

# Beobachtungen an *Phaeocystis*-Kulturen<sup>1)</sup>

Von Peter Kornmann

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland, List auf Sylt,  
in der Bundesforschungsanstalt für Fischerei

(Mit 13 Abbildungen im Text)

## I. Übersicht über die ältere Literatur

Es ist verwunderlich, wie gering unsere Kenntnis über die Biologie von *Phaeocystis* ist, ein Organismus, der zeitweise das Nordsee-Plankton beherrscht und durch sein Massenaufreten sogar für die Fischerei zu praktischer Bedeutung gelangen kann. Nach Untersuchungen von SAVAGE (1930) ist es wahrscheinlich, daß die Anreicherung von *Phaeocystis* in bestimmten Gebieten der südlichen Nordsee die Wanderwege des Herings beeinflußt und daß dadurch die Erträge der englischen Heringsfischerei in erheblichem Ausmaß sowohl günstig als auch nachteilig beeinträchtigt werden können.

*Phaeocystis* wurde zuerst 1882 in nördlichen Breiten gefunden und von HARIOT (in POUCHET 1892) als *Tetraspora Poucheti* beschrieben. Seit LAGERHEIMS kurzen Veröffentlichungen wurde dieser Alge keine eingehendere Bearbeitung mehr zuteil. Er stellte 1893 ihre Zugehörigkeit zu den Chrysomonaden fest und gründete die Gattung *Phaeocystis*. 1896 wiederholte er in einer kleinen Abhandlung im wesentlichen die Angaben von POUCHET. Die bis zu 2 mm großen Kolonien sind selten sphärisch, dagegen meist von eiförmiger, länglicher oder auch unregelmäßiger Gestalt. Während die kleinsten Thalli eine ebene Oberfläche aufweisen, werden die übrigen als buckelige Gebilde bezeichnet, die aus mehreren, im Zentrum des Thallus kommunizierenden Blasen zusammengesetzt sind. In dieser Form ist *Phaeocystis Poucheti* nach der Abbildung von LAGERHEIM in der Literatur bekannt geworden; es darf jedoch nicht übersehen werden, daß LAGERHEIM auch von kugeligen bis länglichen Kolonien und solchen mit ebener Oberfläche berichtet hat.

Für SCHERFFEL (1899) war die kugelige Gestalt bei den meisten der bei Helgoland im Plankton auftretenden Kolonien der Grund, sie als eine besondere Art, *Phaeocystis globosa*, anzusehen. Seine ausführlichen Studien (1900) enthalten manche wertvollen Beobachtungen, denen aber bisher wenig Beachtung zuteil wurde und auf die weiter unten noch zurückzukommen sein wird. Außer der Kugelgestalt sollte das Verbreitungsgebiet die neue Art von *Phaeocystis Poucheti* unterscheiden, die damals nur nördlich des 60. Breitengrades bekannt war. Auch OSTENFELD (1913) hielt die beiden Arten auf

<sup>1)</sup> Herrn Prof. Dr. F. LAIBACH zum 70. Geburtstag gewidmet.

Grund ihrer Verbreitungsgebiete getrennt. Inzwischen wurde aber *Phaeocystis Poucheti* für die Straße von Calais und den Kanal angegeben, wo sie in den Wintermonaten auftritt (nach Angaben bei HAMEL 1930). SAVAGE (1930) erkannte die in der südlichen Nordsee auftretende Form als *Phaeocystis Poucheti*. Die Bestimmung wurde durch Prof. OSTENFELD bestätigt, der seine frühere Ansicht über die Verbreitung der beiden Arten nicht aufrechterhält und sogar die Möglichkeit offenläßt, daß keine wesentlichen Unterschiede zwischen den beiden Arten bestehen (briefliche Mitteilung an SAVAGE 1930). 1934 gibt DANGEARD das Vorkommen von *Phaeocystis globosa* an der französischen Atlantikküste an. Er hat die Alge zwar nicht im freien Wasser beobachtet, sondern es entwickelten sich kugelige Kolonien im Laboratorium in einer Seewasserprobe, die — wahrscheinlich in den Wintermonaten — bei Quiberon während des Niedrigwassers aus einer Felsspalde geschöpft worden war.

## II. Eigene Untersuchungen

### A. Material und Methode

In dem Material, das mir im Plankton bei List/Sylt zur Verfügung stand, fehlten die allgemein abgebildeten gelappten Kolonien, doch waren nur die wenigsten Blasen kugelig. Die meisten waren oval oder bildeten Schläuche von 6—7 mm Länge und etwa 0,5 mm Durchmesser, bestanden also vorwiegend aus Formen, die SCHERFFEL (1900) nur gelegentlich antraf. Unabhängig von der Form der Ausgangsblase waren aber die jungen Kolonien in meinen Kulturen stets kugelig, während ältere Kolonien die verschiedensten Formen annehmen können, worauf noch näher eingegangen wird. Diese Vielgestaltigkeit macht es wahrscheinlich, daß *Phaeocystis globosa* nur ein Jugendstadium von *Ph. Poucheti* ist. In der kugeligen Form entwickelte sich die Alge auch in DANGEARDS (1934) Kultur und tritt — vielleicht nur unter besonderen hydrographischen Voraussetzungen — auch im freien Meere auf. Ob wirklich zwei Arten unterschieden werden müssen, wird sich mit Sicherheit erst nach einer Untersuchung des nordischen Materials entscheiden lassen.

Während den früheren Arbeiten mit *Phaeocystis* das im Plankton gefundene Material zugrunde lag, führte ich meine Untersuchungen an Laboratoriumskulturen durch. *Phaeocystis* läßt sich leicht in geeigneten Nährlösungen kultivieren. Der Gehalt des Mediums an Nähr- und Wirkstoffen sowie die Lichtverhältnisse bestimmen das Wachstum in entscheidendem Maße (s. S. 227). Während der Wintermonate wurde eine Tageslichtlampe als zusätzliche Lichtquelle benutzt.

Zum ersten Male trat *Phaeocystis* zu einer ganz ungewöhnlichen Zeit und unter ungewöhnlichen Umständen auf: Im Dezember 1950 erschien sie auf Objektträger-Kulturen, die dauernd von tropfendem, nicht besonders gereinigtem Seewasser benetzt wurden. Um diese Zeit kommen im Plankton bei List/Sylt keine *Phaeocystis*-Kolonien vor; die Alge konnte sich also nur aus Schwärm- oder Ruhestadien entwickelt haben, die im Seewasser vorhanden sein mußten.

Ende September 1951 traten wieder einige *Phaeocystis*-Kolonien zufällig in einem Gefäß auf, in dem ein Thallusstück von *Enteromorpha* seit Ende August zur Beobachtung eines epiphytischen Anfluges kultiviert wurde. Wäh-

rend dieser vier Wochen hatten sich einige große Kolonien von *Phaeocystis* entwickelt. Auch diese Kolonien müssen aus einem Stadium der Alge entstanden sein, das einer direkten Beobachtung nicht zugänglich war. Außer solchen zufälligen Funden dienten im allgemeinen *Phaeocystis*-Kolonien aus dem Plankton nach mehrmaligem Waschen in filtriertem Seewasser als Ausgangsmaterial für die Kulturen.

