Geschichte und Stand der Systematik der Grünalgengattung *Scenedesmus*

Von E. Hegewald und E. Schnepf
GSF, Abteilung Algenforschung und Algentechnologie, Dortmund, und Lehrstuhl für Zellenlehre der Universität Heidelberg

Manuskript eingegangen am 15. Januar 1979

ABSTRACT

History and present state of the systematics of the genus Scenedesmus
A short review of the history of the taxonomy of the genus *Scenedesmus* s.l. is given and some new results, including a new subdivision of the genus, are represented.

Einleitung

Die Grünalgengattung *Scenedesmus* ist sehr häufig im Plankton unserer Gewässer vertreten, die Gattung fehlt in keiner Florenliste, und bei der Wassergütebeurteilung sind *Scenedesmus*-Arten Anzeiger von Trophiestufen. Insgesamt gibt es über 200 Arten der Gattung *Scenedesmus* mit über 1000 Varietäten und Formen. Aufgrund der Merkmalsarmut dieser einzelligen, coenobienbildenden Algen war die Taxonomie bei Verwendung der klassischen, lichtmikroskopischen Merkmale problematisch. Die grosse Variabilität der wenigen Merkmale, die dazu von verschiedenen Autoren unterschiedlich bewertet wurden, führte zu einer verwirrenden Nomenklatur und in der Folge zur Vernachlässigung dieser in Gewässern häufigen und ökologisch wichtigen Gattung.

Entwicklung der Systematik der Gattung *Scenedesmus*

Die ersten Arten der Gattung wurden von Turpin [66] abgebildet und der Kieselalgengattung *Achnanthes* zugeordnet. Von Corda [13] und Ehrenberg [14] wurde die Gattung später in das Tierreich verwiesen, um dann zu den Zieralgen gestellt zu werden, bis sie schliesslich ihren endgültigen Platz bei den chlorococcalen Grünalgen erhielt.
Während die Abbildungen von Turpin [66] (Abb. 1) noch ohne Artnamen und damit noch nicht gültig veröffentlicht sind, werden die ersten Arten dann von Turpin [67] beschrieben und noch immer der Kieselalgengattung *Achnanthes* zugeordnet (Abb. 2). Die Unterscheidung der Arten erfolgte nach Zellform, nach Zahl und Anordnung der Zellen im Coenobium und dem Fehlen oder dem Vorhandensein von Stacheln. So haben diese Arten folgende Namen:

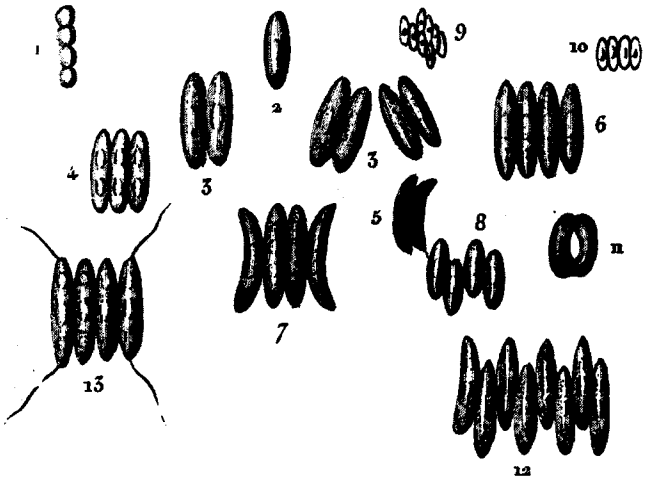


Abb. 1. Die «*Achnanthes*»-Arten von Turpin (1820). Artnamen wurden nicht gegeben.
Figure 1. *Achnanthes* species of Turpin (1820). Names of species were not given.

