

Zur Klärung der taxonomischen Beziehungen zwischen *Tolypothrix distorta* Kützing und *T. penicillata* Thuret (Cyanophyta)

Von S. GOLUBIĆ und E. KANN

Manuskript erhalten am 15. August 1966

1. Einleitung

Tolypothrix distorta Kützing und *T. penicillata* Thuret wurden als getrennte Arten beschrieben und als solche in der «Revision des Nostocacées hétérocystées» von BORNET und FLAHAULT («Later starting point book» für Cyanophyta [2]) geführt. Nach der Revision LEMMERMANN'S [9] wurden die beiden Arten vereinigt und *T. penicillata* als Varietät *penicillata* der Art *T. distorta* unterstellt, also als *T. distorta* var. *penicillata*. Diese Revision wurde anschliessend von der Mehrheit der Autoren übernommen. Nach langjährigen Beobachtungen gewannen wir unabhängig voneinander den Eindruck, dass die erwähnte Vereinigung ungenügend gerechtfertigt ist, und beschlossen, in der vorliegenden Arbeit diese Stellungnahme zu begründen.

Untersucht wurde Material aus den Seen des Hochschwarzwaldes, Titisee und Feldsee, und aus den Seen der niederösterreichischen Kalkvorpalpen, Lunzer Untersee und Lunzer Mittersee. Nach den Beschlüssen des IAC (Internationale Arbeitsgemeinschaft für Cyanophytenforschung)-symposiums sollte eine Vervollständigung der bestehenden, zum grossen Teil unzureichenden Beschreibungen der Blaualgen wie der entsprechenden zeichnerischen und photographischen Dokumentation angestrebt werden. Am 3. Symposium der IAC 1963 wurde von CLÉMENÇON in einem Rundschreiben eine einheitliche Ausdrucksform der statistisch gesicherten Massangaben vorgeschlagen.

Die statistisch bearbeiteten Angaben werden in der vorliegenden Arbeit als Mittelwerte mit zugehöriger Standardabweichung ($M \pm s$) dargestellt. Dazu werden die Variationsbreiten nochmals als $(M - 2s)$ bis $(M + 2s)$ angegeben. Die zweifache Standardabweichung deckt etwa 95% des gemessenen Materials. Diese Darstellung ist mit klassischer Angabenweise durchaus vergleichbar.

2. Diagnosen

Tolypothrix distorta Kützing wurde 1843 in «Phycologia generalis» [8], S. 228, beschrieben. Die Diagnose nach BORNET und FLAHAULT ([2], S. 119) lautet:

«Caespitosa-floccosa vel in stratum pulvinatum extensa, aeruginea vel fusciscente; filis 1–3 centimetr. longis, 10–15 μ crassis, repete pseudo-ramosis; pseudo-ramis erecto-

patentibus, flexuoso-curvatis; vaginis membranaceis tenuibus, passim ad basim ramorum inflatis, hyalinis, rarius luteo-fuscis; trichomatibus 9–12 μ crassis, interdum torulosis aerugineis; articulis diametro aequalibus vel dimidio brevioribus; heterocystis solitariis, rarius binis vel ternis (v. v.).

Hab. ad plantas et lapides affixa vel natans in stagnis et paludibus, necnon in rivulis tranquillibus... »

Tolypothrix penicillata Thuret wurde 1875 in «Essai de classification des Nostochinées» [10], S. 380, beschrieben. Die Diagnose in BORNET et FLAHAULT ([2], S. 123) lautet:

«Penicillato-caespitosa, saturate fuscescente; filis usque ad 2 centimetr. longis, 12–17 μ crassis, repete pseudo-ramosis; pseudo-ramis basi erectis flexuoso-curvatis, elongatis; vaginis firmis, membranaceis, junioribus hyalinis, aetate provecta fuscescentibus; trichomatibus circiter 10 μ crassis, cylindricis, aeruginosis; articulis 4–12 μ longis; heterocystis plerumque solitariis luteis (v. v.).

Hab. ad plantas, lapides et ligna in rivulis rapide fluentibus... »

LEMMERMANN ([9], S. 218) vereinigte die beiden Arten und unterordnete *T. penicillata* als var. *penicillata* (Thuret) Lemmermann der Art. *T. distorta*. Er übernimmt die Beschreibungen von den Diagnosen und fügt nur genauere Breitenangaben für die Trichome hinzu: 9–12 μ . Zusätzliche Bemerkungen LEMMERMANNs begründen sein Verfahren der Vereinigung von *T. penicillata* mit *T. distorta*:

«Die flutenden Büschel erreichen eine Länge von mehreren Zentimetern, die Ästchen bilden mit den Hauptfäden sehr spitze Winkel, sind dagegen bei den vorhergehenden Arten ziemlich sperrig. Da die Richtung der Ästchen zweifellos durch die Bewegung des Wassers bewirkt wird, die Alge im übrigen aber kaum von *T. distorta* zu unterscheiden ist, halte ich sie für eine blosse Standortsform, die wohl besser mit *T. distorta* zu vereinigen sein dürfte.»

Auf Seite 23 der gleichen Arbeit schreibt LEMMERMANN weiterhin:

«*Tolypothrix distorta* Kütz. bildet in stehenden Gewässern polsterförmige Rasen; befestigt man diese aber in geeigneter Weise (durch Einklemmen zwischen zwei Korkstücken, Festbinden mit breiten flachen Bändern!) in fließenden Gewässern, so entsteht nach und nach ein pinselförmiges, vielfach zerteiltes Lager mit mehr oder weniger dicht anliegenden Ästen.»

Aus diesen Bemerkungen geht hervor, dass LEMMERMANN [9] nur die Wuchsform der Lager und den Winkel zwischen den Ästen und Hauptfäden als das einzige Unterscheidungsmerkmal ansah und als ökologisch bedingt für die Unterscheidung zweier Arten ablehnt. Eine solche, schon von LEMMERMANN als Standortsform bezeichnete Abweichung dürfte, nach unserer Auffassung, nicht als Varietät, sondern bestenfalls als «status» bezeichnet werden. Wie wir jedoch später noch ausführlich zeigen werden, bestehen zwischen diesen Formen auch andere trennende Merkmale, die keineswegs durch die einfache Darstellung LEMMERMANNs erklärbar sind.

In der Beschreibung der *T. distorta* var. *penicillata* bei GEITLER [3] erscheinen die Massangaben mit breiteren Schwankungsmöglichkeiten (Fäden 8–17 μ , Trichome 4–13 μ breit), «kugelige Endzellen» und die «auf lange Strecken mit dem Hauptfaden verwachsene Scheinverzweigungen» als neu. Diese charakteristische Erscheinung, bei welcher die Scheiden in der Höhe der Verzweigungen zwei bis mehrere Trichome enthalten, ist durch die Erklärung LEMMERMANNs kaum noch zu begründen und nähern *Tolypothrix penicillata* einer als selbständige Gattung geführten Form: *Desmonema*

(= *Coleodesmium* Borzi) *wrangellii* (Ag.) Bornet et Flahault. (Die Bearbeitung dieser Form ist uns vorläufig aus Mangel an Vergleichsmaterial nicht möglich (vgl. [3], S. 798).)

