

Ein Beitrag zur Taxonomie der Gattung *Chaetomorpha* (Cladophorales, Chlorophyta)

P. KORNMANN

*Biologische Anstalt Helgoland (Meeresstation);
Helgoland, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: A contribution to the taxonomy of the genus *Chaetomorpha* (Cladophorales, Chlorophyta). Since the taxonomy of the genus *Chaetomorpha* is rather confused, species are now characterized on the basis of biological features. Reproduction and peculiarities of ontogenetical development and growth are elucidated by culture experiments; and cross-fertilization between the species is used for delimitation of relationship. The biological species concept of *Chaetomorpha linum* is based on material from the type locality. On the other hand, *Chaetomorpha aerae* has well-defined characters which clearly differentiate it from *Ch. linum*. In the present study, *Chaetomorpha* samples originating from Danish waters, coastal areas of the German Sea, Anglesey (North Wales), the NW coast of Spain and the Gulf of Naples are compared.

EINLEITUNG

Die vorliegende taxonomische Bearbeitung einiger *Chaetomorpha*-Arten knüpft an eine frühere Kennzeichnung der bei Helgoland und List/Sylt vorkommenden Formen an. Als objektive Merkmale zu ihrer Charakterisierung dienten der Lebenszyklus und die im Kulturversuch erkannten Gesetzmäßigkeiten des Wachstums und Thallusaufbaues (KORNMANN 1968, 1969a). Das Ergebnis blieb jedoch im Hinblick auf die Zuordnung zu den beschriebenen *Chaetomorpha*-Arten unbefriedigend. Diese Klärung war nur durch eine vergleichende Untersuchung der an den benachbarten Küsten vorkommenden Formen zu erwarten. Zum festen Punkt ist die Untersuchung von *Chaetomorpha linum* vom Typus-Fundort geworden, zur sicheren Grundlage für die nomenklatorische und taxonomische Bereinigung einer Gattung, in der die subjektive Beurteilung zu schwerer Verwirrung geführt hatte.

Auch Proben von Anglesey Island (North Wales, England), der spanischen Atlantikküste bei Ribeira (Ria de Arosa) und dem Golf von Neapel konnten in die Untersuchungen einbezogen werden. Nach der bisherigen Auffassung wären sie alle *Chaetomorpha aerea* zugeordnet worden, die CHRISTENSEN (1957) für eine am Substrat verankerte Erscheinungsform der freitreibenden *Chaetomorpha linum* hält. *Chaetomorpha aerea* ist hingegen eine selbständige, wohldefinierte Art; zwar stand kein Material vom Typus-Fundort zur Verfügung, doch ist DILLWYNS Beschreibung so eindeutig, daß die bei Helgoland vorkommende Form damit identifiziert werden kann. Durch die Kenn-

zeichnung dieser beiden Arten auf der Basis des Kulturexperiments erhält die Taxonomie der Gattung *Chaetomorpha* ihre sichere Grundlage.

UNTERSUCHUNGEN UND ERGEBNISSE

Chaetomorpha linum (MÜLLER) KÜTZING

Die freitreibende Form

Bis vor wenigen Jahren (CHRISTENSEN 1957) war die freitreibende Lebensweise das allgemein anerkannte Merkmal von *Chaetomorpha linum*; die Fäden sollten nicht am

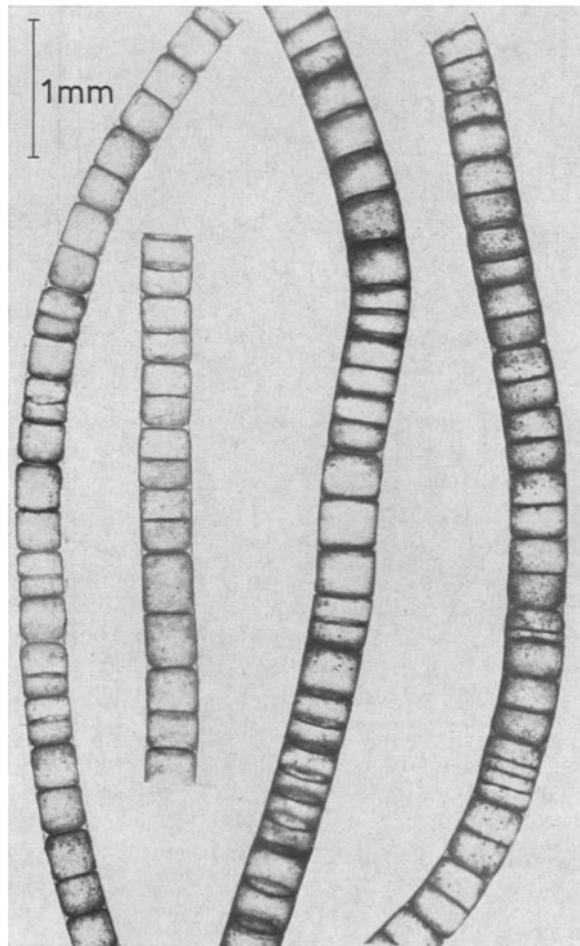


Abb. 1: *Chaetomorpha linum*. Freitreibende Fäden vom Typus-Fundort

Standort verankert sein. Solches Material sammelte CHRISTENSEN an der Typuslokalität, der Nakskover Bucht, Lolland, Dänemark, am 6. Oktober 1968 (Abb. 1). In dieser Probe variiert die Breite der Fäden zwischen 320 und 450 μm , die Höhe der Zellen schwankt in weiten Grenzen in Abhängigkeit von ihrem individuellen Alter, ihrer häufig inäqualen Teilung und der Fadendicke. Maße und Proportionen der Zellen tragen daher wenig zur Kennzeichnung der Alge bei; auf die photographische Wiedergabe kann eigentlich nicht verzichtet werden, um die Besonderheit des Habitus anschaulich zu machen. Auf solchen Bildern kommt die Gliederung der Fäden in Abschnitte zusammengehöriger Zellgruppen klar zum Ausdruck. Längs des Fadens wiederholen sich kürzere und längere Abschnitte, deren Herkunft von einer Mutterzelle nicht übersehen werden kann; ihre Grenzen sind durch die stärkere Einschnürung an den Querwänden oder auch oftmals an der Stärke des *Cocconeis*- oder Feinalgenbewuchses gut gekenn-

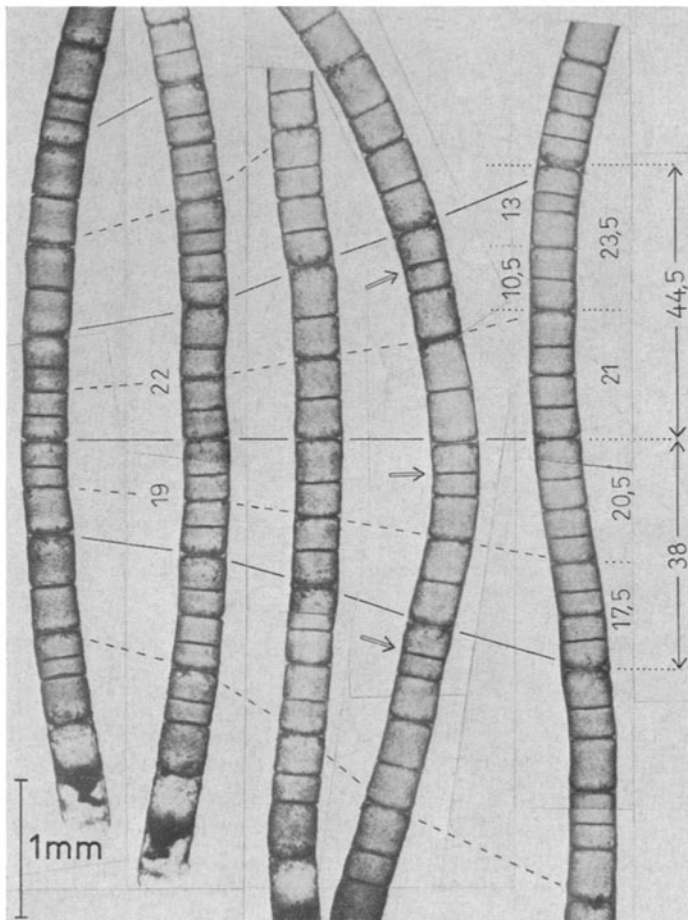


Abb. 2: *Chaetomorpha linum*. Fadenstück vom Typus-Fundort in Nährlösung wachsend, Tagesintervalle

zeichnet. Charakteristisch für *Chaetomorpha linum* sind die häufigen inäqualen Zellteilungen, deren gesetzmäßige Einschaltung in den Faden bei der festsitzenden Form von List/Sylt bereits ausführlich beschrieben wurde (KORNMANN 1968, Abb. 8 und 9). Ein ganz entsprechendes Verhalten zeigt auch das in Nährlösung frisch weiterwachsende Typusmaterial von *Chaetomorpha linum* (Abb. 2).

Die inäqualen Teilungen sind ganz offensichtlich Ausdruck einer Polarität. Sie werden durch die ungleiche Geschwindigkeit bedingt, mit der sich in einem Paar junger

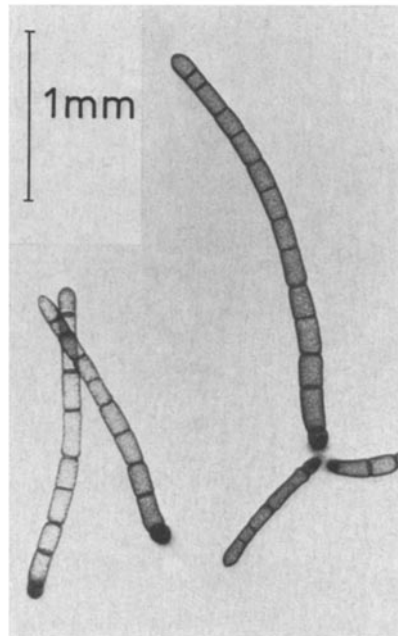


Abb. 3: *Chaetomorpha linum*. 39 Tage alte Zygotenkeimlinge mit Haftscheiben, aus der freitreibenden Form vom Typus-Fundort kultiviert

Schwesterzellen der dichtere Plasmagürtel, in dem sich die Kerne anreichern, zur Zellmitte verschiebt. Er verlagert sich schneller in basaler als in apikaler Richtung. Während er in der unteren Schwesterzelle bis zur Mitte vorrückt, bleibt er in der oberen Zelle unterhalb ihres Äquators; bei ihrer Teilung entstehen daher verschieden hohe Schwesterzellen. Die längere obere Zelle eines solchen ungleichen Paares wird früher teilungsfähig als ihre Schwesterzelle, sie eilt ihr meist einen, mitunter auch zwei Tage in der Teilung voraus (Pfeile in Abb. 2). Die bei den sich streckenden Zellen vergrößern aber noch den Gesamtzuwachs gegenüber ihrer ehemaligen Schwesterzelle. Man findet daher längs eines wachsenden Fadens immer wieder ungleich hohe Abschnitte, die auf eine inäquale Zellteilung zurückgehen; die in Abbildung 2 eingetragenen Maße bringen dies deutlich zum Ausdruck. Wachstumsgeschwindigkeit und Zellteilungsrythmus hängen von den jeweiligen Versuchsbedingungen ab; in dem abgebildeten Beispiel

verdoppelt der Faden seine Länge in drei Tagen, die längere Zelle eines inäqualen Paares wird meist nach drei, die kürzere nach vier Tagen teilungsfähig. Mit der Kenntnis dieser morphologischen Gesetzmäßigkeiten läßt sich ein Faden ohne weiteres auf dem

