

ANGELA DOEGE

Dr. Angela Doege, Zum Pinzigberg 2, D-01665 Triebischtal  
angela@pinzigberg.de

## Zum Vorkommen von *Chara denudata* A. Br. 1847 in Sachsen und zur morphologischen Abgrenzbarkeit einiger unvollständig berindeter Formen der Gattung *Chara*

### Joop van Raam zum Gedenken

Für die Characeenfreunde in Europa war Joop van Raam so etwas wie die „letzte Instanz“- seine Meinung war der vorläufige Schlusspunkt z.T. kontrovers geführter Diskussionen. Darin spiegelt sich die Akzeptanz seines gebündelten Wissens und seiner großen Erfahrung mit der Artengruppe der Characeen wieder. Joop hatte diese Autorität, ohne jemals autoritär zu wirken. Die auch in dieser Arbeit genutzte Annotated Bibliography of the Characeae (v. Raam 2004-2008) bündelt all sein Wissen. Sie ist sicher nicht vollendet – aber es wäre sehr wichtig, diese Arbeit in Joop van Raams Sinne weiter zu führen.

### Abstract

The variance of cortication of *Chara contraria*, *Chara vulgaris* and *Chara globularis/virgata* is studied for herbarium specimens. It is substantiated why the recent findings of non-corticated or incomplete corticated, sterile forms of *Chara contraria* in Saxony cannot be classified as *Chara denudata*. The results and the taxonomic status of non- or incomplete corticated species are discussed in the context of past and recent literature. Suggestions are given to understand the reasons of the reduction of the cortex in the genus *Chara*.

### Zusammenfassung

Es wird die Varianz der Berindungsverhältnisse von *Chara vulgaris*, *Chara contraria* und *Chara globularis/virgata* anhand von Herbarmaterial untersucht. Teil- bis fast unberindete, überwiegend sterile Formen von *Chara contraria* aus aktuellen Aufsammlungen in Sachsen werden in die Varianzbreite der Art eingeordnet; ein Vorkommen von *Ch. denudata* für das Bundesland wurde bisher verneint. Die taxonomische Einordnung teil- und unberindeter Formen der Gattung *Chara* wird im historischen Kontext diskutiert und nach Ursachen für die Reduktion der Berindung gefragt.

**Key words:** Cortication, Variance, Characeae, *Chara denudata*, *Chara contraria*, Saxony

## Problemstellung

Die taxonomische Einordnung von teil- bzw. unberindeten Formen einer Reihe von Arten der Gattung *Chara* bereitet seit ihrer Beschreibung Schwierigkeiten und führt z.B. zu Diskussionen bei der Erstellung von Check- oder Roten Listen.

Während einige weitgehend als Arten akzeptiert sind (*Chara braunii*, *Chara baueri*), werden andere als Varietäten oder Formen zu etablierten Arten gestellt. So führt die noch immer gültige Rote Liste der Characeen Deutschlands (Schmidt et al. 1996) *Chara gymnophylla* und *Chara kokeilii* als Arten auf, während *Chara imperfecta* und *Chara denudata* für Deutschland fehlen. Einen neueren Sachstand enthält die Checkliste der Characeen Deutschlands (Blümel & Raabe 2004): ein Vorkommen von *Ch. gymnophylla* und *Ch. kokeilii* wird für Deutschland verneint, ohne jedoch die Arten in Frage zu stellen (was nicht Anliegen der Veröffentlichung war). Krause (1997) akzeptiert den Artstatus aller teil- bzw. unberindeten Formen einschließlich der in Deutschland fehlenden *Ch. imperfecta*. Wood & Imahori (1965) weisen *Ch. gymnophylla*, *Ch. denudata* und *Ch. imperfecta* einen Varietätsrang unter *Ch. vulgaris* (*Ch. contraria* nicht als selbständige Art akzeptiert, zu *Ch. vulgaris* gestellt) und *Ch. kokeilii* einen Varietätsrang unter *Ch. globularis* zu, was ihrem strittigen Gesamtkonzept sehr weit gefasster Makrospezies entspricht. *Ch. braunii* und *Ch. baueri* genießen Artrang im akzeptierten Subgenus *Charopsis*.

Der wesentliche Beitrag zur Klärung dieses Problems muß durch genetische Untersuchungen geliefert werden. Andererseits stellt sich auch die Frage, welchen Anteil die phänotypische Varianz an der Entwicklung solcher Formen hat – schließlich müssen Geländeaufsammlungen zunächst nach morphologischen Merkmalen Arten zugeordnet werden. Offen sind auch eine Reihe diffiziler nomenklatorischer Fragen, die aber nicht Gegenstand der vorliegenden Arbeit sind. Diese Probleme sollten geklärt sein, bevor taxonomische Konsequenzen aus genetischen Untersuchungen gezogen werden.

Anlaß für die hier zusammengestellten Überlegungen war die konkrete Frage, ob nach mehrmaligen Funden von fast unberindeten *Chara contraria* in Sachsen *Chara denudata* für das Bundesland als Art geführt werden soll oder nicht. Das führt zwangsläufig zur Frage der Akzeptanz von *Ch. denudata* als Art.

Deshalb werden folgende Teilaspekte des Gesamtproblems betrachtet:

1. Wie können – vorläufig – Funde teil- bzw. unberindeter Formen in Sachsen eingeordnet werden?
2. Wie groß ist die morphologische Variation der Arten in Bezug auf die Berindungsverhältnisse?
3. Wie sah die historische – also ausschließlich phänotypisch begründete - Artabgrenzung dieser Formen aus?
4. Welche Erklärungsansätze gibt es für die Reduktion der Berindung in der Gattung *Chara*?

Die aktuell aufgefundenen teil- bzw. unberindeten Formen stammen aus Probenahmen, die sowohl durch Tauch- als auch Übersichtskartierungen im Rahmen der Untersuchungen sächsischer Standgewässer für die WRRL durch die Betriebsgesellschaft für Umwelt und Landwirtschaft im Auftrag des Landesamtes für

Umwelt, Landwirtschaft und Geologie des Freistaates Sachsen als auch durch Erhebungen zur Verbreitung der Characeen in Sachsen gewonnen wurden.

Es erfolgte ein Literaturstudium der wichtigsten historischen Quellen unter Nutzung der Annotated Bibliography of the Characeae (v. Raam 2004-2008). Die morphologische Varianz der Berindungsverhältnisse der betroffenen Arten wurde zunächst an Hand von Herbarmaterial in GLM, DD und des Privatherbars der Autorin untersucht.