3. Vergleichende Beobachtungen

3.1 Lager

a) *Tolypothrix distorta* bildet an submersen Steinen, Holzstücken und Pflanzenteilen dunkel- bis schmutziggrüne, weiche, flockige, ausgebreitete Lager im Seelitoral oder auch in kleinen Sturzbächen an den nackten Felsflanken.

b) Die Lager von *T. penicillata* bilden stets kleine, im Wasser frei pendelnde, bräunlicholiv- bis blaugrüne pinselförmige Büschel auf harter Unterlage, basal befestigt, in Wasserspiegelnähe, im Eulitoral von Seen oder in Bächen (Abbildung 1).

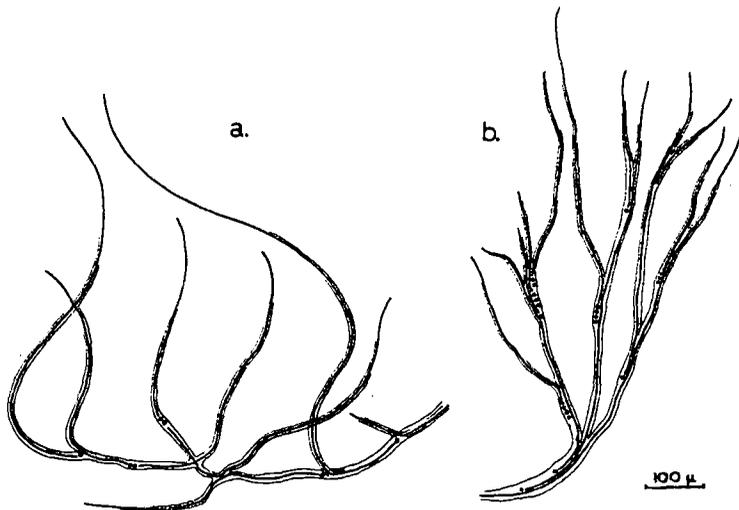


Abbildung 1

Habitusbilder von (a) *Tolypothrix distorta* und (b) *T. penicillata*, die Scheinverzweigungen und Anordnung der Heterocysten zeigend.

3.2 Fadenverzweigung

Die Mehrheit der Verzweigungen der Fäden bei beiden Arten gehört dem sogenannten *Tolypothrix*-typus der einseitigen Scheinverzweigungen an, die in der Regel aus einer einporigen, in der Wachstumsrichtung orientierten Heterocyste entspringen. In der Jugend weisen beide Arten unregelmässige Keimungszustände auf, wobei die Scheinverzweigungen sowohl einseitig als auch paarweise oder gehäuft auftreten, meistens ohne Heterocysten.

a) Die Scheinverzweigungen der ausgewachsenen Fäden von *T. distorta* sind schräg abstehend und verlassen den Hauptfaden gewissermassen unter einer starken Abknickung. Demzufolge tendiert die Wachstumsrichtung zu wechseln, wodurch ein netzartiges Geflecht entsteht.

b) Bei *T. penicillata* verlassen die Trichome nach der Scheinverzweigung nicht den Hauptfaden, sondern wachsen noch eine Weile mit ihm parallel in gemeinsamer Scheide. Die Äste verlassen den Hauptfaden unter kleinem Winkel, kaum divergierend. Demzufolge ist die Wachstumsrichtung aller Fäden einseitig, ein eindeutig polar differenziertes, pinselförmiges Büschel bildend.

a) Neben den normalen einseitigen *Tolypothrix*-artigen sind bei *T. distorta* häufig *Scytonema*-artige, paarweise angeordnete Scheinverzweigungen anzutreffen. Sie sind ebenso schräg abstehend wie die einseitigen, meistens gekreuzt, oder nebeneinander vorbei verlaufend, von einem Typus, den GEITLER für *Scytonema chiastum* beschrieb ([3], S. 750). Diese Art Scheinverzweigungen sind die Folge eines entgegengerichteten Trichomwachstums auf Grund paarweiser und entgegengesetzt angeordneter Interkalärheterocysten (vgl. unten: Beschreibung der Heterocysten). Dieses Wachstum in verschiedenen Richtungen verwischt weiterhin die einseitige, polarisierte gattungseigene Lagerwuchsform (Abbildung 1a).

b) Bei *T. penicillata* sind *Scytonema*-artige gekreuzte Scheinverzweigungen ausser in heterocystenlosen Jugendzuständen nicht vertreten. Ein erwachsener Faden ist hier ausschliesslich auf Grund basaler Heterocysten scheinverzweigt und bildet den Prototypus des einseitigen polarisierten Lagerbaues (Abbildung 1b).

3.3 Fadenbreite

Die Fadenbreite ist bei den Blaualgen, welche dicke Gallertscheiden bilden, ein sehr variables Merkmal. Sie ist einerseits von der Trichombreite und andererseits von der Scheidendicke abhängig.

a) Die Fäden von *T. distorta* enthalten ausschliesslich ein Trichom. Sie sind im Durchschnitt $13,1 \mu$ breit, wovon 72% auf das Trichom und 28% auf die Scheide entfallen ($n = 154$). Die beiden gemessenen Populationen aus dem Titisee und dem Lunzer Untersee weisen eine gleichmässige Verteilung der Masse auf und sind zusammen mit den Angaben der Mittelwerte, der Standardabweichung derselben und der Zahl der Messungen auf der Abbildung 2a dargestellt.

Population	Fundort	Fadenbreite
1	Titisee	8,8–16,7 μ (n = 113)
7	Lunzer Untersee	11,4–16,8 μ (n = 41)

b) Die Fäden von *T. penicillata* enthalten wegen der spezifischen Art der Scheinverzweigungen ein bis mehrere Trichome, die kürzere oder längere Strecken gemeinsam verlaufen können. Die Messungen an einem normal entwickelten Lager von *T. penicillata* ergaben folgende Verteilung der Fadenstrecken: 52% der gemessenen Fadenlänge enthalten nur 1 Trichom, 36% fallen auf die Fadenstrecken mit 2 Trichomen, 7% mit 3 und 5% mit 4 Trichomen in der Scheide. Diese Verhältnisse sind natürlich von Fund zu Fund verschieden, jedoch stellen sie gegenüber der Art *T. distorta* ein auffallendes Unterscheidungsmerkmal dar.

