

Dietmar JÄGER*

Mag. Dr. Dietmar Jäger, Herrenriedstraße 4, A-6845 Hohenems
Dietmar.Jaeger@tele2.at

Exemplare des Formenkreises *Chara denudata* A. BRAUN 1847 und *Chara dissoluta* A. BRAUN ex LEONHARDI 1864 aus dem Bodensee

***Chara denudata* / *Chara dissoluta* – like specimens from Lake of Constance**

Abstract

In 1998 and 2010 *Chara denudata* A. BRAUN 1847 was found in the bay of Fußach of the Lake of Constance. The samples displayed morphological features that lead over to *Chara dissoluta* A. BRAUN EX LEONHARDI 1864 and further to *Chara contraria* A. BRAUN ex KÜTZING 1845.

Keywords: *Chara denudata*, *Chara dissoluta*, *Chara contraria*, rudimentary Cortication, absent Cortication, Lake of Constance

1 Einleitung

Fehlende oder unvollständig ausgeprägte Berindungen an Armleuchteralgen, die im Übrigen habituell der Art *Chara contraria* A. BRAUN ex KÜTZING 1845 sehr nahe stehen, scheinen nach Berücksichtigung in der Characeen-Systematik zu verlangen. Während A. BRAUN ursprünglich eigenständige Arten beschreibt (*Chara denudata* ohne Berindung, *Chara dissoluta* mit mehr oder weniger ausgeprägten Rindenmittelreihen), fassen andere Autoren wie W. Migula (1897) diese Formen unter *Chara dissoluta* oder, wie R. Corillion (1957), unter *Chara contraria* zusammen. W. Krause (1997) trägt der Sonderstellung der unvollständig berindeten Formen insofern Rechnung, als er *Chara denudata* und *Chara dissoluta* zu einer eigenen Species, *Chara denudata*, zusammenfasst.

Bei einer Erhebung der Characeen Vorarlbergs im Jahre 1998 wurden in der Litoralzone des Bodensees einige Exemplare von *Chara denudata* A. BRAUN 1847 gefunden (Jäger 1999). Eine Nachsuche im Jahre 2010 zeigte, dass diese Art an der selben Stelle immer noch vorkommt. Da auch Exemplare mit unvollständiger Berindung festgestellt werden konnten, werden hier aus pragmatischen Gründen zur Unterscheidung komplett rindenfreie Exemplare als Form *denudata* und jene mit teilweiser Ausbildung der Berindung als Form *dissoluta* bezeichnet.

2 Material, Methoden, Fundort

Von einem Boot aus wurden an zwei Terminen (16. Juli und 9. August 2010) mittels eines 2,5 m langen Rechens vom Gewässergrund mehrere etwa 1-2 dm³ große Pflanzenproben entnommen. Die Bestimmungsarbeiten erfolgten an Frischmaterial unter einer Stereolupe (Zeiss OPMI1) mit 10- bis 64-facher Vergrößerung.

Die Fundstelle liegt im westlichen Teil der Fußacher Bucht (östlicher Bodensee, Abb. 1a) etwa 200 m vom schilfbewachsenen Ufer entfernt. Der Bodensee war zum Zeitpunkt des zweiten Untersuchungstermins im August an dieser Stelle 2,0 bis 2,5 m tief (im Juli ca. 0,7 m weniger). Unter Vernachlässigung der Aufsedimentierung durch den nahen Rhein beträgt der langjährige mittlere saisonal schwankende Wasserstand an dieser Stelle zwischen 0,7 m im Winter und 2,7 m im Sommer. Die Wassertemperatur betrug zur Zeit der Probennahme in der Fußacher Bucht im Juli 21 °C und im August 25 °C. Der pH-Wert lag am 9. August um die Mittagszeit bei 8,3. Die Sauerstoffsättigung erreichte 106% (Messungen des Umweltinstituts Vlb.). Die Sichttiefe reichte bis auf den Grund (2,5 m). Die Fundstelle ist in der Bucht durch den nahen Rohrspitz von stärkerem Wellenschlag geschützt. Belastung der Vegetation durch Badende kann nahezu ausgeschlossen werden. Punktförmige Störungen durch ankernde Boote sind möglich.

