

John BRUINSMA

Thorbeckelaan 24; NL5694 CR Breugel; Niederlande
bruinsma@dse.nl

Beobachtungen zur Fertilität einiger Characeen in den Niederlanden

Abstract

Of 3386 Charophyte records in the Netherlands between 1990 and 2014 about 30% of the plants were vegetative at the sampling day. For several species sufficient data exist to present details about absence and presence of gametangia as well as their degree of maturity.

Chara virgata bears gametangia more often than *Chara globularis* does. *Chara vulgaris* is rarely vegetative. At *Chara vulgaris* var. *longibracteata* fully developed oogonia are less present than at var. *papillata* and var. *vulgaris*.

Nitella translucens, *N. mucronata*, *N. flexilis* and *N. opaca* are much more often vegetative than on average for all Charophytes, despite the fact they have no specialised overwintering organs. In the case of *Nitella translucens* one may wonder whether the large percentage of vegetative, short living plants which germinated after restoration measures, may contribute to their local extinction. Apparently, *Nitella flexilis/opaca* survives for many years in streams without forming gametangia by means of vegetativ propagation and resettlement after washing away.

Keywords: Characeae, Niederlande, Entwicklungsstadium, *Chara*, *Nitella*

1 Einleitung

Es gibt viele Angaben zur Saisonalität der Characeen: wann sind die Pflanzen anzutreffen und /oder wann werden Gametangien gebildet (z.B. bei den verschiedenen Artbeschreibungen in ARBEITSGRUPPE CHARACEEN DEUTSCHLANDS 2016; CORRILLION 1975; KRAUSE 1997 & VAN RAAM c.s. 1998). Während der Kartierung von Characeen in den Niederlanden war auffällig, dass es Arten gibt, die sehr häufig Gametangien haben, während sie bei anderen Arten viel seltener auftreten.

Mit dem Ziel Gametangien zu vermessen, wurde beim Durchsehen von frischem Material oder Alkoholpräparaten notiert, ob es Gametangien gab und welches Entwicklungsstadium diese hatten. Damit ergab sich die Gelegenheit, die Präsenz von Gametangien und ihr Entwicklungsstadium statistisch auszuwerten und zu diskutieren.

2 Material und Methoden

Von 1990 bis 2014 hat der Autor eine Datenbank mit Fundmeldungen von Characeen aufgebaut. Die Datenbank kann beim Autor eingesehen werden und wird außerdem jährlich auf die Seite des Landelijk Informatiecentrum Kranswieren kopiert. Aus dieser Datenbank sind für diesen Bericht nur 3386 Fundmeldungen aus den Niederlanden ausgewählt. Damit sollen z.B. klimatisch und geologisch bedingte Unterschiede zwischen verschiedenen Regionen Europas ausgeschlossen werden. Etwa ein Drittel der Geländeaufsammlungen stammen vom Autor, die anderen überwiegend von den Florenkartierern der Provinz Noord-Brabant. Soweit angebracht, wurde Herbarmaterial aufbewahrt. Dieses befindet sich meist in Leiden, einiges auch in Regionalherbarien wie Maastricht und Nijmegen (Nimwegen). Fast alle Belege sind Alkoholpräparate.

Es wurde stets das weiteste Entwicklungsstadium der Gametangien in einer Kollektion notiert. Befanden sich z.B. junge und ausgewachsene Antheridien an den Pflanzen, wurde 'ausgewachsen' notiert, analog wurde mit den Oogonien verfahren.

Um repräsentative Ergebnisse zu erhalten, werden in den Artbeschreibungen nur Arten betrachtet, von denen es wenigstens 100 Fundmeldungen gab, lediglich *Nitella mucronata* wurde noch mit 98 Meldungen einbezogen. Damit konnten folgenden Arten analysiert werden: *Chara vulgaris* (1196), *Chara globularis* (570), *Chara virgata* (369), *Nitella translucens* (132), *Chara contraria* (131), *Nitella mucronata* (98). Dazu kommt noch die Artengruppe *Nitella flexilis/opaca* (549). Insgesamt sind dies 89,9% aller Fundmeldungen.