## Ausgangssituation

Eine starke phänotypische Varianz kann geradezu als zentrales Charakteristikum der Gattung *Chara* bezeichnet werden. Es ist daher problematisch, diakritische Merkmale zu definieren, die die geforderte Konstanz – im besten Fall artspezifisch genotypisch fixiert – aufweisen. Letztlich beruhen dichotome Bestimmungsschlüssel auf wenigen, mehr oder weniger konstant gesetzten Merkmalen, zu denen für die Gattung *Chara* auch die Reduktion der Berindung an Spross und Blättern gehört (Tab.1).

**Tab. 1.** Übersicht über die „konstanten“ Merkmale in der Taxonomie der Gattung *Chara*

Merkmals	Ausprägung	Varianz*	↓
Geschlechtsverhältnisse	monözisch, diözisch	überwiegend konstant	
Anzahl der Stacheln pro Inserationspunkt	einzel, zu mehreren	überwiegend konstant	
Anzahl der Rindenröhrchen im Verhältnis zur Anzahl der Blätter	haplo-, diplo-, triplostich	Übergänge möglich	
Lage der Mittelreihen und damit der Stacheln	aula-, tylacanth	isostiche Formen	
Reduktion der Rinde	teil- bis unberindet	groß: alle Übergänge möglich	

\* Es wird der Begriffsabgrenzung Varianz – Variabilität von Kaplan 2002 gefolgt.

Für alle diese Merkmalskomplexe sind Übergangsformen bekannt.

- Die Geschlechtsverhältnisse erscheinen noch am konstantesten. Migula (1897) führt jedoch mit *Chara Rabenhorstii* eine Übergangsform innerhalb des Formenkreises von *Chara vulgaris* mit beginnender Diözie auf.
- Die Anzahl der Stacheln je Inserationspunkt erscheint ebenfalls relativ konstant: selbst bei überwiegendem Vorkommen einzelner Stacheln sind stets einige Stachel“bündel“ bei mehrstacheligen Arten ausgebildet.
- Die Anzahl der Rindenröhrchen in Bezug auf die Anzahl der Blätter weist dagegen eine stärkere Varianz auf: insbesondere triplostiche Abschnitte bei diplostichen Arten entstehen, wenn sich die auf – und abwärts wachsenden Rindenröhrchen nicht treffen, ebenso umgekehrt diplostiche Abschnitte bei triplostichen Arten (z.B. *Chara aspera*, Braun 1847).

- Variabler erscheinen die Berindungsverhältnisse auch in Bezug auf die Lage der Mittel- und Zwischenreihen insbesondere bei den diplostichen Arten. Hier bereitet die Einordnung der isostichen Formen taxonomische Probleme.
- Mit Abstand am größten scheint jedoch die Varianz bezogen auf die Reduktion der Rinde an Spross und Blättern: von einzelnen unberindeten Blattgliedern über das völlige Fehlen der Rinde an den Blättern, vom Fehlen der Zwischenreihen der Sprossberindung bis zu deren völligem Fehlen sind vielfältige Formen beschrieben worden.

Gerade der letzte, variabelste Merkmalskomplex hat jedoch zur Abtrennung einer ganzen Reihe von Arten geführt (Tab. 2).

**Tab. 2.** Beispiele von teil- und unberindeten Formen der Gattung *Chara*

„Ausgangs“art	Teilberindete Formen	Unberindete Formen	Bemerkung
<i>Chara vulgaris</i>	<i>Chara gymnophylla</i> <i>Chara imperfecta</i>	???	Artstatus? Artstatus?
<i>Chara contraria</i>	<i>Chara denudata</i> <i>var. dissoluta</i>	<i>Chara denudata</i>	
<i>Chara globularis</i> ( <i>Chara tenuispina?</i> )	<i>Chara kokeilii</i>	???	Artstatus?
???	<i>Chara baueri</i>	<i>Chara braunii</i>	

Sieht man von der Diskussion bei Corillion (1957) über die Zuordnung von *Ch. denudata* zu haplostichen Formen ab, fällt auf, dass für die haplostichen Arten (Sektion Hartmannia) keine teil- bzw. unberindeten Formen beschrieben worden sind. Gleiches gilt für die *Chara hispida/Chara intermedia* - Gruppe. Umgekehrt stellt sich die Frage, ob sich *Chara baueri* und *Chara braunii* von berindeten Formen herleiten lassen.

### ***Chara contraria* A. Br. ex Kütz. 1845 - *Chara denudata* var. *dissoluta* (A. Br. ex Leonh.) J.C.v.R. 2010 - *Chara denudata* A. Br. in Drège 1843**

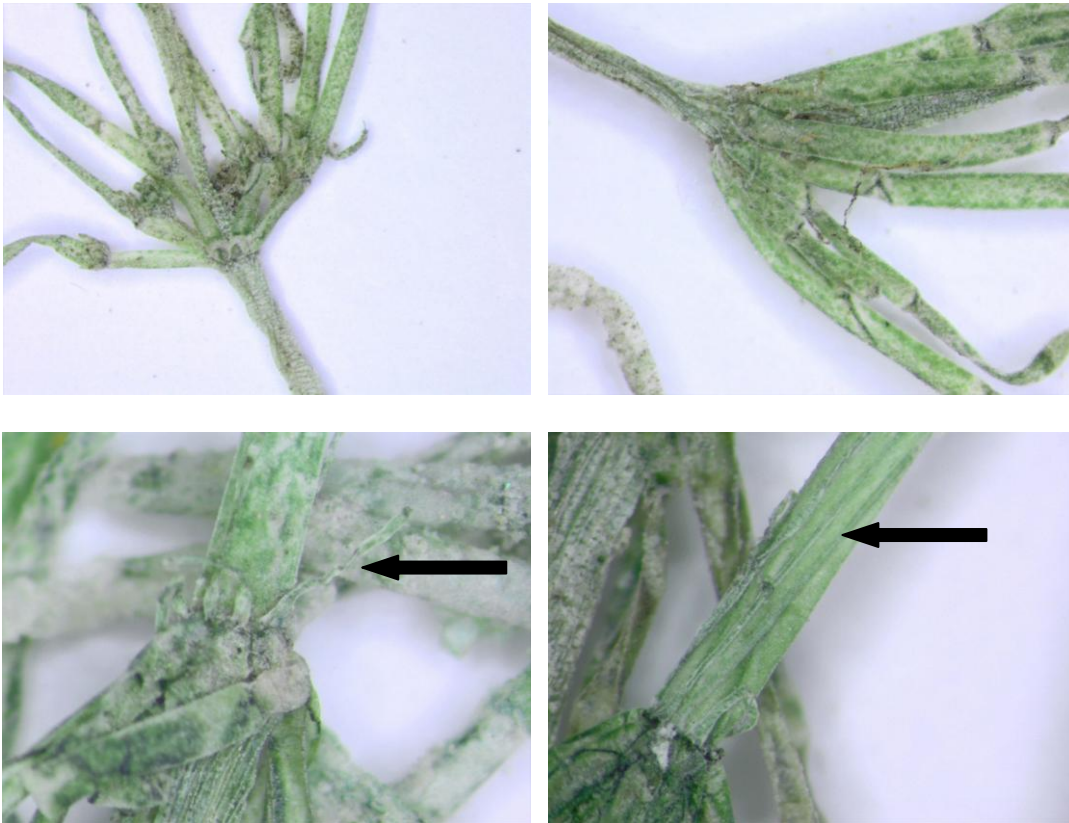
Seit 2006 wurden in Sachsen wiederholt teil- bis fast vollständig unberindete Exemplare von *Chara contraria* gefunden (Tab. 3, Abb. 1). Dabei kamen alle Übergänge von nur nackten Ästen über teilberindete Internodien bis zu fast unberindeten Formen vor. In Einzelfällen war auch ein fertiles unberindetes Astglied ausgebildet, aber nie waren die unberindeten Astglieder überwiegend fertil. Es gab im vorliegenden Gesamtmaterial eines Fundortes immer Exemplare mit Rindenresten und papillenartigen Stacheln, die eine Zuordnung zu *Ch. contraria* ermöglichen würden.

