

Über *Spongomorpha lanosa* und ihre Sporophytenformen

Von Peter Kornmann

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland

(Mit 6 Abbildungen im Text)

A. Einleitung

FAN (1957, 1959) wies nach, daß *Spongomorpha coalita* von der pazifischen Küste Nordamerikas als Gametophyt zu einem einzelligen Sporophyten gehört, den er — irrtümlicherweise — mit *Codiolum petrocelidis* Kuckuck identifizierte. Die von FAN untersuchte Alge unterscheidet sich nämlich von der von KUCKUCK beschriebenen Art durch ihre Mehrkernigkeit und den stets nach der Oberfläche der Wirtspflanze gerichteten Stiel. Außerdem kommt der zu diesem Sporophyten gehörige Gametophyt — *Spongomorpha coalita* — nicht an den europäischen Küsten vor.

JÓNSSON (1958) studierte die Entwicklung von *Codiolum petrocelidis* an Material von Roscoff (Bretagne) und stellte fest, daß sich die Zoosporen der Alge unmittelbar wieder zu der einzelligen Ausgangsform oder zu fädigen Pflanzen entwickeln können, die denen ähnlich waren, die er bei der parthenogenetischen Keimung der Gameten von *Acrosiphonia spinescens* erhalten hatte (JÓNSSON 1957). Auf Grund weiterer Untersuchungen am Standort und im Laboratorium bestätigte er diesen Befund (JÓNSSON 1959a). Danach besteht ein Generationswechsel zwischen *Acrosiphonia spinescens* als Gametophyt und *Codiolum petrocelidis* als Sporophyt. Beide Generationen können sich aber auch unabhängig voneinander — durch parthenogenetische Gameten bzw. apomeiotische Sporen — entwickeln.

Dieses Ergebnis JÓNSSONS konnte ich in meinen Kulturversuchen mit *Codiolum petrocelidis* vom typischen Fundort nicht bestätigen. Aus den Zoosporen entwickelte sich niemals der einzellige Sporophyt, sondern stets die durch ihre morphologischen Merkmale eindeutig gekennzeichnete *Spongomorpha lanosa*. JÓNSSON (1959b) erkannte *Chlorochytrium inclusum* als Sporophyt von *Spongomorpha lanosa*; ich werde zeigen, daß diese beiden „Arten“ nur Formen des gleichen Sporophyten sind, der in verschiedenen Wirtspflanzen morphologische Unterschiede aufweist.

B. Das Versuchsmaterial

Das Ausgangsmaterial für meine Kulturen waren Endophyten in *Petrocelis Hennedyi* und in *Polyides rotundus* von Helgoland. Die Krusten von *Petrocelis* können so dicht von *Codiolum*-Zellen besiedelt sein, daß 1 mm² nicht selten 35—50 der grünen Schläuche beherbergt. Die Alge ist sehr vielgestaltig; der ovale oder langgestreckte Zellkörper kann an der Basis in einen

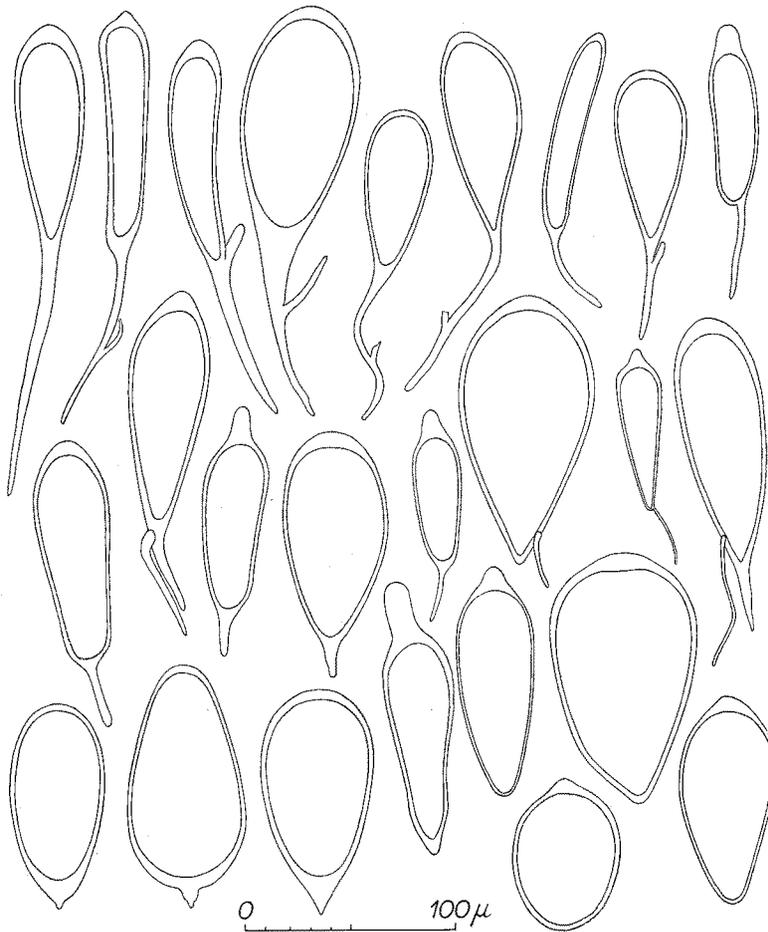


Abb. 1. *Spongomorpha lanosa*. Sporophyten (= *Codiolum petrocelidis*) aus *Petrocelis Hennedyi*, Helgoland

mehr oder weniger langen Fortsatz auslaufen. Die Basis kann aber auch nur leicht zugespitzt oder abgerundet sein. Der Fortsatz kann einfach oder mit einem Widerhaken versehen sein. Mitunter ist ein Fortsatz seitlich an der Basis der Zelle oder an dem Stiel inseriert. Die in Abb. 1 dargestellten Formen stammen alle aus *Petrocelis*; sie ergänzen die schon bei KUCKUCK (1894), PRINTZ (1926) und JÓNSSON (1958) wiedergegebene Mannigfaltigkeit der Zellform.

