

Helminthocladia calvadosii (Lamouroux) Setchell

An den Fadenenden rosafarbener Bällchen traten hexenbesenartig verzweigte Knäuel mit Monosporangien auf, die zahlreiche Sporen entleerten (Abb. 2 A, B). Ganz

entsprechende Mikrothalli mit Monosporangien erhielt Boillot (1971) aus Karposporen von *Helminthocladia*; in einem Kulturmedium mit doppeltem Eisengehalt erhielt sie auch Tetrasporangien (1973). In unseren Kulturen wurden keine Tetrasporen beobachtet.

Die Monosporen entwickelten sich auf dem Boden der Kulturschale zu verzweigten Fäden (Abb. 2 C). Auf dünne Muschelschalen ausgestreute Sporen wuchsen in das Substrat ein; die leere Sporenmembran liegt deutlich erkennbar auf der Oberfläche (Abb. 2 D). Die Kalkschalenfragmente wurden völlig durchwachsen (Abb. 2 E) und später von den nach außen dringenden Fäden ganz eingehüllt.

Die fertilen Mikrothalli waren stets frei von Haaren; die Fäden verzweigten sich – von den fertilen Knäueln abgesehen – ganz unregelmäßig. In allen Kulturen traten aber auch Thalli auf, die nicht fertil wurden, aber an den fächerförmig verzweigten Fadenenden mit begrenztem Wachstum zahlreiche Haare und keulig angeschwollene Endzellen trugen (Abb. 3). Die weitere Entwicklung bestätigte, was sich in diesem Stadium schon vermuten ließ: es konnte sich nur um *Helminthocladia* handeln. Tatsächlich verdichteten sich an einer oder mehreren Stellen eines solchen Mikrothallus benachbarte Kurztriebe zu aufrechten Sprossen mit apikalem Wachstum (Abb. 4 A). Die längsten Thalli, die sich auch verzweigten, hatten bei Abschluß des Manuskripts etwa 15 mm Länge erreicht. Die Sproßenden sind reichlich mit farblosen Haaren besetzt (Abb. 4 B); eine Aufsicht auf den Thallus zeigt die von zentralen Fäden entspringenden Kurztriebe, die in eine gemeinsame gallertige Außenmembran eingeschlossen sind (Abb. 4 C).

Aus der Basis abgeschnittener Sprosse wächst ein Schopf von verzweigten Fäden aus und befestigt die Pflanze am Substrat. Auch Thallusquerschnitte regenerierten leicht zu neuen Thalli, wobei sich auf gegenüberliegenden Seiten eine haartragende Sproßspitze und unregelmäßig verzweigte Fäden ohne Haare ausbilden.

Scinaia furcellata (Turner) Bivona

In einer bisher nicht fertil gewordenen Kultur sind schließlich *Scinaia*-Pflanzen entstanden. Die Fäden der Mikrothalli wuchsen in Fragmente von Muschelschalen ein (Abb. 5 A). Ein kleines fädiges Flöckchen, auf ein Stück *Cardium*-Schale gelegt, hatte diese völlig durchwachsen und hüllte sie nach 7 Monaten als halbkugeliges Büschel von knapp 2 cm ein. In Berührung mit festem Substrat, dem Boden der Plastikschaale oder einem Deckglas, bildeten sich häufig scheibenartige Zellkomplexe aus (Abb. 5 B–D). Aus ihnen entstanden dunkelgefärbte flache Polster; bei einigen schlossen sich aufrechte Fäden in der Mitte zusammen und wuchsen als *Scinaia*-Pflanzen in die Höhe (Abb. 5 E). Buketts von Kurztrieben, die häufig in älteren Kulturen an freien Fadenenden der Büschel erschienen, ließen zwar Merkmale von *Scinaia* erkennen, doch bildeten sie keine geschlossenen Thalli. Die in den Kulturen erzielten, bei Abschluß des Manuskripts etwa 5 mm hohen Gametophyten zeigen die typischen Merkmale von *Scinaia furcellata* (Abb. 6). Erst nach der Fertigstellung der Abbildungen wurden auch zerstreute, bis 200 µm lange, sehr feine Haare beobachtet, ebenso einzelne Sporen auf dem Boden der Kulturschale, die nur aus einem fertilen Thallus stammen konnten. Haare und Monosporangien sind erst durch die Untersuchung von Svedelius (1915) bei *Scinaia furcellata* bekannt geworden; offenbar treten sie im Naturmaterial nur wenig in Erschei-