### B. Morphologie der Kolonien

Wie bereits erwähnt, ist schon im freien Wasser die äußere Gestalt der *Phaeocystis*-Kolonien nicht einheitlich. In Kulturen kann man aber leicht noch extremere Formen erzielen. Befinden sich nur wenige Kolonien in einer Petrischale, so wachsen sie schnell zu abgeplatteten Kugeln mit einem Durchmesser

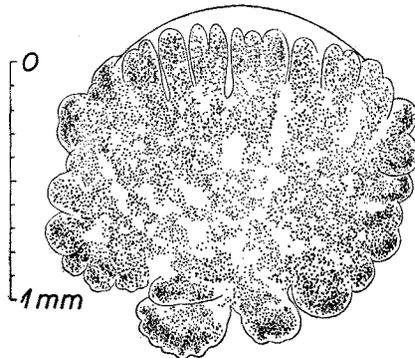


Abb. 1. *Phaeocystis*. Zungenförmige Auswüchse am Rand einer älteren Kolonie, in der die Zellen zu einem muldenförmigen Belag an der tiefsten Stelle abgesunken waren. Die oben sichtbare Kontur ist die Membran der ursprünglichen kugeligen Kolonie. (Nach einer Photographie gezeichnet.)

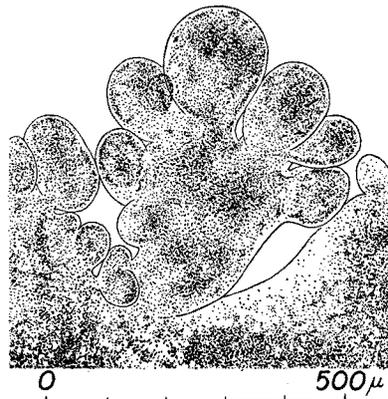


Abb. 2. *Phaeocystis*. Fingerförmig geteilter Auswuchs aus dem Rand einer älteren, kissenförmigen Kolonie. (Nach einer Photographie gezeichnet.)

bis zu etwa 8 mm heran. In dicht besetzten Kulturgefäßen bleiben die Kolonien kleiner, bei ganz dichter Lagerung platten sie sich so gegeneinander ab, daß das mikroskopische Bild an ein parenchymatisches Gewebe erinnert. In kleinen Kugeln — etwa bis zu einem Durchmesser von 1,5 mm — verteilen sich die Zellen ziemlich gleichmäßig in einer Schicht mit einem Abstand von

etwa 15  $\mu$  unter der farblosen Außenmembran. Bei weiterer Größenzunahme sammeln sich in ruhigstehenden Kulturen die Zellen in der unteren Hälfte der Kugel an (vgl. Abb. 3 oben rechts). Oft findet man einzelne Zellen oder Zellgruppen auch in der oberen, farblos erscheinenden Hälfte solcher Kolonien, die sich bei weiterem Wachstum kissenförmig abgeflacht auf dem Boden der Kulturschale ausbreiten.

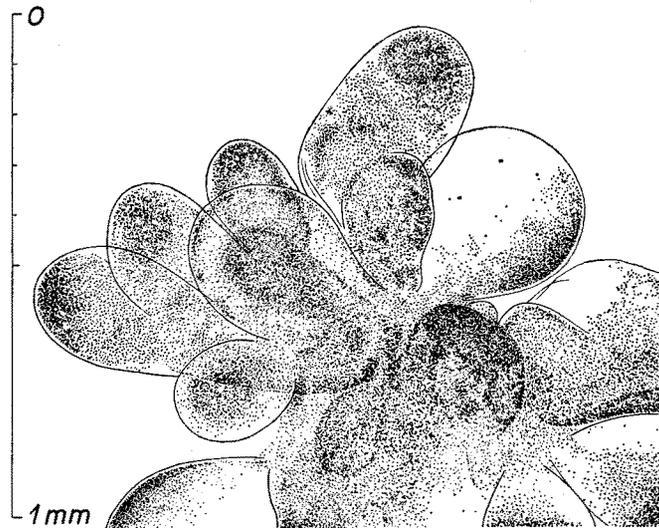


Abb. 3. *Phaeocystis*. Aus dem Saum einer älteren, kissenförmigen Kolonie losgelöste Gruppe von Blasen, die sich zu einem *Ph. Poucheti*-ähnlichen Gebilde entwickelte. In der großen Blase rechts sind die Zellen auf die tiefste Stelle abgesunken. (Nach einer Photographie gezeichnet.)

Eine Möglichkeit der weiteren Entwicklung zeigt unsere Abb. 1. An dem Rand der dicht mit Zellen besetzten unteren Hälfte solcher kissenförmigen Kolonien bilden sich schmale, zungenförmige, von einer neuen Membran umgebene Auswüchse. Die ursprüngliche Membran der kugeligen Kolonie sitzt diesem Gebilde wie eine Glocke auf. In älteren Kulturen können sich die Auswüchse zu fingerförmig geteilten Lappen entwickeln (Abb. 2). Trennen sich diese schließlich ab, so können sie in der Kulturflüssigkeit leicht zu Formen heranwachsen, die der Abbildung von *Phaeocystis Poucheti* bei LAGERHEIM recht ähnlich sind (Abb. 3). Wenn auch diese äußerlich ganz ähnlichen Gebilde auf verschiedene Weise entstanden sein mögen, so wird es doch offenbar, welche geringe Bedeutung der Kugelgestalt von *Phaeocystis „globosa“* als Artmerkmal zukommt.

Nicht nur Wachstumserscheinungen, sondern auch mechanische Vorgänge können zu den mannigfachsten Gestaltsabwandlungen kugeliger Kolonien führen. Die farblose Außenwandung der Kolonien besitzt trotz ihrer Zartheit eine beachtliche Festigkeit, wie auch schon SCHERFFEL und DANGEARD beobachtet haben. In die frei im Wasser schwebende Kolonie dringt eine Nadelspitze nicht ein, sondern verursacht eine faltige Delle, solange der Druck anhält. Die Membran ist in hohem Grade elastisch: Man kann eine kugelige Kolonie mehrmals nacheinander in eine Kapillare einsaugen, sie nimmt nach dem Freiwerden jedesmal wieder ihre Kugelgestalt an. Die erstaunlichste Eigenschaft der Membran ist aber ihre erhebliche Plastizität, sie ermöglicht die merkwürdigsten

Umbildungen der *Phaeocystis*-Kolonien. Wenn größere kugelige Kolonien in einem Röhrglas zufällig oder absichtlich durch eine Gasblase an der Flüssigkeitsoberfläche festgehalten werden, so beginnen sie sofort ihre Gestalt zu verändern. Die Kolonie fließt in eine neue Form; sie verlängert sich nach unten in einen oder mehrere sackartige Lappen, die bei ihrem Absinken immer dünner werden. So kann sich innerhalb von 2 Stunden eine kugelige *Phaeocystis*-Kolonie in Fäden von mehreren Zentimetern Länge verwandeln, die ganz normal von Zellen ausgekleidet sind. Bleibt eine solche Kultur ruhig stehen, so trifft man bald langgestreckte, knotig eingeschnürte Kolonien neben keulenförmig ausgezogenen Blasen an, deren dünnes Ende oft knopfartig anschwillt. An solchen Einschnürungen können sich die Kolonien mitunter durchteilen, ein Vorgang, der aber für die praktische Vermehrung ohne Bedeutung ist.

