

Die Entwirrung des *Botrytella*(*Sorocarpus*)-Komplexes (Ectocarpaceae, Phaeophyta)

P. Kornmann & P.-H. Sahling

*Biologische Anstalt Helgoland (Meeresstation); D-2192 Helgoland,
Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: The disentanglement of the *Botrytella*(*Sorocarpus*)-complex (Ectocarpaceae, Phaeophyta). *Sorocarpus* Pringsh. is a later synonym for *Botrytella* Bory. Four species of the genus are known from northern European coasts. Three of them are found at Helgoland (North Sea), type locality of both *Botrytella uvaeformis* (Pringsh.) and *B. reinboldii* (Reinke). A third species, most frequently seen, still remains unnamed. Plants of similar habit, however, have been described from Japan. The type species for the genus, *Botrytella micromora* Bory, was originally published as *Ectocarpus siliculosus* β . *uvaeformis* by Lyngbye. A sample from Danish waters proved to be identical with it. In a previous paper (Kornmann & Sahling, 1984), the life history of two species was studied and the investigation is now extended to include the other two, demonstrating the conformity of the four species with the genus characters as to morphological and developmental features.

HISTORISCHE ÜBERSICHT

Die Irrfahrt einer seltenen Alge durch die Literatur begann 1819: Lyngbye beschrieb sie als Varietät von *Ectocarpus siliculosus*. Kennzeichnendes Merkmal dieser β . *uvaeformis* waren die traubenförmigen, kugeligen Fruchtkörper an den Seiten und Enden der Ästchen. Lyngbye gab seiner Beschreibung die in Abbildung 1 A wiedergegebene Zeichnung bei. Drei Jahre später fand Bory (1822, p. 425) es kaum verständlich, "comment un observateur aussi exact que Lyngbye a pu regarder l'espèce qui lui sert de type comme une simple variété de l'un de ses Ectocarpes". Er benannte sie *Botrytella micromora*. Damit hatte eine Alge ihren legitimen Namen erhalten; sie wurde aber weder als *Botrytella* noch als die von Lyngbye beschriebene Form von *Ectocarpus* in die systematischen Werke von C. A. Agardh, J. G. Agardh und Kützing aufgenommen. Vermutlich erschien den Autoren der einmalige Fund einer so ungewöhnlichen Form zu unsicher.

1862 fand Pringsheim (1863) bei Helgoland eine ectocarpusartige Alge, deren plurilokuläre Sporangien wie bei der von Lyngbye beschriebenen Form zu Sori vereinigt waren. Offensichtlich ohne Kenntnis von Borys Priorität schuf er für sie die Gattung *Sorocarpus*. Das Epithet *uvaeformis* war keine glückliche Wahl, denn Pringsheim ließ die Frage einer möglichen Identität seines *Sorocarpus uvaeformis* mit der Varietät von Lyngbye offen. Leider vermitteln seine Beschreibung und die Detailzeichnungen keine genauere Vorstellung von dem Habitus dieser Alge.

Lange Zeit erschienen die wenigen Funde der im Nordatlantik verbreiteten Gattung in der Literatur als *Sorocarpus uvaeformis* Pringsh. oder – wenn identisch mit Lyngbyes

β. uvaeformis angesehen – als *Sorocarpus uvaeformis* (Lyngbye) Pringsh. Von Silva (1950) zur Konservierung gegen *Botrytella* vorgeschlagen, fand der Name *Sorocarpus micromorus* (Bory) Silva allgemein Eingang in die Literatur und wurde noch von South & Tittley (1986) verwendet. In unserer früheren Studie über die bei Helgoland vorkommen-