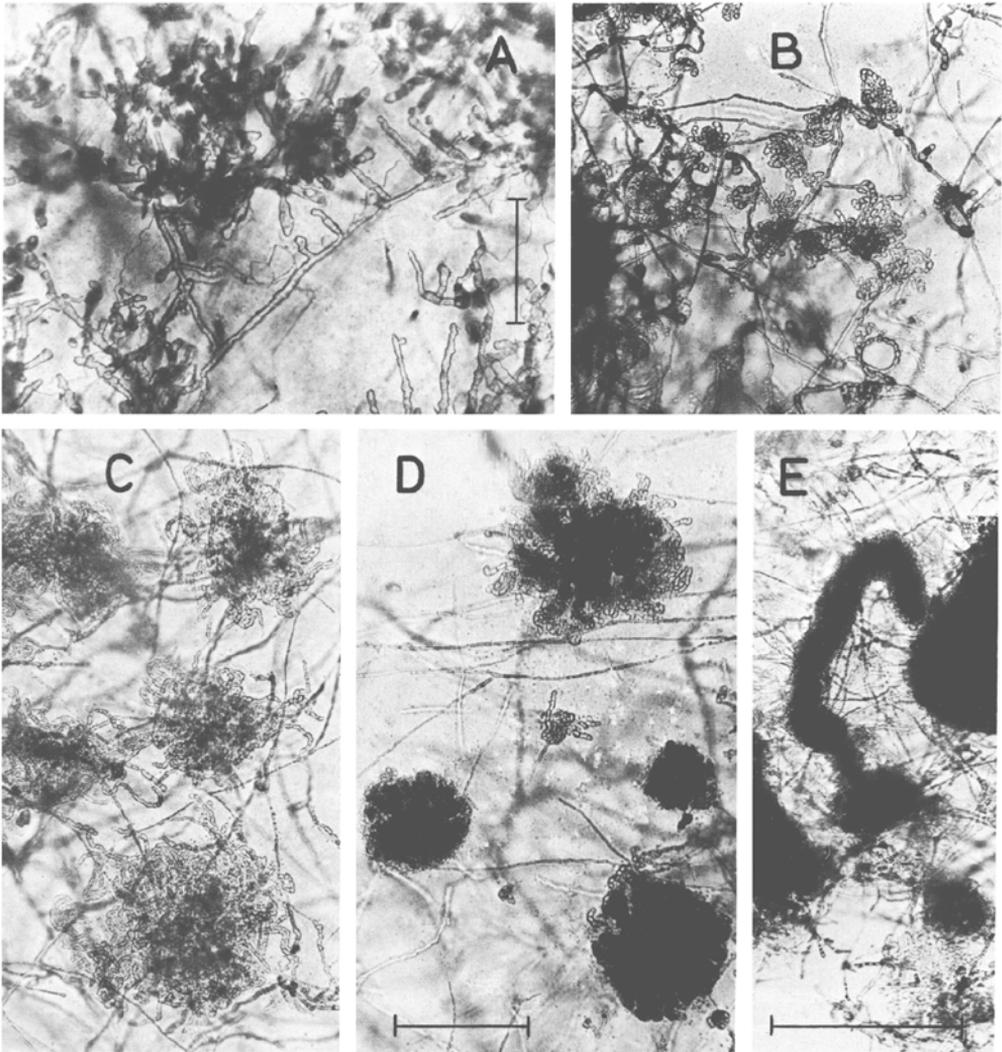


Abb. 5. *Scinaia furcellata*. A μ n Kalkschale wachsender Mikrothallus. B–D Von der Unterseite eines Deckglases gesehen: scheibenförmig sich zusammenschließende Fäden, die sich zu flachen Polstern verdichten. E Junger Gametophyt, in Erdschreiberlösung gewachsen. Maßstrecken: A = 50 μ m; B–D = 200 μ m; E = 500 μ m

nung oder werden leicht übersehen. Die ruhigstehenden Kulturen bieten wohl günstige Voraussetzungen für ihre Entstehung.