3 Ergebnisse

3.1 Vegetationsverhältnisse am Fundort

Nitellopsis obtusa (DESV.) GROV. bildet in der Fußacher Bucht ausgesprochen großflächige und dicht verfilzte Bestände, die bis zu einer Mächtigkeit von 2 m anwachsen können und kaum Raum für andere Pflanzen lassen. Gegen die Ufer hin, wo die Gewässertiefe unter 2 m fällt, überlässt *Nitellopsis* den kleinwüchsigen Characeen das Feld. Diese Flächen werden von *Chara contraria* und *Chara aspera* DETH. ex WILL. dominiert, jedoch nicht flächendeckend. *Najas marina* ssp. *intermedia* (WOL. ex GOR.) CASPER, *Chara virgata* KÜTZ. und *Chara denudata* (f. *denudata* oder f. *dissoluta*) waren regelmäßig aber in geringen Mengen vertreten. *Potamogeton pectinatus* L. und *Potamogeton perfoliatus* L. kommen nur stellenweise in wenigen Exemplaren vor.

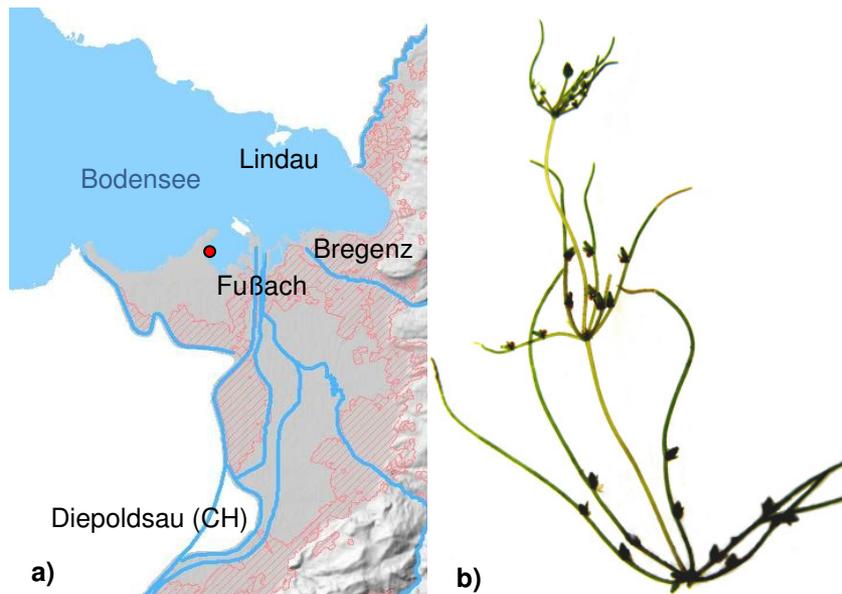


Abb. 1 a) Lageplan mit der Fundstelle in der Fußbacher Bucht.
b) *Chara denudata* Form *denudata*, apikaler Sprossabschnitt.

3.2 *Chara denudata* (Form *denudata* und Form *dissoluta*)

Nahezu alle entnommenen Proben (je ca. 1-2 dm³) beider Termine enthielten einige Sprosse von der Form *denudata* (völlig unberindet) und von der Form *dissoluta* (unvollständig berindet) im Verhältnis von etwa 2:1. *Chara contraria* bildete die Hauptphytomasse der Proben. Im Folgenden seien einige Merkmale der gefundenen Exemplare der beiden Formen *denudata* und *dissoluta* beschrieben:

3.2.1 Habitus

Beide Formen grazil und langgliedrig, klar und einfach strukturiert. Äste oft stark abgespreizt. Zwischen dem obersten und dem nächstunteren Quirl häufig eine wesentliche Entwicklungsdifferenz. Gametangien an den Ästen durch die Schlichtheit des gesamten Habitus besonders auffallend (Abb. 1b). Wenig verzweigt. Ansatzweise und vermutlich ruhend meist nur ein Seitentrieb pro Quirl vorhanden. Länge der gefundenen Exemplare zwischen 10 und 30 cm. Gelblichgrün. Kalkkrustation sehr gering oder gar nicht erkennbar.