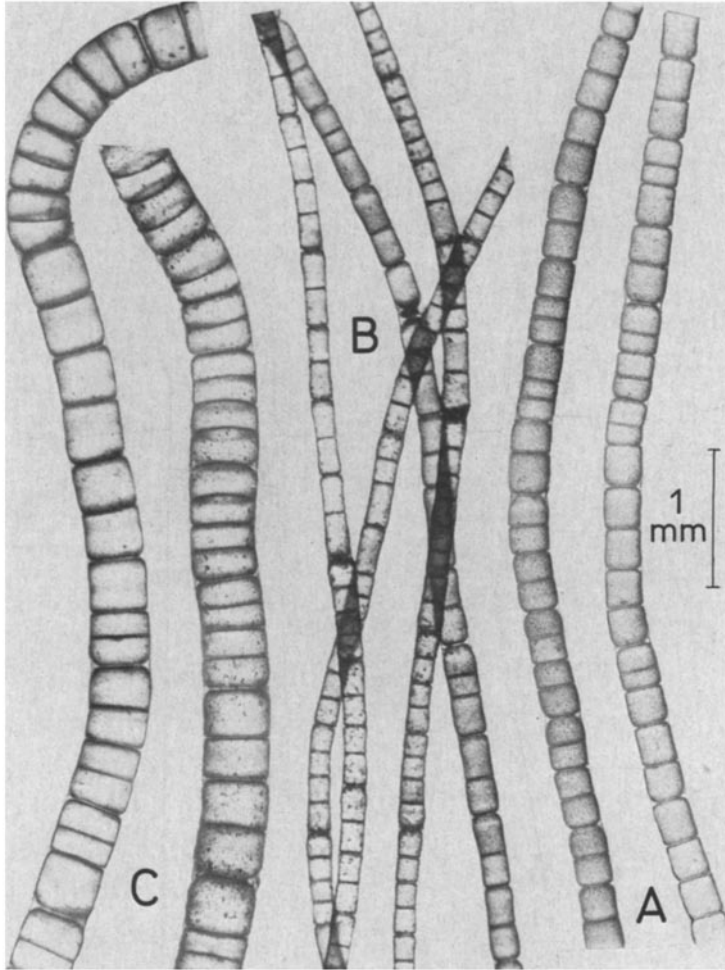


Abb. 4: *Chaetomorpha linum*. Freitreibende Form von Bottsand, Kieler Förde. A–C Fäden verschiedener Breite aus mehreren Proben

Zeichenblatt konstruieren. Die Höhe der Zellen steht im allgemeinen im umgekehrten Verhältnis zur Fadenbreite; in dünnen Fäden sind die Zellen relativ länger. Der inäquale Teilungsmodus prägt sich erst bei einer bestimmten Fadendicke aus.

Viele der feucht in einem Plastikbeutel übersandten Algen wurden in Nährlösung schon nach wenigen Tagen reichlich fertil. Die Probe enthielt Sporophyten und Gametophyten. Zoosporen und Zygoten setzten sich auf der Unterlage fest; Abbildung 3 zeigt

etwa fünf Wochen alte, mit einer Haftscheibe verankerte Zygotenkeimlinge. Damit ist eindeutig nachgewiesen, daß die freitreibende *Chaetomorpha linum* vom typischen Fundort – zumindest unter den geschilderten Bedingungen des Experimentes – fertil werden und festsitzenden Generationen von Gametophyten und Sporophyten den Ursprung geben kann.

Ganz ähnliches Ostsee-Material stand mir von Bottsand, Kieler Förde, zur Verfügung. W. GREVE sammelte die dort am Strand in großer Menge ausgeworfene Alge am 8. November 1968. Fünf der aus sechs verschiedenen Ballen entnommenen Proben waren untereinander gleichartig und um 300 μm breit (Abb. 4 A). Die abweichende Probe enthielt überwiegend dünne Fäden zwischen 150 und 300 μm Breite (Abb. 4 B) zusammen mit wenigen besonders dicken, deren Durchmesser 500 μm erreichte (Abb. 4 C). In Nährlösung wurden die dünnen Fäden nicht fertil, während alle geprüften Einzelfäden mittlerer Dicke Zoosporen bildeten. Die meisten dicken Fäden erwiesen sich als Sporophyten, nur wenige waren Gametophyten. Die Zoosporen aus beiden Aufsammlungen entwickelten sich in gleicher Weise zu Keimlingen, wie sie in Abbildung 3 dargestellt sind; die Fadendicke der aus ihnen hervorgehenden festsitzenden Generationen zeigte keine Abhängigkeit von der des jeweiligen Ausgangsmaterials.

Reinkulturen der feinfädigen Probe konnten durch wiederholtes Abtrennen epiphytenfreier Fadenstücke erzielt werden. Der Fadendurchmesser nahm langsam aber stetig zu und erreichte nach einem Jahr sogar die Maße der dicken Fäden in Abbildung 4. Ganz zufällig kam es zweimal in diesen Kulturen zur Zoosporenbildung. Zum ersten Male in einer Schale, die während eines halben Jahres unbeachtet geblieben war. Die Fäden waren in schlechtem Zustand, viele Zellen waren mehr oder weniger stark plasmolysiert. Sie erholten sich aber nach dem Umsetzen in neue Nährlösung. In dieser Kultur wurden in den nächsten Wochen zahlreiche Zellen fertil und entließen Zoosporen. Die aus ihnen aufgezogenen Pflanzen erwiesen sich – wie zu erwarten – als Gametophyten. In einem anderen Falle leitete ebenfalls eine Plasmolyse die Schwärmerbildung ein. Ein kurzes Fadenstück lag etwa zwei Stunden lang in einem Tropfen auf einem Objektträger, dabei trat Plasmolyse in sämtlichen Zellen ein. In Nährlösung übertragen, begannen wenige Tage später einige Zellen fertil zu werden und entleerten Zoosporen. Über die bei *Chaetomorpha sutoria* durch Plasmolyse angeregte Schwärmerbildung wird auf p. 9 berichtet.

Chaetomorpha linum im festsitzenden Zustand

„*Chaetomorpha linum* in the attached state“ ist der Titel einer 1957 von CHRISTENSEN veröffentlichten Arbeit, in der charakteristische Habitusbilder der festgewachsenen Alge dargestellt sind. Der experimentelle Nachweis für die Übereinstimmung der beiden Wuchsformen ist durch die Ergebnisse des vorigen Abschnitts erbracht. Allerdings darf die festgewachsene Form nicht mit *Chaetomorpha aerea* identifiziert werden.

Schönes Material, ganz wie es in Abbildung 1 seiner oben zitierten Arbeit dargestellt ist, sammelte CHRISTENSEN im Juli 1968 bei Laesø, Dänemark (Abb. 5 A). Habitus und Formwechsel entsprechen völlig der bei List/Sylt vorkommenden Form, über deren Wachstum und Entwicklung bereits ausführlich berichtet wurde (KORNMANN

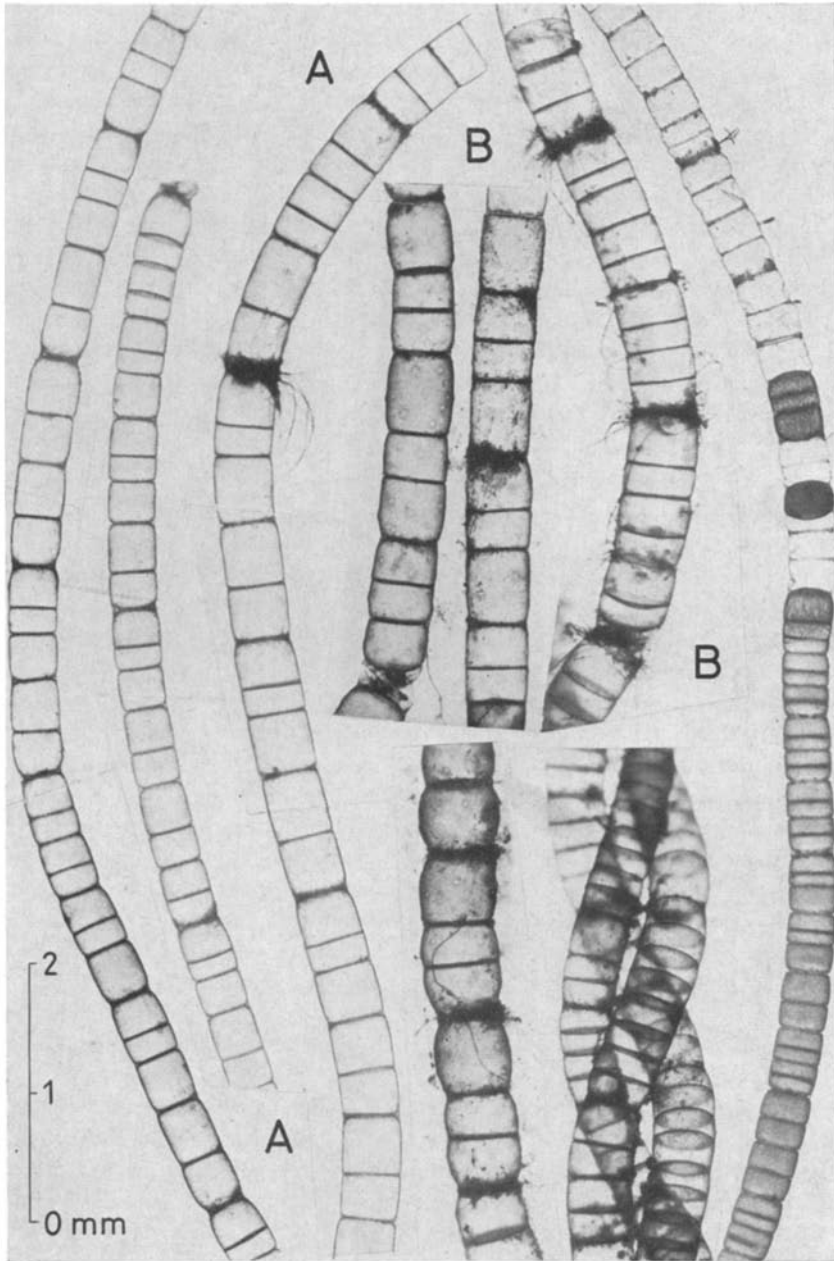


Abb. 5: *Chaetomorpha linum*. Festsitzende Form; A von Laesø (Dänemark), B von List/Sylt

1968). Nach über 20jährigen Beobachtungen kommt sie im Bereich der Insel Sylt nur an zwei engbegrenzten Stellen des Königshafens vor. Beide Standorte liegen dicht über der Niedrigwasserlinie; an ihnen tritt Wasser aus dem höhergelegenen sandigen Bereich der Gezeitenzone aus. In kleinen Rinnen oder flachen Tümpeln wachsen die Fäden einzeln und zu mehr oder weniger dicken Strängen zusammengedreht an Steinen oder Muschelschalen; sie liegen auch bei stark abgelaufenem Wasser niemals trocken. Abbildung 5 B vervollständigt das Bild der in ihrem Habitus sehr veränderlichen Alge. Bei rascher Teilungsfolge können in breiten Fäden die Zellen extrem niedrig sein, so daß ihre Höhe nur ein Viertel des Fadendurchmessers beträgt. Die Zellen fertiler Fadenden sind häufig ausgeprägt tonnenförmig; die Wandung weist stets mehrere Austrittsöffnungen für die Schwärmer auf.

Vor der Aufklärung dieser Zusammenhänge wurde die festsitzende Alge von List/Sylt als *Chaetomorpha aerea* bezeichnet (KORNMANN 1952, KÖHLER 1956, KESSELER 1960), während eine in großen Mengen im Sylter Wattenmeer vorkommende freitreibende Art, von der sie leicht zu unterscheiden ist, für *Chaetomorpha linum* angesehen wurde. Sie ist Gegenstand des nächsten Abschnitts.

Chaetomorpha sutoria (BERKELEY) nov. comb.

Conferva sutoria BERK. 1833, p. 38, Tab. 14, fig. 3

Wer Gelegenheit hat, lebendes Material am Standort zu vergleichen, zweifelt nicht an der Spezifität der beiden bei List/Sylt nebeneinander vorkommenden Arten. Abbildung 6 bringt das wesentliche morphologische Merkmal von *Chaetomorpha sutoria* klar zum Ausdruck: die im Vergleich zu *Chaetomorpha linum* nur ganz geringfügige Einschnürung der Zellen an den Querwänden, wodurch die 200 bis 400 μm dicken Fäden fast geradlinig begrenzt erscheinen. Der Faden erinnert nicht an eine gegliederte Kette, wie dies bei *Chaetomorpha linum* der Fall ist. Die Fäden haben nur eine geringe Tendenz, seilartige Stränge zu bilden.