Ogleich in den statistischen Messungen nur die Fäden mit einem Trichom berücksichtigt wurden, beeinflussen die Übergänge in der Nähe der Verzweigungen das Verteilungsbild, so dass die Verteilungskurven manchmal asymmetrisch in der

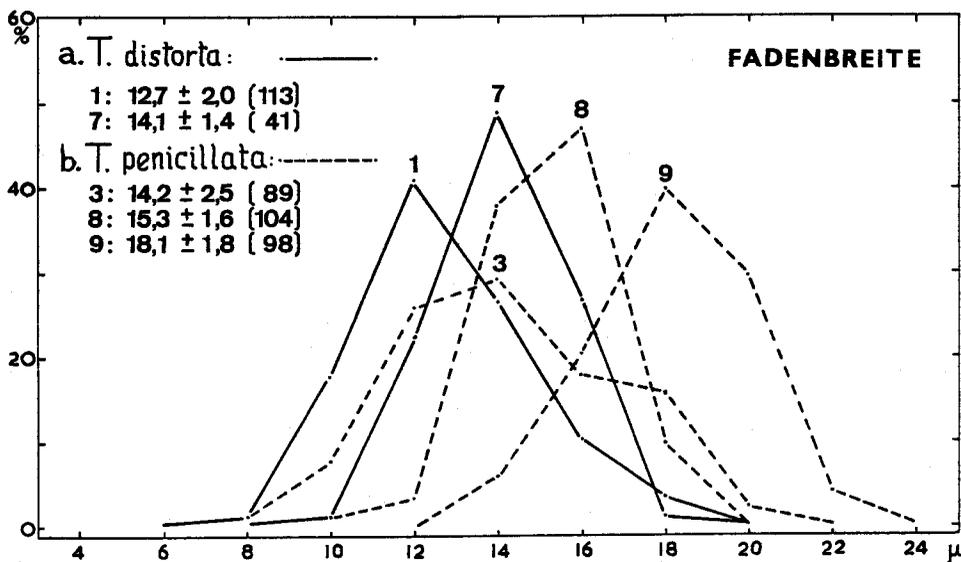


Abbildung 2

Verteilung der Fadenbreite von (a) *Tolypothrix distorta* und (b) *T. penicillata*; die Angaben der 5 verschiedenen Populationen sind als Mittelwerte (M) und Standardabweichungen (s) dargestellt. Die Zahl in Klammern ist die Zahl der Messungen (n) in %.

Richtung der grösseren Dimensionen ausgezogen erscheinen (Abbildung 2b; gestrichelt). Damit werden auch die Mittelwerte beeinflusst. Der Gesamtmittelwert beträgt $15,9 \mu$, wobei im Durchschnitt 64% auf das Trichom und 36% auf die Scheide entfallen ($n = 291$).

Population	Fundort	Fadenbreite
3	Titisee	9,3–19,1 μ (n = 89)
8	Lunzer Untersee	12,1–18,5 μ (n = 104)
9	Lunzer Mittersee	14,4–21,7 μ (n = 98)

3.4 Scheide

Die Scheiden der beiden Arten variieren in der Dicke, sind jedoch immer wesentlich dünner als die Trichome (vgl. [2]. S. 118). Bei den jungen Fäden und Zweigen sind sie ganz dünn und farblos. Bei den älteren werden sie dicker, geschichtet und an belichteten Stellen auch gelb bis hellbraun. Die Schichtung ist parallel, selten Andeutungen einer Divergenz aufweisend, die Innenschicht ist meistens intensiver gefärbt.

a) Die gemessene Durchschnittsdicke bei *T. distorta* beträgt $1,85 \mu$, es sind aber auch Einzelmessungen bis 4μ notiert.

b) Bei *T. penicillata* sind die Scheiden im Durchschnitt $2,84 \mu$ dick, die Einzelmessungen zeigen Scheidendicken bis zu 7μ .

3.5 Trichombreite

Die Trichombreite wird im allgemeinen als ein gutes, in der Systematik verwertbares Merkmal angesehen. In unserem Falle handelt es sich um 2 Formen, die in

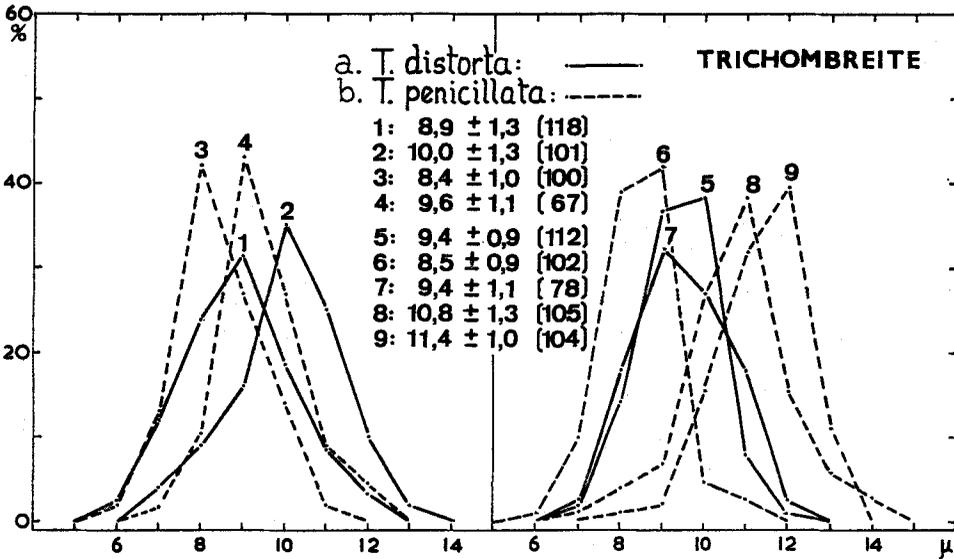


Abbildung 3

Verteilung der Trichombreite von (a) *Tolypothrix distorta* und (b) *T. penicillata* aus 9 verschiedenen Populationen. Die Fundorte der Populationen 1–9 sind in den Tabellen angegeben.

dieser Eigenschaft übereinstimmen. Die Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen einer Form sind nämlich grösser als die beiden verschiedenen Formen untereinander. Die Verteilungskurven einzelner Populationen mit den Angaben über die Mittelwerte und die Standardabweichung ($M \pm s$) sind in Abbildung 3 dargestellt. Wir bringen nun die vergleichenden Variationsbreiten.

a) *T. distorta* ist im Durchschnitt aller Messungen 9,40 μ breit ($n = 409$).

Population	Fundort	Fadenbreite
1	Titisee	6,3–11,6 μ ($n = 118$)
2	Titisee	7,4–12,6 μ ($n = 101$)
5	Feldsee	7,5–11,3 μ ($n = 112$)
7	Lunzer Untersee	7,1–11,6 μ ($n = 78$)

b) *T. penicillata* ist im Durchschnitt aller Messungen 10,23 μ breit ($n = 478$).