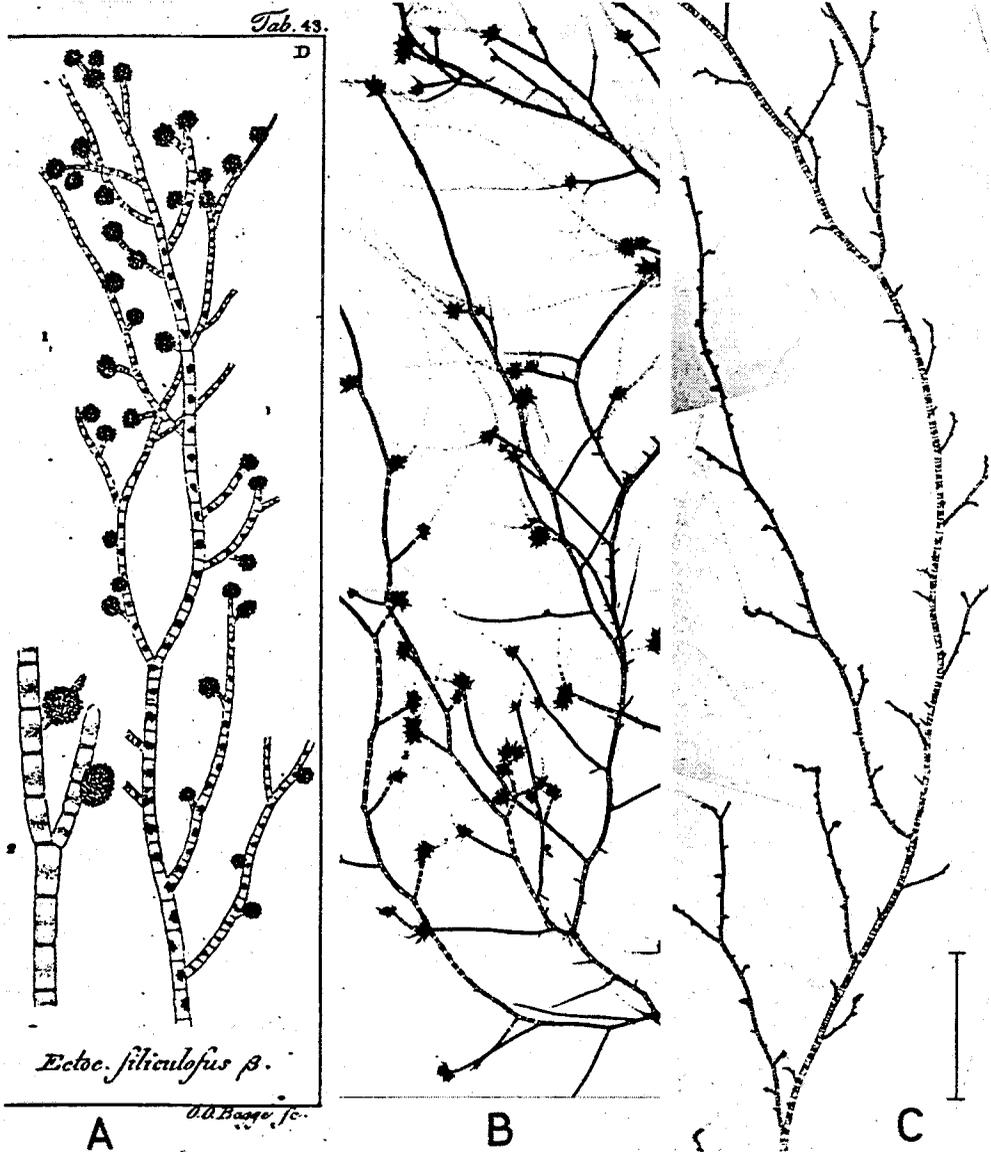


Abb. 1. A *Ectocarpus siliculosus β. uvaeformis*. Original Lyngbye, 1819. B *Botrytella micromora*. Kultiviert aus einer von Dr. Pedersen im Mai 1972 bei Hirsholmen gesammelten Pflanze. C *Botrytella uvaeformis*. Teil eines etwa 65 mm langen Einzelfadens aus einer Kultur. Maßstrecke: B, C = 1 mm

den Arten der Gattung (Kornmann & Sahling, 1984) wurde die in den Abbildungen 5–7 dargestellte seltene Art richtig als *Sorocarpus uvaeformis* Pringsh. erkannt, aber noch ohne Kenntnis der jetzt geklärten Zusammenhänge als *Sorocarpus micromorus* (Bory) Silva bezeichnet.

Seit 1971 erscheint vereinzelt die Bezeichnung *Botrytella micromora* Bory, wie sie im Index Nominum Genericorum registriert ist (Farr et. al., 1979). Dieser nomenklatorischen Berichtigung fehlte jedoch die taxonomische Basis. Zur Identifizierung von *Botrytella micromora* führte erst die uns freundlichst von Herrn Dr. Pedersen überlassene Kultur einer 1972 bei Hirsholmen im nördlichen Kattegat gesammelten Alge (Pedersen, 1974). Es ist zwar kein Präparat des Ausgangsmaterials vorhanden, doch zeigen die in den Kulturen erzielten Pflanzen durchaus die Merkmale von Lyngbyes β . *uvaeformis*. Die Abbildung 1 B kann den Typus für *Botrytella micromora* Bory vertreten, so lange keine Illustrationen entsprechenden Naturmaterials bekannt sind. In Abbildung 1 C ist zum Vergleich ein Faden aus einer Kultur von *Botrytella uvaeformis* (Pringsh.) dargestellt; die beiden Arten unterscheiden sich besonders durch die Größe und Form ihrer Sporangien-sori.

Problematisch bleibt weiterhin die Spezifität der *Botrytella*-Art, die in unserer früheren Studie unbenannt blieb (Kornmann & Sahling, 1984, Abb. 1–2). Sie ist auch an der niederländischen Küste gefunden worden; Stegenga & Mol (1983) bilden sie unter der Bezeichnung *Sorocarpus micromorus* (Bory) Silva ab (Pl. 24, Figs 1–2). Ihre charakteristischen Merkmale sind die überwiegend einseitige Verzweigung und die ebenfalls einseitig gereihten Sporangien-sori. Es ist nicht vorstellbar, daß diese Alge Lyngbye oder Pringsheim als Typusmaterial vorgelegen hat. Wir stehen daher auch heute noch zu unserer 1984 vertretenen Ansicht, daß sie mit einer aus japanischen Gewässern beschriebenen Art identisch sein könnte und lassen sie weiter unbenannt.

Schließlich ist Helgoland typischer Fundort von *Ectocarpus reinboldii* Reinke, den wir jetzt der Gattung *Botrytella* zuführen. Diese Art ist durch die Merkmale ihrer Sporangien eindeutig gekennzeichnet. Dreimal hat sie ihren Namen gewechselt, bevor sie in der Gattung *Botrytella* ihren Platz gefunden hat.

KULTURVERSUCHE

Methode

Die vier *Botrytella*-Arten entwickelten sich gut bei einer Raumtemperatur von 14–15 °C und 14stündiger Beleuchtung. Diese Kulturbedingungen dürfen als optimal anzusehen sein; die Thalli können in 5–6 Wochen etwa 10 cm lang werden. Eine weiße Leuchtstoffröhre in 25 cm Höhe ergab Beleuchtungsstärken zwischen 800 und 1800 Lux am Platz der Kulturschalen; diese Unterschiede hatten keinen erkennbaren Einfluß auf das Wachstum der Algen. Im allgemeinen wurde Nährlösung nach Provasoli mit 25 cm³ Erdabkochung pro Liter verwendet, doch erwies sich Erdschreiberlösung als ebenso geeignet.

Allgemeine Beobachtungen

In der vorliegenden Studie wird im wesentlichen über die Entwicklungsgeschichte der beiden in unserer früheren Arbeit (1984) noch nicht untersuchten Arten berichtet:

Botrytella micromora Bory und *Botrytella reinboldii* (Reinke). Zunächst aber seien einige allgemeine Beobachtungen mitgeteilt.

Die in den Kulturen erzielten Pflanzen gleichen nicht völlig dem Naturmaterial. Ihre Wuchsform ist im allgemeinen lockerer, die Haarentwicklung ist üppiger, und bei *Botrytella* spec. wiederholt sich die ausgeprägte einseitige Verzweigung nicht. Auch ist die Form der Sporangien deutlich verschieden: sie sind in den Kulturen länger als in dem Naturmaterial. Überdies sind die Sori lockerer, und die walzlichen Sori von *B. reinboldii* können in älteren Kulturen trauben- oder hahnenkammförmig auswachsen. Solche aufgelockerten Sporangien hat auch schon Pedersen (1977) abgebildet.