**Tab. 3.** Aktuelle Fundorte von *Chara contraria* mit unvollständiger Berindung in Sachsen

Fundort		Funddatum	Berindung
RHB Stöhna	flacher, relativ eutropher Speicher	20.07.1997	unberindete Form: nur jüngstes Internodium berindet, sonst nur Ansatz von Rindenzellen oder nackt
		27.10.2010	z.T. kaum berindet, im nw Teil des Gewässers Verdacht auf <i>Ch. denudata</i> (det. K. v.d.Weyer)
Kulkwitzer See	tiefer, noch oligotropher, älterer Tagebaurestsee	04.06.2008	z.T. zwei Zwischenreihen, auch nacktästige Pflanzen
Werbelineer See	tiefer, oligotropher, junger Bergbaurestsee	11.08.2008	alle Übergänge von vollständig, teilweise und völlig unberindet
Kiesgrube Eilenburg	mittlere Tiefe, noch in Auskiesung, Badebetrieb	10.07.2010	nacktästige Austriebe
Kiesgrube Kleinpösna	mittlere Tiefe, ausgekiest, Badebetrieb	April 2006	unberindete, neu ausgetriebene Pflanzen
Kleingewässer am Cospudener See	flach, mesotroph	10.09.2010	unvollständig berindet

Im Gegensatz dazu stehen die Beobachtungen aus dem Bodensee (Jäger 2010): hier kam sowohl die f. *dissoluta* mit rudimentärer Rinde als auch die f. *denudata* mit vollständig fehlender Rinde, allerdings gemeinsam mit vollständig berindeter *Ch. contraria*, vor. Die teil- und unberindeten Pflanzen waren an 2-3 unberindeten Astgliedern fertil. Der von Migula (1897) beschriebene Größenunterschied der Oosporen wurde nicht beobachtet, die Oosporen von *Ch. denudata* waren jedoch weniger voluminös als die von *Ch. contraria* – ein Umstand, auf den schon Sluiter (1910) hinweist. Die fertilen unberindeten Formen werden an diesem Standort seit 12 Jahren beobachtet. Als Resümee wurden sie *Ch. denudata* zugeordnet.

*Chara contraria* ist in älteren Herbarien im Vergleich zu *Chara vulgaris* ungleich weniger belegt. In den drei zu dieser Thematik durchgesehenen Sammlungen fanden sich lediglich 47 Belege der Art, davon 29 aus Aufsammlungen der letzten 20 Jahre. Für Sachsen fehlen daher historische Belege ganz <sup>(1)</sup>.



**Abb. 1** Teilberindete Formen von *Ch. contraria* aus Sachsen (Kulkwitzer See, 0-4m Wassertiefe) Obere Reihe: unberindete Quirle; Untere Reihe, links: abgehobene Rindenzellen, rechts: nur Mittelreihen der Rinde entwickelt)

Die Durchsicht der Belege ergab folgendes Resultat:

- Es traten keine völlig unberindeten Belege auf, die möglicherweise *Ch. denudata* zugeordnet werden könnten.
- 42% der Belege wiesen nackte Äste und 15% auch teilberindete Internodien auf, damit ist *Ch. contraria* deutlich variabler in Bezug auf die Häufigkeit und das Ausmaß an Rindenanomilien als *Ch. vulgaris* bzw. *Ch. globularis/virgata* (vgl. unten).
- Belege mit Rindenreduktion an der Sprossachse waren vor allem: Pflanzen mit Neuaustrieben, Pflanzen mit einer Sammelzeit zwischen Juli und Anfang November, aber unabhängig von der Vorkommenstiefe (sowohl aus flachen Torfstichen als auch in größerer Tiefe in Bergbaufolgeseen, vgl. Tab. 3).
- Zwei Belege wiesen auch wenige fertile unberindete Astglieder auf.

Unberindete Formen wurden zuerst in Südafrika von J. F. Drège gesammelt und von A. Braun als *Chara denudata* bezeichnet (Drège 1843). Später kamen von Bulnheim gesammelte teilberindete Formen aus dem Neuchâtel See hinzu, die als *Chara dissoluta* geführt wurden und entwickelte primäre Rindenröhrchen hatten. *Ch. denudata* wurde<sup>1</sup> zunächst in die Verwandtschaft von *Ch. vulgaris* gestellt (Braun

<sup>1</sup> — Es sei an dieser Stelle auf eine in Diskussionen und in der älteren Literatur wiederholt hingewiesene Beobachtung aufmerksam gemacht: die als aul- oder tylacanth eingeordneten Berindungsverhältnisse können sich beim Trocknen des Materiales durch unterschiedliches Schrumpfungsverhalten der Mittel- und Zwischenreihen verändern.