3.2.2 Sprossachsen

Internodien 3 bis 7 cm Länge bei max. 0,5 mm Durchmesser. Untere Nodien bei beiden Formen verdickt (Abb. 2a). Internodien völlig unberindet (Form *denudata*) oder mit unterschiedlich ausgeprägter unvollständiger Berindung (Form *dissoluta*). Stipularkranz bei beiden Formen in Doppelreihe vorhanden, jedoch kugelig klein, allenfalls leicht angespitzt (Abb. 2b und 3a).

Form *denudata*:

Mittelreihen des internodialen Cortexes nur als kugelige, vermutlich einzelne Zelle unter jedem Ast zwischen den kleinen, doppelreihigen Stipularen angelegt (Abb. 2b und 3a). Völliges Fehlen der Rindenanlagen, wie Migula (1897) von einer afrikanischen Form berichtet, liegt nicht vor.

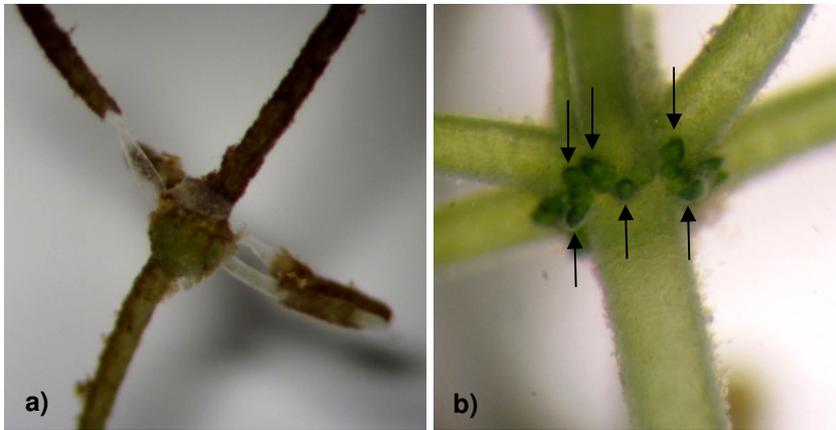


Abb. 2 a) *Chara denudata* Form *denudata*, verdicktes Nodium. b) *Chara denudata* Form *denudata*, doppelter Stipularkranz (obere Pfeile) und Anlagen der Rindenmittelreihen (untere Pfeile).

Form *dissoluta*:

Mittelreihen des internodialen Cortexes wachsen von der initialen Zelle unter und über jedem Ast in Richtung Mitte des jeweiligen Internodiums (Abb. 4a). Die Ausprägung der Berindung ist sehr variabel und reicht von einer leichten Verlängerung der initialen Zelle (Abb. 3b) bis zur beginnenden Bildung der Zwischenreihen an den Nodien der Mittelreihen (Abb. 4b) – also bereits der Berindung von *Chara contraria* stark angenähert. Rindenzellenreihen liegen eng an den Internodien, vereinzelt hebt sich nur die Spitze leicht ab (Abb. 3b). Eine Intensivierung der Berindung im apikalen Bereich konnte nur sehr vereinzelt beobachtet werden. Stachelzellen der Rindenmittelreihen sind durchaus vorhanden, jedoch kugelig klein (Abb. 4b).

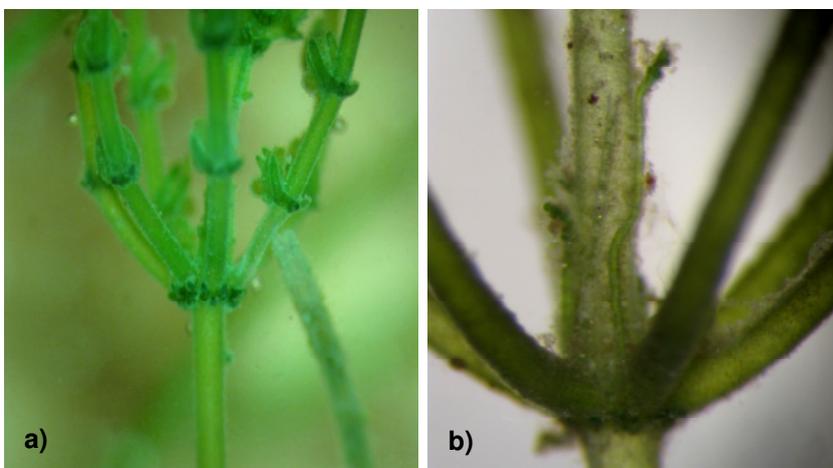


Abb. 3 a) *Chara denudata* Form *denudata*, völlig unberindet, Rindenmittelreihen des Spross-Internodiums nur angelegt. b) *Chara denudata* Form *dissoluta*. Beginnende Ausbildung von Mittelreihen.