Population	Fundort	Fadenbreite
3	Titisee	6,4–10,5 μ ($n = 100$)
4	Titisee	7,4–11,8 μ ($n = 67$)
6	Feldsee	6,7–10,3 μ ($n = 102$)
8	Lunzer Untersee	8,2–13,4 μ ($n = 105$)
9	Lunzer Mittersee	9,3–13,4 μ ($n = 104$)

3.6 Zelllänge

Die Zelllänge ist ein sehr variables Merkmal, das vom ökologisch veränderlichen Teilungsrhythmus weitgehend abhängen kann. Die Nützlichkeit dieses Artmerkmals erscheint daher fraglich. Unsere statistischen Auswertungen veranschaulichen die

grössere Streuung seiner Werte. Da die Zelllänge naturgemäss eine Verdoppelung zwischen zwei Teilungen erfahren muss, soll man diese natürliche Spanne als Merkmal zu erfassen versuchen und von der Gesamtstreuung abziehen. Die Abweichung von der mittleren Wachstumsspanne beruht dann auf der Verlangsamung oder Beschleunigung des Teilungsrhythmus.

a) *T. distorta* (Population 1) zeigt folgenden Mittelwert ($M \pm s$): $6,32 \pm 2,14$ ($n=114$). Daraus ergibt sich dass ca. 95% des Materials zwischen $2,00-10,60 \mu$ (Grenzwerte bei doppelter Streuung) variiert. Ein grosser Teil davon, d. h. 68% des Gesamtmaterials, variiert zwischen $4,20-8,50 \mu$ (Grenzwerte bei einfacher Streuung), 2 Werten, die sich wie 1:2 verhalten und uns den durchschnittlichen Zellteilungsbereich verraten. Wir können sagen, dass die meisten Zellen nach der Teilung etwa $4,2 \mu$ lang sind und kurz vor der Teilung Werte von $8,4 \mu$ erreichen. Es ist verständlich, dass in Fällen einer starken Störung des Teilungsrhythmus diese Angaben nicht so leicht aus dem gesamten statistischen Bilde zu erhalten sind.

b) *T. penicillata*, auf die gleiche Weise bearbeitet, zeigt folgende Eigenschaften (Population 3): Mittelwert $4,8 \pm 1,33$ ($n = 101$). 95% decken die Spanne von $2,14$ bis $7,46 \mu$, 68% von $3,5-6,1 \mu$. Bei durchschnittlicher Geschwindigkeit vollzieht sich die Teilung zwischen 3 und 6μ Zelllänge; bei Beschleunigung der Teilung zwischen 2 und 4μ , bei Verlangsamung zwischen 4 und 8μ .

Bei den Messungen der Trichombreiten sind nur die normalen Trichomzellen etwa in den mittleren Teilen der Trichome berücksichtigt worden. Die Zellen an den Trichomenden zeigen gewisse Abweichungen, die wir gesondert feststellen wollten.

Tabelle 1

Population	Fundort	Breite der Endzellen in μ	Länge der Endzellen in μ	Formindex (Länge/Breite) $\times 100$
a) <i>Tolypothrix distorta</i>				
2	Titisee	6,4-17,2 (58)	5,0-11,2 (58)	43-91 (57)
5	Feldsee	8,8-13,2 (55)	5,6-10,4 (55)	53-95 (55)
7	Lunzer Untersee	9,6-13,8 (44)	6,4-11,4 (44)	63-91 (44)
b) <i>Tolypothrix penicillata</i>				
4	Titisee	5,9-11,5 (53)	5,5-13,5 (53)	62-158 (53)
8	Lunzer Untersee	8,5-13,0* (27)	7,0-11,0* (27)	60-100* (27)
9	Lunzer Mittersee	8,6-13,6 (63)	6,8-14,2 (63)	42-136 (64)

3.7 Endzelle

Die besondere Ausbildung der Endzellen erwähnt GEITLER in der Beschreibung der Gattung: «Die Scheitelzelle ist häufig auffallend gross und kuppenförmig vorgewölbt» ([3], S. 710), und weiter bei der Beschreibung von *T. penicillata* (*T. distorta* var. *penicillata*, l. c. S. 720): «Endzellen fast kugelig». An die Verwendung dieser Eigenschaft in der Systematik hat man bisher jedoch nicht gedacht. Soweit aus unseren Messungen hervorgeht, ist diesbezüglich ein signifikanter Unterschied festzustellen.

a) Die Endzelle bei *T. distorta* ist meistens grösser als die Trichomzellen, sehr turgeszent und oft blasenartig aufgetrieben, sowie im Durchschnitt breiter als die Trichomzellen. Der Zellinhalt ist homogen, ohne Körnchen, welche in den Trichom-

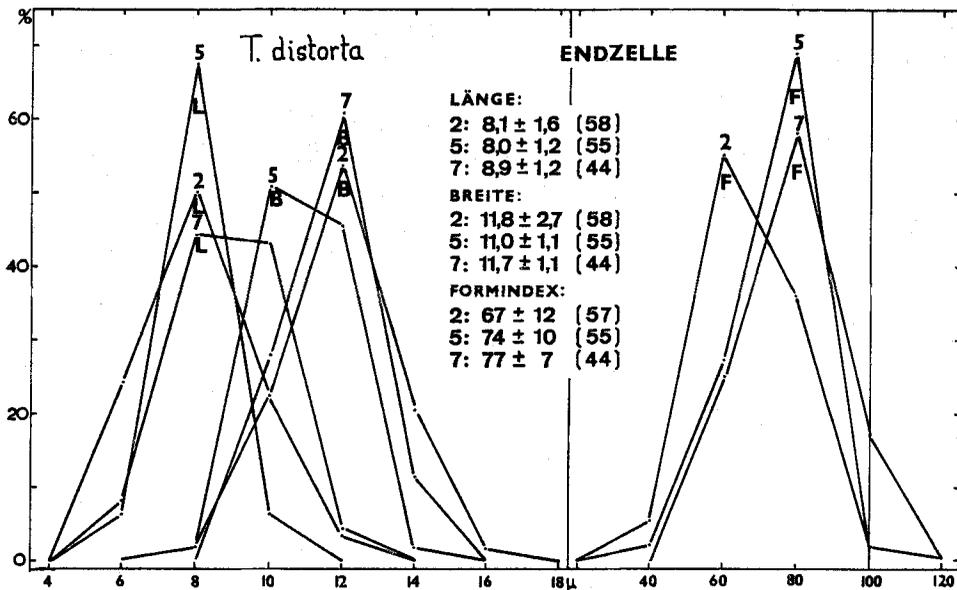


Abbildung 4

Verteilung der Masse der Endzellen von *Tolypothrix distorta*, und zwar der Länge (L), der Breite (B) und des Formindex (F). Der Formindex ist als $100 L/B$ dargestellt, wobei der Wert von 100 die isodiametrischen Zellen betrifft.