1849). Später vereinte Braun beide Formen und stellte sie in die Verwandtschaft von *Ch. contraria* (Braun 1867). Schon 1847 hinterfragte er aber ihren Artstatus und folgt dem auch in späteren Werken (Braun 1847, 1867, Braun & Nordstedt 1882). Migula (1897) sieht jedoch in der Fertilität der unberindeten Astglieder das Hauptmerkmal zur Abgrenzung einer eigenen Art. Außer den Besonderheiten der Berindungsprache seiner Meinung nach dafür auch die größere Zahl der Blätter und eine erheblich größere Oospore (ein Literaturvergleich hierfür zeigt jedoch starke Schwankungen und Überlappungen: Migula 1897, Wood & Imahori 1965, Krause 1997, Langangen 2007). Übergangsformen gehören nach Meinung von Migula zu *Ch. contraria*. Letztlich gibt es in Bezug auf *Ch. denudata* eine stete Inkonsistenz in der Artauffassung: überwiegend als eigenständige Art aufgeführt, wird in den textlichen Ausführungen stets betont, dass sie bestenfalls als Subspecies zu *Ch. contraria* gestellt werden solle, sich jedoch durch vorhandene Übergangsformen nicht von ihr trennen lasse (Groves & Bullock-Webster 1924, Olsen 1944). Lediglich Sluiter (1910) kommt in ihrer gründlichen morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Studie zu dem Schluss, dass sich die teil- bzw. unberindeten Formen nicht ohne weiteres mit *Ch. contraria* vereinen lassen. Im Mittelpunkt ihrer Untersuchungen stand jedoch die am weitesten abweichende *f. helvetica*. Sie zeigte, dass die teil- und unberindeten Formen auch über Jahre hinweg in Kulturen konstant blieben. Andererseits waren bei den unberindeten Formen alle Ausgangszellen für die Berindung der Stengel und der Äste angelegt – sie wuchsen nur nicht aus.

Wood & Imahori (1965) stellen *Ch. dissoluta* als unvollständig berindete Form einer *Ch. vulgaris* var. *imperfecta* f. *imperfecta* gegenüber und trennen sie von der var. *denudata* unter *Ch. vulgaris*.

In der neueren Literatur wird *Ch. denudata* als Art akzeptiert (Krause 1997, Langangen 2007), teilweise wird ihr die Varietät *dissoluta* zugeordnet (van Raam 2010). Was jedoch diesen Wandel in der Auffassung hervorgerufen hat, ist nur bedingt ersichtlich, in der Literatur lassen sich keine neuen, stichhaltigen Argumente oder die Neubewertung bisheriger Argumente für eine separate Art finden. Krause (1997 S.113) schreibt einfach: „Trotz ihrer Verwandtschaft zu *Ch. contraria* wird *Ch. denudata* hier selbständig geführt.“ Ebenso verfährt er mit der Einordnung von *Ch. dissoluta* in *Ch. denudata*: „Scharfe Grenzen bestehen nicht. Beide Ausbildungsformen werden hier zu *Ch. denudata* vereinigt.“ In seiner Überarbeitung des Woodschen Systems hat J. v. Raam *Ch. denudata* als Art akzeptiert und *Ch. dissoluta* als Varietät zu dieser gestellt (v. Raam 2010).

Auch für *Ch. contraria* werden Rindenanomalien angegeben. So beschreibt Migula (1897) für die i.d.R. diplostiche Berindung von *Ch. contraria* auch triplostiche Abschnitte. Die Rindenreihen können sich nach seinen Beobachtungen auch ablösen. Die Zahl der berindeten Astglieder variiert stark, sie liegt zwischen 4 und komplett nackten Ästen. Die nackten Astglieder können auch fertil sein, jedoch gibt es immer auch berindete fertile Glieder. Beschrieben werden auch Übergangsformen zu *Ch. denudata* mit unvollständig berindeten Ästen (*f. macroptila*). Auch Krause (1997) diskutiert Rindenanomalien für *Ch. contraria*.

Letztlich scheint es eine morphologische Übergangsreihe von vollständig berindeter *Ch. contraria* über *Ch. dissoluta* zu *Ch. denudata* zu geben. Man kann nun den jeweiligen Endgliedern der Formenreihe – die sich auch reproduzieren können (vgl. Sluiter 1910, Jäger 2010) - Artrang zusprechen, analog etwa den Verhältnissen zwischen *Ch. globularis* und *Ch. virgata*. Nach bisher herrschender Meinung sind die

Übergangsformen dann zu *Ch. contraria* zu stellen. Eine vollständig unberindete *Chara denudata* würde über diese Übergangsreihe in die Nähe zu *Ch. contraria* gestellt, denn morphologisch ließe sie sich ebenso *Ch. vulgaris* zuordnen.

Für Sachsen ergibt sich als Fazit, dass alle bisher aufgefundenen teil- bis fast unberindeten Formen zunächst in die Varianzbreite von *Chara contraria* eingeordnet werden und das Vorkommen von *Ch. denudata* bisher verneint werden kann. Solange genetische Untersuchungen nicht vorliegen, ist jedoch nicht nachvollziehbar, warum einerseits *Ch. denudata* als Art geführt und andererseits *Ch. dissoluta* ihr zugeordnet werden soll.

### ***Chara vulgaris* L. 1753 - *Chara gymnophylla* A. Br. 1835 - *Chara imperfecta* A. Br. in Dur. de Mais. 1850**

Braun (1835) beschreibt eine der *Ch. vulgaris* sehr ähnliche Form mit nackten Ästen – *Ch. Gymnophylla* – und betont ihren Übergangscharakter (Braun 1847, 1867, Braun & Nordstedt 1882). Dem folgen auch Leonhardi (1864) und Migula (1897) in ihren Ausführungen („sie sei nicht das, was man im floristischen Sinne eine gute Art nennen würde“), bezeichnen sie jedoch nomenklatorisch als eigenständige Art. Wood & Imahori (1964) ordnen sie in den Verwandtschaftskreis von *Ch. vulgaris* als Varietät ein, obwohl sie als tylacanth, isostich oder seltener aulacanth beschrieben wird. Krause (1997) wiederum führt sie als eigene Art und versucht zumindest, neben der Fertilität der unberindeten Astglieder weitere Abgrenzungskriterien zu *Ch. vulgaris* zu definieren: den Aufbau der Sprossgipfel, die geringere Fruchtbarkeit und die mögliche Auftrennung von Oogonien und Antheridien. Blümel & Raabe (2004) ordnen alle bisher für Deutschland angegebenen *Ch. gymnophylla*-Funde in die Variationsbreite von *Ch. vulgaris* ein, was der ursprünglich für diese Form ermittelten mehr südeuropäischen Verbreitung besser entspricht. Ein Vorkommen von *Ch. gymnophylla* in Deutschland erscheint daher zweifelhaft.