Alle Übergänge führen von den langgeschwänzten bis zu den ovalen Zellen mit abgerundeter Basis, die ein besonderes Interesse verdienen. Sie gleichen nämlich einer Art, die als *Chlorochytrium inclusum* bekannt ist. In dieser Form

findet man den Endophyten in *Polyides rotundus* (Abb. 2). Das Kulturexperiment bestätigte, daß sich aus den Zoosporen des *Polyides*-Endophyten ebenfalls *Spongomorpha lanosa* entwickelt, was JÓNSSON (1959b) bereits gefunden hatte.

Chlorochytrium inclusum wurde von KJELLMAN (1883) als Endophyt in *Dilsea edulis* beschrieben, dann von FOSLIE (1890) in *Dumontia* und *Halosaccion*, in letzterem Substrat auch von ROSENVINGE (1893) gefunden, der auf die geringere Größe seiner Exemplare (63—84 μ Durchmesser) gegenüber denen KJELLMANS hinweist. Von PRINTZ (1926) wurde die Alge in *Rhodymenia palmata*, von BÖRGESEN (1903) in *Polyides rotundus*, von JÓNSSON (1959b) in

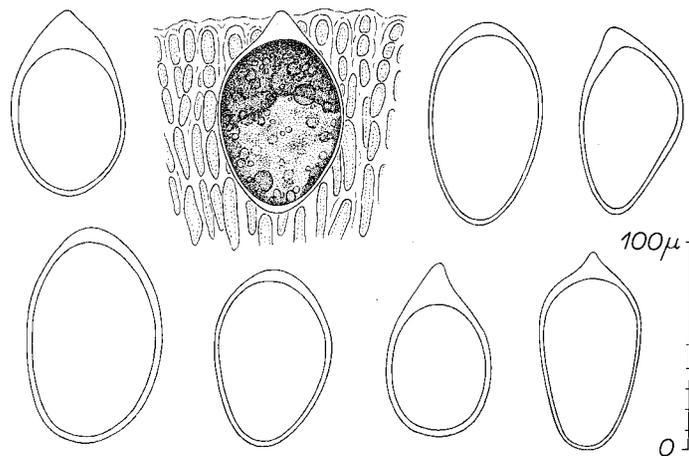


Abb. 2. *Spongomorpha lanosa*. Sporophyten (= *Chlorochytrium inclusum*) aus *Polyides rotundus*, Helgoland

letzterer Alge und in *Dilsea carnosa* beobachtet. LUND (1959) teilt mit, daß *Chlorochytrium inclusum* besonders in Rotalgen mit dickem, flächigem Thallus wie *Turnerella Pennyi* und *Phyllophora Brodiaei* f. *interrupta* weit verbreitet ist, aber auch in den Krusten von *Cruoria arctica* vorkommt. In dieser letzteren Alge sowie in *Petrocelis polygona* lebt aber auch *Chlorochytrium Schmitzii*, eine Art, die sich nach ROSENVINGE (1893) von der vorigen durch ihre zugespitzte Basis unterscheiden soll. LUND bemerkt, daß der untere Teil dieses Endophyten in einen langen, sehr engen, unregelmäßig röhrenförmigen Fortsatz auslaufen kann und daß solche Zellen an KUCKUCKS *Codiolum petrocelidis* erinnern. Durch ihren röhrigen Stiel soll sich *Codiolum Schmitzii* jedoch leicht von KUCKUCKS Art unterscheiden lassen. BRISTOL (1920) stellt *Chl. Schmitzii* als Synonym zu *Chl. inclusum*, und PRINTZ (1927) übernimmt ihre Ansicht. Wahrscheinlich gehört auch *Chl. dermatocolax* in diesen Kreis; BRISTOL betrachtet sie als Varietät von *Chl. inclusum*. In der eingehenden Beschreibung dieser Art weist SVEDELIUS (1901) auf den ähnlichen Bau des Chromatophors bei *Chl. inclusum* hin. KUCKUCK (1894) gibt die Art auch für Helgoland an; ich habe sie bisher noch nicht gefunden.

Die von SETCHELL and GARDNER (1920) unter den obigen Namen aufgeführten Arten brauchen hier nicht erörtert zu werden. Nach den Ergebnissen der Untersuchung von FAN (1959) kann man annehmen, daß die Arten an der pazifischen Küste Nordamerikas zu anderen Formenkreisen gehören. Fein-

fädige, im Habitus an *Spongomorpha lanosa* erinnernde Arten kommen an diesem Küstenabschnitt nicht vor.

Die aus der Gattung *Chlorochytrium* ausgeschiedenen Arten hatten mit der von COHN (1872) als Endophyt in *Lemna* beschriebenen typischen Art nur wenig Übereinstimmung. Die Eingliederung der noch verbleibenden marinen *Chlorochytrium*-Arten, z. B. *Chl. Cohnii* und *Chl. Willei*, in diese Gattung erscheint mir sehr fragwürdig.