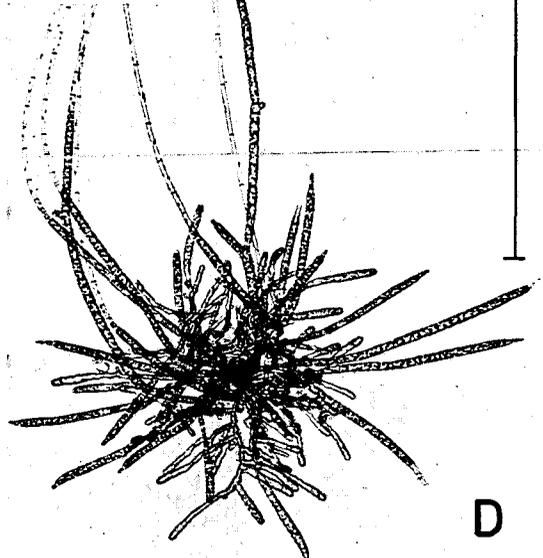
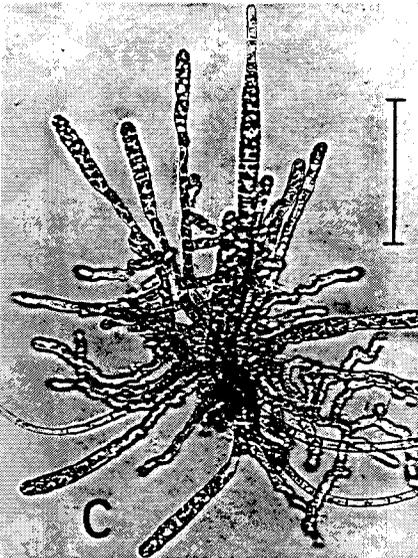
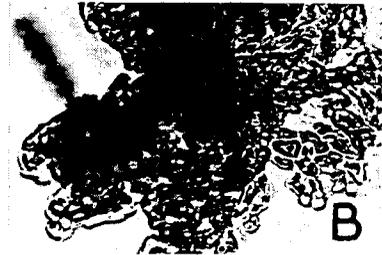
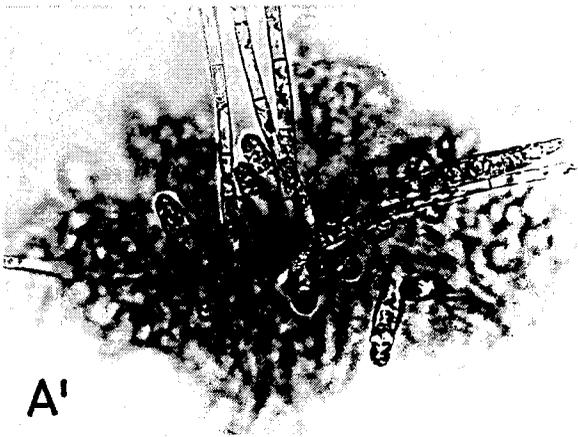
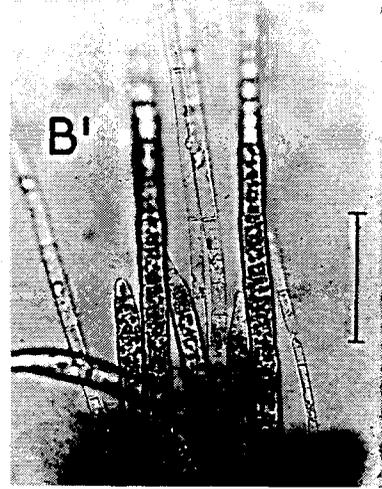
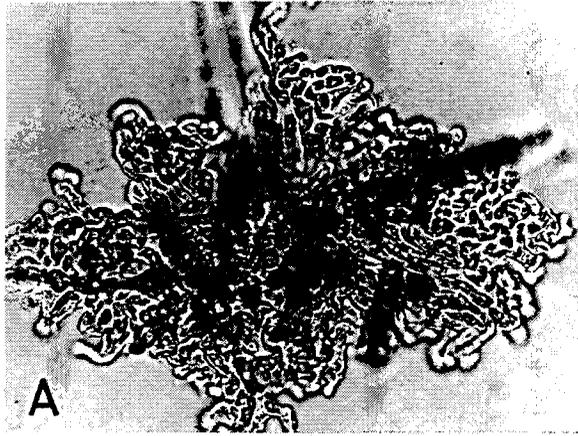
Wenn es auch das eigentliche Ziel der Kulturversuche ist, lange und möglichst naturgetreue Fäden zu erhalten, so darf doch der basale Teil des Thallus – die primäre Phase der Entwicklung – nicht übersehen werden. Von der unterschiedlichen Ausbildung des prostraten Systems hängt weitgehend die Entstehung des fädigen Thallus ab. In der Natur erheben sich die Fadenbüschel sicherlich auf einer Basalscheibe (Rosenvinge & Lund, 1941). In den Kulturen besteht das prostrate System im allgemeinen aus locker verzweigten Fäden, nur bei *Botrytella reinboldii* wurde in wenigen Fällen eine scheibenförmige Basis beobachtet (Abb. 2). Das Lager aus gewundenen und verzweigten Fäden war manchmal nicht völlig geschlossen (Abb. 2 C, D), ganz selten fügten sie sich auf dem Schalenboden zu dichten Scheiben zusammen (Abb. 2 A, B). Auf solchen etwa zwei Wochen alten Basalscheiben entstanden zuerst dünnfädige Haare und dann unmittelbar die haartragenden aufrechten Fäden.