Boillot (1969, 1972) sowie van den Hoek & Cortel-Breeman (1970) haben die Gametophyten von *Scinaia* in etwas anderer Weise erhalten. Der Weg führte von Karposporen über Tetrasporophyten zu einer fädigen, haploiden Generation. Aus seitlichen Knospen ihrer Fäden entsproßen die *Scinaia*-Gametophyten. Als "natürlicher",

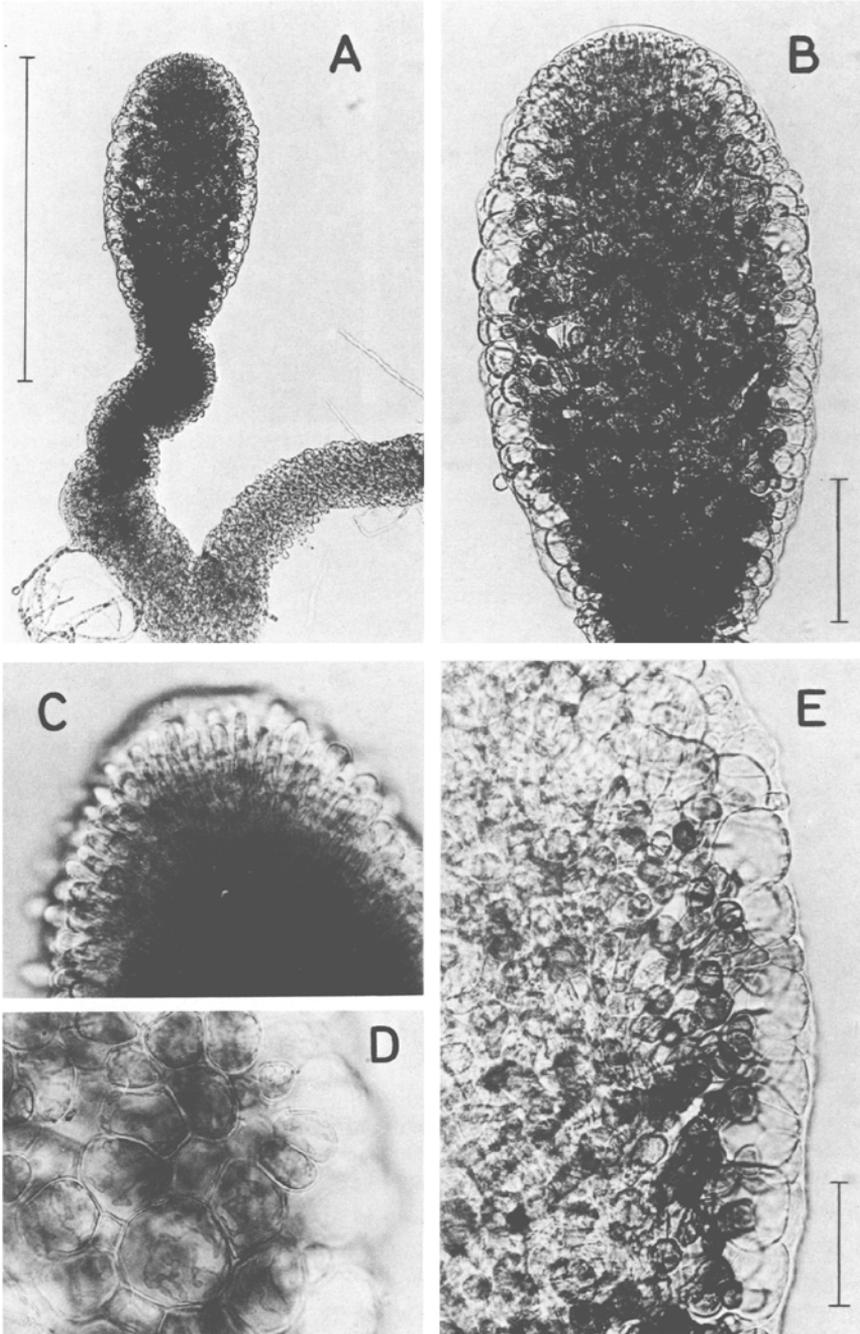


Abb. 6. *Scinaia furcellata*. A, B Kräftige Entwicklung eines Gametophyten nach Übertragung aus Erdschreiber in Provasoli + Erdabkochung. C Spitze einer anderen Pflanze. D Aufsicht auf den Thallus. E Thallus im optischen Schnitt. Maßstrecken: A = 500 μm ; B = 100 μm ; C-E = 50 μm