C. Kulturversuche

Ich begann meine Versuche Anfang Dezember 1959 mit *Polyides*-Thalli, die reichlich mit dem Endophyten infiziert waren. Um diese Zeit waren die Zellen noch nicht fertil, auch in gehältertem und frisch gesammeltem Material ließen sich während des Dezembers und Januars keine fertilen Zellen finden. Dagegen erhielt ich am 1. und 2. Februar zahlreiche viergeißelige Zoosporen, als ich frisch gesammelte *Polyides*-Thalli bei Zimmertemperatur in Seewasser brachte.

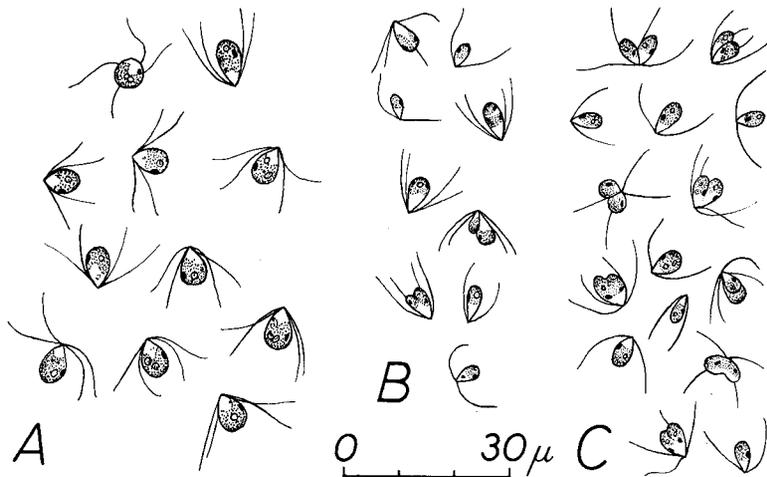


Abb. 3. *Spongomorpha lanosa*. A Zoosporen (aus *Codiolum petrocelidis*). B Gameten und Kopulanten aus kultivierten Pflanzen, C aus Naturmaterial

Mit dem Endophyten aus *Petrocelis* habe ich meine Versuche erst am 21. Januar 1960 begonnen. Zu dieser Zeit waren bereits zahlreiche *Codiolum*-Zellen reif, ich kann also nicht angeben, wann die Fertilität des Endophyten im Winter 1959/60 einsetzte. Bis zum 25. Februar wurden viermal fertile Endophyten gesammelt und jeweils Kulturen mit den Schwärmen angelegt. Die Fertilisierung des Endophyten bzw. die Entleerung seiner Sporangien hängt offenbar von den Standortbedingungen der Wirtspflanze ab. Meine bisherigen Beobachtungen lassen darauf schließen, daß die Entleerung der Schwärmer aus den tiefer im Niveau gewachsenen Krusten am frühesten beendet ist.

Mehrere Autoren haben *Codiolum petrocelidis* in den Sommermonaten fertil gefunden (KYLIN, 1907, Juli; KNIGHT and PARKE, 1931, im Sommer; FELDMANN, 1954, Juli). JÓNSSON (1959a) erhielt aus den während der Sommermonate gebildeten Zoosporen wiederum *Codiolum petrocelidis*, während sich