Problematisch ist, dass man nicht alle Arten vegetativ bestimmen kann, zum Beispiel das Paar *Nitella flexilis/opaca*. Auch wenn man *Nitella flexilis/opaca* mit nur Antheridien oder Oogonien findet, sind die Pflanzen nicht immer zu bestimmen, u.a. weil *Nitella flexilis* sehr protandrisch sein kann und damit die Verwechslungsmöglichkeit mit der zweihäusigen *Nitella opaca* steigt.

Lebenszyklus von Characeen

Der Lebenszyklus einer einhäusigen Armleuchteralge läuft im Allgemeinen folgenderweise ab. Ob die Art grün überwintern kann oder nicht, zuerst sind die Pflanzen vegetativ. Weil die Characeen mehr oder weniger stark protandrisch sind, werden zunächst junge Antheridien gebildet. Dann wachsen die Antheridien aus und entweder gleichzeitig oder etwas später bilden sich junge Oogonien. Während die Oogonien auswachsen, fallen die Antheridien schon ab. An den Ästen des nächstjüngeren Nodiums läuft dieselbe Entwicklung zeitversetzt ab. Das kann dazu führen, dass es an älteren Seitenästen ausgewachsene Oogonien/Oosporen gibt und an den jüngeren junge oder ausgewachsene Antheridien. Letztendlich geht die Pflanze wieder in ein vegetatives Stadium über. In einer Probe mit mehreren Pflanzen können alle Stadien anwesend sein.

Bei zweihäusigen Arten verläuft diese Entwicklung nicht wesentlich anders. Allerdings gibt es Fundstellen mit großen Beständen von nur männlichen oder nur weiblichen Pflanzen oder es ist vielleicht sogar permanent nur ein Geschlecht anwesend. Deshalb findet man bei zweihäusigen Arten oft nur ein Geschlecht. Ob es auch bei einhäusigen Arten Proterandrie gibt, ist uns nicht bekannt.

3 Ergebnisse

Verteilung der ermittelten Fertilitätsstadien der untersuchten Characeen

Von den 3374 ausgewerteten Aufsammlungen entfielen 3046 auf das Sommer- und nur 328 auf das Winterhalbjahr (90,3 zu 9,7%) (Tab. 1). Bezogen auf das ganze Jahr kommen drei Stadien am meisten vor: vegetative Pflanzen mit 29,6%, Pflanzen mit ausgewachsenen Antheridien und jungen Oogonien mit 11,7% und Pflanzen mit ausgewachsenen Antheridien und ausgewachsenen Oogonien mit 41,3%. Pflanzen mit jungen Antheridien und jungen Oogonien (5,1%) und Pflanzen mit nur ausgewachsenen Oogonien (5,7%) sind deutlich seltener. Alle anderen Kombinationen spielen praktisch keine Rolle.

Tab. 1.: Entwicklungsstadien von Characeen bezogen auf das ganze Jahr sowie differenziert nach Sommer- und Winterhalbjahr (in %)

Stadium	Jahr	Mai-Sept	Okt-April
anth jung	2,6	2,7	2,4
anth jung, oog jung ¹⁾	5,1	5,1	4,0
anth jung, oog ausg ¹⁾	0,4	0,4	0,6
anth ausg	3,3	3,0	5,8
anth ausg, oog jung ¹⁾	11,7	12,7	3,0
anth ausg, oog ausg ¹⁾	41,3	44,4	13,1
oog jung	0,3	0,3	0,3
oog ausg	5,7	5,5	7,3
<i>Subtotal generativ</i>	71,4	74,1	36,6
vegetativ	29,6	25,9	63,4
Total	100,0	100,0	100,0
N	3374 ²⁾	3046	328

¹⁾ In derselben Aufsammlung; entweder an denselben Pflanzen, oder, insbesondere bei zweihäusigen Arten, an unterschiedlichen Pflanzen.

²⁾ Von 12 Fundmeldungen ist der Monat unbekannt; diese sind auch nicht in der Spalte 'Jahr' einbezogen.