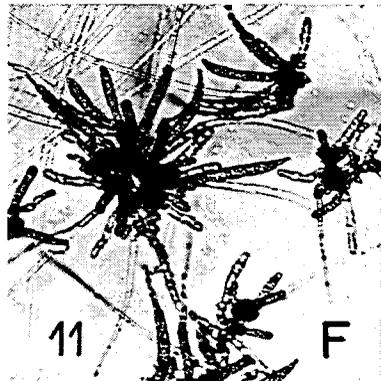
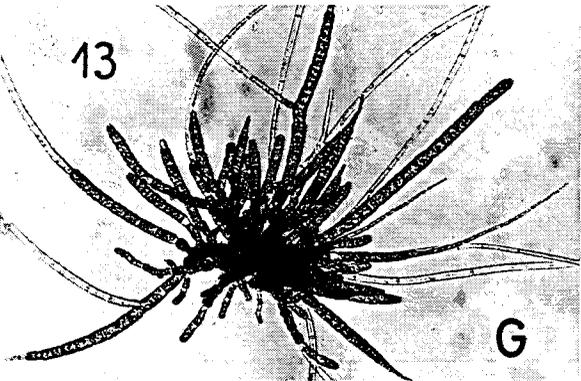
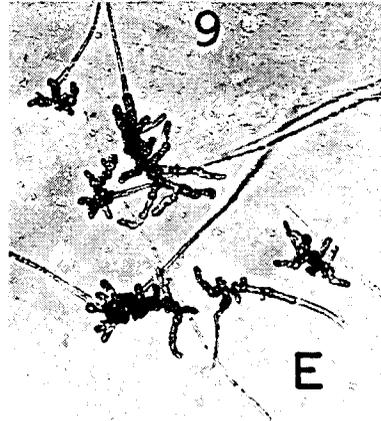
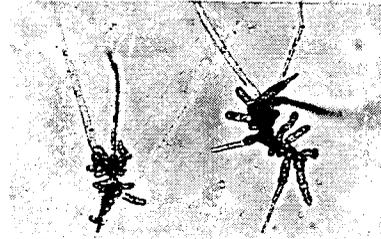
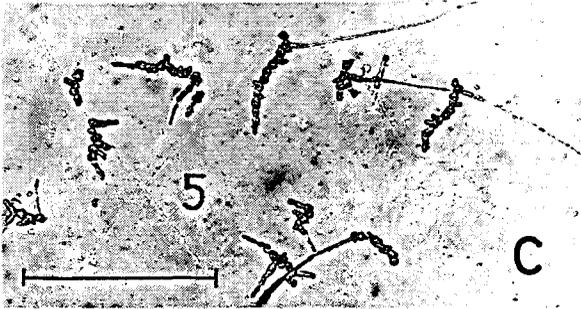
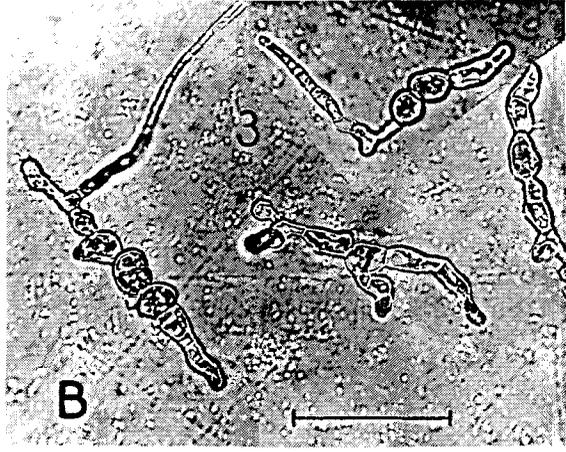
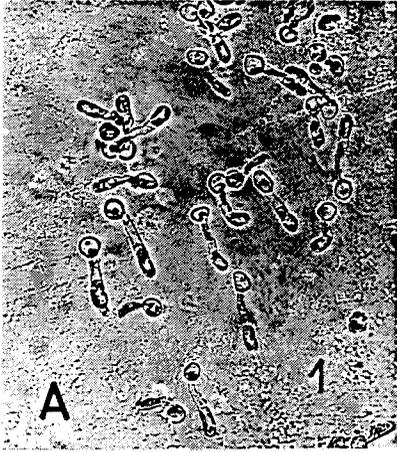
Bei *Botrytella micromora* können die aufrechten Fäden unmittelbar einem wenigzelligem System entspringen (Abb. 3), wie dies bei *B. uvaeformis* die Regel ist (Kornmann & Sahling, 1984, Abb. 5). Im allgemeinen entwickelt sich aber wie bei den übrigen Arten zunächst ein prostrates System aus locker verzweigten Fäden, an denen auch nach vier und mehr Wochen keine aufrechten Fäden entstehen. Diese Thalli können polsterartig werden oder sich am Boden ausbreiten, wobei sich die Zellen in den überständigen Kulturen knotig verdicken. Erst nach dem Umsetzen in frische Nährlösung entsprossen dem prostraten System nach einigen Tagen zahlreiche aufrechte Fäden. Trotz vieler Versuche war es nicht möglich, die primäre Phase des Entwicklungsablaufs experimentell so zu beeinflussen, daß unmittelbar aufrechte Fäden oder Basalscheiben gebildet werden. Auch unter gleichartigen Bedingungen verhielten sich die einzelnen Kulturen verschieden, doch konnte aus den vielen untersuchten Proben stets wieder eine fertile Generation erhalten werden.

Ganz allgemein reagieren die Kulturen schnell auf einen Wechsel der Nährlösung. So können zum Beispiel junge unverzweigte Fäden nach dem Umsetzen schon nach wenigen Tagen fertil werden, während sie in der ursprünglichen Kultur vegetativ weiterwachsen. Um lange Pflanzen zu erhalten, sollten daher nur wenige kleine Thalli in reichlich Flüssigkeit kultiviert werden.

Schließlich soll noch darauf hingewiesen werden, daß *Botrytella* bei Helgoland nur von März bis Juni mit einer oder vielleicht zwei Generationen vorkommt. Im Laboratorium kann das prostrate System jederzeit durch den Wechsel der Nährlösung bei

Abb. 2. *Botrytella reinboldii*. A, A' und B, B' Die aufrechten Fäden erheben sich auf geschlossenen Basalscheiben. C, D Die Basalscheiben sind nicht völlig geschlossen. Die vier Pflanzen sind etwa 16 Tage alt. Maßstrecken: A, B = 50 µm; C = 100 µm; D = 500 µm





gleichbleibender Temperatur zur Fadenbildung angeregt werden, was im natürlichen Milieu nur unter den gegebenen hydrographischen Bedingungen erfolgt.