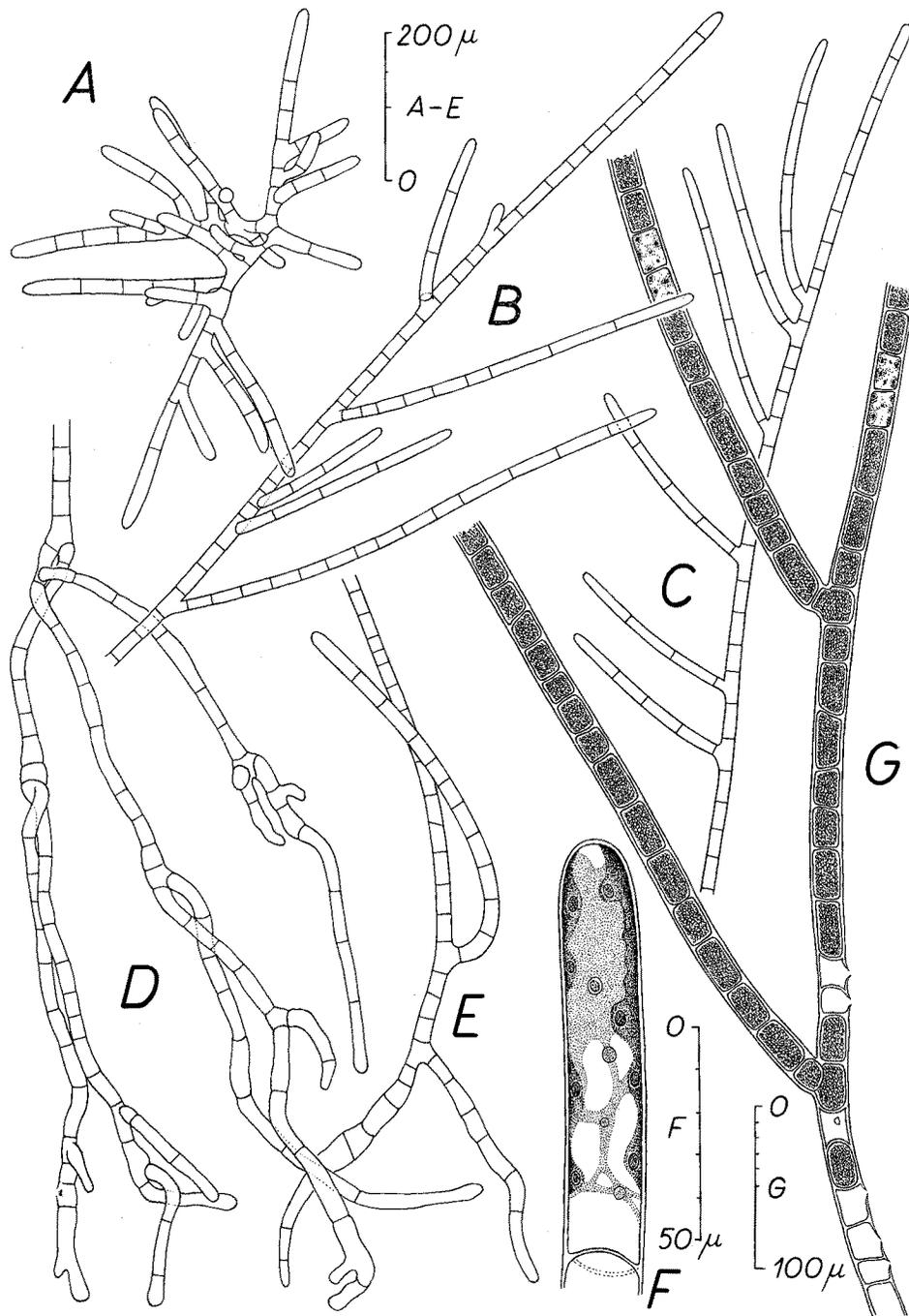


Abb. 4. *Spongomorpha lanosa*, Gametophyten aus Kultur.
 A 16 Tage alt; B, C Zweigenden; D, E Basalteile mit Rhizoiden; F Endzelle mit netzförmigem Chromatophor und zahlreichen Pyrenoiden; G fertiler Fadenabschnitt mit einzelnen vegetativen Zellen

aus den im Winter gereiften Sporangien *Acrosiphonia spinescens* entwickelte. In Helgoland fruktifiziert *Codiolum petrocelidis* nicht während der Sommermonate. Ich habe seit dem Verschwinden der fertilen Zellen im Februar in regelmäßigen Abständen Proben untersucht, dabei aber bis zum September niemals fertile Stadien gefunden. PRINTZ (1926) sammelte im Februar-März fertile Zellen. In KUCKUCKS (1894) Beschreibung der Art ist kein Datum angegeben, wie aber auf den noch vorhandenen Originalzeichnungen vermerkt ist, wurden die dort abgebildeten reifen Exemplare am 24. Nov. 1892 gesammelt. Eine spätere Ergänzung (KUCKUCK 1897), in der viergeißelige Schwärmer von 17—20 μ Länge und zuckerhut- oder granatenförmiger Gestalt beschrieben werden, paßt nicht zu der Größe der in der früheren Veröffentlichung in die fertilen Zellen eingezeichneten Schwärmer. Ich habe in meinen zahlreichen Proben niemals solche großen Schwärmer gesehen, so daß ich annehme, daß die von KUCKUCK beobachteten großen Zoosporen zu einer anderen Chlorophyce gehören, die seinem Material beigemischt war.

Aus den mit reifen *Codiolum*-Zellen besiedelten *Petrocelis*-Krusten erhielt ich stets reichliche Mengen von Zoosporen beim Übertragen des trocken vom Standort in das Laboratorium gebrachten Materials in Seewasser. Die Zoosporen waren recht einheitlich in Größe und Form, 6—8 μ lang, 4—6 μ breit und mit deutlichem Augenfleck versehen (Abb. 3 A). Sie waren positiv phototaktisch. Während des Festsetzens und der Keimung sind die Zoosporen offenbar sehr empfindlich; in Tropfen zur Ruhe gekommen, gingen sie schon nach wenigen Stunden zugrunde, dagegen erhielt ich Keimlinge, wenn die Schwärmer direkt in Schalen mit Nährlösung gebracht wurden. Auch innerhalb isolierter Sporangien zur Ruhe gekommene Zoosporen keimten aus. Ein Teil der Keimlinge entwickelte sich zu einem auf dem Glase kriechenden und fest an diesem anhaftenden Lager, von dem sich erst später aufrechte Fäden erhoben. Die meisten Keimlinge hingegen waren nicht angeheftet, sondern wuchsen rasch zu kugeligen Bällchen heran, die im Alter von 5 Wochen bereits einen Durchmesser von 1 cm hatten und fertil wurden (Abb. 4). Ein Vergleich mit *Spongomorpha lanosa* vom natürlichen Standort (Abb. 5) zeigt die völlige Übereinstimmung mit den kultivierten Pflanzen. Dem unterschiedlichen Entwicklungsmodus der Keimlinge kommt keinerlei Bedeutung zu, einem Basallager ähnelnde Stadien konnten auch aus regenerierenden Fäden ausgewachsener Pflanzen erzielt werden.