Tab. 2.: Verteilung der Entwicklungsstadien bei *Chara contraria*, *C. globularis*, *C. virgata*, Varietäten von *C. vulgaris*, *Nitella mucronata*, *Nitella flexilis/opaca* und *N. translucens*.

Stadium	<i>Chara contraria</i>	<i>Chara globularis</i>	<i>Chara virgata</i>	<i>Chara vulgaris</i> var. <i>longibracteata</i>	<i>Chara vulgaris</i> var. <i>papillata</i>	<i>Chara vulgaris</i> var. <i>vulgaris</i>	<i>Nitella mucronata</i>	<i>Nitella flexilis/opaca</i>	<i>Nitella translucens</i>	Alle
anth jung	5,3	2,8	2,4	5,5	2,8	3,6	0	0,9	0,8	2,6
anth jung, oog jung	5,3	4,7	3	9,5	4,2	7,2	5,1	1,1	7,6	5,1
anth jung, oog ausg	0,8	0,7	0,8	0,4	0	0,4	0	0,2	0	0,4
anth ausg	3,1	1,2	3,5	6,6	2,3	1,7	1	4,4	0	3,3
anth ausg, oog jung	5,3	8,4	11,1	24,5	24,3	18,8	7,1	2,7	6,8	11,7
anth ausg, oog ausg	47,3	35,1	50,9	42,7	60,7	60	35,7	18,6	12,9	41,3
oog jung	0	0	0	0	0	0,3	0	0	2,3	0,3
oog ausg	5,3	7,4	5,4	1,1	2,8	2,7	3,1	4,7	4,5	5,7
<i>Subtotal generativ</i>	72,5	60,4	77,2	91,1	97,2	94,7	52	32,6	34,8	70,7
vegetativ	27,5	39,6	22,8	9,9	2,8	5,3	48	67,4	65,2	29,6
Total	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
N	131	570	369	274	214	698	98	549	132	3386

Erwartungsgemäß sind in der Wintersaison von Oktober bis April mit 63,4% deutlich mehr als die Hälfte der Aufsammlungen vegetativ. In den 'echten Wintermonaten' Dezember, Januar und Februar sind es sogar 84,1% (von n=44). Von Mai bis September (Sommersaison) sind aber immer noch 25,9% aller Fundmeldungen vegetative Pflanzen.

Für die Einzelarten werden nur die Daten präsentiert, die auf das ganze Jahr bezogen sind, siehe Tabelle. 2.

Chara contraria

Tabelle 2 zeigt, dass *Chara contraria* sich ziemlich genau so verhält wie eine 'durchschnittliche Characee': 27,5% der Aufsammlungen waren vegetativ vs. 29,6% bei allen Characeen insgesamt. Die Kombination 'ausgewachsene Antheridien + junge Oogonien' kommt etwas weniger vor als im Durchschnitt (5,3% vs. 11,7%) und 'ausgewachsene Antheridien + ausgewachsene Oogonien' etwas mehr (47,3% vs. 41,3%).

Chara globularis und *Chara virgata*

Chara globularis trifft man häufiger vegetativ an als durchschnittlich (39,6%), *Chara virgata* dagegen weniger als durchschnittlich (22,8%) (Tabelle 2). Demgegenüber kommt *Chara virgata* häufiger als *Chara globularis* mit ausgewachsenen Antheridien und ausgewachsenen Oogonien (50,9% vs. 35,1%) vor.

Die Varietäten von *Chara vulgaris*

In den Niederlanden wird versucht, Varietäten von *Chara vulgaris* zu unterscheiden (VAN RAAM c.s. 1998). Dabei folgt man dem Konzept von J.A. MOORE (1986): var. *longibracteata* mit langen Brakteen und einem langen unberindeten Teil der Seitenäste (meist länger bis viel länger als die Hälfte des Seitenastes), var. *papillata* mit Stacheln, die länger als der Durchmesser der Hauptachse sind und var. *vulgaris* für allen Pflanzen, die nicht eindeutig den Varietäten zuzuordnen sind, (zum Beispiel Pflanzen, die lange Brakteen haben, von deren Ästen aber nur ein kurzer Teil unberindet ist).