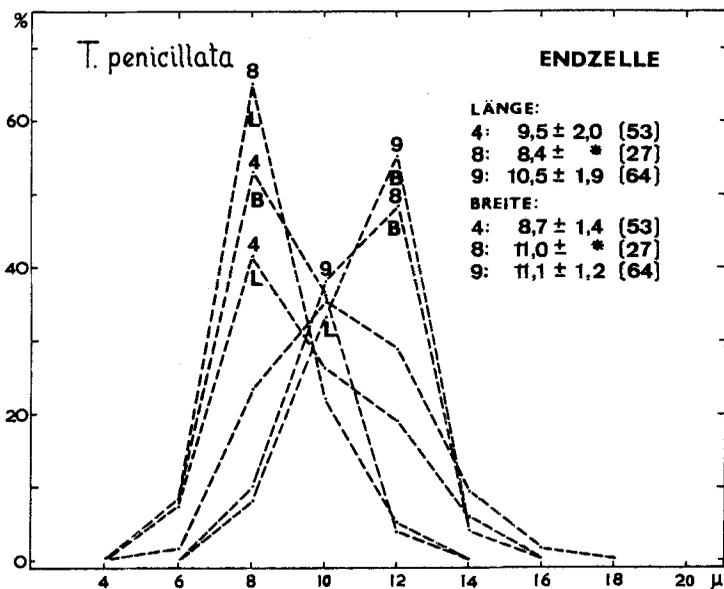


Abbildung 5

Verteilung der Länge und Breite der Endzellen von *Tolypothrix penicillata*. Die Angaben mit Sternchen liessen wegen zu kleiner Zahl der Messungen keine Berechnung der Standardabweichung zu.

zellen oft sehr reichlich sind, und heller, blassgelblich pigmentiert. Eine Zersetzung und Vakuolisierung findet am schnellsten in den Endzellen statt. Alle Endzellen sind kürzer als breit. Die Verteilung der Breiten und Längen sowie der Formindex ($[\text{Länge}/\text{Breite}] \times 100$) mit den Angaben über die Mittelwerte und die Streuung sind in Abbildung 4 dargestellt. Die Variationsbreiten dieser Masse sind in Tabelle 1 angeführt. Das Diagramm in Abbildung 7a zeigt das Verhältnis zwischen den Trichomzellen in der Fadenmitte (*T*), der vorletzten Trichomzelle vor der Endzelle (*V*) und der Endzelle (*E*). Es zeigt sich ein signifikanter Unterschied, wobei die Breite der vorletzten Zelle im Durchschnitt um 11% zunimmt, die der Endzelle um weitere 7% zu der vorletzten bzw. 19% gegenüber der Durchschnittsbreite der Trichomzellen.

b) *T. penicillata* hat ebenfalls grössere Endzellen, die sich von den folgenden Trichomzellen nicht so krass absetzen. Das ganze Trichomende wird allmählich blasser gelblich, und die Zahl der Granula im Protoplast reduziert sich graduell dem Trichomende zu. Einer rascheren Zersetzung und Vakuolisierung sind mehrere Zellen am Trichomende ausgesetzt. Die ausgewachsenen Endzellen sind oft länger als breit, bis 1,8mal so lang wie breit. Die Höchstwerte sammeln sich jedoch um die isodiametrische, also kugelige Form. Die Angaben sind in den Abbildungen 5 und 6, in Tabelle 1 sowie in Tafel I dargestellt.

Die Endzelle ist nicht breiter als die folgenden Trichomzellen. Die Messungen in Abbildung 7b dargestellt zeigen, dass sie eher durchschnittlich um $0,3 \mu$ schmaler ist; der Unterschied ist jedoch nicht signifikant.

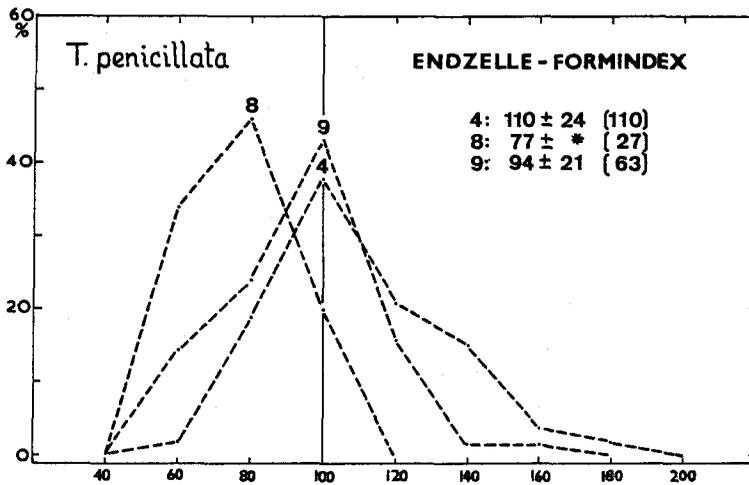
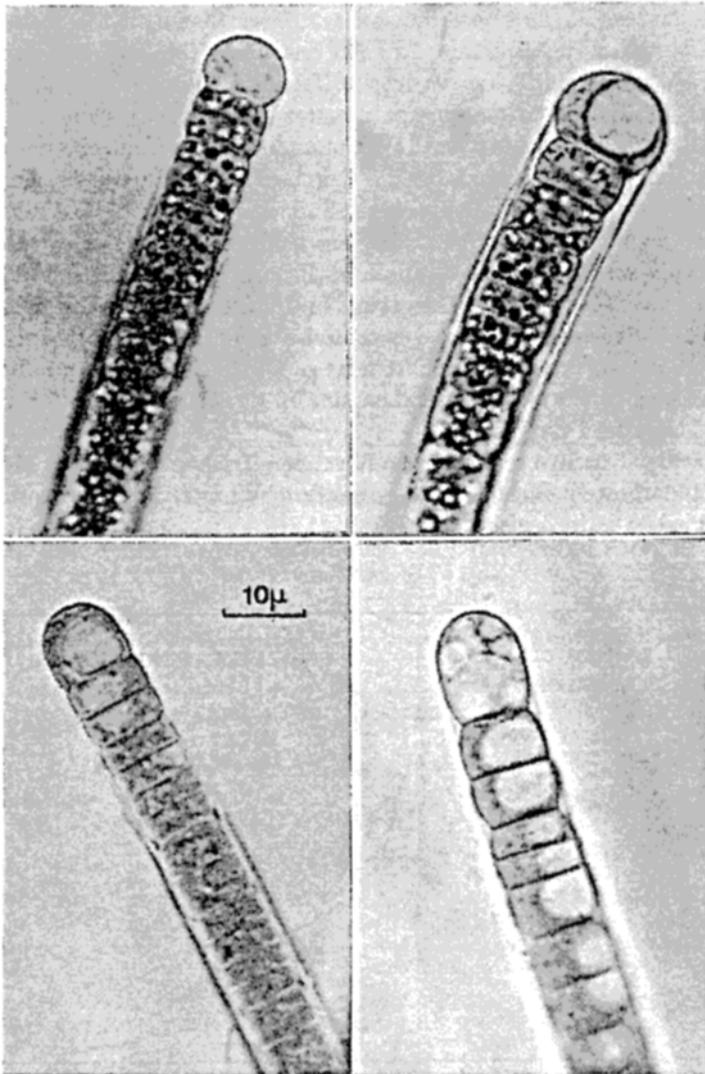


Abbildung 6

Verteilung der Formindexe ($100 L/B$) von *Tolypothrix penicillata*.