Botrytella micromora Bory

Die uns von Herrn Dr. Pedersen freundlichst überlassene Kultur stammt aus einer 1972 bei Hirsholmen, nördliches Kattegat, gesammelten Probe (Pedersen, 1974). Nicht immer erfolgt die Entwicklung der Abbildung 3 entsprechend, indem die aufrechten Fäden unmittelbar einer wenigzelligen prostraten Basis entsprossen. Häufig wird zunächst ein dichteres Lager aus verzweigten Fäden gebildet, auf dem erst nach dem Umsetzen in frisches Medium die aufrechten Fäden entstehen.

Schon nach einem Tag können die Keimlinge zweizellig sein (Abb. 3 A). Viele der drei Tage alten und meist noch unverzweigten Pflänzchen tragen ein dünnes Haar, das auch aus der ursprünglichen Spore entspringen kann (B). Wie rasch die Keimlinge zwischen dem 5. und 7. Tage heranwachsen, zeigt der Vergleich desselben Ausschnittes einer Kultur bei C und D. Zwei Tage später entsprossen den Zellen des prostraten Systems kräftige aufrechte Fäden (E). Ihr apikales Haar ist wesentlich dicker als die dem prostraten System entspringenden Haare. Das bei G dargestellte Pflänzchen ist 13 Tage alt; die weitere Entwicklung zeigt Abbildung 4.

Viele Fadenenden einer 22 Tage alten Pflanze (Abb. 4 A) tragen noch ihr apikales Haar, wie dies selbst noch bei mehreren Zentimeter langen Hauptfäden der Fall sein kann. Die monopodiale Hauptachse trägt in spitzem Winkel abstehende gerade Seitenzweige, was den jungen Pflanzen ein etwas steifes und besenartiges Aussehen gibt und sie an das Original von Lyngbye erinnert (Abb. 1 A). Das apikale Wachstum eines Fadens hört auf, wenn der Endzelle ein Seitenzweig oder ein Sporangiensorus entspringt; sie verlängert sich dann nur noch durch interkalare Teilung. Sporangiensori werden meist an den Enden der Seitenzweige unterhalb des Haaransatzes angelegt (Abb. 4 C). Die fertile Pflanze (Abb. 1 B) entspricht in ihrem Habitus weitgehend Lyngbys Originalzeichnung. Vermutlich waren auch die Sporangiensori der Typuspflanze ähnlich sternförmig (Abb. 4 D, E).

In einer ruhigstehenden Kultur strahlen die Fäden eines Büschels von *Botrytella micromora* im allgemeinen nach allen Richtungen aus, ohne sich umeinander zu winden, während die anderen Arten gern seilartige Stränge bilden.

Botrytella reinboldii (Reinke) nov. comb.

Basionym: *Ectocarpus reinboldii* Reinke, 1892, p. 61, Taf. 41, Figs 1–12.

Synonym: *Polytretus reinboldii* (Reinke) Sauvageau, 1900, p. 6.

Sorocarpus reinboldii (Reinke) Kornm. et Sahling, 1984, p. 99.

Fragmente dieser seltenen Alge wurden in den letzten Jahren mehrfach nach stürmischer See im Plankton treibend gefunden (Abb. 5 A). Die in dem allgemeinen Abschnitt beschriebene Ausbildung einer geschlossenen Basalscheibe (Abb. 2) wird in den Kulturen nur ausnahmsweise beobachtet. Im allgemeinen entwickeln sich die

Abb. 3. *Botrytella micromora*. Der fädige Thallus entwickelt sich auf einer wenigzelligen prostraten Basis. Die Ziffern geben das Alter der Kultur an. Maßstrecken: A, B = 50 µm; C–G = 300 µm