Chara vulgaris s.l. ist viel weniger vegetativ aufgefunden worden als durchschnittlich: 5,9% vs. alle Characeen-Arten mit 29,6%. Die Varietäten verhalten sich jedoch unterschiedlich in Bezug auf den vegetativen Anteil der Aufsammlungen: *longibracteata* 9,9%, *papillata* 2,8% und *vulgaris* 5,3% (Tabelle 2). Diese Unterschiede beruhen vor allem darauf, dass die Oogonien von var. *longibracteata* viel weniger als bei den beiden anderen Varietäten als ausgewachsen eingestuft wurden: var. *longibracteata* insgesamt 44,2%, var. *papillata* 63,6% und var. *vulgaris* 63,2%.

Nitella mucronata

Von den *Nitella mucronata*-Funden sind 48,0% der Pflanzen vegetativ, dies liegt deutlich über dem Wert von 29,6% für alle Characeen (Tabelle 2).

Nitella translucens

Bei *Nitella translucens* waren 65,2% der Pflanzen vegetativ (Tabelle 2), dies ist mehr als zweimal so viel wie der für alle Characeen ermittelte Wert (29,6%).

Nitella flexilis und *Nitella opaca*

Nitella flexilis und *Nitella opaca* müssen zusammen vorgestellt werden, weil die Arten steril nicht immer voneinander zu unterscheiden sind. Von dem Aggregat sind in dieser Studie 22,4% *Nitella flexilis*, 6,6% *N. opaca* und 71,0% nicht näher bestimmbar. Zwei Drittel der Fundmeldungen (67,4%) sind vegetative Pflanzen (Tabelle 3). Auch dies ist viel mehr als der Durchschnitt aller betrachteten Arten. Weil das Aggregat zusammen einen erheblichen Anteil des Gesamtmaterials (549 der 3368 Funde) stellt, ist ein Vergleich mit dem Mittelwert exklusive der beiden Arten sinnvoll. Dann wird die verbreitete Sterilität dieses Artenpaars noch augenscheinlicher: 67,4% vs. 22,4%.

Tab. 3.: Anteil vegetativer Pflanzen beim Artenpaar *Nitella flexilis* / *Nitella opaca* in unterschiedlichen Gewässertypen im Vergleich mit allen untersuchten Arten

Stadium	Baggerseen	Weiher u.ä.	Flachland- Bäche	Gräben und Kanäle	Gesamt <i>N.</i> <i>flexilis</i> / <i>N.</i> <i>opaca</i>	Alle unter- suchten Characeen	Alle Characeen ohne (<i>flexilis</i> + <i>opaca</i>)
veg %	53,1	68,8	79,6	62,7	67,4	29,8	22,4
N	49	144	108	228	549 ¹⁾	3368	2819

¹⁾ Von 19 Fundmeldungen ist der Gewässertyp unbekannt.

Tabelle 3 differenziert die Funde der beiden Arten nach Gewässertypen. Das sind: a. Baggerseen, b. seichte, stehende Gewässer wie Weiher und ähnliche, c. (meist ausgebaute) Flachlandbäche (der fast einzige Bachtyp in den Niederlanden) und d. künstliche Gewässer wie Gräben und Kanäle. Besonders hoch ist der Anteil vegetativer Aufsammlungen in den Bächen. Eine vergleichbare Analyse für andere Arten zu machen hat keinen Zweck, weil die übrigen Characeen nur in geringer bis sehr geringer Zahl in niederländischen Bächen vorkommen.

4 Diskussion

4.1 Methodisches Herangehen

Untersuchungen im Gelände und dort gemachte Aufsammlungen wie diese beschreiben was unter Wasser vorgeht. Solche Untersuchungen ermöglichen das Aufstellen von Hypothesen über den Ablauf des Lebenszyklus und die Überlebensstrategien von Characeen.

Die ausgewerteten Fundmeldungen umfassen nur einen Teil der Characeenfunde in den Niederlanden. Die letzte aktuelle Übersicht der Characeen für die Niederlande ist schon mehr als 20 Jahre alt (NAT 1994). Seitdem sind umfangreiche weitere Beobachtungen gemacht worden. Eine zentrale, zugängliche Datenbank aller Funde und mit Angaben über die Fertilität der Pflanzen gibt es nicht.