3.8 Heterocysten

Die Form der Heterocysten und ihre Grösse variieren bei den beiden Arten sehr stark und zeigen keine Eigenschaft, auf Grund welcher wir die beiden Arten unterscheiden könnten. Sie sind kürzer oder länger als breit, sowie kugelig, halbkugelig,



Tafel I

Trichomenenden von *Tolypothrix distorta* (oben) und *T. penicillata* (unten).

herzförmig, nierenförmig, ellipsoidisch oder zylindrisch. Es wurden bei den beiden Arten nur einporige Heterocysten (das heisst solche, die nur an einer Seite einen Tüpfelkanal ausbilden) beobachtet. Die Angaben sind in Tabelle 2 dargestellt.

Tabelle 2

Population	Fundort	Breite der Heterocysten in μ	Länge der Heterocysten in μ	Formindex (Länge/Breite) $\times 100$
a) <i>Tolypothrix distorta</i>				
2	Titisee	8,9–16,5 (70)	6,9–15,7 (70)	53–127 (69)
	bzw.	$12,7 \pm 1,9$	$11,3 \pm 2,2$	90 ± 19
5	Titisee	7,2–13,2 (54)	7,3–16,5 (54)	91–143 (54)
	bzw.	$10,2 \pm 1,5$	$11,9 \pm 2,3$	117 ± 26
b) <i>Tolypothrix penicillata</i>				
4	Titisee	8,6–14,6 (51)	6,7–14,7 (51)	74–116 (53)
	bzw.	$11,6 \pm 1,5$	$10,7 \pm 2,0$	95 ± 21
6	Feldsee	6,0–13,2 (64)	5,9–17,5 (64)	41–209 (63)
	bzw.	$9,6 \pm 1,8$	$11,7 \pm 2,9$	125 ± 42

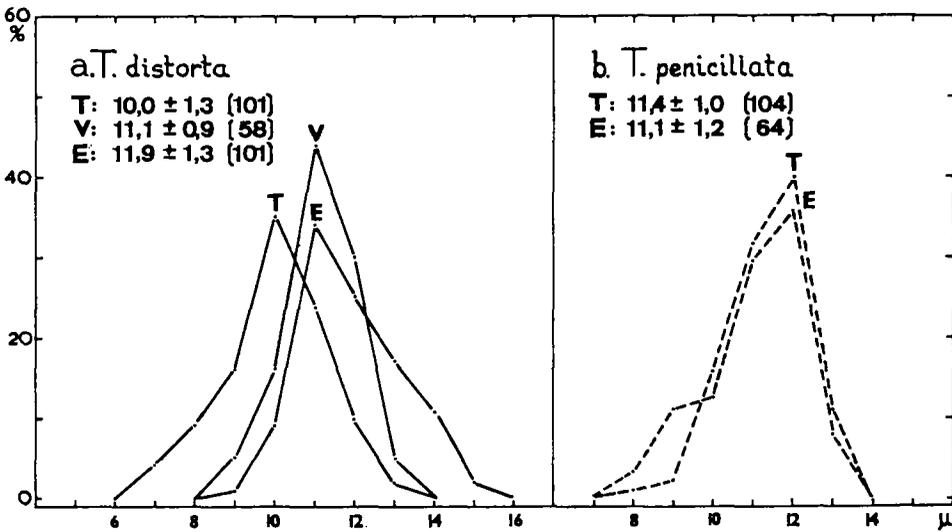


Abbildung 7

Verteilung der Endzellenbreite (E), Vorendzellenbreite (V) und der Trichombreite (T) von (a) *Tolypothrix distorta*, sowie der Endzellenbreite und Trichombreite von (b) *T. penicillata*.

3.9 Anordnung der Heterocysten

Die Ausbildung und die Zahl der Heterocysten kann sehr variieren, unter Umständen auch vollkommen ausbleiben und ist anscheinend von noch unbekanntem ökologischen Bedingungen abhängig. Die Anordnung der Heterocysten jedoch, wenn sie einmal vorhanden sind, erscheint charakteristisch und bei den beiden verglichenen Arten spezifisch verschieden.

Das Vorkommen der Heterocysten ist regelmässig mit dem Auftreten der Scheinverzweigungen verbunden. Die weitaus häufigste ist die Lage einer einporigen Hetero-

cyste an der Basis einer typisch einseitigen gattungseigenen Scheinverzweigung. Diese dominiert in unseren beiden Arten (von 49–84% der Gesamtzahl).

a) Das Vorkommen doppelter basaler Heterocysten ist bei *T. distorta* eine äusserst seltene Ausnahme. Serien von drei und mehr Heterocysten sind nie gefunden worden. Das Auftreten einzelner interkalärer Heterocysten ist selten, aber in jeder Population zu finden (0,8–3,4%; Abbildung 8a, Spalte 8). Viel häufiger sind dagegen die paarweise angeordneten Interkalarheterocysten mit gegenseitig abgekehrten Poren (5,9 bis 17,2%; Abbildung 8a, Spalte 9). Die merkwürdige Orientierung der Heterocysten verursacht ein entgegengesetztes Wachstum der Trichome, das bald mit der normalen Wachstumsrichtung kollidiert und eine doppelte, meist x-gekrenzte oder aneinander vorbeiverlaufende *Scytonema*-artige Scheinverzweigung zur Folge hat. Die Korrelation zwischen der Verdoppelung der interkalären Heterocysten und der doppelten Schein-

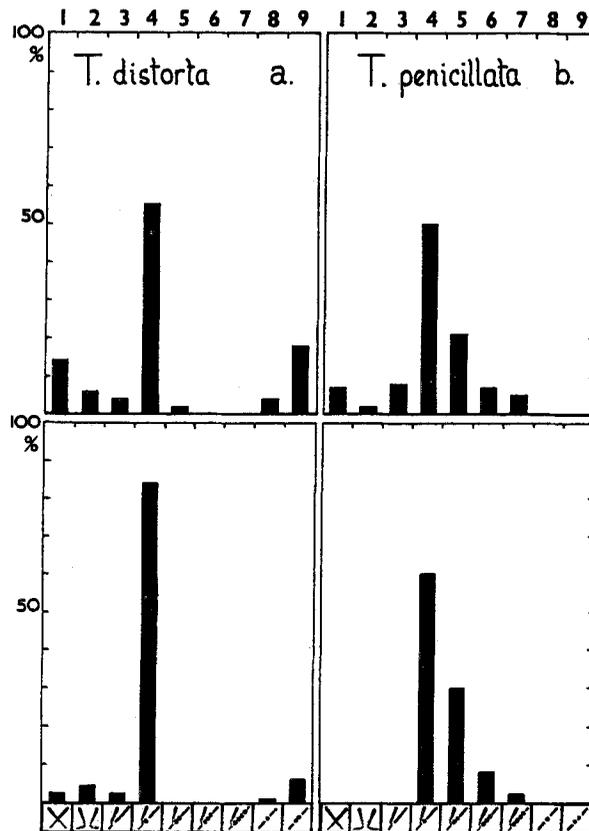


Abbildung 8

Verteilung der verschiedenartig angeordneten Heterocysten und Scheinverzweigungen von (a) *Tolypothrix distorta* und (b) *T. penicillata*: 1. x-gekrenzte heterocystenlose Scheinverzweigungen, 2. *Scytonema*-artige heterocystenlose Scheinverzweigungen, 3. *Tolypothrix*-artige heterocystenlose Scheinverzweigungen, 4. *Tolypothrix*-artige Scheinverzweigungen mit einer basalen Heterocyste, 5. mit 2 basalen Heterocysten, 6. mit 3 basalen Heterocysten, 7. mit 4 basalen Heterocysten, 8. einzelne Interkalarheterocysten, 9. paarweise angeordnete Interkalarheterocysten.