Erstaunlich ist die Fähigkeit zerteilter Kolonien, aus Membranstücken wieder kugelige Blasen zu regenerieren. Es schließen sich nicht nur halbierte Kolonien wieder, sondern auch kleinere Reste können sich zu Kugeln abrunden. Schließlich muß noch erwähnt werden, daß sich die *Phaeocystis*-Zellen unter besonderen Voraussetzungen auch entwickeln können, ohne an eine umhütete Kolonie von besonderer Gestalt gebunden zu sein. Bei guten Kulturbedingungen können ältere, am Boden einer Kulturschale liegende Kolonien zu einer einheitlichen gallertigen Schicht zusammenfließen, in der sich die Zellen unregelmäßig vermehren und ausbreiten. Diesen Fall kann man als einen echten Palmellazustand bezeichnen, während sich dieser Begriff in bezug auf die Organisation der Kolonien nur mit gewissen Einschränkungen anwenden läßt.

### C. Die *Phaeocystis*-Zelle

An dem stets in genügender Menge vorhandenen Kulturmaterial konnte der Bau der *Phaeocystis*-Zelle in den verschiedensten Entwicklungsstadien untersucht werden, wobei sich einige für die Organisation der Chrysophyceen-Zelle allgemeingültige Ergebnisse erzielen ließen.

In jungen, rasch wachsenden Kolonien ist die Zelle etwa kugelig. Ihre Größe schwankt zwischen 4,5 und 8  $\mu$  (Abb. 4 a). Die kleinen Zellen enthalten zwei, die größeren im allgemeinen vier Chromatophoren, die das Lumen der Zelle schalenförmig auskleiden und meist nur ein kleines, unregelmäßig umrandetes Fenster im hinteren Teil der Zelle freilassen. Sie umschließen den übrigen Zellinhalt, von dem man manchmal einen kleinen Leukosinballen und mitunter etwas körniges Plasma erkennt. Häufig liegen den Chromatophoren an ihrer Innenseite einige stärker lichtbrechende kleine Tröpfchen an. Der Periplast hebt sich an solchen Zellen nicht als erkennbare Außenhülle ab.

Die in dieser Weise organisierte Zelle ist kennzeichnend für die jungen und unter günstigen Bedingungen rasch wachsenden Kolonien. Alle Zellen mit auffallender Leukosinanreicherung deuten auf eine durch Alter der Kultur oder ungünstige Wachstumsverhältnisse bedingte Anomalie hin. Bringt man z. B. junge Kolonien in einen großen Tropfen Nährlösung und kultiviert sie in einer feuchten Kammer weiter, so vergrößern die Zellen innerhalb weniger Tage ihr Volumen um ein Mehrfaches. Die Hauptmasse der Zelle wird dann von einem opal glänzenden Leukosinballen eingenommen. Die beiden nur schwach gefärbten Chromatophoren liegen an einem Pol der Zelle (Abb. 4 b).

Auffallend sind dann die in wechselnder Zahl vorhandenen, meist den Chromatophoren anliegenden glänzenden Tröpfchen, die in diesem Falle sehr viel größer sind als in den jungen Zellen. Ganz ähnlich bildet auch DANGEARD (1934) die *Phaeocystis*-Zelle ab.

Zellen dieser Art sind in den Kulturen und im mikroskopischen Präparat gegen geringe Änderungen der Konzentration des Außenmediums ganz besonders empfindlich. Schon nach wenigen Minuten quillt das Leukosin zu einer kugelförmigen Blase auf, die rasch platzt. Ihr opaler Inhalt mischt sich sofort mit der umgebenden Flüssigkeit. Häufig ist der Periplast nach dem Platzen der Zelle als äußerst zarte Membran zu erkennen.

Eine ganz entsprechende Speicherung übermäßiger Leukosinmengen ließ sich auch bei anderen marinen Chrysophyceen, z. B. *Prymnesium* oder *Pla-*

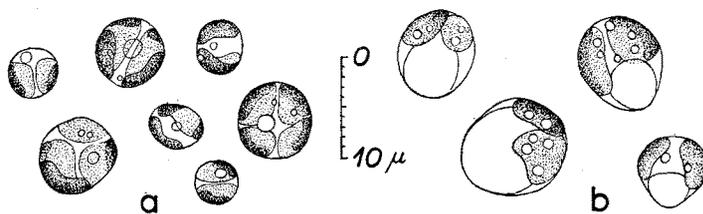


Abb. 4. *Phaeocystis*. *a* Zellen aus lebhaft wachsenden Kolonien, *b* Zellen aus einer Kultur in ungünstigen Bedingungen.

*tychrysis*, feststellen, wenn in den Kulturen durch eine starke Vermehrung ungünstige Wachstumsbedingungen eingetreten waren, so daß die Zellen sich nicht mehr lebhaft teilten. Größere Leukosinmassen in den Zellen der Chrysophyceen lassen daher auf unnormale Verhältnisse schließen.

Die großen leukosinhaltigen Zellen lassen sich bei *Phaeocystis* wie auch bei anderen marinen Chrysophyceen durch Übertragung in frische Nährlösung sehr bald wieder in normale Zellen zurückverwandeln. Mit der erneuten Vermehrung der Zellen verschwinden auch die übermäßigen Leukosinmengen wieder.

SCHERFFEL hat den Bau der *Phaeocystis*-Zelle, insbesondere die verschiedenartige Form des Leukosinkörpers, sehr ausführlich beschrieben und dargestellt. Ich konnte an meinem Material keine seinen Abbildungen entsprechenden Einzelheiten hinsichtlich der Ausgestaltung des Leukosinkörpers und des Periplasten feststellen. Die blasige Auftreibung der Zellen läßt schließen, daß sein Untersuchungsmaterial, selbst wenn es stets aus frischem Plankton stammte, sich im allgemeinen nicht in lebhaft wachsendem Zustande befand. Dies wird durch seine eigenen Angaben bestätigt; er schreibt S. 8: „In anscheinend sehr lebhaft vegetierenden Zellen fehlt es (das Leukosin) nahezu, bildet hier nur eine kleine, unscheinbare Kappe am Scheitel des Protoplasmahügels, welcher in der von den Chromatophoren gebildeten Schale liegt (Taf. I Fig. 6—8).“

Zuweilen trifft man in einer Kolonie Zellen mit nur einem oder mit 3 Chromatophoren an (Abb. 10 *c*). Es handelt sich hier ebenso wie bei den gelegentlich beobachteten abnorm großen Zellen um Unregelmäßigkeiten, denen keine besondere Bedeutung zukommt.

## D. Vermehrung und Entwicklung

Über die Vermehrung von *Phaeocystis* liegen bisher nur wenige und voneinander abweichende Angaben vor. Die von POUCHET (1892) in den Kolonien gefundenen und seitdem immer wieder dargestellten langgeißeligen Schwärmer haben bestimmt nichts mit *Phaeocystis* zu tun; es kann sich hier nur — wie dies häufig vorkommt — um Fremdorganismen handeln, die in die Kolonien eingedrungen sind. SCHERFFEL (1900) fand nur gegen Ende der Vegetationszeit öfters rundliche, im allgemeinen  $5\ \mu$  große Schwärmer, die sich im Inneren verschieden großer *Phaeocystis*-Kolonien bewegten. Er stellte an ihnen 2 gleichlange Geißeln und eine kurze Nebengeißel fest. Dieser Beobachtung wurde bisher keine Beachtung geschenkt, ich kann sie aber völlig bestätigen. Auch SCHERFFELS Angabe über kleine Sporangien mit wenigen Schwärmern — ein von ihm nur ein einziges Mal gefundenes Stadium — läßt sich in die von mir gemachten Beobachtungen eingliedern.