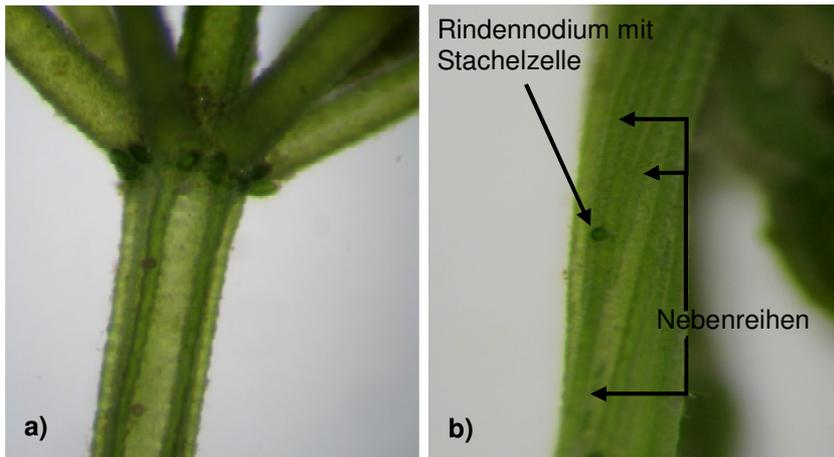


Abb. 4 a) *Chara denudata* Form *dissoluta*. Durchgehende Rinden-Mittelreihen der Spross-Internodien (siehe auch Abb. 5a, 5b u. 6b). b) *Chara denudata* Form *dissoluta*. Beginnende Ausbildung von Nebenreihen.

3.2.3 Äste

Anzahl der Äste pro Quirl bei beiden Formen meist sechs, oft uneinheitlich aber deutlich abgespreizt. Astlängen häufig zwischen 35 und 40 mm. Fünf bis sieben Astglieder, meist jedoch fünf. Bei der Form *denudata* keinerlei Berindung. Bei der Form *dissoluta* das erste oder die ersten beiden Segmente fallweise berindet (oft unvollständig, Abb. 5a, 5b u. 6a), meist jedoch ohne Berindung (Abb. 6b). Unberindete Ast-Internodien generell auffallend gestreckt (Abb. 6b). Blättchen beider Formen meist nur als Anlage vorhanden (Abb. 6a), Brakteolen unterschiedlich kurz, die Gametangien höchstens leicht überragend (Abb. 5a, 5b u. 7a). Gametangientragende Nodien pro Ast meist zwei, manchmal drei. Gelegentlich Verdoppelung der Gametangien (Abb. 7a). Bei beiden Formen sämtliche Äste der gefundenen Exemplare fruchttragend. Farbe der Antheridien orange, die der Oosporen schwarz (Abb. 7a u. 7b; Größenangaben siehe Abb. 8, 9 u. 10).



Abb. 5 a) *Chara denudata* Form *dissoluta*. Äste mit vollständiger Berindung der Ast-Internodien. b) *Chara denudata* Form *dissoluta*. Äste mit teilweiser Berindung der Ast-Internodien.



Abb. 6 a) *Chara denudata* Form *dissoluta*. Astnodium mit Gametangium und rudimentärer Berindung. b) *Chara denudata* Form *dissoluta*. Äste gänzlich unberindet.



Abb. 7 a) *Chara denudata* f. *dissoluta*. Verdoppelung der Gametangien. b) *Chara denudata* f. *dissoluta*. Oögonien kurz vor der Reifung.