verzweigungen ist bei *T. distorta* beinahe 100%. Die heterocystenlosen Scheinverzweigungen kommen in jugendlichen Zuständen häufiger vor (Abbildung 8a, Spalten 1–3).

b) Neben den normalen einzelnen Basalheterocysten sind bei *T. penicillata* die Serien von 2, 3 und 4 Heterocysten eine Normalerscheinung, (doppelte: 21–30%, dreifache: 6,8–8%, vierfache: 2,5–5,3% der Gesamtzahl. Abbildung 8b, Spalten 5–7). Weder einzelne noch doppelte Interkalarheterocysten wurden bei dieser Art je beobachtet. Die graphische Darstellung der Heterocystenverteilung ist in Abbildung 8b zu vergleichen.

4. Schlussfolgerungen

Tolyptothrix distorta und *Tolyptothrix penicillata* zeigen eine grosse Ähnlichkeit oder sogar Übereinstimmung in der Faden- und Trichombreite, sowie in der Form und Grösse der Heterocysten. Die Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen einer Art sind oft grösser als zwischen den beiden Arten. Wegen der grossen Streuung der Werte ist auch kein auffallender Unterschied in der Scheidendicke festzustellen.

Neben diesen guten Übereinstimmungen weisen die beiden Vertreter *Tolyptothrix* bedeutende und statistisch gesicherte Unterschiede auf, die als artspezifisch zu betrachten sind. Sie betreffen: 1. die Form der Endzelle, 2. das Verhältnis von Länge und Breite der Endzelle zu derjenigen der Trichomzellen, 3. die Anordnung und Orientierung der Heterocysten. Die Orientierung der Heterocysten bedingt 4. die Wachstumsrichtung der Trichome und Art der Scheinverzweigungen. Diese wird 5. auch durch ein unterschiedliches Verhältnis der Trichomzahl pro Gallertscheide geprägt. Als Folge dieser Eigenschaften erscheint 6. die Lagerform verschiedenen.

Aus unseren Beobachtungen und statistischen Messungen geht hervor, dass die genannten Unterschiede in bezug auf die bearbeiteten Populationen aus den Schwarzwälder Seen Titisee und Feldsee und den Alpenrandseen Lunzer Untersee und Lunzer Mittersee als signifikant anzusehen sind. Sie können keinesfalls durch den Einfluss der Wasserbewegung erklärt werden, womit die Lemmermannsche Artenvereinigung ihre Begründung verliert. Die statistisch gesicherten Unterschiede in der Trichombreite von verschiedenen Populationen einer Art (insbesondere *T. penicillata*) finden vorläufig noch keine befriedigende Erklärung. Nach den bisherigen Erfahrungen mit anderen Blaualgentaxa könnte es sich sowohl um eine ökologische, durch unterschiedliche Nährstoffzufuhr bedingte (vgl. [5]), als auch um eine genetisch fixierte Erscheinung im Sinne einer Differenzierung in Mikrotaxa (vgl. [4]) handeln. Auf jeden Fall beziehen sich solche Unterschiede auf eine subspezifische Differenzierung. Schwerwiegender sind die genannten Unterschiede zwischen den beiden Arten.

Da uns nach obigen Erwägungen eine Vereinigung der bearbeiteten Arten als ungenügend begründet erscheint, die Unterscheidungsmerkmale dagegen eindeutig und statistisch gesichert sind, schlagen wir vor, die Arten *Tolyptothrix distorta* Kützing und *Tolyptothrix penicillata* Thuret wieder als selbständige Arten zu führen, wie das bei den ursprünglichen Beschreibungen [8, 10] und in BORNET und FLAHAULTS «Later starting point»-Buch [2] schon der Fall ist.

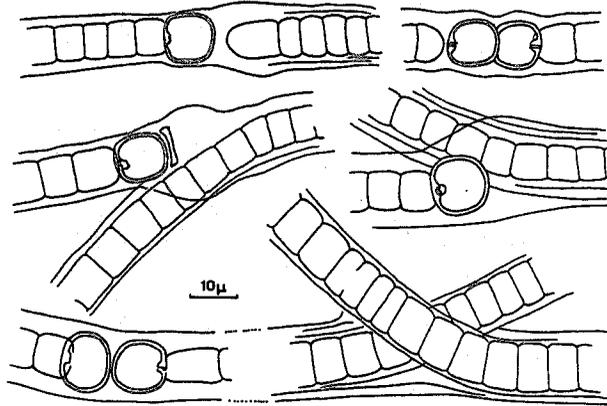


Abbildung 9
Tolypothrix distorta: verschiedene Fadenabschnitte.

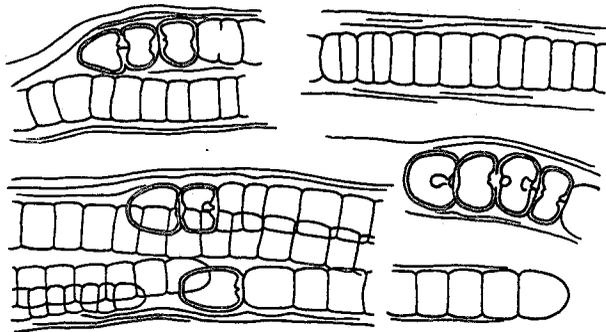


Abbildung 10
Tolypothrix penicillata: verschiedene Fadenabschnitte. (Maßstab s. Abb. 9)

5. Zusammenfassung

1. *Tolypothrix distorta* Kützing und *T. penicillata* Thuret wurden ursprünglich als selbstständige Arten beschrieben, von LEMMERMANN jedoch unter dem Namen *T. distorta* var. *penicillata* (Thur.) Lemm. vereinigt. Dieses Verfahren, das später von der Mehrheit der Autoren übernommen wurde, beruht auf der Annahme, dass der einzige Unterschied zwischen den 2 Arten in der Lagerform liegt, und diese sei ökologisch bedingt. Demnach wäre *T. penicillata* bloss eine Standortsform von *T. distorta*.

2. Die Verfasser führten vergleichende Beobachtungen und statistisch gesicherte Messungen an den Materialien von beiden Arten aus dem Titisee und Feldsee im Hochschwarzwald, sowie Lunzer Untersee und Lunzer Mittersee im österreichischen Vorarlpengebiet durch.