HARVEY (1846–1851, Tafel 150) unterscheidet *Conferva linum* und *Conferva sutoria*. Überzeugender als die Beschreibung bringen die Abbildungen die kennzeichnenden Merkmale zum Ausdruck. Wenn auch die Querwände bei *Conferva linum* nicht eingeschnürt gezeichnet sind, so sind doch die „Zwickel“ zwischen den Zellen als helle Dreiecke gut ausgeprägt. Dagegen ist *Conferva sutoria* etwas dünner, der Faden erscheint gerade, da keine besonders betonten „Zwickel“ an den Querwänden zu erkennen sind. Auch NEWTON (1931) unterscheidet bei den freitreibenden Arten die 100 bis 300 μm dicke „*Chaetomorpha linum* KÜTZ.“ (= *Conferva sutoria* BERK.) von der 300 bis 700 μm dicken „*Chaetomorpha crassa* KÜTZ.“ (= *Conferva linum* HARV.). Ebenso setzt KYLIN (1949) seine *Chaetomorpha linum* (MÜLLER in Fl. Dan.) KÜTZ. mit *Conferva sutoria* gleich; seine Beschreibung der an der schwedischen Westküste verbreiteten Art enthält die kennzeichnenden Merkmale.

Im Sylter Wattenmeer kann man *Chaetomorpha sutoria* während des ganzen Jahres sammeln, ihre größte Massenproduktion fällt jedoch in die Sommer- und Herbstmonate, wo sie häufig in großen Mengen an den Strand gespült wird. Das während

vieler Jahre beobachtete Naturmaterial war stets vegetativ, und auch in Kultur wurde *Chaetomorpha sutoria* nur gelegentlich und nach groben Eingriffen fertil. KESSELER (1960) erhielt Zoosporen in einer Endzelle eines Fadens, der zwei Monate vorher plasmolysiert worden war. Sein größter Keimling hatte nach sechs Monaten 5,4 cm Länge erreicht. Auch in meinen Kulturen ließ sich durch Plasmolyse eine Fertilisierung

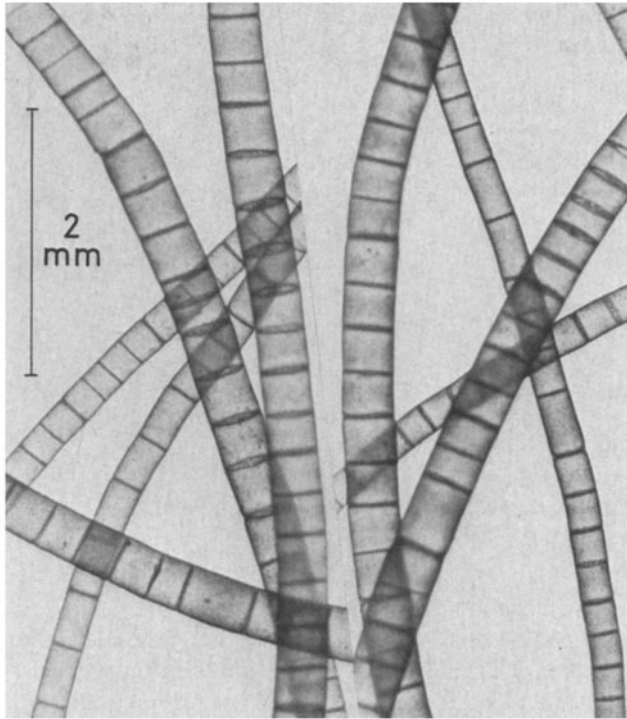


Abb. 6: *Chaetomorpha sutoria*. List/Sylt

weniger Endzellen von Fadenstücken auslösen. Wiederum waren es keine planmäßigen, auf dieses Ziel ausgerichteten Versuche, sondern Zufallsbeobachtungen an überständig gewordenen Kulturen, in denen es durch langsame Konzentrierung des Mediums zur Plasmolyse gekommen war. In frischer Nährlösung erholten und teilten sich die Zellen wieder, danach wurden die Fäden zerschnitten. Nach kurzer Zeit wurden die Endzellen mehrerer Fadenstücke fertil und entleerten viergeißelige Zoosporen, von denen sich ein Teil auf den Fäden festsetzte und auskeimte (Abb. 7).

Das Aussehen der Keimlinge ist ein weiteres beweiskräftiges Merkmal für die Selbständigkeit von *Chaetomorpha sutoria* (Abb. 8 A). Durch ihre langgestreckten Zellen unterscheiden sich die Fädchen klar von den entsprechenden Stadien von *Chaetomorpha linum* (Abb. 3). Die abgebildeten Keimlinge traten spontan als Nachkommenschaft eines aus einer Zoospore kultivierten Fadens auf, die Fruktifikation wurde nicht beobachtet. Sie kann aber auch nur ganz geringfügig gewesen sein, weil nur wenige

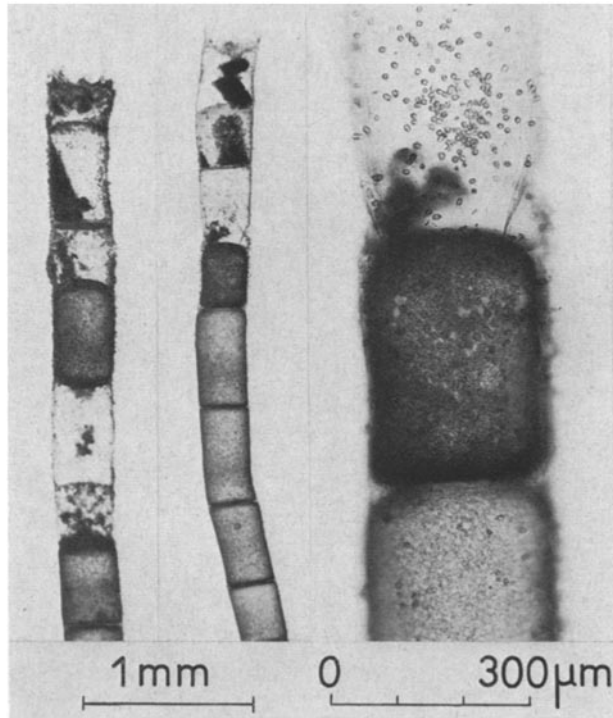


Abb. 7: *Chaetomorpha sutoria*. Fertile Fadenenden, mit Zoosporenkeimlingen besetzt

Keimlinge in der betreffenden Schale gefunden wurden. Wenn *Chaetomorpha sutoria* auch nur einige Male in Kultur fertil geworden ist, so berechtigen diese Beobachtungen doch zu der Annahme, daß auch diese Alge unter natürlichen Verhältnissen als fest-sitzende Form vorkommen kann.

Regenerate, die morphologisch durchaus den Keimlingen entsprechen, kann man aus der rhizoidalen Basis eines Fadens oder aus dem Inhalt pathologisch veränderter Zellen erhalten, wie sie in vernachlässigten, überständigen Kulturen entstehen. Nach dem Umsetzen in frische Nährlösung können sich abgekugelte Reste des Zellinhalts zu dünnen Fädchen entwickeln (Abb. 8 B). Solche Regenerate zeigen die kennzeichnenden Merkmale der Keimlinge, so daß diese Methode ebenfalls zur Unterscheidung der Arten beitragen kann.

Chaetomorpha aerea (GOODENOUGH ex DILLWYN) KÜTZING

Das Aussehen von *Chaetomorpha aerea* wurde von DILLWYN (1806) ganz eindeutig gekennzeichnet. Der ausführliche englische Text kann ohne weiteres auch für die Beschreibung der bei Helgoland wachsenden Alge gelten (Abb. 9). Die Fäden sind dunkel- bis blaugrün, spröde und steif, aber nicht zusammengerollt oder verworren. Sie

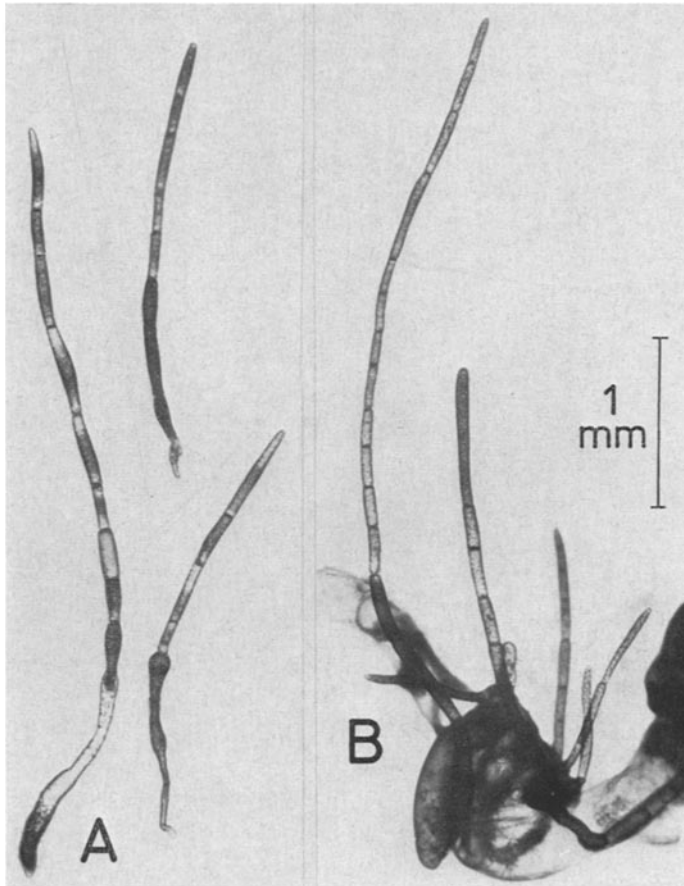


Abb. 8: *Chaetomorpha sutoria*. A Keimlinge, B Regenerate aus deformierten Zellen überständiger Kulturen auswachsend

sind an den Querwänden eingeschnürt, diese sind bemerkenswert durchscheinend und farblos; die Länge der Zellen ist geringer als ihr Durchmesser, und oftmals trifft man paarige Zellen an, deren gemeinsame Länge der einer einzelnen Zelle entspricht, als ob sie ursprünglich aus dieser hervorgegangen wären. Sie sind an beiden Enden abgerundet, so daß der Faden perlschnurartig erscheint.

Auch die Standortansprüche könnten nicht besser gekennzeichnet sein als durch DILLWYN'S Angabe, daß eine seiner Proben einen einzelnen Faden von abweichender Dicke enthielt. Es war – wie er 1809 bei der Beschreibung dieser Art ausdrücklich vermerkt – ein Faden von *Conferva melagonium*. Wenn DILLWYN schreibt, daß diese beiden Arten einander ähneln in der Art ihres Wuchses, ihrer Farbe und ihres Aussehens, *Conferva melagonium* jedoch dickere Fäden mit längeren Zellen hat, so ist auch damit seine *Conferva aerea* gut gekennzeichnet. Auch bei Helgoland wachsen die beiden Arten häufig am selben Standort (Abb. 9 A).