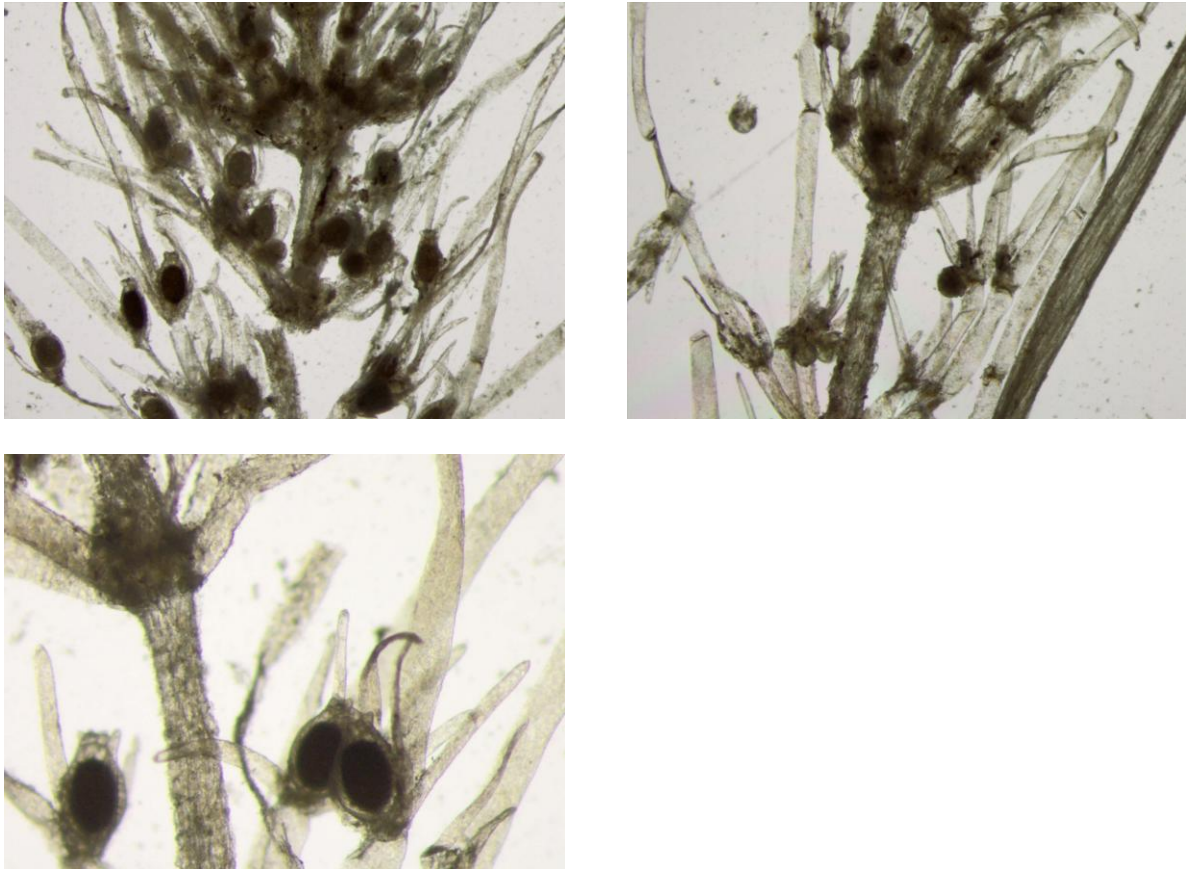
Mit *Chara imperfecta* führt Braun (1852, 1867) eine weitere teilweise unberindete Art in enger Verwandtschaft zu *Ch. vulgaris* auf, die ebenfalls mehr südeuropäisch verbreitet ist.

Zu *Chara imperfecta* sind die Angaben weit spärlicher. Migula (1897) stellt sie in die Verwandtschaft zu *Ch. vulgaris*, beschreibt aber Übergänge in der Berindung von haplo- zu diplostich, einen undeutlich zweireihigen Stipularkranz und Diözie. Sie wäre damit die einzige diözische Art im Verwandtschaftskreis von *Ch. vulgaris*. Groves & Bullock-Webster (1924) fassen die Berindung als haplostich auf, Corillion (1957) diskutiert eben deshalb sogar ihre Verwandtschaft mit *Ch. canescens*. Krause (1997), der *Ch. imperfecta* als unvollständig diplostiche Art führt, gibt rindenlose oder Äste mit 1-2 berindeten Gliedern an. Als Argument für die Eigenständigkeit der Art führt er die fast vollständige morphologische Übereinstimmung von vor 100 Jahren in der Sierra Nevada gesammelten Pflanzen mit rezenten Aufsammlungen an.

Die Durchsicht von ca. 90 Herbarbelegen von *Ch. vulgaris* zeigte, dass ca. 10% der Belege Rindenanomalien aufwiesen:

- Nackte Äste kommen vor (auch überwiegend im Quirl), jedoch niemals fertil.
- Die Rindenanomalien gehen nicht bis zum vollständigen Fehlen der Rinde.
- Neuaustriebe sind oft stärker teilunberindet als ältere Pflanzenteile.

Dagegen war einer der wenigen vorhandenen Belege von *Ch. gymnophylla* an den nackten Astgliedern fertil (vgl. Abb. 2).



**Abb. 2:** *Chara gymnophylla* mit fertilen unberindeten Astgliedern vom Kochelsee (v. Leonhardi, vor 1864)

### ***Chara globularis* Thuill. 1799 - *Chara virgata* Kütz. 1834 - *Chara kokeilii* A. Br. 1847**

Die 1847 von Braun (1847a) beschriebene *Ch. kokeilii* (1844 von Kokeil in Gräben am Wörthersee bei Klagenfurt gesammelt) gleicht im Habitus und der Ausprägung der Stipularen eher *Ch. vulgaris*, in deren Formenkreis sie Braun auch zunächst stellte. Er merkt auch an, dass ihr Artrecht wegen des ungenügenden Wissenstandes noch nicht sicher sei. Nordstedt folgt in Braun & Nordstedt (1882) der Zuordnung in den *Ch. vulgaris*-Formenkreis mit *Ch. gymnophylla*, merkt jedoch an, dass das Artrecht zweifelhaft sei und eine Nähe zu *Ch. tenuispina* gegeben sei.