Im Laufe der Untersuchungen traten Schwärmer verschiedener Art auf, ohne daß es mir in allen Fällen gelungen wäre, die Bedingungen für die Entstehung einer ganz bestimmten Schwärmerart im Kulturexperiment zu schaffen. Die Schwärmerbildung ist nicht unbedingt an ein bestimmtes, äußerlich erkennbares Entwicklungs- oder Reifestadium der Alge gebunden.

## 1. Umwandlung vegetativer Zellen in Schwärmer

Man gelangt jederzeit leicht zu Schwärmern, wenn man die *Phaeocystis*-Zellen einer Kolonie mechanisch aus ihrem Verbände löst. Dies geschieht am einfachsten durch Aufsaugen einer Kolonie in eine sehr feine Kapillare. In frische Nährlösung übertragen wandelt sich der größte Teil der isolierten Zellen — oftmals bereits nach 4 Stunden beginnend — zu Schwärmern um. Diese sehen wie begeißelte vegetative Zellen aus, denen sie in ihrer Größe und Form völlig entsprechen (Abb. 5 a). Sie sind rundlich,  $4,5\text{--}8\ \mu$  dick. Die Schwärmer haben zwei gleichlange heterodynamische Geißeln von etwa  $1\frac{1}{2}$ -facher Körperlänge und eine kurze, unbewegliche Nebengeißel. Sie wurde an den lebenden Schwärmern bei Dunkelfeldbeobachtung gefunden.

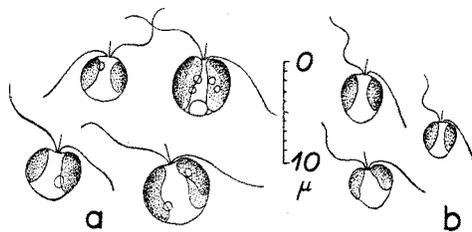


Abb. 5. *Phaeocystis*. a Aus vegetativen Zellen entstandene Schwärmer, b Mikrozoosporen.

Die Beweglichkeit der Schwärmer war in den einzelnen Versuchen recht verschieden. Im allgemeinen schwammen alle Schwärmer sehr lebhaft in der Flüssigkeit umher, mitunter war ihre Beweglichkeit nur gering. Es waren aber auch dann stets einzelne Schwärmer in Bewegung, sie schwammen unregelmäßig und taumelnd eine kurze Strecke weit und kamen zunächst wieder zur Ruhe. Dennoch verteilen sich auch in solchen Fällen die Schwärmer während ihrer etwa einen Tag lang anhaltenden Beweglichkeit über die ganze Kultur-

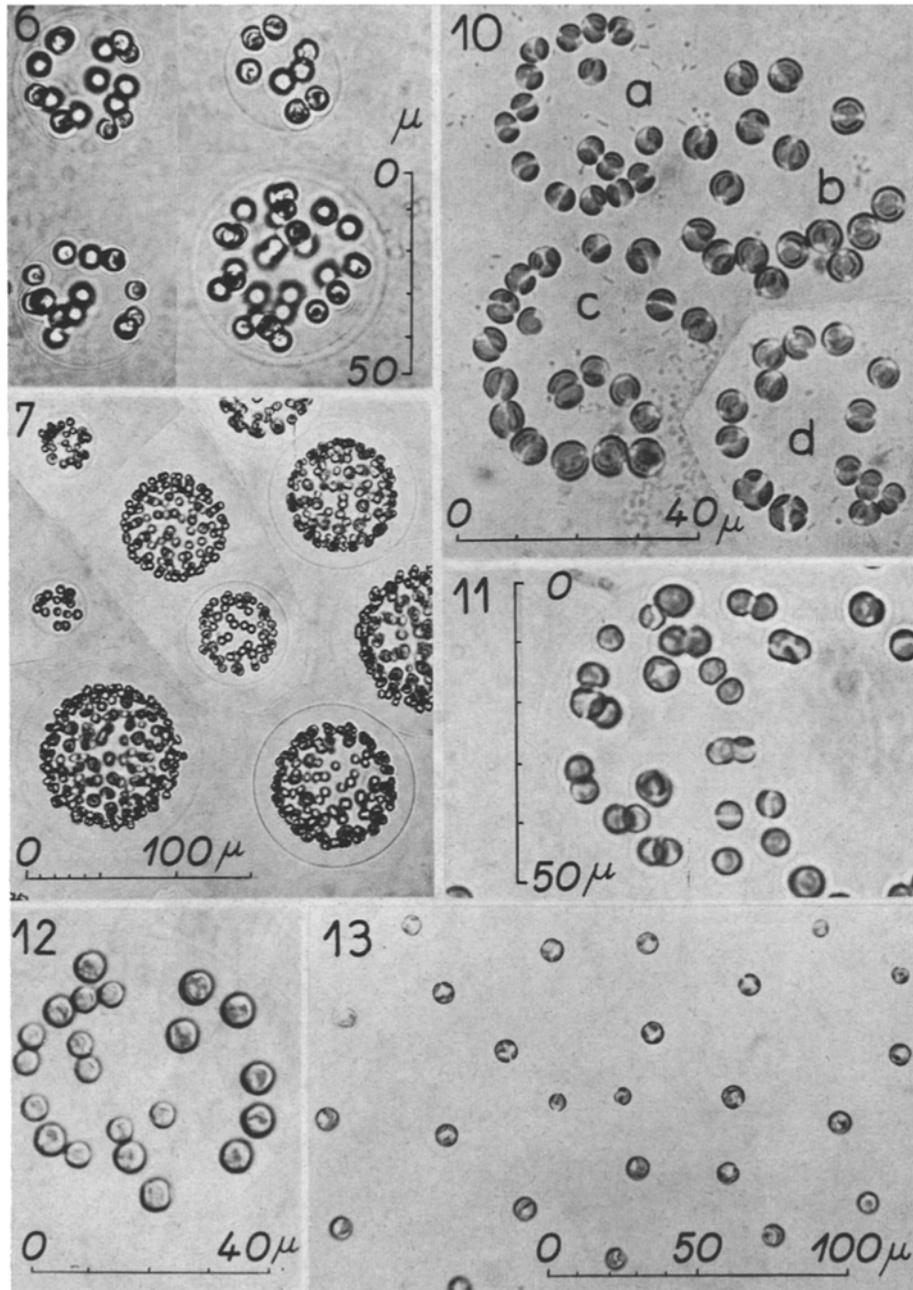


Abb. 6, 7 und 10—13

Abb. 6. *Phaeocystis*-Kolonien im 8-, 16- und 32-Zellenstadium. Abb. 7. *Phaeocystis*-Kolonien im 16- bis 256-Zellenstadium. Abb. 10. *Phaeocystis*. Unterschiedliche Größe der vegetativen Zellen. *a* Kolonie mit 16 kleinen, *b* mit 16 großen Zellen. *c* Zwei Zellen enthalten je 3 Chromatophoren. *d* Zwei große Zellen vor der Teilung mit je vier Chromatophoren. In dieser und den beiden folgenden Abbildungen sind die Kolonien flachgedrückt, so daß die Zellen in einer Ebene liegen. Abb. 11. *Phaeocystis*. Verschiedene Stadien der Zellteilung. Abb. 12. *Phaeocystis*. Kolonie mit 11 großen und 10 kleinen Zellen. Abb. 13. Ziemlich regelmäßig und locker verteilte Zellen in einer größeren *Phaeocystis*-Kolonie.

schale. Immer bleibt ein großer Teil der Schwärmer an der Oberfläche haften und entwickelt sich dort zu neuen Kolonien.