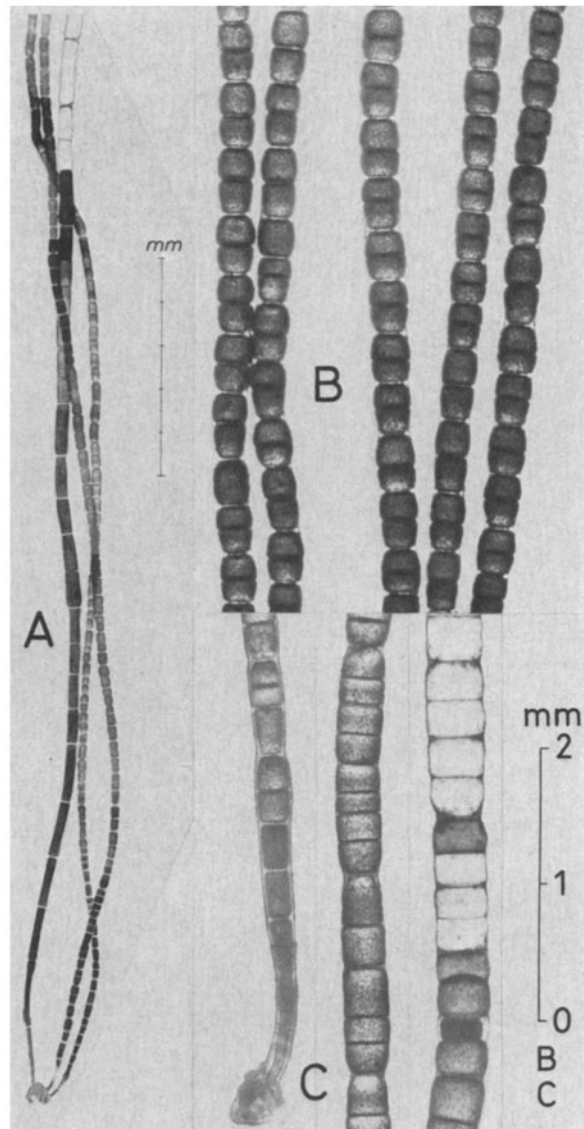


Abb. 9: *Chaetomorpha aerea*. A Zwei Fäden zusammen mit einem Faden von *Ch. melagonium*. B, C Standortbedingte Variationen

Chaetomorpha aerea ist im Gebiet um Helgoland verbreitet, sie kommt aber nirgends in größerer Menge vor. Man findet sie meist büschelig, aber auch einzeln wachsend, ganz vorzugsweise auf Beton an Hafenmolen, besonders aber in den „Aquarien“ von Betonblöcken, die den Molen als Wellenbrecher vorgelagert sind.

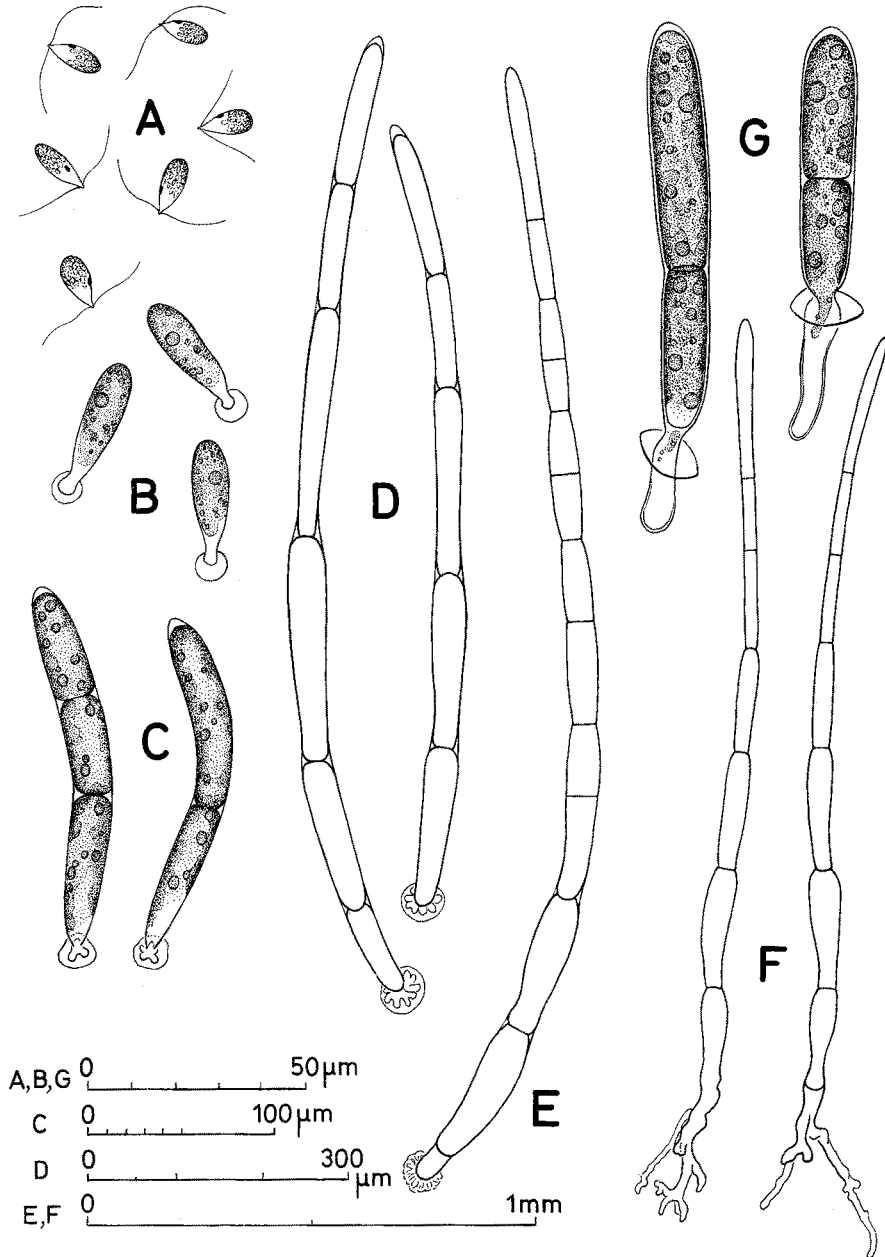


Abb. 10: *Chaetomorpha aerea*. A Schwärmer. B–D Keimlinge im Alter von 5, 13 und 22 Tagen. E, F Fädchen vom Substrat beziehungsweise von der Oberfläche, 5 Wochen alt. G Vom Substrat abgelöste, 10 Tage alte Keimlinge

Zum ersten Male stattete THURET (1850) *Chaetomorpha aerea* mit zusätzlichen Merkmalen aus. Seine Abbildung eines fertilen Fadens ist von OLTMANN'S (1922) und FRITSCH (1935) übernommen worden. THURET bildete die zweigeißeligen Zoosporen und deren Keimlinge ab. Auch BLACKLER (1956) fand „zoids“ im Februar, zweigeißelige Schwärmer, die nicht kopulieren. Vergleichbare *Chaetomorpha*-Arten mit Gametangien oder Zoosporangien sind in ihrer Liste nicht aufgeführt und kommen übrigens auch nicht bei Helgoland vor.

Es ist eigentlich nicht recht verständlich, wie es dazu kommen konnte, daß die so treffende Kennzeichnung von *Conferva aerea* später völlig außer acht gelassen wurde. Die Verwirrung begann schon bei HARVEY (1846–1851, T. 99 B). Dort ist *Conferva aerea* gelbgrün, die Zellen sind etwa so lang oder ein wenig länger als der Durchmesser des Fadens, die Fäden verblassen im Herbarium und werden grünlichweiß. In den neueren Bestimmungsschlüsseln (z. B. HAMEL 1931, NEWTON 1931) ist von DILLWYNS

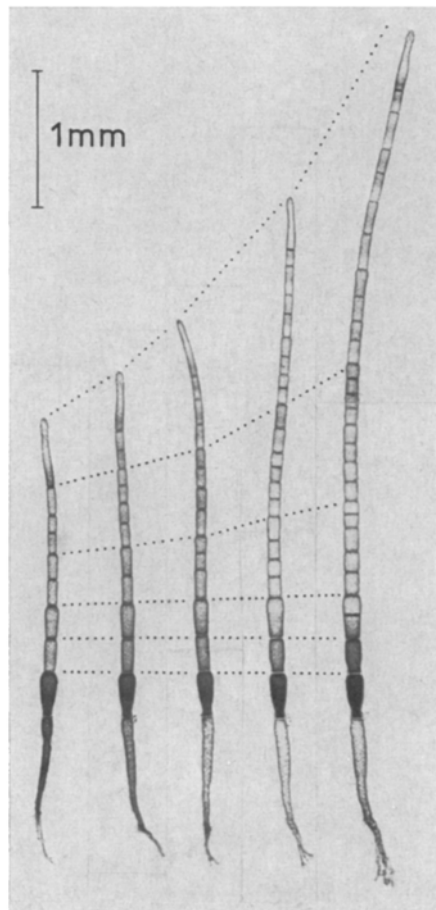


Abb. 11: *Chaetomorpha aerea*. Wachstum eines 2,5 mm langen Fädchens in 4-tägigen Intervallen

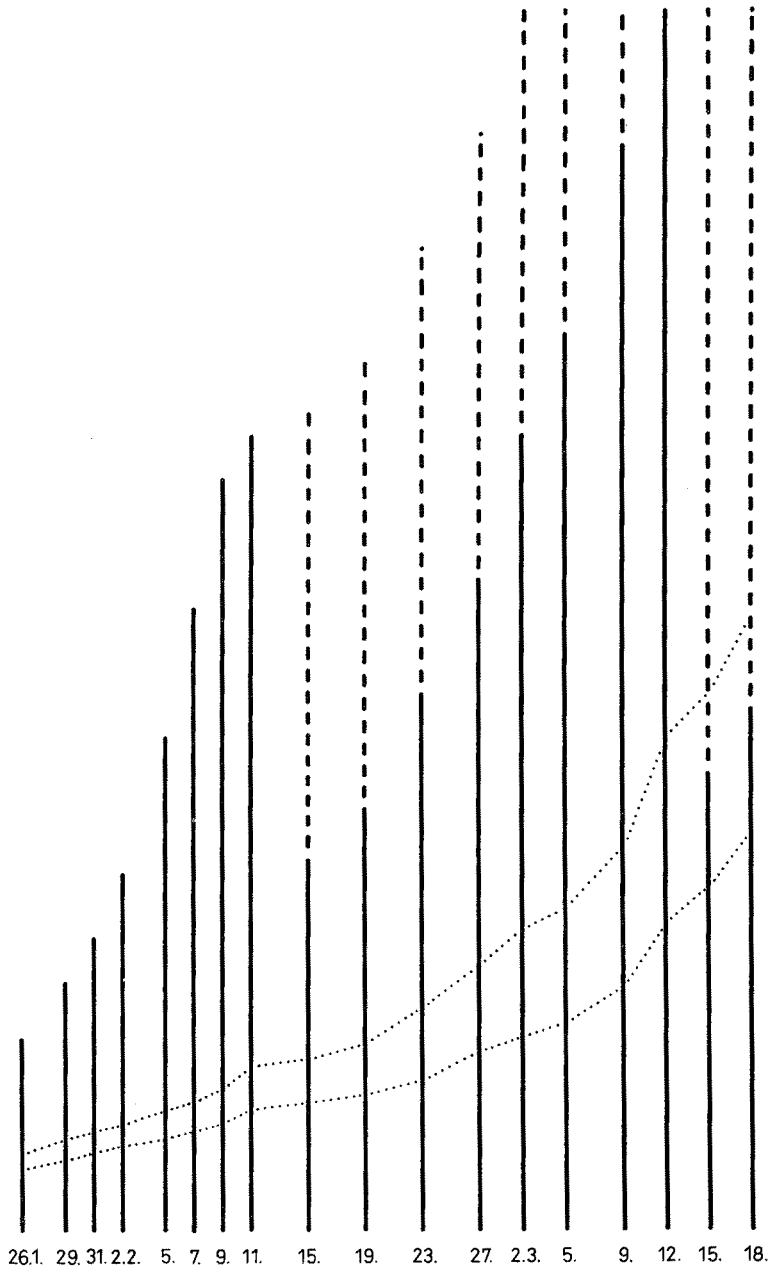


Abb. 12: *Chaetomorpha aerea*. Wachstum eines 6 mm langen Fadens, schematisch. Ausgeschwärmtes Fadenende als unterbrochene Linie gezeichnet. Weitere Erläuterungen bei Abbildung 13

Diagnose nur noch die festsitzende Lebensweise erhalten geblieben. Nach der allgemeinen Auffassung hat *Chaetomorpha aerea* einen heterophasischen Wechsel isomorpher Generationen (zum Beispiel KÖHLER 1956, GAYRAL 1966). Gerade dies trifft aber nicht für *Chaetomorpha aerea* zu, wohl aber für *Chaetomorpha linum* und für mehrere andere Formen längs der europäischen Küsten, wie weiter unten gezeigt werden wird.