3. Eine Übereinstimmung, oder wenigstens keinen signifikanten Unterschied, zeigt eine Reihe von Merkmalen angegeben als Durchschnitt aller Messungen von *T. distorta* zu *T. penicillata*: 1. Fadenbreite = 13,1 zu 15,9 μ . 2. Trichombreite = 9,4 zu 10,2 μ . 3. Heterocystengrösse und -form, Länge \times Breite = 11,5 \times 11,6 zu 11,3 \times 10,5 μ , Formindex 100 L/B = 102 zu 111. Die Durchschnittswerte der Einzelpopulationen und die Streuungen sind im Text nachzuschlagen.

4. Gute Unterscheidungsmerkmale, charakterisiert durch signifikante Unterschiede, sind: 1. Grösse und Form der Endzellen; Länge \times Breite von *T. distorta* zu *T. penicillata* = 8,3 \times 11,5 zu 9,7 \times 10,2 μ , Formindex 100 L/B = 72 zu 100. 2. Das Verhältnis der Endzelle zu den Trichomzellen 100 E/T = 118 zu 90. 3. Anordnung und Orientierung der Heterocysten; paarweise angeordnete und entgegengesetzt orientierte Interkalarheterocysten kommen ausschliesslich bei *T. distorta*, serienmässig angeordnete Basalheterocysten ausschliesslich bei *T. penicillata* vor. 4. Scheinverzweigungen; gegensätzliche Wachstumsrichtung und demzufolge doppelte, gekreuzte Scheinverzweigungen kommen ausschliesslich bei *T. distorta*, anliegende pinselförmige Scheinverzweigungen mit mehreren Trichomen in gemeinsamer Scheide ausschliesslich bei *T. penicillata* vor. 5. Das Lager ist bei *T. distorta* ausgebreitet, bei *T. penicillata* einseitig büschelförmig.

5. Auf Grund dieser Erwägungen erscheint eine Vereinigung der Arten *T. distorta* und *T. penicillata* als unbegründet, eine Unterscheidung der beiden Arten dagegen als selbstverständlich und praktisch. Es wird daher vorgeschlagen, die *Tolypothrix distorta* Kützing und *T. penicillata* Thuret weiterhin als selbständige Arten nach ihren ursprünglichen Beschreibungen zu führen.

SUMMARY

1. *Tolypothrix distorta* KÜTZING and *T. penicillata* THURET (Cyanophyta) have been originally described as two distinct species. LEMMERMANN in 1910 fused them and introduced for the later the name *T. distorta* var. *penicillata* (Thur.) Lemm. This solution, accepted later by the majority of algologists, based on the supposition, that the only difference between the 2 types is in the form of thallus as a consequence of different ecological influences. In this case *T. penicillata* should be considered an ecoform or state of the typical *T. distorta*.

2. The authors of the present paper compared statistically the morphometric data of both forms collected in the lakes Titi and Feldsee in the Black Forest (Schwarzwald, Germany - the geological formation consists of silicates) and in the lakes Untersee and Mittersee of Lunz (Alpes, Austria - on carbonates).

3. The species compared show certain conformity or at least no significant differences in a number of characteristics: 1. Breadth of the filaments. Average values of *T. distorta* and *T. penicillata* are 13.1 and 15.9 μ respectively. 2. Breadth of the Trichoms, 9.4 and 10.2 μ . 3. Size and form of the heterocysts, length \times breadth = 11.5 \times 11.6 μ and 11.3 \times 10.5 μ , form index 100 L/B = 102 and 111. The deviations of these average values widely overlap, as shown in the tables in text.

4. Statistically significant differences, which clearly separate the two species, have been found in following characteristics: 1. Size and form of the end cells. Length \times breadth = 8.3 \times 11.5 μ in *T. distorta* and 9.7 \times 10.2 μ in *T. penicillata* respectively. Form index 100 L/B = 72 and 100. 2. The ratio of the end cell towards the ordinary trichom cells 100 E/T = 118 resp. 90. 3. Arrangement and orientation of the heterocysts: Paired opposite turned intercalary heterocysts occur exclusively in *T. distorta*. Series of more than 2 basal heterocysts exist exclusively in *T. penicillata*. 4. Due to the reversed orientation of the intercalary

heterocyst pairs in *T. distorta* the growth in the opposite direction of the trichoms and often crossed false branchings may occur. *T. penicillata* on the contrary shows close packed one direction branchings, with the branchlets remaining frequently parallel, inside of a common sheath. 5. The general appearance of the whole thallus is consequently different, being spread in a 'felt-like' manner in *T. distorta* and attached at the base and penicillated in *T. penicillata*.

5. Significant differences between the two forms compared, cannot be explained only by different ecological influences. Their fusion as demonstrated by LEMMERMANN was insufficiently founded, and it may be suggested, that they should be separately treated on the species level, as *Tolypothrix distorta* Kützing and *T. penicillata* Thuret according to their original descriptions.

LITERATURVERZEICHNIS

- [1] BHARADWAJA, Y., *False Branching and Sheath-Structure in the Myxophyceae, with Special Reference to the Scytonemataceae*, Arch. Protistenk. 81, 243-283 (1933).
- [2] BORNET, E., et FLAHAULT, C., *Révision des Nostocacées hétérocystées*, Anns Sci. nat. Bot. 5, 51-129 (1886-188).
- [3] GEITLER, L., *Cyanophyceae, Rabenhorst's Kryptogamenflora* Bd. 14, S. 1-1196 (1932) S. 580.
- [4] GOLUBIĆ, S., *Zur Revision der Gattung Gloeocapsa Kützing (Cyanophyta)*, Schweiz. Z. Hydrol. 27, 218-232 (1965).
- [5] GOLUBIĆ, S., und SCHWABE, G. H., *Zur taxonomischen und ökologischen Bedeutung linearer Zellmasse bei den Cyanophyten*, Öst. bot. Z. 112, 311-330 (1965).
- [6] IAC. (Internationale Arbeitsgemeinschaft für Cyanophytenforschung) *Bericht des III. Symposiums 1963*, Schweiz. Z. Hydrol. 26, 147-164 (1964).
- [7] KANN, E., *Die häufigsten Cyanophyceen der Litoralzone in Seen mit verschiedenem Kalkgehalt*, Schweiz. Z. Hydrol. 23, 215-222 (1961).
- [8] KÜTZING, F. T., *Phycologia Generalis*, S. 1-458 (F.A. Brockhaus, Leipzig 1843).
- [9] LEMMERMANN, O., *Algen I, Kryptogamenflora der Mark Brandenburg* (Leipzig., 1910).
- [10] THURET, G., *Essai de classification des Nostochinées*, Anns Sci. nat. Bot. 6, Fasc. 1, 372-382 (1875).

Autoren-Adressen:

Dr. ST. GOLUBIĆ, Yale University, Dep. of Biology, OML, New Haven, Conn. 06520, USA.
 Dr. EDITH KANN, Wittgensteinstrasse 42, 1130 Wien XIII.