Die Gametophyten sind monözisch, wie durch Aufzucht einer Reihe von Einzelpflanzen festgestellt wurde. Die Kopulanten können von gleicher oder verschiedener Größe sein. Aus den Zygoten des natürlich gewachsenen Materials wie der Kulturpflanzen entwickelten sich gleichartige Keimlinge (Abb. 6). Auf einem äußerst dünnfädigen, manchmal schon frühzeitig durch Querwände oder Membraneinschnürungen gegliederten, aufrecht in die Kulturflüssigkeit ragenden Faden erhebt sich ein leicht verdicktes Köpfchen mit einem Chromatophor, das sich rasch vergrößert. Der Faden bleibt längere Zeit erkennbar, bevor er — unter der Last der heranwachsenden Zelle auf dem Boden liegend — durch anhaftende Bakterien zersetzt wird. Reife Sporangien habe ich in meinen Kulturen nicht erhalten; der dichte, dunkelgrüne Inhalt der großen Zellen enthielt reichlich Stärke und Öltröpfchen, wie die während des Sommers im Freien gesammelten Endophyten. An der Ansatzstelle des Fadens verdickt sich die Membran im allgemeinen und bildet eine kleine Kuppe oder Spitze

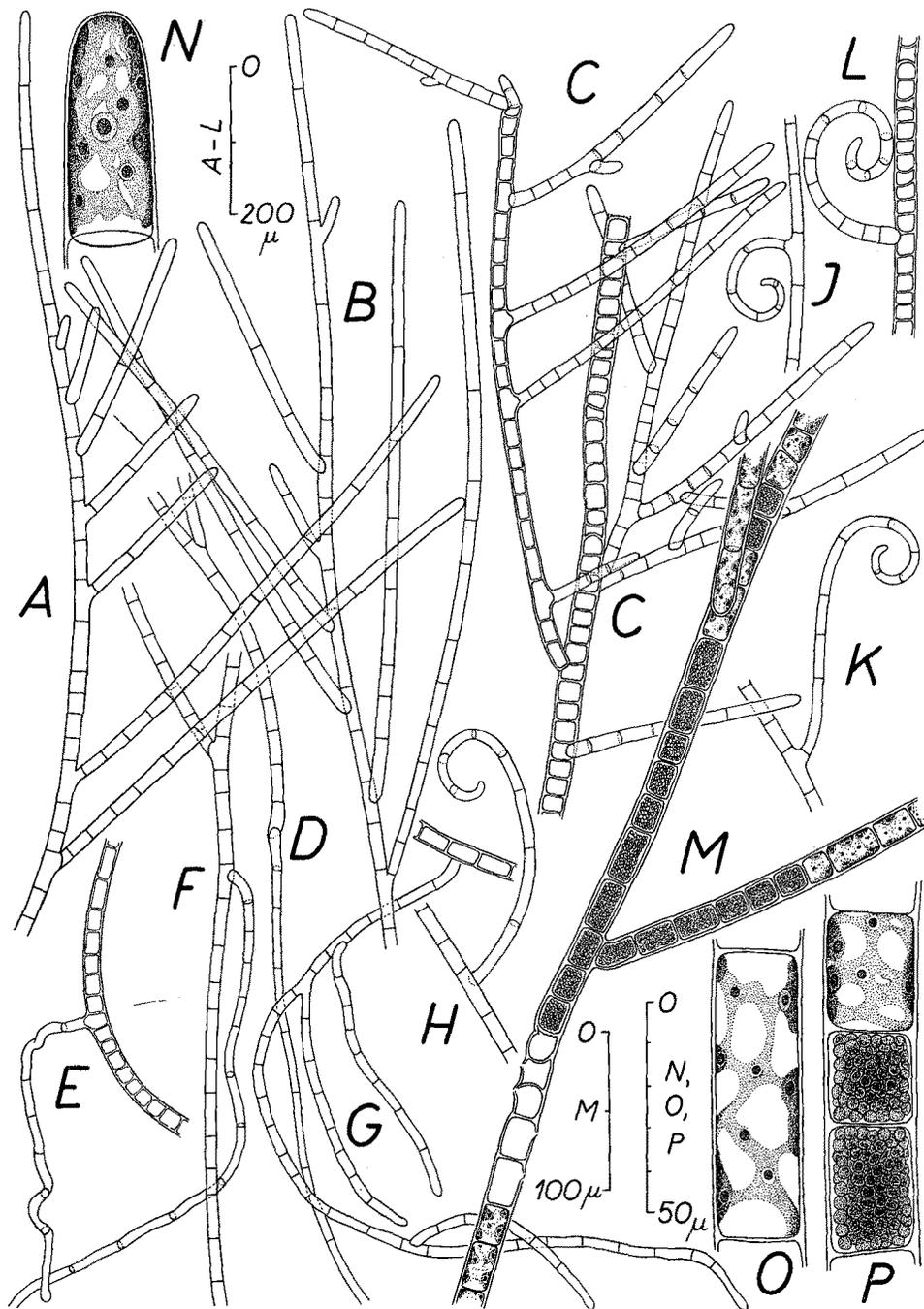


Abb. 5. *Spongomorpha lanosa*, Gametophyten vom natürlichen Standort. A Zweigende mit einseitiger, B mit zerstreuter Verzweigung, Helgoland, 23. Mai 1960; C dickwandige Fäden einer älteren Pflanze, aus deren Zellen neue Sprosse regenerieren, 5. Juli 1960; D Rhizoid an der Basis eines Fadens; E—G Rhizoiden seitlich an den Fäden, 5. Juli 1960; H—K Haken an den Fäden einer jungen, noch rein vegetativen Pflanze, 17. März 1960; L Haken an einem Faden, dessen Zellen z. T. bereits ausgeschwärmt sind, 5. Juli 1960; M fertiger Fadenabschnitt; N—P Endzelle und Fadenzellen mit Chromatophoren bzw. Gametangien

aus, die ich eher mit dem Scheitel als mit dem schwanzartigen Fortsatz des natürlich gewachsenen Endophyten identifizieren möchte.