Die zweigeißeligen Zoosporen von *Chaetomorpha aerea* sind im Durchschnitt $12\ \mu\text{m}$ lang und $5\ \mu\text{m}$ breit. Ihre Entwicklung bis zu etwa 2 mm langen Fädchen ist in Abbildung 10 dargestellt. Nur auf harter Unterlage verankert sich die Basalzelle mit einer Haftscheibe, in Plastikschalen oder an der Oberfläche des Nährmediums sich entwickelnde Keimlinge bilden ein Rhizoid aus. Häufig lösen sich die Keimlinge später vom Substrat; die Haftscheibe wird dann von einem Rhizoid durchwachsen und sitzt der Basalzelle als Kragen auf (Abb. 10 G). Bei ungestörtem Wachstum kann die Basalzelle kurz bleiben, jedoch löst bereits eine geringe Verletzung die seit ROSENVINGE (1892) bekannte Erscheinung der Verschmelzung mehrerer basaler Zellen aus. Sie ist nicht auf *Chaetomorpha aerea* beschränkt, sondern kommt ebenso bei anderen Arten vor, hat also keine diagnostische Bedeutung.

Die Zellen der jungen Fädchen sind im Vergleich zu denen von *Chaetomorpha linum* viel länger und dünner. Das Wachstum eines etwa 2,5 mm langen Fädchens ist in Abbildung 11 in Abständen von vier Tagen registriert. Es erreicht in diesen 16 Tagen etwas mehr als die doppelte Länge, die Teilungs- und Streckungsaktivität der Zellen steigert sich von der Basis zur Spitze. Gleichzeitig verbreitert sich der Faden, am stärksten in seinem basalen Teil. Die einzelne Zelle ist nicht zylindrisch, sondern wächst in ihrem apikalen Teil – der Zone der stärksten Streckung – auch am meisten in die Breite. Aber auch die Querwände zwischen den Zellen sind in geringem Maße wachstumsfähig; trotzdem bleibt lange Zeit eine Gliederung des Fadens in Abschnitte erkennbar, die sich bis auf die einzelnen Zellen des Keimlings zurückverfolgen lassen. Sehr viel deutlicher sind diese Stockwerke bei *Chaetomorpha darwinii* durch ihre besonders tiefen Einschnürungen ausgeprägt, da hier die Querwand nicht mehr wachstumsfähig ist (KORNMANN 1969b).

Das Längenwachstum eines etwa 6 mm langen Fadens während der folgenden 52 Tage ist in Abbildung 12 graphisch dargestellt. Wieder kommt die stärkere Wachstumsaktivität im oberen Teil des Fadens klar zum Ausdruck, die eingezeichneten punktierten Linien ermöglichen diesen Vergleich. Zwischen dem 11. und 15. Februar wird mehr als die obere Hälfte des Fadens fertil, was durch die unterbrochene Linie angedeutet ist. Der vegetativ gebliebene Abschnitt wächst bis zum 12. März fast auf die vierfache Länge heran, bis dann – als Folge der Erneuerung der Nährlösung – abermals eine lange Reihe von Zellen fast gleichzeitig fertil wird.

Grundlage für die schematische Darstellung des Längenwachstums war eine photographische Registrierung. An einer Auswahl dieser Bilder wird die fortschreitende morphologische Differenzierung der Zellen veranschaulicht (Abb. 13). Naturgemäß konnte nur ein kurzes Fadenstück dargestellt werden, es ist jeweils der Ausschnitt zwischen den in Abbildung 12 punktierten Linien an den angegebenen Tagen. Jede der vier Ausgangszellen erzeugt in drei Teilungsschritten 8 etwa gleichhohe Zellen, kleine Abweichungen sind durch die Fertilisierung des Fadens bedingt. Die natürliche Variation des Habitus von *Chaetomorpha aerea* kann nicht klarer als durch diese Serie von

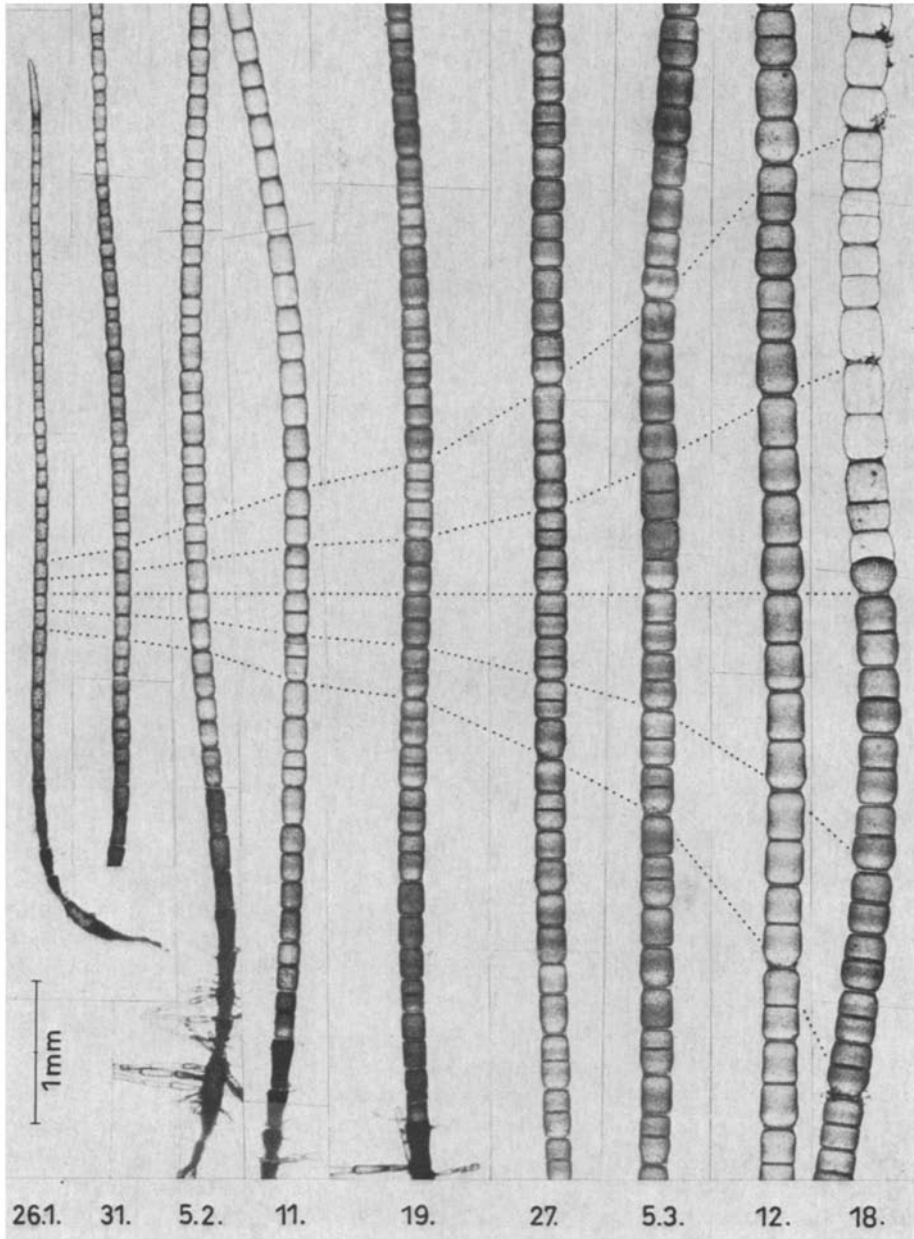


Abb. 13: *Chaetomorpha aerea*. Differenzierung des in Abbildung 12 zwischen den punktierten Linien liegenden Fadenabschnittes

Photos zum Ausdruck gebracht werden. Der Faden wird breiter, die Höhe der Zellen nimmt zu, ihr Volumen erreicht ein Vielfaches dessen der Ausgangszelle. Die stockwerkartige Gliederung des Fadens bleibt durch die stärkere Einschnürung der Querwände zwischen den ursprünglichen vier Zellen klar erkennbar. In seiner Dicke und seinem Habitus entspricht der am Ende der Beobachtung etwa 13 Wochen alte Faden durchaus dem Naturmaterial. Der morphologische Unterschied gegenüber *Chaetomorpha linum* ist offensichtlich. Bei *Chaetomorpha aerea* sind die Schwesterzellen gleich hoch, anders als bei *Chaetomorpha linum*, deren Fäden durch die gesetzmäßige Einschaltung ungleich hoher Schwesterzellen gekennzeichnet sind (Abb. 5).

Chaetomorpha melagonium (WEBER et MOHR) KÜTZING

Chaetomorpha melagonium ist durch ihre dicken Fäden und die großen, mehr oder weniger tonnenförmigen Zellen gut gekennzeichnet. Wie *Chaetomorpha aerea* wächst sie gern auf Beton. Zerstreut wachsende Exemplare, die meist nicht die maximale Größe erreichen, besiedeln die Hafentwände bis in mehrere Meter Tiefe; die Art wird auch regelmäßig in den „Aquarienbecken“ von Betonblöcken zusammen mit *Chaetomorpha aerea* angetroffen, von der sie leicht zu unterscheiden ist (Abb. 9 A). Dichte Bestände stattlicher Exemplare kann man allerdings nur an wenigen, ihren Ansprüchen besonders gut entsprechenden Standorten finden, zum Beispiel an der schattigen Innenseite der den Molen als Wellenbrecher vorgelagerten Betonblöcke etwa an der Niedrigwassergrenze. Dort werden die etwa 1 mm dicken Fäden vor der Fruktifikation bis zu 35 cm lang; nach dem Ausschwärmen bleibt ein etwa 10 cm langer vegetativer Abschnitt übrig. Abbildung 14 zeigt Ausschnitte aus einer Anfang Juli gesammelten Probe, diese Pflanzen waren im Frühjahr bereits fertil. Natürlich variiert die Form und Höhe der Zellen stark in Abhängigkeit von ihrem individuellen Alter, man kann sich das Aussehen des Fadens vor der Teilung seiner Zellen leicht vorstellen.

Bei Helgoland fruktifiziert *Chaetomorpha melagonium* von Ende Januar bis Anfang März. Die zweigeißeligen Zoosporen haben einen recht blassen Augenfleck und sind negativ phototaktisch. Mitunter trifft man einen geringen Anteil viergeißeliger Zoosporen an, auch unter den Schwärmen aus Einzelfäden (Abb. 15 A). Die viergeißeligen Zoosporen sind meist wesentlich größer. Wahrscheinlich gehen aus ihnen die vereinzelt in den Kulturen zu beobachtenden, von Anfang an viel kräftigeren Keimlinge hervor (Abb. 15 B). Nur wenn die Haftscheibe fest mit dem Substrat verbunden bleibt, entwickeln sich normale Keimlinge; sonst wächst ihre Basis zu einem Rhizoid aus, dem die abgelöste Haftscheibe als Kragen ansitzt (Abb. 15 C). Aus frei auf dem Boden keimenden Zoosporen entstehen nur inhaltsarme, schlauchartige Zellen (Abb. 15 D). In den beiden letzten Fällen kommt es nur zögernd, wenn überhaupt, zur Zellteilung und Fadenbildung. Im Vergleich zu den anderen Arten wächst *Chaetomorpha melagonium* recht langsam; die Fäden waren nach 5 Monaten nur etwa 4 cm lang.