3.2.4 Oosporen

Oosporen der drei Taxa, *Chara contraria*, *Chara dissoluta* f. *dissoluta* und f. *denudata* (alle am selben Fundort) unter einer Kalkkruste tiefschwarz. Anzahl der Windungen der Form *denudata* (Median 11; n=8) signifikant weniger als bei der Form *dissoluta* (Median 13; n=11) und *Chara contraria* (Median 12; n=10); die Anzahl der Windungen der Form *dissoluta* und *Chara contraria* unterscheiden sich nicht signifikant (Welch-Test). Länge der Oosporen von der Form *denudata* 600 – 900 μm (Median 790; n=25), von der Form *dissoluta* 650 – 820 μm (Median 800; n=25) und von *Chara contraria* 680 – 740 μm (Median 710; n=25).

Die Länge der Oosporen ist bei den Formen *denudata* und *dissoluta* tendenziell größer als bei *Chara contraria* (Abb. 8), jedoch ergibt die Anwendung des Welch-Tests keinen signifikanten Unterschied.

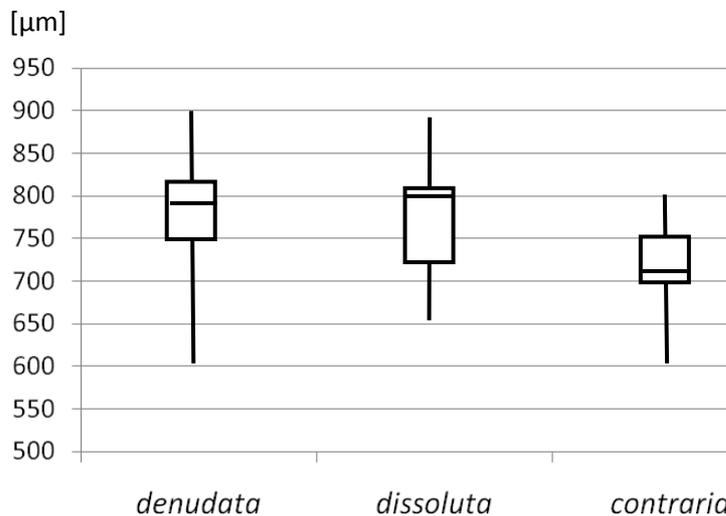


Abb. 8 Oosporen-Längen in µm (Median-Quartilen, n=25 je Taxon).

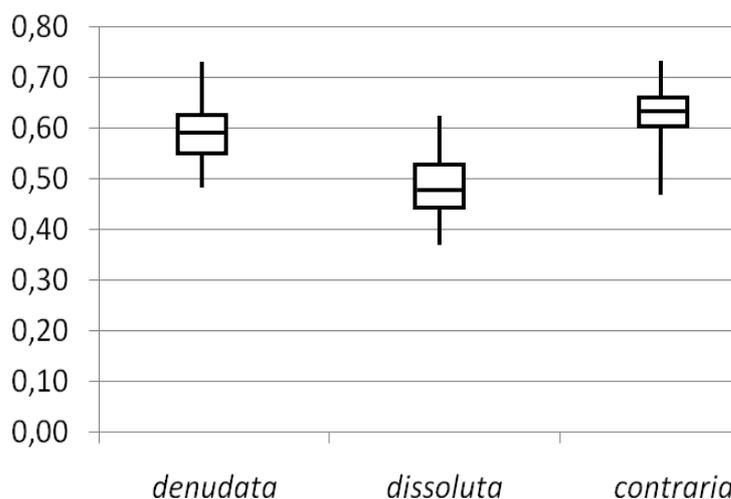


Abb. 9 Oosporen-Proportions-Index der untersuchten Oosporen (Median-Quartilen, n=25 je Taxon); Erläuterungen im Text.

In Abbildung 9 ist das Verhältnis der Breite zur Länge dargestellt, ausgedrückt durch den Oosporen-Proportions-Index. Kleinere Indexwerte bedeuten lange, schmale Oosporen, während Werte gegen 1,00 kugelige Proportionen anzeigen. Zwischen allen drei Taxa ergeben sich anhand des Welch-Tests signifikante Unterschiede; *Chara contraria* bildet eher dickere und die Form *dissoluta* oft längliche Oosporen aus. Die Form *denudata* liegt etwa dazwischen.

Der Oosporen-Volumen-Index (Abb. 10) dient dem Vergleich der Größenordnungen der Oosporen und wird anhand der Volumenformel eines

Rotationsellipsoids ermittelt. Auch hier weist der Welch-Test auf signifikante Unterschiede zwischen allen drei Taxa. Die Oosporen der Form *denudata* sind voluminöser als jene der anderen beiden Taxa. *Chara contraria* bringt es aufgrund des größeren Breite/Länge-Verhältnisses auf höhere Indexwerte als die Form *dissoluta* mit ihren länglichen Früchten.