Die Berindungsverhältnisse von *Ch. kokeilii* tendieren jedoch mehr zu triplostichen Arten, weshalb sie eher *Ch. globularis* nahe steht. Gerade diese zwischen diplo- und triplostich liegenden Berindungsverhältnisse weisen sie als Übergangsart aus. Diesem Übergangstatus folgt auch Migula (1897), der sie mit Artstatus zu den diplostichen Formen stellt. Dagegen beschreibt er für *Ch. globularis* selbst keine Abweichungen in den Berindungsverhältnissen.

Wood & Imahori (1965) stellen *Ch. kokeilii* in den triplostichen Formenkreis als Varietät zu *Ch. globularis*. Dagegen erkennt Krause (1997) ihren Artstatus an und

führt morphologische Besonderheiten als Begründung auf. In der gültigen Roten Liste ist sie als Art für Deutschland aufgeführt (Schmidt et al. 1996). Da aber die stets zitierten historischen Funde in Schleswig-Holstein zweifelhaft sind (Blümel & Raabe 2004), ist ihr Vorkommen in Deutschland bisher nicht als gesichert anzusehen.

In den drei Herbarbeständen wurden 78 Belege beider Arten durchgesehen:

- 45% der als *Chara globularis* und 43% der als *Chara virgata* bestimmten Belege wiesen Rindenanomalien auf. Allerdings betraf dies weit überwiegend nur die untersten Internodien, die nach dem Neuaustrieb gebildet werden. Einige wenige (6 Belege) hatten auch abgehobene Rindenzellen im jüngeren Sprossteil.
- Lediglich 7% der *Chara globularis*-Belege und 13% der *Chara-virgata*-Belege wiesen auch wenige nackte Äste auf, jedoch in keinem Fall komplett nackte Quirle.

Für die beiden Bezugsarten von *Chara kokeilii* überwiegt also die vollständige Berindung, was auch den Beobachtungen im Freiland entspricht (R. Becker, mdl. Mitt.). Belege, die sich *Ch. kokeilii* zuordnen ließen, fanden sich in den durchgesehenen Herbarien nicht. Dies würde eher dafür sprechen, dass Formen mit überwiegend nackten Blättern doch außerhalb der Varianzbreite von *Ch. globularis* liegen oder aber, da im durchgesehenen Material sächsische Belege überwiegen, *Ch. kokeilii* als eher südliche Form hier nicht vorkommt.

### ***Chara* sp. - *Chara baueri* A. Br. 1847 - *Chara braunii* Gm. 1826**

Der Artstatus von *Chara braunii* ist unzweifelhaft, lassen doch die Besonderheiten des Stipularkranzes, der Ausbildung der Endglieder der Äste neben der fehlenden Berindung sogar die Abtrennung eines Subgenus *Charopsis* zu. Zusammen mit *Ch. baueri* werden beide schon bei Braun 1835 als offensichtlich nahe verwandte Arten geführt, wobei für *Ch. braunii* 3 Unterarten unterschieden wurden. Auch bei Wood & Imahori (1965) genießt *Ch. braunii* Artrang im akzeptierten Subgenus *Charopsis*, Sect. *Charopsis*. *Ch. baueri* wird innerhalb dieses Subgen. in die Sect. *Agardhia*, Subsect. *Braunii* als eigenständige Art verwiesen.

Die Ausweisung von *Ch. baueri* als selbständige Art gegenüber *Ch. braunii* ließe sich jedoch genauso hinterfragen (vgl. *Ch. contraria* – *Ch. dissoluta*). *Chara baueri* wird als konstant gewordene Zwischenform der Rindenreduktion einer unbekanntem triplostichen Ausgangsart angesehen (Krause 1997). Dafür sprechen nach Krause die weite Streuung der Funde und das langjährige Vorkommen um Berlin, was die Reproduktion dieser Formen voraussetzt. Die nach 2006 von Raabe (2009) für Brandenburg mehrfach wieder nachgewiesene Art hat zudem auch ökologisch und standörtlich andere Ansprüche als *Ch. braunii*.

Da in diesem Fall die noch teilberindeten Zwischenformen immer als eigene Art aufgefasst wurden, findet sich im Herbarmaterial eine klare Trennung zwischen *Chara baueri* und *Chara braunii*: zu *Ch. braunii* wurden alle vollständig unberindete Formen gestellt, solche mit Rindenresten dagegen zu *Ch. baueri*. Die Rindenreste finden sich vor allem unter und über den Astquirlen, Seitentriebe sind überwiegend unberindet.

Dagegen ist die vollständig berindete Art, von der diese beiden Arten abgeleitet werden könnten, unbekannt. Neben der teilweise oder vollständig fehlenden

Berindung sind es vor allem die Besonderheiten des Stipularkranzes, die zur Ausgliederung der beiden Arten in ein Subgenus *Charopsis* geführt haben. Dies vermittelt zu *Lychnothamnus*, dessen Stipularkranz ähnlich gebaut ist, allerdings mit zwei Stipularen pro Blatt. Die Rindenrudimente von *Lychnothamnus* erinnern an *Ch. baueri*. Stellt man sich also eine Verlängerung der Blättchen/Stipularen bei *Chara baueri* und insgesamt kräftigere Pflanzen vor, dann lässt sich durchaus fragen, ob nicht das Subgenus *Charopsis* näher zu *Lychnothamnus* steht als zur Gattung *Chara*.

## Diskussion

Aus der dargestellten Situation wird deutlich, dass in der seit über 100 Jahren diskutierten Abgrenzbarkeit der teil- bzw. unberindeten Formen in der Gattung *Chara* noch immer keine Lösung in Sicht ist. Lediglich für *Chara braunii* ist der Artrang wirklich gut begründet, hier stellt sich aus morphologischer Sicht sogar die Frage der Berechtigung einer Gattung *Charopsis* (gemeinsam mit *Ch. baueri*), wie sie von Kützing gebraucht wurde. Tab. 4 fasst die Merkmale zusammen, die neben den Besonderheiten der Berindung für eine Abgrenzung der Arten in Betracht gezogen worden sind.