NICOLAI (1960) machte nähere Angaben über die Schwärmer von *Chaetomorpha melagonium*. Sie hielt die zweigeißeligen, ungefähr 8 bis 10 μm großen Schwärmer für parthenogenetisch keimende Gameten. Fertil waren die an der Küste von Northumber-

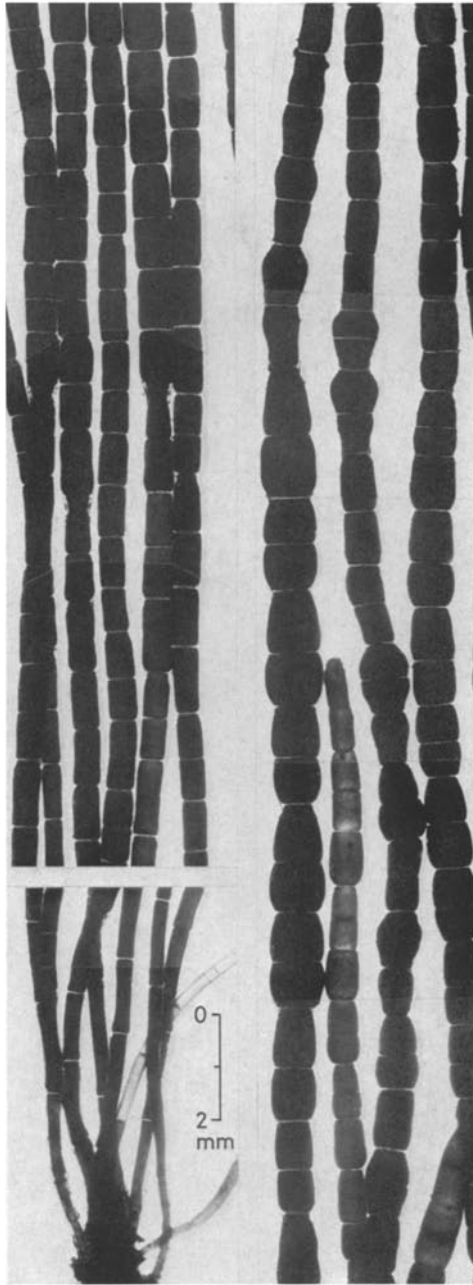


Abb. 14: *Chaetomorpha melagonium*. Helgoland. Zellen kurz nach der Teilung

land gesammelten Pflanzen nur von Dezember bis Februar (NICOLAI & PRESTON 1959). NICOLAI weist ausdrücklich darauf hin, daß in den während mehrerer Jahre zu allen Jahreszeiten gesammelten Proben niemals Pflanzen mit viergeißeligen Zoosporen ge-

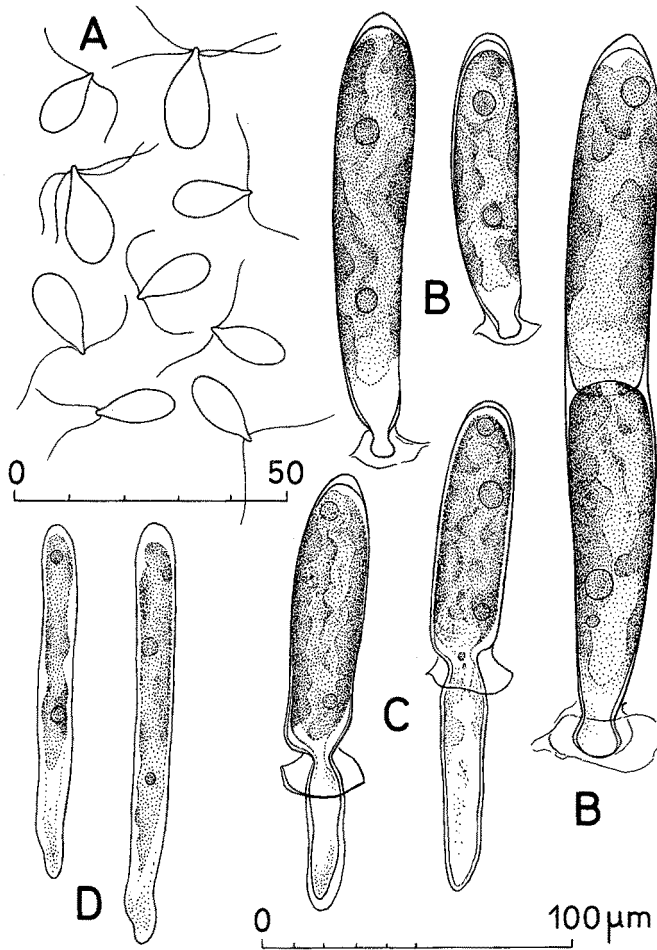


Abb. 15: *Chaetomorpha melagonium*. A Zwei- und viergeißelige Schwärmer aus einem Einzelfaden. B-D 4 Wochen alte Keimlinge, mit normaler und durchwachsender Haftscheibe oder unverankert und schlauchartig

funden wurden. Auch BLACKLER (1956) fand nur „zoids“, ungeschlechtliche zweigeißelige Schwärmer, an der Küste von St. Andrews, Fife, Schottland, von Dezember bis März.

Chaetomorpha tortuosa (DILLWYN) KÜTZING

Erst vor wenigen Jahren hat sich *Chaetomorpha tortuosa* bei Helgoland angesiedelt. Im Juli 1967 wurden in flachen Gezeitentümpeln die ersten verworrenen Stränge dieser Alge an *Corallina* gefunden. Sie breitete sich noch im gleichen Jahre stark aus und wurde im August und September zur dominierenden Alge des Felswatts im Nordosten der Insel. Weite von *Fucus serratus* besiedelte Flächen waren von den dichten Watten von *Chaetomorpha tortuosa* bedeckt und erschienen grün. Im Oktober waren

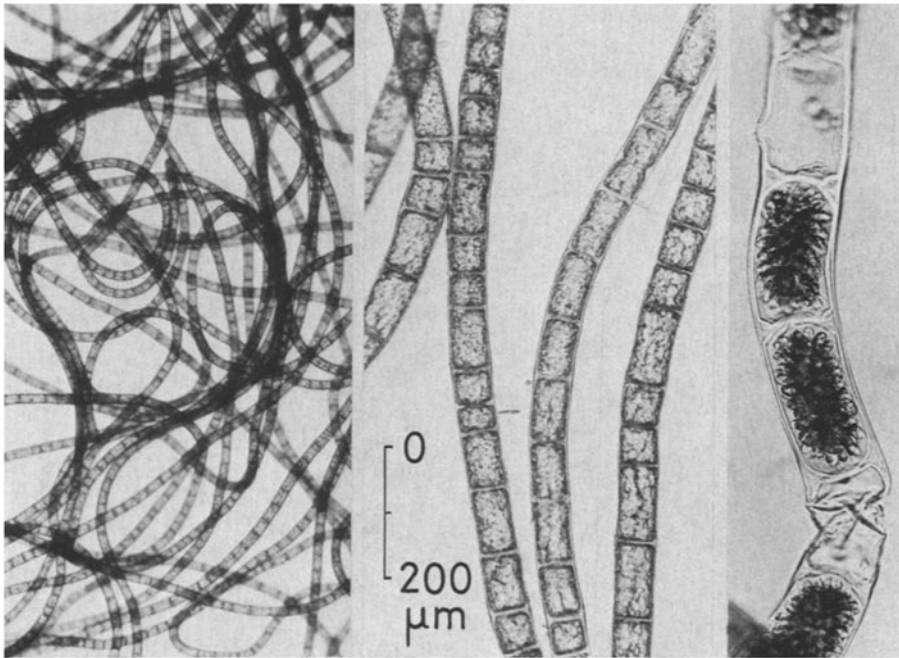


Abb. 16: *Chaetomorpha tortuosa*. Helgoland. Habitus und Fäden mit Zoosporangien

nur noch geringe Reste zu finden, nachdem die Masse der Watten durch Stürme losgerissen und vertrieben war; im November verschwand die Alge ganz. Dies alles wiederholte sich in gleicher Weise in den folgenden Jahren; 1969 konnten die ersten Stränge bereits Ende Mai beobachtet werden.

Eine Probe des Fadengewirrs und einzelne Fäden sind in Abbildung 16 dargestellt. Ihre Breite liegt meist bei $60\ \mu\text{m}$, kann aber in den Kulturen auch $80\ \mu\text{m}$ erreichen, wobei ein Faden seine Dicke spontan ändert, wie das auch bei anderen *Chaetomorpha*-Arten vorkommt. Ausgewachsene vegetative Zellen eines durchschnittlich dicken Fadens sind etwa doppelt so lang wie breit. Die Teilung der Kerne erfolgt simultan in den sich streckenden Zellen, unabhängig von der Zellteilung. Die Anzahl der Kerne beträgt in den frisch geteilten Zellen etwa 20.

Die an ihrem Standort bei Helgoland gesammelten Proben waren stets vegetativ.

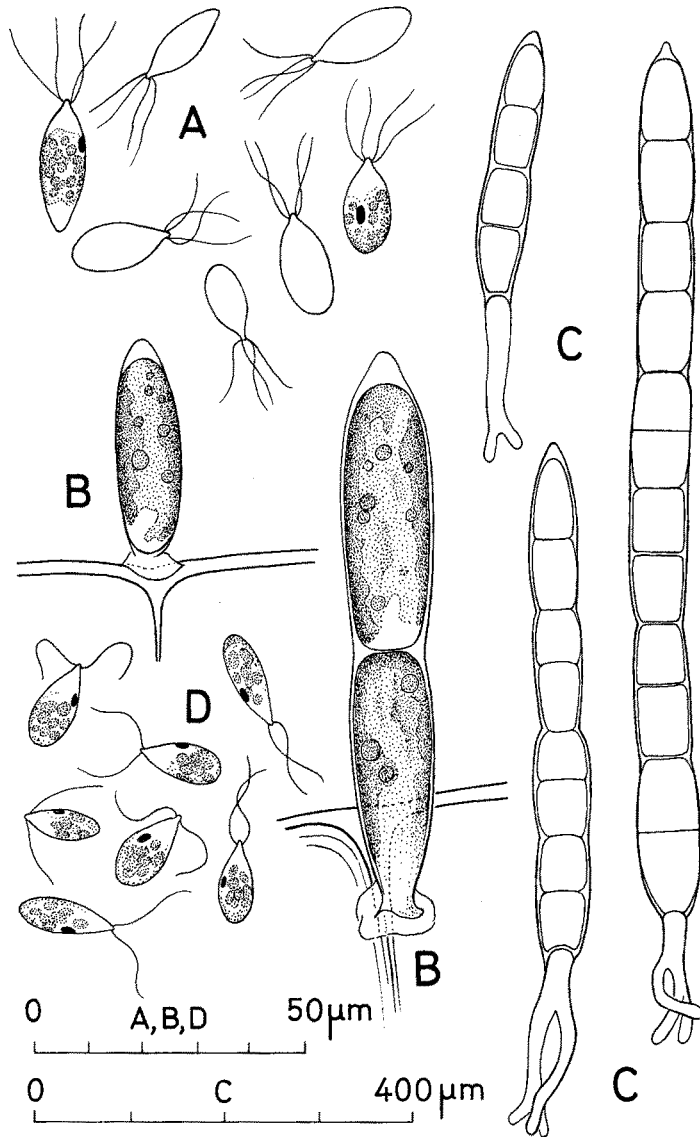


Abb. 17: *Chaetomorpha tortuosa*. A Zoosporen. B Mit Haftscheibe auf einem Faden fest-sitzende Keimlinge. C Lose wachsende Fädchen mit Rhizoid. D Gameten aus Einzelpflanze

Dagegen wurden mehrfach aus reinen Fadenstücken gewonnene Kulturen fertil und bildeten Zoosporen (Abb. 16). Aus ihnen entwickelte sich eine isomorphe Gametophy-tengeneration. Keimlinge auf den Fäden der Mutterpflanze hatten eine wohlausgebil-dete Haftscheibe (Abb. 17 B), sie hafteten aber nicht auf dem Boden von Plastik-schalen, sondern bildeten ein sich verzweigendes Rhizoid (Abb. 17 C).

Die aus den Zoosporen entstandenen Pflanzen wurden sowohl einzeln als auch zu mehreren in einer Schale weiterkultiviert. Es fruktifizierte jedoch nur ein einziger Faden so reichlich, daß sich ein grüner Saum von positiv phototaktischen Gameten bildete (Abb. 17 D). Alle anderen Fäden entleerten ihre Gametangien spärlich und so unregelmäßig, daß keine Gelegenheit zu Kombinationsversuchen gegeben war. Die Kopulation wurde also nicht beobachtet, wahrscheinlich sind aber die Gameten von gleicher Größe.