In ganz ähnlicher Weise entwickelten sich auch die Sporophyten der von FAN (1959) untersuchten *Spongomorpha coalita*. FAN konnte durch Infektionsversuche nachweisen, daß das verdickte Zellende auf einem gegliederten Faden zwischen die Fäden von *Petrocelis* eindringt. Wie sich der — in seinem Material stets nach der Oberfläche der Wirtspflanze gerichtete — stielartige Fortsatz ausbildet, wird nicht näher beschrieben.

Ich konnte an vielen Präparaten vom natürlichen Standort keinen Aufschluß darüber erhalten, wie der Endophyt in sein Substrat eindringt und die Differenzierung der *Codiolum*-Zelle erfolgt. Die von ZIMMERMANN (1925) gegebene kurze Darstellung dürfte wohl den Verhältnissen nicht gerecht werden. Ungeklärt bleibt auch zunächst noch die Frage, wie lange der Sporophyt in der Wirtspflanze wächst, bevor er reif wird. *Spongomorpha lanosa* fruktifiziert in Helgoland von Mai bis Juli, ich fand dagegen *Petrocelis* zu jeder Zeit mit großen und kleinen Endophyten besiedelt.

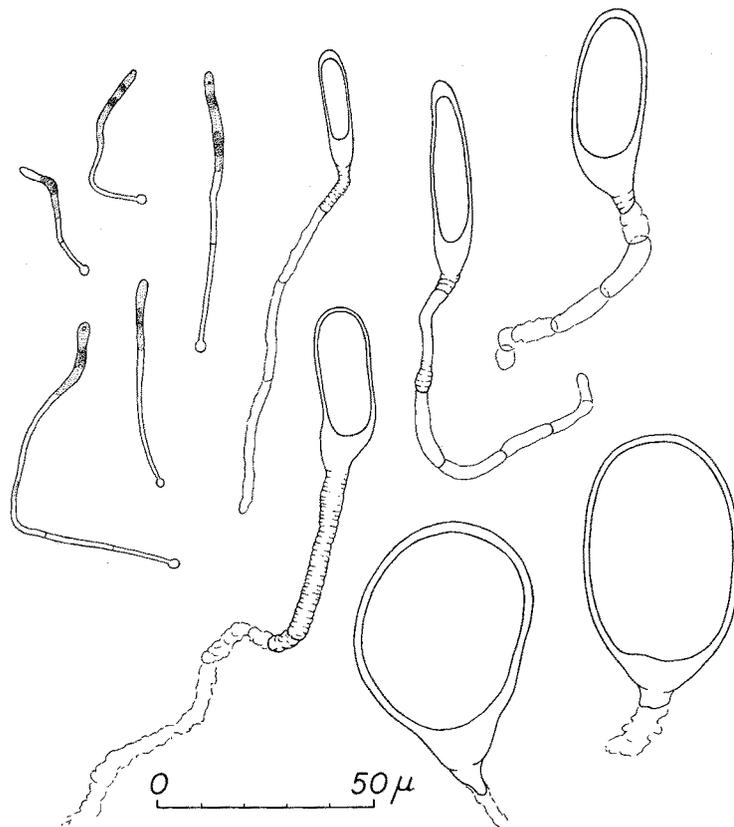


Abb. 6. *Spongomorpha lanosa*. In Kultur gewachsene Sporophyten, 12 Tage bis etwa 6 Wochen alt

D. Historische und systematische Bemerkungen

a) *Chlorochytrium inclusum* und *Codiolum petrocelidis*

Die Gattung *Chlorochytrium* wurde von BRISTOL (1920) kritisch bearbeitet. Ich bringe hier noch einige Ergänzungen, die in ihrer Arbeit nicht enthalten oder noch nicht in Abschnitt B erörtert worden sind.