**Tab. 4:** Abgrenzungsmerkmale teil- bzw. unberindeter Formen der Gattung *Chara* zu den zugeordneten berindeten Arten

	<b>Neben Berindungsverhältnissen Abgrenzung durch:</b>	<b>Zu:</b>
<i>Chara dissoluta</i>	Form und Größe der Oosporen Konstanz des Auftretens am Wuchsort (Reproduktion)	<i>Chara contraria</i>
<i>Chara denudata</i>	Form und Größe der Oosporen Größere Anzahl Blätter Konstanz des Auftretens am Wuchsort (Reproduktion) Tiefwasserform	<i>Chara contraria</i>
<i>Chara gymnophylla</i>	Geringe Fertilität Auftrennung Oogonien/Antheridien Form des Sproßgipfels	<i>Chara vulgaris</i>
<i>Chara imperfecta</i>	Diözie, Geschlechtsdimorphismus	<i>Chara vulgaris</i>
<i>Chara kokeilii</i>	Allseits entwickelte Blättchen, Habitus Mehrere, weit auseinanderliegende Populationen	<i>Chara globularis</i> ( <i>Chara tenuispina</i> ?)
<i>Chara baueri</i>	Ökologie Konstanz des Auftretens am (historischen) Fundort	<i>Chara braunii</i>

Vergleicht man dies mit Tab. 1, so würde am ehesten *Chara imperfecta* wegen ihrer Diözie und dem Geschlechtsdimorphismus ein Artrang zukommen. Alle anderen morphologischen Kriterien bzw. ökologischen Besonderheiten erlauben je nach Wichtung lediglich eine mehr oder weniger subjektive Entscheidung der Frage nach der Selbständigkeit der Arten. Dies ist ein Grundproblem der Artauffassung als Morphospezies: es ist nicht objektivierbar, wo die Grenzen in einem Übergangsspektrum von Merkmalen gezogen und welche Merkmale überhaupt als wesentlich erklärt werden sollen.

Verfolgt man ein Konzept der biologischen Art als Fortpflanzungsgemeinschaft mit fertilen Nachkommen, dann können sich die teil- bzw. unberindeten Formen zwar reproduzieren, aber es ist wohl bisher unklar, ob es eine reproduktive Schranke zu ihren „Ausgangs“arten gibt.

Ein wesentlicher Beitrag zur Klärung dieses Problems wäre die nach dem Verhältnis von genotypischer Festlegung und phänotypischer Plasizität der Ausprägung der Berindung. Nur in ersterem Fall wäre sie konsequenterweise als taxonomisches Merkmal geeignet (vgl. die Diskussion für *Potamogeton* in Kaplan 2002, 2008). Eine hohe phänotypische Plastizität ermöglicht eine gute Anpassungsfähigkeit an sich ändernde Umweltbedingungen. Es ermöglicht den Characeen u.a. die schnelle Besiedlung freier Habitate. Was die Abhängigkeit von Standortfaktoren anbelangt, ist gerade die Varianz bei *Ch. contraria* groß. Ihre teil- bzw. unberindeten Formen sind vielfach als Tiefwasserformen beschrieben worden, sie kommen im aktuellen Material in Sachsen aber auch in geringen Wassertiefen vor (vgl. Tab. 2).

Erste Hinweise aus genetischen Untersuchungen zeigten z.B. für *Ch. gymnophylla* zwar eine Einordnung in den Formenkreis von *Ch. vulgaris*, aber durchaus als eigene, abgrenzbare Gruppe (Schneider, mdl. Mitt.). Der Artbildungsprozess wäre hier dann schon soweit abgeschlossen.

Ein weiterer Diskussionsansatz wäre aus entwicklungsgeschichtlicher Perspektive möglich. Betrachtet man unter diesem Gesichtspunkt die teil- bzw. unberindeten Formen der Gattung *Chara*, dann sollen die vollständig berindeten Formen als die ursprünglicheren gelten. Nach Krause (1997) läuft die evolutionäre Entwicklung innerhalb der Gattung *Chara* stets in Richtung der Reduktion von Merkmalen, also: von triplostichen über diplostiche hin zu haplostichen Formen; von mehrstacheligen über einstachelige hin zu unbestachelten und von monözischen zu diözischen Formen. Stellt man sich ein solches Modell für *Chara vulgaris* vor, dann entsteht – möglicherweise über Zwischenformen – durch Reduktion der Astberindung die teilberindete, monözische *Chara gymnophylla*, durch Reduktion der Zwischenreihen und Auftrennung der Geschlechter die diözische *Chara imperfecta*. In Bezug auf die Geschlechtsverhältnisse würde *Chara rabenhorstii* dazwischen stehen. Käme jedoch die Reduktion der Berindung zum Abschluss und man erhielte vollkommen unberindete Pflanzen, dann hätte man nur noch über den Habitus (Länge und Anordnung der Blättchen z.B.) die Möglichkeit der Unterscheidung von unberindeten Formen von *Chara contraria* (resp. *Chara denudata*). Solche vollständig unberindeten Formen sind jedoch für *Chara vulgaris* nicht beschrieben. Ein kladistisches Modell für die Gattung *Chara* müsste auch die teil- bzw. unberindeten Formen einordnen.

In eine entwicklungsgeschichtliche Denkweise würden sich auch die schon in der älteren Literatur (Migula 1897, Holtz 1903) ausführlich und vor allem auch für *Ch. contraria* bei Neuaustrieb beschriebenen nacktfüßigen Zweige und Zweigvorkeime einordnen, die dafür sprechen, dass Rindenreduktionen in der Gattung *Chara* generell vorkommen können. Ein Teil des in Sachsen gefundenen Materials waren gerade ausgekeimte Pflanzen.

In engem Zusammenhang mit diesen entwicklungsgeschichtlichen Überlegungen steht die Frage nach der Funktion der Rinde und des Vorteiles, den eine Rindenreduktion bringen kann.

Die Berindung ergibt in erster Linie einen Stabilitätsgewinn, der vor allem in flachem Wasser wegen der möglicherweise höheren mechanischen Belastung nötig sein kann. Unberindete Tiefwasserformen hätten dann eine Erklärung. *Ch. gymnophylla* hat ihren Vorkommensschwerpunkt in Kleingewässern, *Ch. imperfecta* in Fließgewässern. Schließlich findet sich im tiefen Bereich der unteren

Makrophytengrenze oft nur noch *Nitella*, die hier fast undifferenzierte lange Sprosse ausbildet (Doege et al. 2006). Dem stehen scheinbar *Chara braunii* und *Ch. baueri* als Flachwasserarten entgegen – aber sie kommen nicht in großen, tiefen Gewässern, sondern in kleineren Gewässern mit geringerer mechanischer Belastung vor.