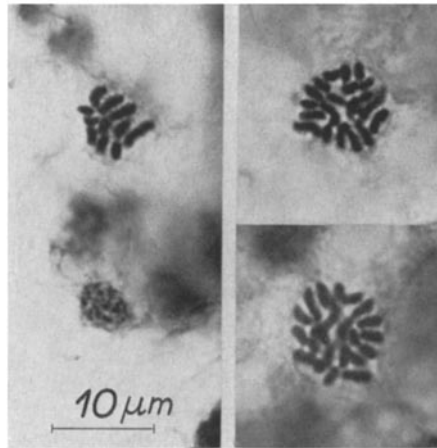


Abb. 18: *Chaetomorpha tortuosa*. Metaphasen aus Gametophyt und Sporophyt

Eine Nachkommenschaft von Sporophyten entwickelte sich nur in Schalen, die mehrere Gametophyten enthielten, was auf Diözie schließen läßt. Der heterophasische Zyklus konnte zytologisch bestätigt werden; die haploide Chromosomenzahl beträgt 11 (Abb. 18). Dieser Befund stimmt mit einer Angabe bei GODWARD (1966) überein.

Durch einen Zufall konnte auch Material von Anglesey Island untersucht werden. Wenige kurze Fädchen von *Chaetomorpha tortuosa* – aus Keimlingen stammend, wie an der noch vorhandenen intakten Spitzenzelle zu erkennen war – wurden im Juli 1968 an der Basis einer dickfädigen *Chaetomorpha*-Art gefunden. An den aus ihnen gewonnenen Kulturen ließen sich alle an dem Material von Helgoland beschriebenen Beobachtungen bestätigen.

Zweifellos stimmt unser Objekt mit der aus englischen Gewässern beschriebenen *Conferva tortuosa* DILLW. überein; diese Auffassung vertritt auch NEWTON (1931). *Chaetomorpha capillaris* (KÜTZ.) BÖRG. (= *Conferva tortuosa* J. AG. in PARKE 1953) aus wärmeren Meeren ist dagegen als selbständige Art anzusehen.

Beobachtungen an weiterem *Chaetomorpha*-Material

Proben festsitzender *Chaetomorpha* von Anglesey Island (North Wales, England), der spanischen Nordwestküste und dem Golf von Neapel waren nicht frisch ge-

sammelt, sondern bis zu drei Wochen lang in kleinen Gefäßen mit Seewasser gehältert. Sie zeigten daher sicherlich nicht mehr die charakteristischen Merkmale frisch wachsenden Materials, daher fehlt die Voraussetzung für einen morphologischen Vergleich. Im folgenden werden die Beobachtungen an den Kulturen kurz zusammengefaßt.

Alle drei Herkünfte haben isomorphen Generationswechsel und entsprechen „*Chaetomorpha aerea*“ im bisher von den Autoren angewandten Sinne. Für ihre taxonomische Beurteilung haben sich besonders die frühen Entwicklungsstadien als wertvoll erwiesen. Das Ergebnis von Kreuzungsversuchen erlaubt Rückschlüsse über ihre verwandtschaftlichen Beziehungen.

Herkunft Anglesey

Die untersuchte Form steht *Chaetomorpha linum* recht nahe. Ihre Keimlinge und regenerierenden Fäden sind an der Spitze nur unwesentlich verjüngt. Auch sind die inäqualen Zellteilungen in rasch wachsenden Fäden nicht zu übersehen. Während aber kein Zweifel über die Identität von *Chaetomorpha linum* von List/Sylt und dem Material vom typischen Fundort besteht, gilt dies nur mit Vorbehalt für die Probe von Anglesey. Die im allgemeinen etwas längeren Zellen der Keimlinge und die dunkler grüne Farbe der kultivierten Fäden sind geringfügige Unterschiede, auf die zum mindesten hingewiesen werden muß.

Die Bastardierung mit Gameten von *Chaetomorpha linum* gelingt ohne weiteres. Abbildung 19 zeigt 7 Wochen alte Sporophyten aus einer Kombination von Gameten dänischen und englischen Materials. Wie zu erwarten, unterscheiden sie sich nicht von den Keimlingen der Elternpflanzen.

Herkunft spanische Atlantikküste

Das Untersuchungsmaterial wurde im September 1968 bei Santa Eugenia de Ribeira sowohl längs der Ria de Arosa als auch an der offenen Atlantikküste an mehreren Stellen gesammelt. Nach ihrer Erscheinungsform hätte man die in Gezeitentümpeln wachsenden kurzen Rasen und die bis 15 cm langen Büschel an der Niedrigwasserlinie mit stark eingesandeter Basis leicht für verschiedene Arten halten können, doch erwiesen sich ihre in Kultur erhaltenen Nachkommenschaften als gleichartig.

Die etwa zwei Wochen lang in Seewasser mitgeführten Proben wurden in Nährlösung schon nach wenigen Tagen fertil. Es waren Sporophyten und Gametophyten beiderlei Geschlechts. 6 Wochen alte Gametophyten sind in Abbildung 20 A, B dargestellt. Die dünnen Fädchen mit ihrer auffallend langzelligen Basis unterscheiden sich ganz wesentlich von denen der übrigen untersuchten Proben. Auch Regenerate aus der rhizoidalen Partie älterer Fäden wiederholen die typischen morphologischen Merkmale der Keimlinge (Abb. 20 D).

Bei den mit einer Basalscheibe auf dem Substrat haftenden Keimlingen bleibt die eigentliche Basalzelle kurz (A), an der Oberfläche wachsende Fäden bilden eine langgestreckte Rhizoidzelle aus (B). Zwei Wochen später hatte der in Abbildung 20 B dar-

gestellte Faden die fünffache Länge erreicht, seine Basis und ihre Veränderung nach jeweils weiteren zwei Monaten zeigen die Bilder B₁ und B₂. Der Faden ist breit und kurzgliedrig geworden; ein Ausschnitt aus einem anderen, ebenfalls vier Monate alten Faden erinnert sehr an *Chaetomorpha aerea* (Abb. 20 C). Das lange dünne Fadenende ist natürlich inzwischen längst fertil geworden.

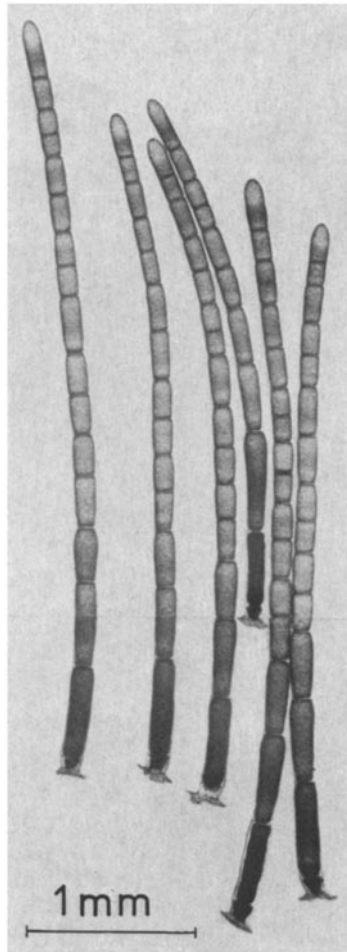


Abb. 19: Bastardsporophyten aus dänischer und englischer *Chaetomorpha*, 7 Wochen alt

Diese *Chaetomorpha*-Art gedeiht in Kultur besonders gut und wird nach einem Wechsel der Nährlösung leicht fertil, so daß wiederholt Kombinationen mit Gameten von allen anderen Herkünften gemacht werden konnten. Die Kreuzung gelang mit *Chaetomorpha linum* aus dänischen Gewässern und von List/Sylt ebenso wie mit dem von Anglesey stammenden Material. Dieses Ergebnis war unerwartet, deuten doch die morphologischen Besonderheiten der Keimlinge und der ausgewachsenen Fäden auf die

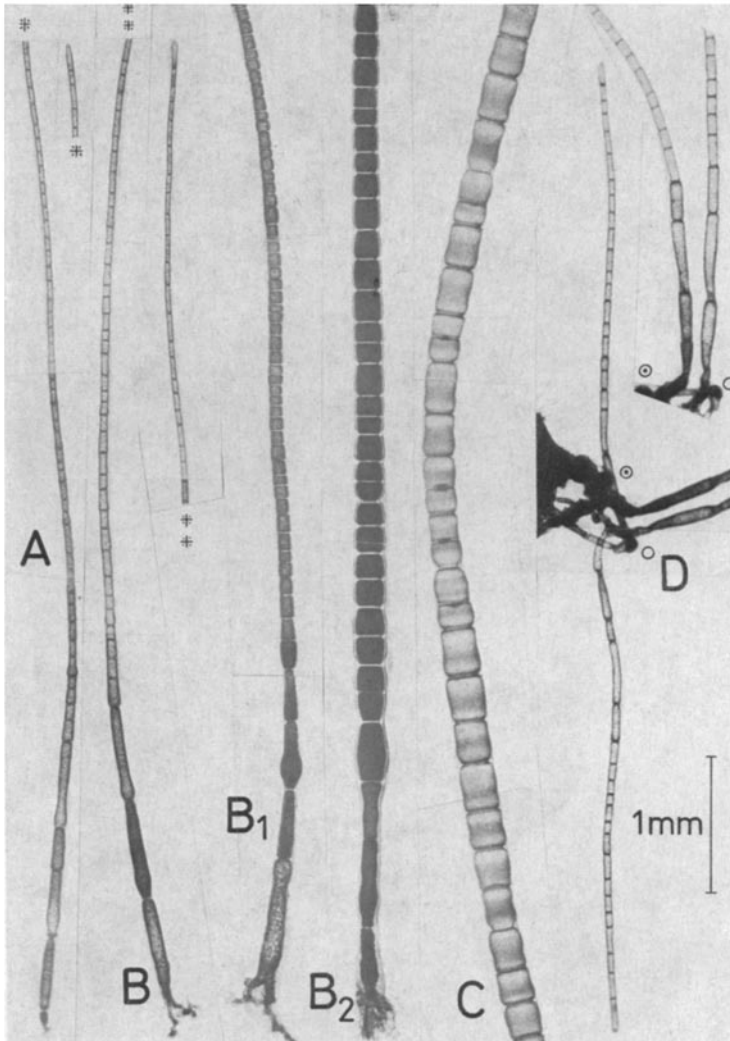


Abb. 20: *Chaetomorpha* spec. von der spanischen Nordwestküste. *A, B* 6 Wochen alte Gametophyten. *B₁, B₂* Basis von *B* im Alter von 2 beziehungsweise 4 Monaten. *C* Abschnitt aus einem 4 Monate alten Faden. *D* Regenerate aus der rhizoidalen Basis eines Gametophyten

Selbständigkeit der spanischen *Chaetomorpha* hin. Es bleibt abzuwarten, ob sie mit einer bereits beschriebenen Art übereinstimmt.

Die Kopulation der verschiedenartigen Gameten verläuft durchaus normal; die Gruppenbildung ist ebenso stark wie bei der Kombination von Gameten der gleichen Art. Sofort nach ihrer Vereinigung sammeln sich die Pärchen am hinteren Tropfenrand. In den meisten Bastardzygoten verschmelzen die Kerne innerhalb der ersten 24 Stunden.

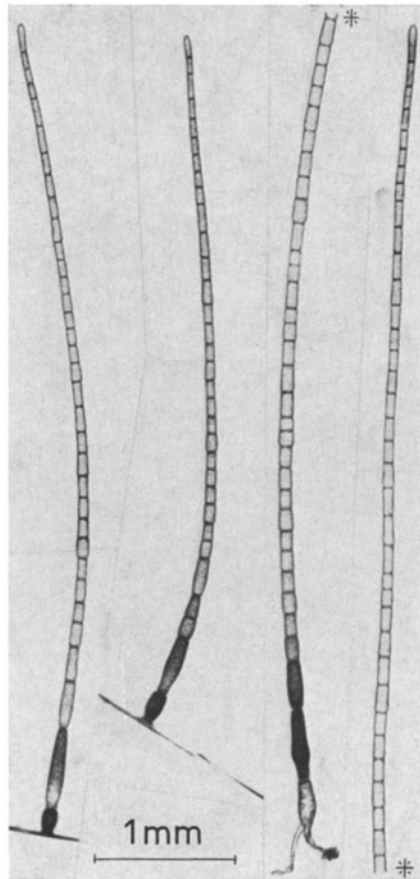


Abb. 21: Bastardsporophyten aus dänischer und spanischer *Chaetomorpha*, 7 Wochen alt

Es ist bemerkenswert, daß die Fädchen der Bastardsporophyten sowie deren Nachkommen weitgehend die morphologischen Eigenheiten der spanischen Elternpflanze zeigen (Abb. 21). Obwohl die Bastardsporophyten völlig normal fruktifizierten und große Mengen sehr einheitlicher Zoosporen produzierten, die sich positiv phototaktisch in einem dichten Saum ansammelten, war doch ihre Keimungsrate unerwartet gering.