Bei Untersuchungen im Gelände spielt immer ein gewisses Maß von Zufall eine Rolle. Sind vegetative Exemplare gesammelt worden, weil gerade daneben Pflanzen mit Gametangien wachsen? Sind vollreife Antheridien während des Sammelns abgefallen? Wurde bei zweihäusigen Arten ausreichend nach beiden Geschlechtern gesucht?

Weil die Mehrzahl der *Nitella flexilis/opaca*-Pflanzen nicht bis zur Art bestimmt werden kann, ist es unmöglich Aussagen über die beiden Arten zu machen. Ist es vor allem *Nitella flexilis*, die in den Bächen vegetativ bleibt, oder *N. opaca* oder beide?

Die Beobachtungen über die An- oder Abwesenheit von Gametangien sind mit Lupe und Binokular gemacht worden. D.h., Gametangien konnten erst als vorhanden notiert werden, wenn sie mit diesen Hilfsmitteln erkannt werden konnten. Ihre mikroskopische Anlage erfolgt naturgemäß früher. Der Zeitpunkt der Fertilität ist für diese Untersuchung also als makroskopische Erkennbarkeit definiert.

Ebenso ist die Festlegung des Zeitpunktes der Gametangienreife mit einer gewissen Subjektivität behaftet. Meist ist von der dunklen Farbe her schon deutlich, ob Oogonien ausgewachsen sind. Ein zusätzlicher Anhaltspunkt zumindest für die hier untersuchten Arten ist das Alter der Pflanzen. Obwohl Irrtümer nicht ausgeschlossen werden können, wurden kleine Gametangien an jungen Pflanzen als jung eingestuft, und im Gegensatz dazu wurden große Gametangien an alten Pflanzen als ausgewachsen bezeichnet. Die hier präsentierten Daten sind für die in den Niederlanden überwiegenden Gewässertypen repräsentativ (flache Gewässer wie Gräben, Weiher, Flachseen und Flachlandbäche). Ihre Übertragbarkeit z.B. auf das Verhalten von Characeen in tiefen, natürlichen Seen ist daher begrenzt.

4.2 Ergebnisdiskussion

Bei 29,6% aller Fundmeldungen im Laufe des Jahres handelt es sich um vegetative Pflanzen und wie erwartet, findet man in der Sommersaison mehr Pflanzen mit Gametangien (74,1%) als im Winterhalbjahr (36,6%). Dies heißt jedoch, dass es auch im Winter noch immer Gametangien-tragende Pflanzen gibt. In den 'echten Wintermonaten' Januar, Februar und März tragen noch immer 7 der 44

gefundenen Pflanzen (16%) Gametangien. Wahrscheinlich haben diese mit Gametangien überwintert.

Nicht alle Arten verhalten sich in derselben Weise. Zum Beispiel ist *Chara globularis* viel öfter vegetativ (39,6%) als *Chara virgata* (22,8%). *Chara virgata* hat öfter ausgewachsene Oogonien und Antheridien als *Chara globularis*: 50,9% versus 39,6%.

Chara vulgaris ist viel weniger vegetativ als im Durchschnitt aller untersuchten Arten: 5,9% vs. 29,6%. Die Varietäten dieser Art unterscheiden sich vor allem dadurch, dass bei var. *longibracteata* die Oogonien viel mehr als bei den beiden anderen Varietäten als 'jung' eingestuft wurden. Möglicherweise fallen die Oogonien von var. *longibracteata* schneller ab als bei den anderen Varietäten und reifen dann auf dem Boden weiter.

Die *Nitella*-Arten sind häufiger vegetativ als der Durchschnitt. Damit stellt sich die Frage wie sie überwintern, weil sie keine spezialisierten Überwinterungsorgane besitzen.

Nitella mucronata ist in fast der Hälfte der Funde vegetativ (48,0%). Es ist möglich, dass diese Art schnell Gametangien produziert und diese auch schnell wieder verliert, und so den größten Teil des Jahres vegetativ angetroffen wird.