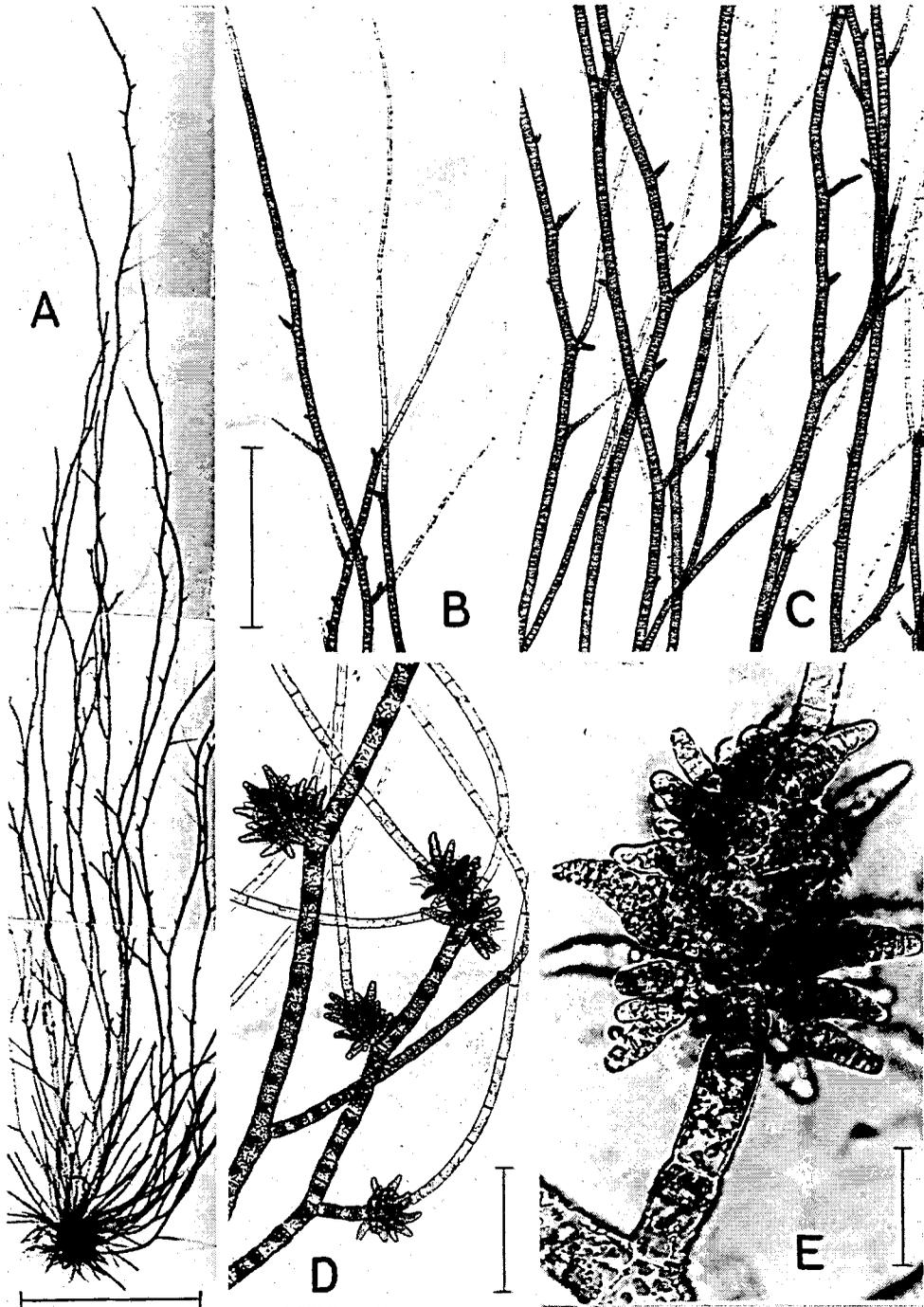


Abb. 4. *Botrytella micromora*. A 22 Tage alt. B, C Fadenenden und Ausschnitt mit jungen Sorusanlagen. D, E Sternförmige Sporangiensori. Maßstrecken: A = 2 mm; B, C = 500 μ m; D = 200 μ m; E = 50 μ m

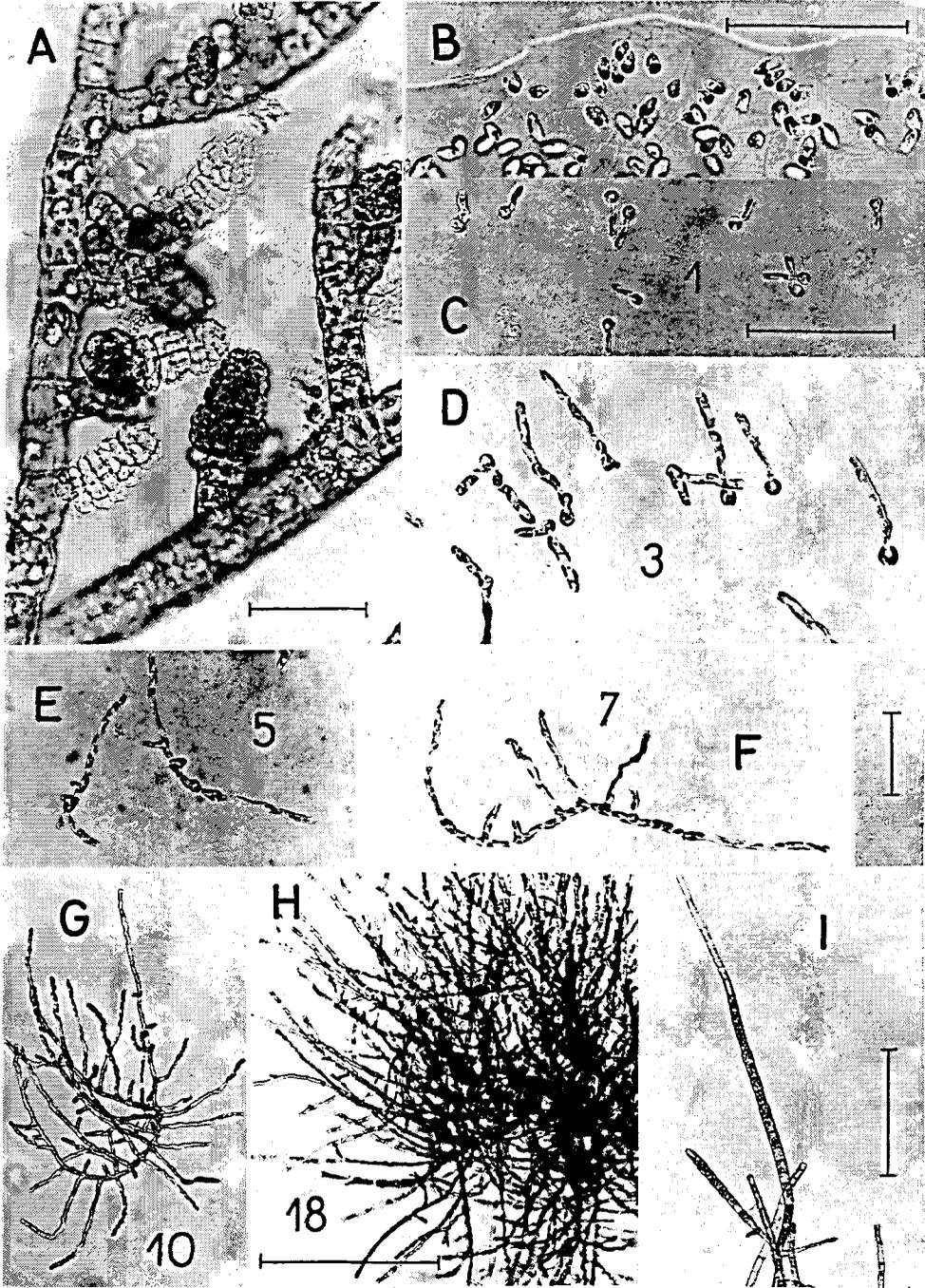
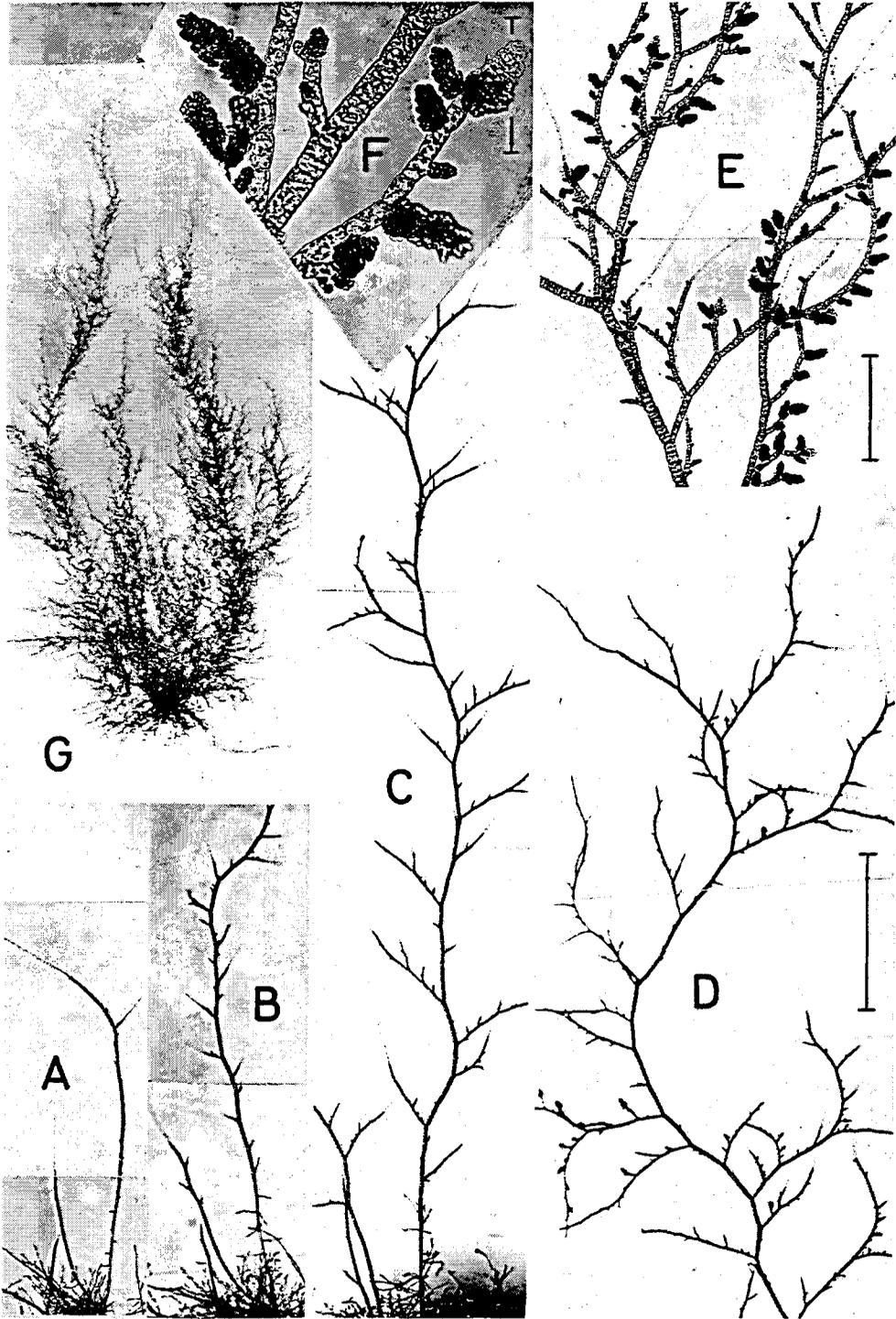