Der Endophyt in der Rinde von *Polyides* wurde zuerst von METTENIUS (1850) beobachtet und abgebildet; er hielt ihn für Sporenmutterzellen von *Polyides*. Danach beschäftigte sich COHN (1865) eingehend mit den in das Gewebe von *Petrocelis* eingesenkten grünen Schläuchen, die er in Helgoland gefunden hatte, und bildet einige typische Exemplare von *Codiolum petrocelidis* ab (bei OLTMANN'S 1922, Fig. 169, 1 als *Codiolum gregarium* wiedergegeben). Er hielt sie für Parasiten und bat THURET um nähere Aufklärung. Dieser hatte bereits den Zusammenhang des Endophyten in *Polyides* mit *Spongomorpha lanosa* erkannt und antwortete (COHN 1865, S. 38): „Beispielsweise finden Sie einen von mir früher in Cherbourg beobachteten Fall von Parasitismus in einer von Dr. BORNET im Januar 1857 angefertigten Zeichnung“. [Anmerkung COHN: „Auf dieser Zeichnung finden sich grüne ovale und kugelige Zellen von ca. $\frac{1}{22}$ — $\frac{1}{16}$ “ im Längsdurchmesser mitten in der dichten Corticalschicht des *Polyides* eingeschlossen; weiter entwickelte mehrzellige Keimlinge durchbrechen die Rinde, und andere Exemplare sind mit dem obern freien Theil in einen einreihigen Confervenfaden ausgewachsen, während der in das Gewebe der *Polyides* eingesenkte untere Theil eine Art mehrzelligen Bulbus darstellt.“] „Es ist der Querschnitt eines Astes von *Polyides rotundus*, in dessen Innern sich *Cladophora lanosa* zu entwickeln beginnt: ein auf dieser Art sehr gemeiner Parasit. Ich vermöchte nicht mit Bestimmtheit anzugeben, auf welche Weise diese Keimungszustände der *Cladophora* sich in dem festen Gewebe des *Polyides* eingesenkt finden. Vielleicht sind die Zoosporen, nachdem sie sich auf den jungen Zweigen festgesetzt, nachträglich durch die Entwicklung des Gewebes dieser Floridee eingeschlossen worden. Wie dem auch sei, so scheinen die gekeimten Zoosporen der *Cladophora* im Innern des Gewebes von *Polyides* lange Zeit sich zu vergrößern, ohne sich zu theilen, wie dies doch bei andern Keimlingen stattfindet; erst gegen Ende des Winters fangen dieselben an sich zu theilen, worauf sich die Endzellen nach außen verlängern, das Gewebe des *Polyides* durchbrechen und sich schließlich zu kleinen Büschen von lichtem Grün entwickeln, welche im Frühling auf *Polyides* sehr gemein sind, und sich auch auf *Gracilaria*, *Chaetomorpha*, *Zostera marina* etc. finden.“ COHN (1872) hielt es nicht für wahrscheinlich, daß die von ihm in *Polyides* und *Cruoria* gefundenen grünen Zellen zu *Cladophora lanosa* gehören könnten, weil sein im September in Helgoland gesammeltes Material keine entsprechenden Entwicklungsstadien aufwies. KUCKUCK (1894) gab eine ausführliche Beschreibung des in *Petrocelis* gefundenen Endophyten, den er wegen der morphologischen Unterschiede gegen *Chlorochytrium inclusum* und *Chl. Schmitzii* zur Gattung *Codiolum* stellte.

b) *Spongomorpha lanosa*

Obwohl diese Alge allein schon durch ihre dünnen Fäden genügend gekennzeichnet ist, gab doch ihr Habitus zur Beschreibung einer ganzen Reihe

von synonymen Arten Anlaß. Außer den bei HAUCK (1885) unter *Cladophora lanosa* genannten Synonymen stelle ich auch sämtliche von KJELLMAN (1893) unter dem Subgenus *Isochrous* aufgeführten *Acrosiphonia*-Arten hierher. Die beiden extremen Erscheinungsformen, *Conferva lanosa* Roth und *C. uncialis* Fl. Dan. wurden bereits in LYNGBYES (1819) Tentamen Hydrophytologiae Danicae in charakteristischen Abbildungen und Beschreibungen gegenübergestellt: das einheitlich kugelige, aus radialen Fäden bestehende Büschel und die aus mehreren Bündeln zusammengedrehter Fäden aufgebaute Pflanze. *C. lanosa* sollte überwiegend epiphytisch vorkommen, *C. uncialis* auf Steinen angeheftet sein. HARVEY (1846—51) wies auf die nahe Verwandtschaft dieser beiden Arten hin, die sich „more by habit than by any very decided characters“ unterscheiden. THURET (in LE JOLIS 1863) stellte *Cladophora uncialis* als Varietät zu *Cl. lanosa*.

Die laufenden Beobachtungen, die ich während einer Vegetationsperiode in Helgoland anstellte, lassen diese Unterscheidung weder als notwendig noch berechtigt erscheinen. Ich halte die „*uncialis*“-Form nur für das Altersstadium von *Spongomorpha lanosa*, die ebenso am Ende der Vegetationszeit als Epiphyt auftreten kann, wie umgekehrt die „*lanosa*“-Form im zeitigen Frühjahr auf dem Felsen wachsend zu finden ist.

Spongomorpha lanosa erscheint in Helgoland bereits im März als 3 bis 4 mm hohes Räschen. Den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht die Pflanze im Mai—Juni, wo die strangartigen Bündel bis zu 3 cm Länge erreichen. Die letzten Exemplare wurden Ende Juli gesammelt. Gegen Ende der Vegetationszeit kann man Pflanzen finden, deren dunkelgrüne, seilartige Stränge von zarten, hellgrünen Büschelchen gekrönt sind. Wie Abb. 5 C zeigt, regenerieren aus den abgebrochenen Enden der alten dickwandigen Fäden neue Sprosse, die ganz ähnlich aussehen wie die ersten Anflüge junger Pflanzen im Frühjahr.

An jüngeren Pflanzen, deren Fäden noch wenig miteinander verwoben waren, fanden sich mitunter recht zahlreiche hakig gebogene Seitenzweige (Abb. 5 H—K). Sie entsprechen in ihrem Bau und ihrer Funktion ganz den gleichartigen Bildungen bei *Acrosiphonia spinescens* und bei *Spongonema tomentosum*. Durch das Vorkommen hakig gebogener Äste unterschied KJELLMAN (1893) seine *Acrosiphonia vernalis* von den übrigen Arten des Subgenus *Isochrous*.

Nachdem sich die Unterscheidung einer var. *uncialis* nicht mehr vertreten läßt, sollte die Alge eigentlich *Spongomorpha uncialis* (Fl. Dan.) Kütz. heißen.