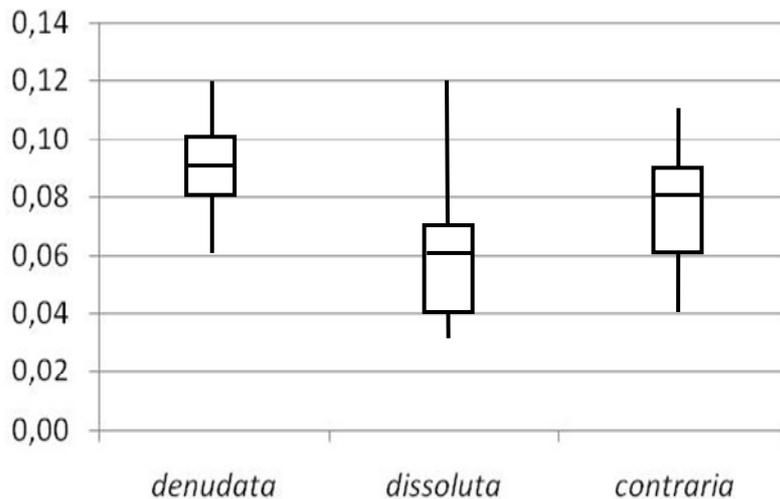


Abb. 10 Oosporen-Volumen-Index der untersuchten Oosporen. (Median-Quartilen, n=25 je Taxon); Erläuterungen im Text.

4 Diskussion

Die in der Fußacher Bucht gefundenen Exemplare der *Chara denudata* stimmen im höchsten Maße mit den Beschreibungen von Migula (1897), Sluiter (1910) und Corillion (1957) überein. Das Intervall von 12 Jahren zwischen den zwei Funden von *Chara denudata* an derselben Stelle unterstreicht die morphologische Konstanz dieser Form.

Bei einer umfangreicheren Untersuchung im Jahre 1998 wurden auch an anderen Stellen entlang des Vorarlberger Bodenseeufer Exemplare von *Chara contraria* mit auffälliger Berindung dokumentiert (Jäger 1999). Es handelt sich dabei um Exemplare, deren unterste Internodien keine oder eine unvollständige Berindung aufwiesen. Bei manchen fehlte die Berindung der Gametangien tragenden Äste. *Chara contraria* mit unberindeten, sterilen Ästen konnte auch mehrfach im Alten Rhein bei Diepoldsau (Altarm des Alpenrheins) gefunden werden.

Characeen, die dem Typ *Chara denudata* bzw. *Chara dissoluta* entsprechen, wurden im Bodensee mehrmals gefunden und dokumentiert. Erste Hinweise gehen auf Schröter & Kirchner (1902) zurück, die im Bodensee vor Langenargen eine „äußerst seltene Form“ der *Chara contraria* gefunden haben: *Chara dissoluta* A. Braun, die nur die primären Rindenzellenreihen entwickelt hatte, oder gänzlich unberindet war. Auch Baumann (1911) berichtet von Vorkommen der Art *Chara dissoluta* im Untersee. Schon 1907 übergab er Proben von *Chara dissoluta* an Prof. Ernst der Univ. in Zürich (Sluiter 1910). *Chara denudata* bildete 1986 bedeutende Bestände im Gnadensee vor Allensbach (nördliches Becken des Untersees im westlichen Bodensee) (Schmieder 1991) und im Jahre 1993

Verbreitungsschwerpunkte am Nordufer des Zellersees (westliches Becken des Untersees im westlichen Bodensee) vor der Westspitze der Insel Reichenau (Übergang Gnadensee-Zellersee), im kleineren Maße vor Fischbach (Nordufer des Bodensee-Obersees) und geringe Vorkommen bei Arbon und Rorschach (Schmieder 1996). Ein Vorkommen bei Steinach konnte im Jahr 2009 bestätigt werden (M. Huber, schriftl. Mitt.)¹.