Abb. 5. *Botrytella reinboldii*. A, B Teil des Ausgangsmaterials und Schwärmer. C-H Stadien der Entwicklung zu einem fadenförmigen, verzweigten System. Die Ziffern geben das jeweilige Alter der Kultur an. I Fadenenden des prostraten Systems sind in neuer Nährlösung zu aufrechten Fäden ausgewachsen. Die Maßstrecken bei A und B, C und D, E und F entsprechen jeweils 50 µm; G, I = 200 µm; H = 500 µm



Keimlinge von *Botrytella reinboldii* zu einem prostraten System aus verzweigten, frei in der Flüssigkeit wachsenden Fäden (Abb. 5 C–H). Das bei H abgebildete 18 Tage alte und über 1 mm große Flöckchen trug noch keine aufrechten Fäden, als es in neue Nährlösung umgesetzt wurde. Etwa 14 Tage später waren an zahlreichen Enden des dünnfädigen Thallus haargekrönte dicke Fäden entstanden (Abb. 5 I). Ihre weitere Entwicklung während 14 Tagen zum fertilen Thallus ist in Abbildung 6 A–E dargestellt. Einzeln in größeren Schalen kultivierte Thalli können zu verzweigten Büscheln von etwa 8 cm Länge heranwachsen (G).

In einem völlig unerwarteten Zusammenhang erschien kürzlich *Polytretus reinboldii* in einer entwicklungsgeschichtlichen Studie von Ajisaka (1984). Aus den Schwärmern der unilokulären Sporangien von *Leathesia japonica* entstand ein 4–5 cm hoher ectocarpoider Thallus mit Haarspitzen und spindelförmigen plurilokulären Sporangien. Die einzige Zeichnung eines entleerten Sporangiums zeigt stockwerkartige Abschnitte mit jeweils eigener Austrittsöffnung. Dieses mit *Polytretus* gemeinsame Merkmal kann aber nicht die Identifizierung einer fädigen Generation im Lebenszyklus von *Leathesia japonica* mit *Polytretus reinboldii* rechtfertigen. Ajisakas Interpretation ist unwahrscheinlich; Morphologie und Entwicklung von *Botrytella reinboldii* vom typischen Fundort kennzeichnen diese Art eindeutig. In diesem Zusammenhang mag auch darauf hingewiesen sein, daß Kurogis (1978) Abbildungen von *Polytretus reinboldii* aus Japan wenig Übereinstimmung mit der Pflanze von Helgoland zeigen (Kornmann & Sahling, 1984, Abb. 8).