das heißt eher den Verhältnissen in der Natur entsprechend, wird man wohl die hier beobachtete Gametophyten-Entstehung betrachten dürfen.

SCHLUSSBETRACHTUNG

An dem Beispiel des Lebenszyklus von *Scinaia* erörtern van den Hoek et al. (1972), ob die im Kulturversuch erhaltenen Ergebnisse auf den Entwicklungsablauf in der Natur übertragen werden können. Mikrothalli mit Tetrasporangien oder solche, auf denen die Gametophyten entstehen, sind in der Natur außer bei *Nemalion* (Fries, 1969) noch nicht gefunden worden. Die Autoren stellen daher die Frage, ob diese fädigen Stadien unter natürlichen Verhältnissen vielleicht stärker reduziert sein könnten oder gar überhaupt nicht existieren. Junge Pflanzen von *Scinaia furcellata*, die sie im Mai bei Roscoff fanden, schienen ihrem Substrat – Maerl und Muschelschalenfragmenten – unmittelbar angeheftet zu sein.

An diesem Punkt vermitteln unsere Versuchsergebnisse. Sie lassen darauf schließen, daß sich der in der Natur bisher nicht aufgefundene Abschnitt des Lebenszyklus als kalkbohrende Alge der direkten Beobachtung entzieht. Die Sporen, mit denen wir den Zugang zu dem Entwicklungszyklus von *Scinaia* und *Helminthocladia* fanden, stammen aus Muschelschalen; über ihre Mutterpflanzen wissen wir nichts.

Ganz wesentlich wird dieser vermutete Zusammenhang durch die Vorliebe einiger Nemaliales für kalkhaltiges Substrat gestützt. Dies gilt nicht nur für *Scinaia furcellata* (van den Hoek et al., 1972; Boillot, 1972), sondern auch für *Helminthora divaricata* und *Nemalion helminthoides* (Dixon & Irvine, 1977). Auch haften einige der von Kuckuck gesammelten Exemplare von *Helminthocladia calvadosii* noch an ihrem Substrat: Kalk von den Helgoländer Kreideklippen.

Es wäre verfrüht, auf der Grundlage der hier mitgeteilten Beobachtungen systematische oder phylogenetische Zusammenhänge zu erörtern. Zunächst sollten bei möglichst vielen Gattungen der Nemaliales Aufbau und Lebensweise des Mikrothallus bekannt sein. Die Mikrothalli von *Liagora farinosa* sind *Acrochaetium*-artig (von Stosch, 1965), ebenso wie die von *Liagora distenta* (Couté, 1971). *Acrochaetium*-artig, wobei die Tetrasporophyten in der Größe überwiegen, sind die Generationen von *Acrochaetium pectinatum* (West, 1968), *Rhodochorton purpureum* (West, 1969; Stegenga, 1978) und *Rhodochorton floridulum* (Knaggs & Conway, 1964; Stegenga, 1978). Dagegen haben sowohl die freilebenden als auch die kalkbohrenden Mikrothalli von *Helminthocladia* und *Scinaia* keine Ähnlichkeit mit *Acrochaetium*, sie sind *Conchocelis*-artig.

Die Tetrasporophyten von *Helminthora* und *Nemalion* lassen sich nach den Abbildungen in der Literatur keiner der beiden Erscheinungsformen zuordnen. Bei *Helminthora divaricata* sind die Zellen kurz und stark eingeschnürt (Boillot, 1972; Tafel III), die Endzellen der Fäden tragen Haare. Ganz ähnlich sehen sie auch bei *Nemalion multifidum* aus; die Sporophyten bilden 2 bis 3 mm hohe Kissen (Fries, 1967). Es wäre sehr aufschlußreich zu wissen, ob die Mikrothalli dieser Gattungen auch kalkbohrend sind.