Meinem technischen Assistenten, Herrn PAUL-HEINZ SAHLING, danke ich für seine Mitarbeit und die Anfertigung der Zeichnungen.

E. Zusammenfassung

Nach Untersuchungen an Material von Helgoland besteht ein Generationswechsel zwischen *Spongomorpha lanosa* als Gametophyt und einem sehr vielgestaltigen einzelligen Sporophyten, der endophytisch in einer ganzen Reihe von Rotalgen lebt und als *Chlorochytrium inclusum* und *Codiolum petrocelidis* beschrieben wurde. JÓNSSON (1959b) kam, von *Chlorochytrium inclusum* ausgehend, zu dem gleichen Ergebnis. Aus *Codiolum petrocelidis* von Roscoff (Bretagne) erhielt er dagegen *Acrosiphonia spinescens* in den Wintermonaten, die Sporophytengeneration im Sommer (1959a). Dieses unterschied-

liche Verhalten ist zunächst nicht zu erklären, es sei denn, daß man eine genetische Verschiedenheit des Materials von Helgoland und Roscoff annimmt.

F. Angeführte Schriften

- Börgeesen, F., 1902: The marine algae of the Faeröes. Bot. Faeröes, P. 2.
- Bristol, B. Muriel, 1920: A review of the genus *Chlorochytrium*, Cohn. Journ. Linn. Soc., Bot. 45.
- Cohn, F., 1865: Über einige Algen von Helgoland. II. Über grüne Schläuche im Innern der *Cruoria pellita* Fries. RABENHORST's Beitr. z. Kenntn. u. Verbr. der Algen. Heft 2.
- 1872: Über parasitische Algen. Beitr. Biol. d. Pflanzen 1.
- Fan, K. C., 1957: Observations on the life history of *Codiolum petrocelidis*. News Bull. Phyc. Soc. Amer. 10 (32).
- 1959: Studies on the life histories of marine algae I. *Codiolum petrocelidis* and *Spongomorpha coalita*. Bull. Torrey Bot. Club 86.
- Feldmann, J., 1954: Inventaire de la flore marine de Roscoff. Trav. Stat. Biol. de Roscoff, Suppl. 6.
- Foslie, M., 1890: Contribution to knowledge of the marine algae of Norway. I. East-Finmarken. Tromsø Museums Aarshefter 10.
- Harvey, W. H., 1846—51: Phycologia Britannica, Vol. 1—3.
- Hauck, F., 1885: Die Meeresalgen Deutschlands und Oesterreichs. RABENHORST's Kryptogamen-Flora, 2. Aufl. Bd. 2.
- Jónsson, S., 1957: Sur la reproduction et la sexualité de l'*Acrosiphonia spinescens* (Kütz.) Kjellm. C. R. Acad. Sc. 244, 1251—54.
- 1958: Sur la structure cellulaire et la reproduction de *Codiolum petrocelidis* Kuck., Algue verte unicellulaire endophyte. Ebenda. 247, 325—28.
- 1959a: L'existence de l'alternation hétéromorphe de générations entre l'*Acrosiphonia spinescens* Kjellm. et le *Codiolum petrocelidis* Kuck. Ebenda 248, 835—37.
- 1959b: Le cycle de développement du *Spongomorpha lanosa* (Roth) Kütz. et la nouvelle famille des Acrosiphoniacées. Ebenda. 248, 1565—67.
- Kjellman, F. R., 1883: The Algae of the Arctic Sea. K. Sv. Vet.-Akad. Handl. 20.
- 1893: Studier öfver Chlorophycéslägtet *Acrosiphonia* J. G. Ag. och dess skandinaviska arter. Bihang K. Sv. Vet.-Akad. Handl. 18, Afd. 3, No 5.
- Kuckuck, P., 1894: Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland. Wiss. Meeresunters. N. F. 1.
- 1897: Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland, II. Ebenda. 2.
- Knight, Margery and Mary W. PARKE, 1931: Manx Algae. L. M. B. C. Memoirs 30.
- Kylin, H., 1907: Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. Akad. Abh., Upsala.
- Le Jolis, A., 1863: Liste des algues marines de Cherbourg. Mém. Soc. sc. nat. de Cherbourg 10.
- Lund, S., 1959: The marine algae of East Greenland. I. Taxonomical Part. Medd. Grøn. 156.
- Lyngbye, H. C., 1819: Tentamen Hydrophytologiae Danicae.
- Mettenius, G., 1850: Beiträge zur Botanik. Heft I. Heidelberg.
- Oltmanns, F., 1922—23: Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl. Bd. 1—3.
- Printz, H., 1926: Die Algenvegetation des Trondhjemsfjordes. Norske Vidensk.-Akad. Oslo, Skrifter. I. Mat.-naturw. Klasse, No. 5.
- 1927: Chlorophyceae. In ENGLER u. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Bd. 3.
- Rosenvinge, L. K., 1893: Grønlands Havalger. Medd. Grøn. 3.
- Svedelius, N., 1901: Studier öfver Österjöns hafsalgflora. Akad. Abh. Upsala.
- Setchell, W. A. and N. L. GARDNER, 1920: The marine algae of the Pacific coast of North America. Part. 2. Chlorophyceae. Univ. Calif. Publ. Bot. 8.
- Zimmermann, W., 1925: Helgoländer Meeresalgen I—VI. Beiträge zur Morphologie, Physiologie und Ökologie der Algen. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Helgoland 16.