ABSCHLIESSENDE BETRACHTUNG

Drei der vier im nordeuropäischen Atlantik beheimateten Arten der Gattung *Botrytella* kommen bei Helgoland vor. Zwei Arten von ähnlichem Habitus unterscheiden sich klar durch ihre Sporangiensori. *Botrytella reinboldii* (Reinke) trägt einseitig an den Verzweigungen meist sitzende oder seltener kurz gestielte walzenförmige Sori. Die ihr in der äußeren Erscheinung ähnliche, weiterhin unbenannt bleibende *Botrytella* spec. wird bei Niedrigwasser verhältnismäßig häufig auf dem Felswatt angetroffen, losgerissene Fragmente sind im Plankton nicht selten. Eindeutiges Merkmal dieser Art sind die einseitig an den Verzweigungen dicht gereihten Sori von rundlich kegelförmigen Sporangien (Kornmann & Sahling, 1984, Abb. 1). Diese Art wurde auch an der niederländischen Küste gefunden und in der Algenflora von Stegenga & Mol (1983) als *Sorocarpus micromorus* (Bory) Silva abgebildet.

Die beiden verbleibenden Arten hielten sich unter dem Namen *Sorocarpus uvaeformis* Pringsh. verborgen. Nachdem Silva (1950) die Konservierung von *Sorocarpus* Pringsh. gegen *Botrytella* Bory vorschlug, wurden die zwei vermeintlich synonymen Arten als *Sorocarpus micromorus* (Bory) Silva vereinigt. Unsere Kulturversuche haben gezeigt, daß hier tatsächlich zwei verschiedene Taxa vorliegen: *Botrytella micromora* Bory (= *Ectocarpus siliculosus* β . *uvaeformis*) und *Botrytella uvaeformis* (Pringsh.). Leider

Abb. 6. *Botrytella reinboldii*. A–E Wachstum eines jungen Fadens bis zur Fertilität während 13 Tagen. Intervalle zwischen A und B: 4 Tage, B und C: 3 Tage; C und D: 2 Tage, D und E: 4 Tage. F Detail aus E. G Büschel aus einer Kultur in natürlicher Größe. Maßstrecken: A–D = 1 mm; E = 300 μ m; F = 100 μ m

gibt es von beiden Arten keine Photos des lebenden Naturmaterials; die Abbildungen 1 B und C zeigen fertile Thalli aus Kulturen.

Botrytella uvaeformis ist heute bei Helgoland äußerst selten. Die Art wurde nur einmal am 10. März 1960 am Standort angetroffen und ist durch ein Dauerpräparat belegt (Kornmann & Sahling, 1984, Abb. 7). In demselben Jahr wurde sie auch von Herrn Prof. Müller gefunden und stand uns aus seiner Kultursammlung zur Verfügung. 1982 trat die Alge zufällig bei einem Versuch auf, die Identität zweier mikroskopischer brauner Epiphyten auf *Porphyra leucosticta* zu bestimmen. Die Entwicklung von *Botrytella uvaeformis* wurde 1984 unter der Bezeichnung *Sorocarpus micromorus* (Bory) Silva ausführlich dargestellt.

Zur Identifizierung von *Botrytella micromora* Bory verhalf eine von Herrn Dr. Pedersen überlassene Kultur. Das Typusmaterial Lyngbyes, *Ectocarpus siliculosus* β . *uvaeformis* (Abb. 1 A) stammt vom nördlichen Strand der Insel Fünen; Pedersen sammelte die Alge bei Hirsholmen im nördlichen Kattegat. Die in den Kulturen erzielten Algen zeigen unverkennbar die Merkmale von Lyngbyes Original, so daß die Identität der beiden Aufsammlungen in hohem Maße wahrscheinlich ist. Für den schlüssigen Beweis wäre aber die Aufzucht entsprechenden Naturmaterials wünschenswert.

Danksagung. Unser ganz besonderer Dank gilt Herrn Dr. Pedersen. Die liebenswürdige Überlassung seiner Kultur führte zur Trennung der beiden in dem Namen *Sorocarpus micromorus* (Bory) Silva verborgenen Taxa.

ZITIERTE LITERATUR

- Ajisaka, T., 1984. The life history of *Leathesia japonica* Inagaki (Phaeophyta, Chordariales) in culture. – Jap. J. Phycol. 32, 234–242.
- Bory de St. Vincent, J. B., 1822. Dictionnaire classique d'histoire naturelle. Paris, 2, p. 425.
- Farr, E. R., Leussink, J. A. & Stafleu, F. A., 1979. Index nominum genericorum (plantarum). Junk, The Hague, 225 pp.
- Kornmann, P. & Sahling, P.-H., 1984. Der *Sorocarpus*-Komplex (Ectocarpaceae, Phaeophyta). – Helgoländer Meeresunters. 38, 87–101.
- Kurogi, M., 1978. The genus *Polytretus* (Ectocarpaceae, brown algae) in Japan. – J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser. 5: Bot.) 11, 237–248.
- Lyngbye, H. C., 1819. Tentamen hydrophytologiae danicae. Kopenhagen, 248 pp.
- Pedersen, P. M., 1974. The life history of *Sorocarpus micromorus* (Phaeophyceae, Ectocarpaceae) in culture. – Br. phycol. J. 9, 57–61.
- Pedersen, P. M., 1977. *Polytretus reinboldii*, a rare brown alga in culture (Ectocarpales, Sorocarpaceae fam. nov.). – Bot. Notiser 130, 35–40.
- Pringsheim, N., 1863. Beiträge zur Morphologie der Meeresalgen. – Abh. K. Akad. Wiss. Berl. 1862, 1–37.
- Reinke, J., 1892. Atlas deutscher Meeresalgen. Parey, Berlin, 2, 35–70.
- Rosenvinge, L. K. & Lund, S., 1941. The marine algae of Denmark II. Phaeophyceae. I. Ectocarpaceae and Acinetosporaceae. – Biol. Skr. 1, (4), 1–79.
- Sauvageau, C., 1900. Remarques sur les Sphacélariacées. I. – J. Bot., Paris 14, 1–51.
- Silva, P. C., 1950. Generic names of algae proposed for conservation. – Hydrobiologia 2, 252–280.
- South, G. R. & Tittley, I., 1986. A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic Ocean. British Museum (Natural History), London, 76 pp.
- Stegenga, H. & Mol, I., 1983. Flora van de Nederlandse Zeewieren. Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging 263 pp.