Für die Betrachtungen Garbarys (1978) über phylogenetische Beziehungen der Bangiophyceae und Florideophyceae wäre die Kenntnis der hier mitgeteilten Zusammenhänge von besonderer Bedeutung gewesen. Wir möchten es mit dem kurzen Hinweis bewenden lassen, daß ein *Conchocelis*-artiger, kalkbohrender Mikrothallus bei

Gattungen der Nemaliales als schwerwiegendes Argument für eine gemeinsame Wurzel der beiden Klassen zu bewerten ist.

ZITIERTE LITERATUR

- Boillot, A., 1969. Sur le développement des tétraspores et l'édification du gamétophyte chez *Scinaia furcellata* (Turner) Bivona, Rhodophycées (Némalionales). – C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris (D), 268, 273–275.
- Boillot, A., 1971. Sur le cycle d'*Helminthocladia calvadosii* (Lamouroux) Setchell. – Bull. Soc. bot. Fr. 16, 106–110.
- Boillot, A., 1972. Cycle biologique de quelques Némalionales. – Botaniste 55, 207–250.
- Boillot, A., 1973. Le sporophyte de l'*Helminthocladia calvadosii* (Lamouroux) Setchell (Rhodophycée, Némalionale). – Botaniste 56, 187–192.
- Couté, A., 1971. Sur le cycle morphologique du *Liagora tetrasporifera* comparé à celui du *Liagora distenta* (Rhodophycées, Némalionales, Helminthocladiacées). – C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris (D) 273, 626–629.
- Dixon, P. S. & Irvine, L. M., 1977. Seaweeds of the British Isles. Vol. 1. Rhodophyta. Part 1. British Museum (Natural History), London, 252 pp.
- Fries, L., 1967. The sporophyte of *Nemalion multifidum* (Weber et Mohr) J. Ag. – Svensk bot. Tidskr. 61, 457–462.
- Fries, L., 1969. The sporophyte of *Nemalion multifidum* (Weber et Mohr) J. Ag. found on the Swedish west coast. – Svensk bot. Tidskr. 63, 139–141.
- Garbary, D., 1978. On the phylogenetic relationships of the Acrochaetiaceae (Rhodophyta). – Br. phycol. J. 13, 247–254.
- Hoek, C. van den & Cortel-Breeman, A. M., 1970. Life-history studies on Rhodophyceae. III. *Scinaia complanata* (Collins) Cotton. – Acta bot. neerl. 19, 457–467.
- Hoek, C. van den, Cortel-Breeman, A. M., Rietema, H. & Wanders, J. B. W., 1972. L'interprétation des données obtenues, par des cultures unialgales, sur les cycles évolutifs des algues. Quelques exemples tirés des recherches conduites au laboratoire de Groningue. – Mém. Soc. bot. Fr. 1972, 45–65.
- Knaggs, F. W. & Conway, E., 1964. The life-history of *Rhodochorton floridulum* (Dillwyn) Näg. I. Spore germination and the form of the sporelings. – Br. phycol. Bull. 2, 339–341.
- Kornmann, P., 1960. Von *Conchocelis* zu *Porphyra*. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 7, 189–193.
- Stegenga, H., 1978. The life histories of *Rhodochorton purpureum* and *Rhodochorton floridulum* (Rhodophyta, Nemaliales) in culture. – Br. phycol. J. 13, 279–289.
- Stosch, H. A. von, 1965. The sporophyte of *Liagora farinosa* Lamour. – Br. phycol. Bull. 2, 486–496.
- Svedelius, N., 1915. Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata*. – Nova Acta R. Soc. scient. upsal. (Ser. 4), 4 (4), 1–55.
- West, J. A., 1968. Morphology and reproduction of the red alga *Acrochaetium pectinatum* in culture. – J. Phycol. 4, 89–99.
- West, J. A., 1969. The life histories of *Rhodochorton purpureum* and *R. tenue* in culture. – J. Phycol. 5, 12–21.