Der zur Ruhe gekommene Schwärmer umgibt sich mit einer äußerst zarten Membran, innerhalb der die weiteren Teilungen der Zelle vor sich gehen. Schon am Tage nach der Isolierung der vegetativen Zellen findet man zahlreiche junge Kolonien im 1- und 2-Zellenstadium. Die äußerst zarten Membranen lassen sich im Phasenkontrastmikroskop gut erkennen. Die weiteren Teilungen erfolgten im allgemeinen sehr regelmäßig und unter den in meinen Versuchen gegebenen Kulturbedingungen im Tagesrhythmus. So ergibt sich in einer gut wachsenden Kultur die Anzahl der Zellen in einer Kolonie als Potenz von 2, der Exponent entspricht dem Alter in Tagen. An einzelnen Kolonien wurde diese Regelmäßigkeit während 8 Tagen — also bis zum 256-Zellenstadium — durch Auszählen kontrolliert. Das Auszählen der Zellen gelingt leicht: durch Absaugen der Flüssigkeit unter dem Deckglas platten sich die Kolonien ab, so daß die Zellen in eine Ebene zu liegen kommen.

Bis zu einem Alter von 5 Tagen, also bis zum 32-Zellenstadium der Kolonie, verteilen sich die Zellen unregelmäßig an der Innenseite der Membran, an die sie dicht heranreichen (Abb. 6). Nach dem nächsten Teilungsschritt beginnen sie deutlich von der Membran abzurücken (Abb. 7); im 128-Zellenstadium hat sich der Abstand noch mehr vergrößert, die dicht gedrängt auf einer Kugelfläche angeordneten Zellen erscheinen von der Membran wie von einem Hof umgeben. Dieser Abstand von etwa 15—20  $\mu$  bleibt beim Wachsen der Kolonien erhalten, jedoch verschwindet dieses zierliche Stadium beim Größerwerden der Kolonien wieder, je mehr sich das Verhältnis der Durchmesser der „Zellenkugel“ und der Außenmembran dem Wert 1 nähert.

Entsprechend der regelmäßigen Vermehrung der Zellen vergrößert sich auch der Durchmesser der Kolonien in einer ganz gesetzmäßigen Abhängigkeit. Das Diagramm Abb. 8 veranschaulicht die Größenzunahme von *Phaeocystis*-Kolonien in einer Nährlösung mit 20‰ Erdabkochung. Die Kultur stand im Januar an einem Nordfenster und wurde täglich 12 Stunden zusätzlich mit einer Tageslichtlampe beleuchtet. Auf der Abszisse ist das Alter der Kolonien mit der entsprechenden Zellenzahl eingetragen, auf der Ordinate der Durchmesser. Bis zum 8. Tage wurde die Durchschnittsgröße gleichalter Kolonien einer Kultur ermittelt, für die weiteren vier Tage der Zuwachs einer isolierten Kolonie gemessen. Die Wachstumskurve folgt ebenso wie die Zunahme der Zellenzahl einigermaßen einer geometrischen Progression. Der Quotient der aufeinanderfolgenden Meßdaten der Kurve steigt zwar von 1,4 auf 1,7 an, was aber z. T. dadurch bedingt sein mag, daß die Kolonien bei einer Größe von rund 1 mm in den ruhigstehenden Kulturen bereits leicht abgeplattet sind und der gemessene Durchmesser dadurch einen etwas zu hohen Wert bekommt.

Die Zuwachsgeschwindigkeit einer Kolonie hängt unmittelbar von der Anzahl ihrer Zellen ab und steigert sich daher mit zunehmendem Alter. Es kommt mitunter vor, daß ein Teil der Zellen in einer Kolonie abstirbt, so daß sie nicht mehr gleichmäßig von Zellen ausgekleidet ist. Solche Schädigungen lassen sich in einer Meßreihe sofort erkennen und ergeben Unstetigkeiten in der Zuwachskurve. Die für die Darstellung in Abb. 8 gemessene Kugel war bis zum Ende der Beobachtung gesund und sehr dicht und gleichmäßig von Zellen ausgekleidet.

Auch die Zusammensetzung der Nährlösung hat einen entscheidenden Einfluß auf die Entwicklung von *Phaeocystis*. Ein unterschiedlicher Gehalt von

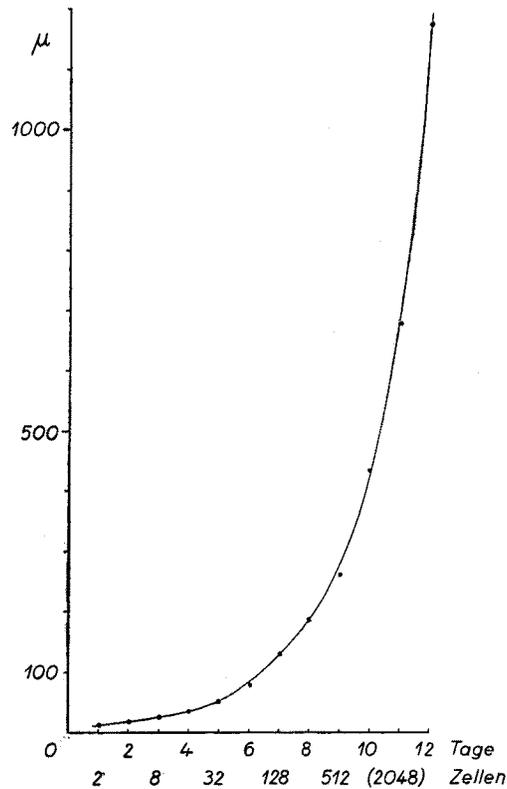


Abb. 8. Größenzunahme von *Phaeocystis*-Kolonien in 20 ‰ Erdschreiberlösung.

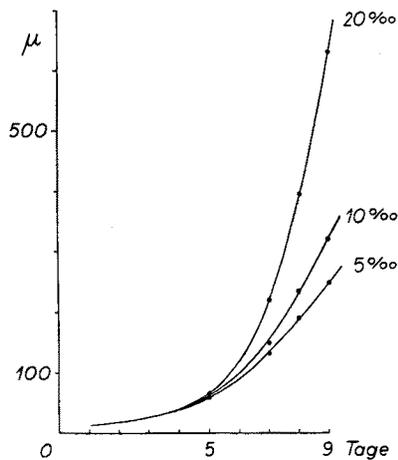


Abb. 9. Zuwachs von *Phaeocystis*-Kolonien in Nährlösungen mit 20 ‰-, 10 ‰- und 5 ‰-Schlickextrakt.

Nährsalzen oder Wirkstoffen beeinflusst die Wachstumsgeschwindigkeit der Kolonien ganz eindeutig. In dem Diagramm Abb. 9 wird die Entwicklung in drei verschiedenen Medien miteinander verglichen, die bei gleichem Gehalt an Nährsalzen (SCHREIBER-Lösung) 20, 10 bzw. 5 ‰ Schlickabkochung ent-

hielten. Während der ersten fünf Tage, also etwa bis zum 32-Zellenstadium, machen sich die Unterschiede nur wenig bemerkbar. Vom 7. Tage ab wirkt sich der unterschiedliche Gehalt an Stoffen, die mit dem Schlickextrakt in die Nährlösung kamen, immer stärker aus. Nach 9 Tagen haben die Kolonien in der Nährlösung mit 20 ‰ Schlickextrakt fast die doppelte Größe erreicht wie in der mit 10 ‰.