Europaweit sind von Irland bis Mazedonien etliche sporadische Fundorte bekannt, aber auch aus Südafrika. Die nächstgelegenen Vorkommen dürften jene in der Kleinen Camarque Alsacienne im Elsass (Glöckler 2001) und im Chiemsee (Melzer et al. 1986) sein. Länger zurückliegende Hinweise gibt es auch für den Zürichsee bei Bußkirch (Sluiter 1910).

Chara denudata, mit Verbreitungsschwerpunkt im westlichen Bodensee, ist im östlichen Bodensee sehr selten und das Vorkommen in der Fußacher Bucht stellt bislang den östlichsten Fundort dar. Bemerkenswert ist das Auftreten der Art in dieser Bucht vor dem Hintergrund der See-Eutrophierung der 60er- und 70er-Jahre, als die Characeen-Vorkommen im Bodensee einem starken Rückgang unterworfen waren. Sowohl in der Fußacher Bucht als auch im Gnadensee zeigte der aus den von LANG (1981) erhobenen Daten berechnete Makrophytenindex nach Melzer (1986) für den Zeitraum von 1967 bis 1978 entgegen der Entwicklung im übrigen Bodensee eine deutliche Verringerung der Trophie (Schmieder 1996). Diese beiden Bereiche stellten für Characeen offensichtlich bedeutende Refugien im Bodensee dar.

Der Artstatus von *Chara denudata* bzw. *Chara dissoluta* ist nach wie vor ungeklärt. Fließende Übergänge, wie hier gezeigt, ziehen eine Abgrenzung auf Artniveau in *Chara contraria*, *Chara dissoluta* und *Chara denudata* in Frage. Schon A. BRAUN bezweifelte die Selbständigkeit von *Chara denudata* und *Chara dissoluta* obwohl er sie ursprünglich als getrennte Arten beschrieben hatte und sah die teilweise berindete Form eher als Abkömmling von *Chara contraria* an. So bezeichnete er die völlig rindenlose Form später als *Chara dissoluta* (Migula 1897, Sluiter 1910). Migula (1897) fasst beide Formen unter *Chara dissoluta* zusammen und Krause (1997) subsumiert sie unter dem Namen *Chara denudata*. Corillion (1957) führt an, dass ihn das Studium der verschiedenen Formen von *Chara contraria*, zu denen er auch die Formen *denudata* und *dissoluta* zählt, zu der Anschauung gebracht hat, *Chara contraria* neige zur Reduktion der Berindung bis hin zum völligen Verlust. Wood & Imahori (1964) ordnen die beiden Formen in schwer nachvollziehbarer Weise als *Chara vulgaris* var. *denudata* (völlig rindenlos oder mit rudimentären primären Rindenreihen) und *Chara vulgaris* var. *imperfecta* f. *dissoluta* (mit vollständig entwickelten primären Rindenreihen mit Stachelzellen) in ihre Characeen-Systematik ein.

Sluiter (1908, 1910) führte an *Chara contraria* und an *Chara dissoluta* f. *helvetica* Migula (ein Aggregat aus völlig unberindeten und teilweise berindeten Formen aus dem Bodensee) vergleichende mikroskopische Untersuchungen anhand von Seriendünnschnitten durch. Dabei ergab sich eine große Übereinstimmung zwischen den beiden Arten bezüglich der inneren Morphologie und der morphogenetischen Entwicklung. Neben den augenscheinlichen Unterschieden in den Berindungsverhältnissen erhoffte sich Sluiter von umfangreicheren Untersuchungen der Oosporen entscheidenden Aufschluss über die

¹ „Diese Vorkommen konnten im Jahre 2009 betätigt werden (M. Huber, schriftl. Mitt.).“ Auf Wunsch des Autors wurde der Satz in der Online-Ausgabe geändert.

Verwandtschaftssituation. Nach ihren Angaben sollen sich die einreihig berindeten Formen *Chara dissoluta* f. *helvetica* Migula durch ihre „langen, schmalen“ Oosporen von den völlig unberindeten Formen sowie von *Chara contraria* mit ihren „kurzen, dicken“ Oosporen unterscheiden.