## Weiterer Bearbeitungsbedarf

Wünschenswert wären weitere Herbardurchsichten zu den teil- bzw. unberindeten Formen der Gattung *Chara* und ihren „Ausgangs“arten unter dem Aspekt der Berindung. Nicht für alle der besprochenen Taxa ist das Typusmaterial geklärt. Genetische Untersuchungen sollten zu begründeten Einordnungsvorschlägen für diese Formen führen und letztlich eine Betrachtung biologischer Arten in der Gattung *Chara* ermöglichen. Daraus muss eine Überarbeitung bzw. Anpassung der morphologischen Unterscheidungskriterien der Arten resultieren. Eine stringente Einordnung in Arten, Unterarten, Varietäten und ggf. Formen sollte dabei berücksichtigt werden. Ein „matrix key“, wie von v. Raam (2009) vorgeschlagen, ist dabei eine mögliche Alternative zu einem dichotomen Schlüssel.

## Dank

Die Autorin dankt dem LfULG Sachsens für die Möglichkeit der Nutzung der Daten aus den Erhebungen zur WRRL. Uwe Raabe förderte in einem längeren Telefonat mit vielen Hinweisen eine Rückbesinnung auf den eigentlichen Kern in einem ausufernden Themengebiet. Kai-Uwe Ulrich half bei der Formulierung des Abstract.

## Literatur

- Blümel Ch. & Raabe U., 2004. Vorläufige Checkliste der Characeen Deutschlands. – In: Rostock. Meeresbiol. Beitr., 13: 9-26.
- Braun A., 1935. Übersicht der genauer bekannten *Chara*-Arten. – In: Flora Regensburg, 1, H 4: 49-64, H. 5: 65-73.
- Braun A., 1847. Übersicht der schweizerischen Characeen. - In: Neue Denkschriften d. allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften, X: 1-23, erschienen 1849.
- Braun A., 1847a. *Chara kokeilii*, eine neue deutsche Art. – In: Flora Regensburg, 2: 17-29.
- Braun A., 1852. Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. – In: Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königl. Preuß. Akad. d. Wiss., Berlin: 220-268.
- Braun A., 1867. Die Characeen Afrikas. – In: Abh. d. Königl. Akad. d. Wiss., Berlin: 782-800.
- Braun A., 1882. Fragmente einer Monographie der Characeae. Hrsg. von O. Nordstedt. – Abh. d. Königl. Akademie der Wissenschaften, Berlin: 211 S.
- Corillion R., 1957. Les Charophycées de France et d'Europe Occidentale. Angers, 499 S.
- Groves J. & Bullock-Webster G.R., 1924. The British Charophyta. Bd. II: Charae. London, Ray Society, 129 S.
- Doege A., Weiß, J., Vogel, B., Dilger, M., Sänger, H. & Küster, A., 2006. Die Characeenbesiedlung des Kulkwitzer Sees bei Leipzig (Sachsen). – In: Lauterbornia, Dinkelscherben, 58 109-122.
- Drège J.F., 1843. Zwei pflanzengeographische Documente. – Beigabe zur Flora Regensburg, Bd. II: 1-230.

- Holtz L., 1903. Characeen. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Leipzig. Bd. IV, H. 1: 136 S.
- Jäger D., 2010. Exemplare des Formenkreises *Chara denudata* A. Br. 1847 und *Ch. dissoluta* A. Br. ex Leonhardi 1864 aus dem Bodensee. – In: Rostock. Meeresbiolog. Beitr., 23: 29-39.
- Kaplan Z., 2002. Phenotypic Plasticity in *Potamogeton* (Potamogetonaceae). – In: *Folia Geobot.* 37: 141-170.
- Kaplan Z., 2008. A Taxonomic Revision of *Stuckenia* (Potamogetonaceae) in Asia, with Notes on the Diversity and Variation of the Genus on a Worldwide Scale. – In: *Folia Geobot.*, 43: 159-234.
- Krause W., 1997. Charales (Charophyceae). – In: Ettl H., Gärtner G., Heynig H., Mollenhauer D. (ed.): Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 18, Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm: 202 S.
- Langangen A., 2007. Charophytes in the Nordic countries. Oslo, 102 S.
- Leonhardi v. H., 1864. Die bisher bekannten österreichischen Armeleuchter-Gewächse. – In: *Verh. d. naturforsch. Vereins, Brünn*, Bd. II: 1-105.
- Migula W., 1897. Die Characeen. – In: Rabenhorst L. (ed.): *Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*. Kummer, Leipzig, 765 S.
- Olsen S., 1944. Danish Charophyta: Chorological, ecological and biological investigations. – In: *Biologiske Skrifter, København*, III, 1: 1-240.
- Raabe U., 2009. *Chara baueri* rediscovered in Germany – plus additional notes on Gustav Heinrich Bauer (1794-1888) and his herbarium. – In: *IRGC News* 20: 13-16.
- Raam, v. J.C., 2004-2008. Annotated Bibliography of the Characeae. CD und Internetseite der IRGC.
- Raam, v. J.C., 2009. A matrix key for the determination of Characeae. – In: *Rostock. Meeresbiologische Beitr.*, 22: 53-55.
- Raam, v. J.C., 2010. R.D. Wood's "Synopsis of the Characeae" adapted and modified. - Zit. nach [http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species\\_id=138079&sk=0&from=results](http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species_id=138079&sk=0&from=results). Stand 15.02.2012.
- Schmidt D., van de Weyer K., Krause W., Kies L., Garniel U., Geissler U., Gutowski A., Samietz R., Schütz W., Vahle H.-Ch., Vöge M., Wolff P. & Melzer A., 1996: Rote Liste der Armeleuchteralgen (Characeae) Deutschlands. – In: Ludwig G. & Schnittler M. (Hrsg.): *Rote Liste der gefährdeten Pflanzen Deutschlands*. – Schriftenreihe für Vegetationskunde, 28: 547-576, Bonn-Bad-Godesberg.
- Sluiter C.P., 1910. Beiträge zur Kenntnis von *Chara contraria* A. Braun und *Chara dissoluta* A. Braun. – In: *Bot. Zeitung* 68: 125-168.
- Wood R.D. & Imahori K., 1965. A revision of the Characeae. First part: Monograph of the Characeae. 904 pp., J. Cramer, Weinheim.

**weitere Internetquellen:**

- [http://de.wikipedia.org/wiki/Art\\_%28Biologie%29](http://de.wikipedia.org/wiki/Art_%28Biologie%29), Stand 08.12.2011
- <http://de.wikipedia.org/wiki/Phylogenese>, Stand 08.12.2011
- Lewontin, Richard, "The Genotype/Phenotype Distinction", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Summer 2011 Edition)*, Edward N. Zalta (ed.)  
<http://plato.stanford.edu/archives/sum2011/entries/genotype-phenotype>, Stand 22.12.2011.
- Tree of life project: <http://tolweb.org/Charales/20580>, Stand 20.01.2012.