Die in Erde oder Schlick enthaltenen Wirkstoffe sind für das Gedeihen der *Phaeocystis*-Kulturen unbedingt erforderlich; in reinem Seewasser entwickelt sich die Alge — wenigstens im Januar und Februar — nicht. Auch bei Zusatz der üblichen Nährsalze erfolgt keine Entwicklung, wohl aber in Seewasser mit Erdextrakt. *Phaeocystis* scheint mir nach den bisher durchgeführten Versuchen ein ganz besonders geeignetes Objekt für ernährungsphysiologische Untersuchungen zu sein, weil sich aus der Zuwachskurve sofort erkennen läßt, wenn einer der notwendigen Nährstoffe aufgebraucht ist.

Über die Teilung der Zellen ist nichts Besonderes zu sagen, sie erfolgt im Anschluß an die Teilung der Chromatophoren (Abb. 10 *d*) durch Auseinanderweichen der beiden Hälften (Abb. 11). Bei der Empfindlichkeit des Objekts war es unmöglich, die Teilung im Leben zu beobachten. Eine brauchbare Fixierung ist ebenfalls nicht zu erzielen.

Es wurde bereits erwähnt, daß die Größe der vegetativen Zellen zwischen 4,5 und 8  $\mu$  schwankt, und daß auch die aus ihnen entstandenen Schwärmer unterschiedlich groß sind. Diese Größenunterschiede sind notwendigerweise durch die Teilung der Zellen bedingt. Die Tochterzellen sind nach der Durchteilung wesentlich kleiner als die Mutterzelle und wachsen bis zur nächsten Teilung wieder heran. Auffallende Größenunterschiede zeigen die Zellen der Kolonien *a* und *b* in Abb. 10. Beide enthalten 16 Zellen, in einem Falle sind sie nur etwa 4,5  $\mu$  dick, im anderen Falle 7  $\mu$ . Im allgemeinen erfolgen die Teilungen der Zellen in einer Kolonie ziemlich gleichzeitig; in vielen jüngeren Kugeln findet man daher gleichgroße Zellen, deren Anzahl eine Potenz von 2 ist. Erfolgen die Teilungen weniger regelmäßig, so enthalten die Kolonien Zellen von verschiedener Größe, in Abb. 12 z. B. 11 große und 10 kleine Zellen, in Abb. 10 *d* sind es 12 kleine und 2 große Zellen. In den jungen Kolonien bleibt aber das Verhältnis stets übersichtlich, so daß man in diesen Fällen leicht erkennen kann, wieviel Teilungsschritte bereits erfolgt sind. In etwas älteren Kolonien kann man immer Zellen verschiedener Größe finden; sie sind locker und ziemlich gleichmäßig in einer Schicht angeordnet (Abb. 13).

## 2. Makrozoosporen

Der im folgenden geschilderte Entwicklungsverlauf trat sehr selten in den Kulturen auf; er wurde im Laufe der vier Jahre, während derer die Kulturen unterhalten wurden, nur 6mal beobachtet, jeweils aber in zahlreichen Fällen. In kleinen Kugeln von 50—150  $\mu$  Durchmesser können sich die Zellen vermehren, ohne daß die Membran der Kolonie sich weiter vergrößert. Sie erfüllen dann mehr oder weniger dicht den ganzen Raum innerhalb der Membran, deren Kontur unscharf wird und die schließlich verquillt. Manchmal wandeln sich die Zellen im Inneren solcher Kugeln zu Schwärmern um. Ich nenne sie Makrozoosporen zum Unterschied von einer später zu beschreibenden Schwärmerform. In manchen Kolonien bewegten sich die Schwärmer 2—3 Tage lang, jedoch schien mir die Umwandlung der Zellen in

Schwärmer nicht gleichzeitig zu erfolgen. Meist gelang nur einem Teil der Schwärmer der Austritt aus dem Sporangium; die nicht völlig aufgelöste Wandung behinderte ihre Ausbreitung. Die freigewordenen Schwärmer entwickelten sich nach dem Festsetzen sofort zu neuen Kolonien. Von den im Inneren der Kugel zur Ruhe gekommenen Schwärmern entwickelte sich im allgemeinen ein Teil zu Kolonien, die zunächst zu einem dichten Ballen vereint heranwachsen und sich erst bei weiterer Vergrößerung der Kolonien voneinander trennen. Zellen, die sich nicht gleich zu neuen Kolonien entwickelten, teilten sich und erfüllten das Sporangium dicht mit dunkelbraun gefärbtem Inhalt. Auch diese Zellen wurden nach der Auflösung der Membran frei und entwickelten sich — zum Teil über ein Schwärmerstadium — zu *Phaeocystis*-Kolonien.

Trotz vieler Bemühungen gelang es mir nicht, die Bildung von Makrozoosporen im Experiment auszulösen. Ihr Auftreten ist nicht jahreszeitlich bestimmt; sie wurden sowohl im Februar und März als auch von Ende August bis Anfang Oktober beobachtet. Die Voraussetzung für ihre Entstehung scheint in irgendwie anomalen Wachstumsverhältnissen zu liegen. Sie entstanden vorwiegend in älteren *Phaeocystis*-Kulturen, in denen sich eine neue Generation entwickelte. Wahrscheinlich bewirkt der Nährstoffmangel zunächst die Wachstumshemmung der jungen Kolonien, die offenbar nur während einer eng begrenzten Zeitspanne befähigt sind, sich nach Übertragung oder nach Zusatz frischer Nährlösung in Sporangien umzuwandeln. Alle planmäßigen Versuche, dieses Stadium herbeizuführen, mißlangen aber; entweder entwickelten sich diese Kolonien zu normalen *Phaeocystis*-Kugeln oder zu echten palmelloiden Lagern weiter.

SCHERFFEL hat ein einziges Mal ein Stadium beobachtet, das sehr wahrscheinlich als Makrozoosporen-Kolonie zu deuten ist. Er fand „in einer Kolonie einen Haufen von 12 wohlausgebildeten Schwärmern, welche sich im Innern einer  $18\ \mu$  im Durchmesser haltenden, rundlichen Blase . . . lebhaft bewegten“ (S. 12). Die von ihm als Vorstadien der Schwärmerbildung angesehenen Gruppen von 2, 4, 6, 8 und 12 Zellen, jeweils von einer gemeinsamen Hülle umgeben, möchte ich aber für junge Entwicklungsstadien der Kolonien halten, die nicht unbedingt zu Sporangien führen müssen.

### 3. Mikrozoosporen

In alternden Kulturen traten mehrfach Schwärmer auf, die ich wegen ihrer besonderen Kleinheit als Mikrozoosporen von den bereits beschriebenen Schwärmerarten unterscheidet. Leider konnte ich immer nur die Existenz dieser Schwärmer feststellen, nicht aber die Vorgänge beobachten, die zu ihrer Entstehung führten. Zum erstenmal wandelten sich mehrere Kulturen im August 1951 so vollständig in Schwärmer um, daß keine Reste der Kolonien mehr übrigblieben. In einem anderen Falle — im Frühjahr — waren größere Teile der Kolonien degeneriert.