Messungen an den Exemplaren aus der Fußacher Bucht zeigten keine signifikanten Unterschiede der Längen- und Breitenmaße zwischen der Art *Chara contraria* und den Formen *denudata* und *dissoluta*. Jedoch erwiesen sich die Kombinationen der beiden Maße, die Form und Größenordnung bedingen, ausgedrückt durch den Oosporen-Proportionen-Index und den Oosporen-Volumen-Index, als signifikant unterschiedlich. Im Oosporen-Proportionen-Index kommt die oft längliche Gestalt der Oosporen der Form *dissoluta* deutlich zum Ausdruck und kann signifikant von den anderen Taxa unterschieden werden (Abb. 9), was sich mit den Angaben Sluiters deckt. Die von Sluiter als vage kritisierten Angaben Migulas (1897), dass die Oosporen der unvollständig berindeten Formen größer sind als jene von *Chara contraria*, konnten teilweise bestätigt werden – tatsächlich ergeben sich für die Form *denudata* signifikant größere Werte des Oosporen-Volumen-Index als bei den anderen beiden Taxa. Hingegen zeichnete sich die Form *dissoluta* durch kleinere Indexwerte und somit durch kleinere (weil schmälere) Oosporen aus (Abb. 10).

Ob die morphologischen Unterschiede dieses Formenkreises unvollständig berindeter Characeen als umweltabhängige bzw. durch epigenetische Mechanismen bedingte Variationen einer Art gesehen werden sollen oder tatsächliche Unterschiede im Genom vorliegen, harret noch weiterhin umfassenderen Untersuchungen.

Danksagung

Für wertvolle Hinweise bedanke ich mich bei Herrn Joop van Raam (Hilversum, Niederlande), Herrn Dr. Klaus van de Weyer (Nettetal, Deutschland) und Herrn Martin Huber (Wasserwirtschaftsamt Kempten, Deutschland).

Literatur

- Baumann, E., 1911. Die Vegetation des Untersees (Bodensee). Arch. Hydrobiol. Suppl. I: 1 - 554.
- Corillion, R., 1957. Les Charophcées de France et d'Europe Occidentale. Imprimerie Bretonne, Rennes, 499 p.
- Glöckler, E., 2001. Hydrophyten in der Petite Camarque Alsacienne Elsass (Frankreich). Bauhinia 15: 57-58.
- Jäger, D., 1999. Beiträge zur Characeen-Flora Vorarlbergs (Österreich). -Diplomarbeit, Universität Innsbruck, 161 p.
- Krause, W., 1997. Charales (Charophyceae). In Ettl, H., G. Gärtner, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds), Süßwasserflora von Mitteleuropa. G. Fischer, Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm: 202.
- Lang, G., 1981. Die submersen Makrophyten des Bodensees - 1978 im Vergleich zu 1967. Bericht der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee 26: 1-64.
- Melzer, A., R. Harlacher, K. Held, R. Sirch & S. Vogt, 1986. Die Makrophytenvegetation des Chiemsees. Informationsberichte Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft 4: 210 p.
- Migula, W., 1897. Die Characeen. In Rabenhorst, L. (ed.), Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Kummer, Leipzig: 765 p.
- Schmieder, K., 1991. Veränderungen der submersen Makrophyten-Vegetation des Bodensee-Untersees als Spiegelbild der trophischen Entwicklung. Bericht Institut für Seenforschung Langenargen, unveröffentlicht 155 p.
- Schmieder, K., 1996. Submerse Makrophyten der Litoralzone des Bodensees 1993 im Vergleich mit 1978 und 1967. Institut für Landschafts- und Pflanzenökologie, Univ. Hohenheim, 95 p.

- Schröter, C. & O. Kirchner, 1902. Die Vegetation des Bodensees. Kommissionsverlag der Schriften des Vereins der Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung von Joh. Thom. Stettner, Lindau i. B.: 1-3.
- Sluiter, C. P., 1908. Beiträge zur Kenntnis von *Chara contraria* A. Braun und *Chara dissoluta* A. Braun. - Dissertation Universität Zürich.
- Sluiter, C. P., 1910. Beiträge zur Kenntnis von *Chara contraria* A. Braun und *Chara dissoluta* A. Braun. Botanische Zeitung 1. LXVIII. 7/9.: 125-67.
- Wood, R. D. & Imahori, 1965. A revision of the Characeae. 1. J. Cramer, Weinheim, 904 p.