Für *Nitella flexilis/opaca* sind in Fließgewässern angesichts des hohen Prozentsatzes steriler Bestände (fast 80%) vegetative Vermehrung und Verdriftung die geeignete Überlebensstrategie.

Von *Nitella translucens* ist ein relativ sehr großer Teil (65,2%) vegetativ, mehr als zweimal so viel wie die 29,6% aller untersuchten Characeen. *Nitella translucens* wird in den Niederlanden meist in schwach gepufferten Heideweihern nach Renaturierungen gefunden, wo sie sich aus der alten Oosporenbank schnell etablieren kann. Oft verschwindet sie schon nach kurzer Zeit: 1-3 Jahre. Wenn die Pflanzen verschwinden ohne einen neuen Oosporenvorrat aufgebaut zu haben, ist der Netto-Effekt der Renaturierung das Aussterben von *Nitella translucens* an diesen Stellen.

Zusammenfassung

Von 3386 Funden von Characeen in den Niederlanden im Zeitraum 1990-2014 sind ca. 30% der Pflanzen vegetativ. Von einigen Arten gibt es genügend Funde, um Details über die An- und Abwesenheit von Gametangien zu beschreiben. Außerdem werden Angaben zu Entwicklungsstadien der Gametangien gegeben.

Chara virgata bildet häufiger Gametangien als *Chara globularis*. *Chara vulgaris* wird selten vegetativ angetroffen. An *Chara vulgaris* var. *longibracteata* gibt es weniger häufig ausgewachsene Oogonien als an *Chara vulgaris* var. *papillata* und *Chara vulgaris* var. *vulgaris*.

Nitella translucens, *mucronata* and *flexilis/opaca* wurden häufiger vegetativ nachgewiesen als der Durchschnitt aller untersuchten Characeen. Trotzdem haben *Nitella*-Arten keine spezialisierten vegetativen Überwinterungsorgane. Bei *Nitella translucens* stellt sich die Frage, ob der hohe Prozentsatz vegetativer, kurz lebender Pflanzen, die nach Renaturierung aus der Oosporenbank gekeimt waren, eine wichtige Ursache des lokalen Aussterbens dieser Art ist. Für *Nitella flexilis/opaca*

sind in Fließgewässern angesichts des hohen Prozentsatzes steriler Bestände offensichtlich vegetative Vermehrung und Verdriftung die geeigneten Überlebensstrategien.

Danksagung

Vielen Dank an alle, die Characeenproben gesammelt haben und damit diese Auswertung ermöglichten. Auch vielen Dank an die beiden Referenten, vor allem an diejenige die nicht nur Kommentare geliefert hat, sondern den Artikel auch in gutes Deutsch gestellt hat.

Literatur

- Arbeitsgruppe Characeen Deutschlands (Hrg.), 2016. Armleuchteralgen. Die Characeen Deutschlands. Springer Spektrum, Berlin Heidelberg.
- Bekenwerkgroep Nederland, 2016. Datenbank mit Vegetationsaufnahmen in Flachlandbächen - meist in den Niederlanden. 1793 Aufnahmen (Stand 19-11-2016) von (1940)1970-2015. Kontakt: bekenwerkgroep.nederland@dse.nl.
- Corrillion, R., 1975. Flore des Charophytes (Characées) du massif Armoricaïn et des contrées voisines d'Europe occidentale. Flore et Végétation du massif Armoricaïn, tome IV. Jouvé éditeurs, Paris.
- Krause, W., 1997. Charales (Charophycaceae). Süßwasserflora von Mitteleuropa, Band 18; Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm.
- Moore, J.A., 1986. Charophytes of Great Britain and Ireland. BSBI-handbook No 5, London.
- Nat, E., 1994. Gegevensrapport verspreiding en milieufactoren van kranswieren. Vrije Universiteit & RIZA.
- Van Raam, J.C., E.X. Maier, J. Bruinsma, J. Simons & H. Stegenga, 1998. Handboek kranswieren. Chara boek, Hilversum.