Die Mikrozoosporen sind rundlich, etwas abgeflacht,  $3\text{--}5\ \mu$  groß, also wesentlich kleiner als die ausgewachsenen vegetativen Zellen und die aus solchen hervorgegangenen Schwärmer (Abb. 5b). Sie haben neben den beiden gleichlangen Hauptgeißeln ebenfalls eine kurze, gerade, unbewegliche Nebengeißel. Sie ließ sich an den lebenden Schwärmern bedeutend leichter feststellen als an den zu Schwärmern umgewandelten vegetativen Zellen. Der Nachweis gelang auch im fixierten Zustande.

SCHERFFEL beobachtete diese Art von Schwärmen von Ende Mai bis Mitte Juni in Kolonien von verschiedener Größe, deren Gallerte durchaus nicht immer erweicht war. Er schildert die Bewegung der Schwärmer als „nicht besonders lebhaft, durch öftere Ruhepausen unterbrochen, während derer nur drehende oder zuckende Bewegungen ausgeführt wurden“. Die Besonderheit der Begeißelung hat SCHERFFEL an fixierten Schwärmen festgestellt.

Unter günstigen Kulturbedingungen können sich die Mikrozoosporen außerordentlich rasch vermehren, so daß sich die Nährlösung innerhalb weniger Tage gelbbraun verfärbt. Die Schwärmer sind nicht in dauernder Bewegung, sondern die meisten schweben völlig ruhig in der Nährlösung. Nur einzelne schwimmen taumelnd eine kurze Strecke weit und kommen sogleich wieder zur Ruhe. Dagegen werden die Schwärmer sehr beweglich, sobald man der Aufschwemmung einen Tropfen entnimmt und ihn in frische Nährlösung überträgt oder ein Präparat anfertigt.

Es gelang leicht, Reinkulturen von Mikrozoosporen unter geeigneten Kulturbedingungen durch öfteres Übertragen monatelang zu halten, ohne daß eine *Phaeocystis*-Kolonie auftrat. Sie entstanden aber innerhalb von 8—10 Tagen, wenn man eine Kultur in den Lichtgenuß einer Tageslichtlampe brachte. Die jungen Kolonien entwickelten sich besonders an der Oberfläche der Nährlösung. Es konnte nicht ermittelt werden, ob besondere Vorgänge zu ihrer Entstehung führten. Die aus Mikrozoosporen hervorgegangenen Kolonien unterscheiden sich nicht von den auf andere Weise entstandenen.

### III. Allgemeine Betrachtungen

Die im vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen sind in mehrfacher Hinsicht einer eingehenden Betrachtung wert. Man rechnet *Phaeocystis* ganz allgemein zu den palmelloiden koloniebildenden Chrysophyceen. Es darf aber nicht übersehen werden, daß diese Kolonien zum mindesten eine besondere Art des Palmellazustandes darstellen. Die Zellen liegen nicht unregelmäßig dreidimensional in einer Gallerte, sondern sie ordnen sich einschichtig auf einer Kugelfläche an. Außerdem ist noch eine ziemlich resistente Membran vorhanden, die die ganze Kolonie umgibt und von der die Zellen einen ziemlich gleichmäßigen Abstand einnehmen. Es besteht kein fester Verband der Zellen mit dieser Außenmembran, man kann die Membran von der zellenführenden Schicht beim Zerdrücken der *Phaeocystis*-Kugeln leicht trennen. Die Außenhülle ist völlig strukturlos. Sie dürfte wohl als eine Niederschlagsmembran anzusehen sein, indem eine von den Zellen ausgeschiedene Substanz an der Grenzschicht mit dem Meerwasser zu der verhältnismäßig festen Membran erstarrt. Die Membran ist durch die Turgeszenz der Kolonie stets gespannt.

Das „Wachstum“ der Membran erfolgt ganz stetig und in einer gesetzmäßigen Abhängigkeit von der Anzahl der Zellen, die in einer Kolonie vereinigt sind. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß die Zellen der rasch wachsenden Kolonien arm an Leukosin sind. Man könnte an einen Zusammenhang in der Weise denken, daß es unter günstigen Kulturbedingungen nicht zu einer Speicherung von Assimilaten kommt, sondern daß diese zum Aufbau der Membran verbraucht werden.

Es ist unwahrscheinlich, daß der ganze Inhalt der Kolonie von einer einheitlichen Gallerte erfüllt ist, wie SCHERFFEL annimmt. In gut wachsenden

Kolonien findet man niemals Zellen im Inneren der Kugel, sondern immer nur in einer Lage unter der Membran. Wenn sich in ruhigstehenden Kulturen die Zellen am basalen Pol der Kugeln ansammeln, so wandern sie entlang der Membran, wie sie sich auf dem gleichen Wege auch wieder über die ganze Kugeloberfläche ausbreiten, wenn die Kolonien in solchen Kulturen öfters bewegt werden.

Völlig eigene Züge weist *Phaeocystis* in der Umwandlung ihrer vegetativen Zellen in Schwärmer auf. Dieser Vorgang kann jederzeit eingeleitet werden, wenn die Zellen mechanisch aus ihrem Verband gelöst werden. Es liegt also hier eine vegetative Vermehrung vor, bei der die einzelnen Zellen der Kolonie beweglich werden. Daß diese Art der vegetativen Vermehrung für die Alge sehr zweckmäßig ist und sich damit auch das Massenaufreten von *Phaeocystis* erklären läßt, ist ohne weiteres einleuchtend. Sehr wahrscheinlich werden bei bewegter See viele der im Plankton treibenden Kolonien zerstört und dabei die einzelnen Zellen freigemacht werden. Das kurzzeitige Schwärmerstadium dürfte zwar bei der planktonischen Lebensweise von *Phaeocystis* ökologisch ohne Bedeutung sein.

Eine weitere eigene Note erhält *Phaeocystis* durch ihre Mikrozoosporen. SCHERFFEL beobachtete sie am Ende der Vegetationszeit, und in meinen Versuchen traten sie immer nur in alternden Kulturen auf. Auch LAGERHEIM (1896) beobachtete nur ein einziges Mal eine einzelne schwärmende Kolonie im Mai kurz vor dem Verschwinden von *Phaeocystis*. Sie ging zugrunde, bevor er die Schwärmer genauer untersuchen konnte. Er nimmt an, daß sie sich zu Dauerzellen entwickeln, die bei ihrer Keimung im folgenden Winter wieder die blasenförmigen Kolonien ergeben.

Die Mikrozoosporen, die sich in meinen Kulturen durch Teilung ausgiebig vermehrten, stellen eine besondere, im Flagellaten-Stadium lebende Generation in der Entwicklung von *Phaeocystis* dar. Damit ist unter den Chrysophyceen eine Art nachgewiesen, in deren Lebenszyklus zwei morphologisch verschiedene Generationen aufeinander folgen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Mikrozoosporen auch unter den natürlichen Lebensbedingungen im freien Meere die Zeit überbrücken, in der die Kolonien im Plankton fehlen. Das eingangs (S. 219) erwähnte Auftreten von *Phaeocystis* im Dezember bestätigt diese Annahme.

Ob den Makrozoosporen eine besondere Rolle im Entwicklungszyklus zukommt oder ob sie vielleicht nur unter den Bedingungen der Kultur entstanden waren, vermag ich nach ihrem bisherigen spärlichen Auftreten nicht zu entscheiden.

Ein besonderes Interesse kommt den Schwärmern durch die Eigenart ihres Geißelapparates zu. Die Bestätigung von SCHERFFELS Angabe über das Vorkommen dreigeißeliger Schwärmer bei *Phaeocystis* ist für die systematische Stellung dieser Art bedeutungsvoll und rückt sie in die Verwandtschaft der Formen, die sich der Gattung *Prymnesium* anschließen.