Die verhältnismäßig kleine Nachkommenschaft enthielt die Typen der beiden Ausgangspflanzen neben Übergangsformen mit Merkmalen beider. Eine nähere Analyse dieser Beobachtungen war im Rahmen der vorliegenden Studie nicht beabsichtigt.

Wenn auch die morphologischen Besonderheiten ihrer ontogenetischen Entwicklung für die taxonomische Selbständigkeit der spanischen *Chaetomorpha* sprechen, so weist doch die Kreuzungsfähigkeit mit *Chaetomorpha linum* und der Form von Anglesey auf eine nähere verwandtschaftliche Beziehung dieser Arten innerhalb der Gattung hin.

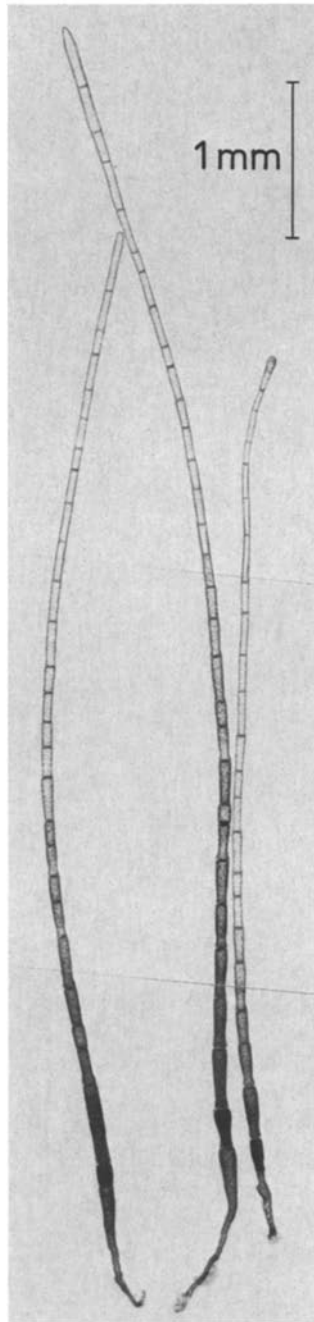


Abb. 22: *Chaetomorpha* spec. aus dem Golf von Neapel. Junge Gametophyten

Herkunft Neapel

Auch eine aus dem Golf von Neapel stammende Probe wurde in Nährlösung nach wenigen Tagen fertil; sie enthielt Sporophyten und Gametophyten. Die Keimlinge (Abb. 22) sind ähnlich dünnfädig wie die der spanischen Form, doch fehlt ihnen ein auffallendes kennzeichnendes Merkmal. Unter den gleichen Bedingungen wie die übrigen Kulturen entwickelten sich Einzelpflanzen rasch zu dichten dünnfädigen Watten und wurden nur gelegentlich fertil.

Eine Besonderheit des phototaktischen Verhaltens der Zygoten verdient erwähnt zu werden. Vereinigt man größere Mengen von Gameten in einer Petrischale, so sammeln sich die Zygoten nach kurzer Zeit negativ phototaktisch an. Der zuerst deutlich sichtbare grüne Saum wird aber zunehmend geringer, weil die Zygoten ihre phototaktische Reaktion ändern. Damit wird es verständlich, warum sich in einer Schale mit vielen schwärmenden Gametophyten immer nur eine positive Ansammlung bildet. Positive Phototaxis der Zygoten beobachtete auch KÖHLER (1956) bei seinem Untersuchungsmaterial aus dem Golf von Neapel. Dagegen behielten in meinen Versuchen die Zygoten von *Chaetomorpha linum* und der Form von Spanien ihre negative Phototaxis bei.

Für Kreuzungsversuche standen nur Gameten der spanischen Herkunft zur Verfügung. Sie reagierten nicht miteinander. Dieses Ergebnis ergänzt einen früher von KÖHLER (1956) mit negativem Ergebnis durchgeführten Versuch, die „Rassen von *Chaetomorpha aerea*“ aus Ischia (Golf von Neapel) und dem Königshafen bei List/Sylt miteinander zu kreuzen. Die Form aus dem Golf von Neapel muß daher als selbständige Art angesehen werden.

SCHLUSSBETRACHTUNG

Die bisherige Kennzeichnung nach morphologischen Merkmalen blieb bei vielen *Chaetomorpha*-Arten unbefriedigend, und ihre Bestimmung war weitgehend subjektiv. Es ist daher nicht verwunderlich, daß *Chaetomorpha linum* und *Ch. aerea* zu den weltweit verbreiteten Arten zählen (Übersicht bei TOKIDA 1954). Eine kritische Verwendung dieser Namen wird die hier aufgezeigten Zusammenhänge berücksichtigen müssen.

Mit Hilfe des Kulturexperiments lassen sich die *Chaetomorpha*-Arten objektiv durch biologische Merkmale kennzeichnen. Die Fortpflanzungsverhältnisse, Besonderheiten der ontogenetischen Entwicklung und das Wachstum sowie das Bastardierungsvermögen dienen zu ihrer Kennzeichnung und Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen.

Erst nach einer erschöpfenden biologischen Kennzeichnung wird die Anwendung weiterer Untersuchungsmethoden sinnvoll und kann zusätzliche Aussagen liefern. Hierfür kämen die submikroskopische Erforschung von Zellwand und -inhalt oder biochemische Analysen in Betracht.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Freitreibende *Chaetomorpha linum* vom Typus-Fundort enthielt Sporophyten und beiderlei Gametophyten. Die in Kultur aufgezogene Nachkommenschaft setzt sich am Substrat fest.
2. Als festsitzende Alge kommt *Chaetomorpha linum* in dänischen Gewässern und im Königshafen von List/Sylt vor.
3. *Chaetomorpha linum* ist durch die Besonderheit ihrer inäqualen Zellteilungen und ihren Wechsel isomorpher Gametophyten und Sporophyten gekennzeichnet.
4. *Chaetomorpha aerea* ist durch Ontogenese und Fadenaufbau klar von *Chaetomorpha linum* unterschieden. Die Vermehrung erfolgt nur durch ungeschlechtliche zweigeißelige Schwärmer.
5. Eine von Anglesey Island (North Wales) stammende *Chaetomorpha*-Probe zeigte die wesentlichen Merkmale von *Chaetomorpha linum*.
6. Als selbständige Art ist eine von der Nordwestküste Spaniens stammende Probe durch die Besonderheiten ihrer ontogenetischen Entwicklung anzusehen.
7. *Chaetomorpha linum* und die Formen von Anglesey Island sowie der spanischen Küste können miteinander bastardieren; sie können daher als Glieder eines Formenkreises gelten.
8. Eine Probe festsitzender *Chaetomorpha* aus dem Golf von Neapel ließ sich weder mit der Art von Spanien kreuzen noch mit *Chaetomorpha linum* von List/Sylt (KÖHLER 1956). Dieser Befund und die abweichende ontogenetische Entwicklung weisen sie als selbständige Art aus.
9. Die morphologisch gut gekennzeichnete *Chaetomorpha melagonium* vermehrt sich durch ungeschlechtliche zweigeißelige Schwärmer, die mitunter einen geringen Anteil viergeißeliger enthalten.
10. *Chaetomorpha tortuosa*, erst seit 1967 bei Helgoland vorkommend, hat heterophasischen Generationswechsel; die haploide Chromosomenzahl ist 11.

Danksagungen. Mein besonderer Dank gilt den Herren Kollegen T. CHRISTENSEN (Kopenhagen) für zahlreiche *Chaetomorpha*-Proben aus dänischen Gewässern, W. GREVE (Helgoland) für Material aus der Kieler Förde, K. BETH (Neapel) und K. ZETSCHKE (Tübingen) für Proben aus dem Golf von Neapel sowie M. WILKINSON (Paisley), der mir Material von Anglesey Island besorgte. Dem Rijksherbarium in Leiden sei für die leihweise Überlassung umfangreichen Herbarmaterials bestens gedankt. Für seine bewährte Mitarbeit danke ich meinem technischen Assistenten, Herrn P.-H. SAHLING.

ZITIERTE LITERATUR

- BERKELEY, M. J., 1833. Gleanings of British algae. Sowerby, London, 50 pp.
 BLACKLER, H., 1956. The phenology of certain algae at St. Andrews, Fife. Trans. Proc. bot. Soc. Edinb. **37**, 61–78.
 CHRISTENSEN, T., 1957. *Chaetomorpha linum* in the attached state. Bot. Tidsskr. **53**, 311–316.
 DILLWYN, L. W., 1802–1809. British Confervae. Phillips, London, 210 pp.
 FRITSCH, F. E., 1935. The structure and reproduction of the algae. Univ. Press, Cambridge **1**, 1–809.

- GAYRAL, P., 1966. Les algues des côtes françaises (Manche et Atlantique). Doin-Deren, Paris, 632 pp.
- GODWARD, M. B. E. (Ed.), 1966. The chromosomes of the algae. Arnold, London, 212 pp.
- HAMEL, G., 1931. Chlorophycées des côtes françaises. Paris. (Zuvor veröffentl. in: Revue algol. 1-6, 1925-31.)
- HARVEY, W. H., 1846-51. Phycologia Britannica. Vol. 1-3. London.
- KESSELER, H., 1960. Morphologische und zellphysiologische Untersuchungen an *Chaetomorpha linum*. Helgoländer wiss. Meeresunters. 7, 114-124.
- KÖHLER, K., 1956. Entwicklungsgeschichte, Geschlechtsbestimmung und Befruchtung bei *Chaetomorpha*. Arch. Protistenk. 101, 223-268.
- KORNMANN, P., 1952. Die Algenvegetation von List auf Sylt. Helgoländer wiss. Meeresunters. 4, 55-61.
- 1968. Das Wachstum einer *Chaetomorpha*-Art von List/Sylt. Helgoländer wiss. Meeresunters. 18, 194-207.
- 1969a. Characterization of the *Chaetomorpha*-species of Helgoland and List/Sylt. Int. Seaweed Symp. 6, 223-224.
- 1969b. Gesetzmäßigkeiten des Wachstums und der Entwicklung von *Chaetomorpha darwinii* (Chlorophyta, Cladophorales). Helgoländer wiss. Meeresunters. 19, 335-354.
- KYLIN, H., 1949. Die Chlorophyceen der Schwedischen Westküste. Lunds Univ. Årsskr. (N. F. Ser. 2) 45 (4), 1-79.
- NEWTON, L., 1931. A handbook of the British seaweeds. British Museum, London, 478 pp.
- NICOLAI, E., 1960. Untersuchungen über Zellwandstrukturen bei Algen. Z. Schweiz. Forstv. (Beih.) 30, 65-74 (Festschrift Prof. FREY-WYSSLING).
- & PRESTON, R. D., 1959. Cell-wall studies in the Chlorophyceae. III. Differences in structure and development in the Cladophoraceae. Proc. R. Soc. (B) 151, 244-255.
- OLTMANN, F., 1922. Morphologie und Biologie der Algen. Fischer, Jena, 1, 1-459.
- PARKE, M., 1953. A preliminary check-list of British marine algae. J. mar. biol. Ass. U. K. 32, 497-520.
- ROSENVINGE, L. K., 1892. Om nogle vaextforhold hos Slaegterne *Cladophora* og *Chaetomorpha*. Bot. Tidsskr. 18, 29-64.
- THURET, G., 1850. Recherches sur les zoospores des Algues et les anthéridies des Cryptogames. Annls Sci. nat. (Bot., Sér. 3) 14, 214-260.
- TOKIDA, J., 1954. The marine algae of Southern Saghalien. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 2, 1-264.

Anschrift des Autors: Dr. Dr. h. c. P. KORNMANN
Biologische Anstalt Helgoland
(Meeresstation)
2192 Helgoland
Bundesrepublik Deutschland