Bisher waren nur einzelnlebende Chrysophyceen mit drei Geißeln bekannt. Eine zusammenfassende Darstellung über diese Formen gab CONRAD (1941). Die Familie der *Prymnesiaceae* enthält nur die Gattung *Prymnesium* mit 3 Arten, in deren Lebenszyklus das Monadenstadium vorherrscht. Die überwiegend im rhizopodialen Stadium lebende *PlatychrYSIS pigra* wurde von CARTER (1937) zum Typus einer eigenen Familie innerhalb der Ordnung der *Rhizochrysidales* erhoben. Über die Notwendigkeit, *Phaeocystis* als Typ einer

eigenen Familie — *Phaeocystidaceae* — anzusehen (allerdings mit anderen Kennzeichen als sie LAGERHEIM [1896] herausgestellt hat) kann nach den vorausgegangenen Erörterungen kein Zweifel bestehen.

Das Vorkommen dreigeißeliger Chrysophyceen in Gruppen mit monadaler, rhizopodialer und palmelloider Organisation erscheint mir besonders bemerkenswert. Alle bisher bekannten dreigeißeligen Formen leben — mit Ausnahme von *Chrysochromulina parva* Lackey, deren systematische Stellung zweifelhaft ist (vgl. CONRAD 1941) —, im Meer- oder Brackwasser. Es beginnt sich hier eine Vertikalgliederung in der Klasse der *Chrysophyceae* abzuzeichnen, die vielleicht einmal zur Abtrennung einer Unterklasse führen kann. Der Übergang von vegetativen Zellen zu Schwärmern und der Wechsel einer koloniebildenden mit einer monadalen Generation unterscheiden *Phaeocystis* von allen übrigen bisher bekannten Chrysophyceen. Auch *Platyhrysis* nimmt durch ihr freibewegliches, begeißeltes Stadium eine Sonderstellung innerhalb der *Rhizochrysidales* ein.

Die übrigen bisher — wenn auch unter Vorbehalt — zur Gattung *Phaeocystis* gestellten Arten müssen jetzt diesen Platz endgültig aufgeben. LAGERHEIM (1896) führte *Tetraspora Giraudii* Derb. et Sol. seiner neuen Gattung zu. Diese lange Zeit nur ungenügend bekannte Art wurde von NASR (1941) im Roten Meer gefunden; sie bildet echte palmelloide, unregelmäßige, gallertige Klumpen von blaßgelblich-brauner Farbe auf den Stämmchen von *Sargassum*. In der Gallerte liegen in großer Zahl kugelige Zellen von etwa 4,5  $\mu$  Durchmesser. Sie enthalten nach der Abbildung bei NASR einen Chromatophor. Die Schwärmer sind birnförmig, sie haben 2 ungleiche Geißeln, von denen die längere nach vorn gerichtet ist. Sie ähneln damit sehr den Phaeophyceen-Schwärmern, worauf bereits FRITSCH (1945) hinweist und zugleich bemerkt, daß diese Art wenig mit *Ph. globosa* gemeinsam habe.

Die Angaben von BÜTTNER (1911) über seine beiden zu *Phaeocystis* gestellten Arten aus dem Kieler Hafen sind zu unzureichend, um sich eine rechte Vorstellung von diesen Formen machen zu können. Der nur in Einzahl vorhandene Chromatophor schließt sie wohl ohnedies aus der Gattung *Phaeocystis* aus.

Die von BOURRELLY (zitiert nach MAGNE 1954) in die Familie der *Phaeocystaceae* eingeordnete *Ruttnera Chadefaudii* muß diesen Platz aufgeben, da die Schwärmer zwei gleichlange Geißeln besitzen.

#### IV. Zusammenfassung

1. Durch Kulturversuche wurde festgestellt, daß der Lebenszyklus von *Phaeocystis* eine freibewegliche monadale Phase und ein palmelloides Koloniestadium umschließt. Die beiden Generationen können in den Kulturen nebeneinander bestehen und sich selbständig vegetativ vermehren. Wahrscheinlich wird unter den natürlichen Lebensbedingungen im freien Meere die Zeit des Fehlens der Kolonien durch die Schwärmergeneration überbrückt.

2. Die Kolonien vermehren sich hauptsächlich durch Schwärmer, in die sich die vegetativen Zellen innerhalb weniger Stunden umwandeln können, nachdem sie mechanisch aus dem Verband der Kolonie herausgelöst sind. Aus jedem Schwärmer geht eine neue Kolonie hervor.

In alternden Kulturen entstehen Mikrozoosporen — zum Unterschied von

einer größeren Schwärmerart, deren Bedeutung im Lebenszyklus noch unklar ist —, die sich ausgiebig vegetativ vermehren. Aus ihnen entstehen unter geeigneten Kulturbedingungen wieder kugelige Kolonien.

3. Die Schwärmer von *Phaeocystis* haben zwei gleichlange heterodynamische Geißeln und eine kurze, gerade, unbewegliche Nebengeißel.

4. Durch diese an *Phaeocystis Poucheti* — *globosa* erzielten Ergebnisse erhält die Familie der *Phaeocystidaceae* neue Merkmale. Alle übrigen bisher in die Gattung oder Familie eingeordneten Formen scheiden aus.

### Angeführte Schriften

- Büttner, J., 1911: Die farbigen Flagellaten des Kieler Hafens. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Kiel **12**.
- Carter, Nellie, 1937: New or interesting algae from brackish water. Arch. Protistenkunde **90**.
- Conrad, W., 1941: Notes protistologiques. XXI. Sur les Chrysomonadines à trois fouets. Aperçu synoptique. Bull. Mus. Hist. nat. de Belgique **17**.
- Dangeard, P., 1934: Sur la présence en France du *Phaeocystis globosa* Scherffel. Bull. Soc. bot. Fr. **81**.
- Fritsch, F. E., 1945: The structure and reproduction of the algae. Vol. II. Cambridge.
- Hamel, G., 1930: Chlorophycées des côtes françaises. Revue Algol. **5**.
- Lagerheim, G., 1893: *Phaeocystis* nov. gen. grundadt på *Tetraspora Poucheti*. Bot. Notiser, Lund.
- 1896: Über *Phaeocystis Poucheti* (Har.) Lagerh., eine Plankton-Flagellate. Öfvers. af Vet. Akad. Förhandl. **53**.
- Magne, F., 1954: Les Chrysophycées marines de la station Biologique de Roscoff. Rev. Gén. de Bot. **61**.
- Nasr, A. H., 1941: Some new and little known algae from the Red Sea. Revue Algol. **12**.
- Ostenfeld, C. H., 1913: De Danske Farvandes Plankton i Aarene 1898—1901. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, 7. Raekke, **9**.
- Pouchet, M. G., 1892: Sur une algue pélagique nouvelle. C. R. hebdomad. Soc. de Biol., IX série, **4**.
- Savage, R. E., 1930: The influence of *Phaeocystis* on the migrations of the herring. Fish. Invest., Series II, **12**.
- Scherffel, A., 1899: *Phaeocystis globosa* n. sp. (Vorl. Mitt.) Ber. D. Bot. Ges., **17**.
- 1900: *Phaeocystis globosa* nov. spec. nebst einigen Betrachtungen über die Phylogenie niederer, insbesondere brauner Organismen. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Helgol. **4**.