Achnanthes bijuga
Achnanthes quadrijuga
Achnanthes quadricauda
Achnanthes quadralterna
Achnanthes octalterna
Achnanthes obliqua
Achnanthes stomatimorpha
Achnanthes bilunulata
Achnanthes dimorpha

Die zur Stützung der Theorie des Entstehens von vielzelligen Coenobien aus wenigzelligen Coenobien bzw. Einzelzellen stark schematisierten Abbildungen sind nun der Ausgangspunkt der Taxonomie und Nomenklatur der Gattung. Für

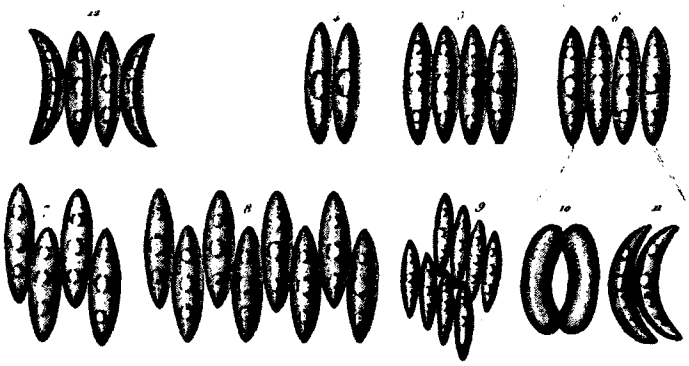


Abb. 2. Die «*Achnanthes*»-Arten von Turpin (1828): *A. bijuga* (4), *A. quadrijuga* (5), *A. quadricauda* (6), *A. quadralterna* (7), *A. octalterna* (8), *A. obliqua* (9), *A. stomatimorpha* (10), *A. bilunulata* (11), *A. dimorpha* (12).
Figure 2. Achnanthes species of Turpin (1828): *A. bijuga* (4), *A. quadrijuga* (5), *A. quadricauda* (6), *A. quadralterna* (7), *A. octalterna* (8), *A. obliqua* (9), *A. stomatimorpha* (10), *A. bilunulata* (11), *A. dimorpha* (12).

Scenedesmus bijugus, S. quadricauda, S. obliquus und *S. dimorphus* werden hier die Ikonotypen gegeben, die übrigen Artnamen von Turpin [67] werden heute nicht mehr verwendet. Für alle Arten mit Ausnahme von *A. stomatimorpha* werden mehr oder weniger zugespitzte Zellpole gezeichnet, diese müssten jedoch zum Beispiel bei *«S. quadricauda»* sensu Chodat oder auch für *«S. bijugus» auct. plur.* breit abgerundet sein. *A. obliqua* ist trotz der ungekrümmten Randzellen aufgrund der Zellanordnung eindeutig charakterisiert, ebenso *A. dimorpha* trotz der zum Teil abgerundeten Zellpole aufgrund der gekrümmten Randzellen. Beide Coenobientypen gehören in die Variabilität einer Art, und die Verwendung des Namens *S. obliquus* ist wegen der häufigen Verwendung in der Literatur empfehlenswert. *Scenedesmus*-Arten mit der Zellanordnung von *A. quadralterna* und *octalterna* und mit zugespitzten Zellpolen sind mir nicht bekannt. Die Ungenauigkeit in den Abbildungen von Turpin [67] führt zur unterschiedlichen Interpretation dieser Arten, was die Nomenklatur der Gattung sehr belastet hat, ebenso wie die Interpretation der Arten von Meyen [49] (Abb. 3). Die Abbildungen von Meyen [49] sind Miniaturzeichnungen. Die Abbildungen von *Scenedesmus acutus* und *S. pectinatus* zeigen ebenso wie die Erstbeschreibung, dass es sich hier nur um eine Art handelt, und zwar um die später als *S. falcatus* bezeichnete Alge. Da jedoch *S. acutus* meist als *S. obliquus* interpretiert wird und für *S. pectinatus* die Erstbeschreibung mit den Ikonotypen nicht übereinstimmt, empfiehlt es sich, für dieses Taxon den Namen *S. falcatus* beizubehalten [21]. Auf die komplizierten nomenklatorischen Probleme möchte ich jedoch hier nicht weiter eingehen. Der Gattungsname *Scenedesmus* wird von Meyen [49] eingeführt, der Typus der Gattung jedoch erst von Naegeli [50] bestimmt: *S. obtusus.*
In den folgenden Jahren wird die Gattung von berühmten Algologen wie Ehrenberg, Corda, Kützing und Rabenhorst bearbeitet und um einige Arten bereichert. Dabei werden noch immer die Kriterien der Artunterscheidung von Turpin [67] verwendet, das heisst Zellform, Zellzahl und Zellanordnung im Coenobium und das Vorhandensein oder Fehlen von Stacheln.

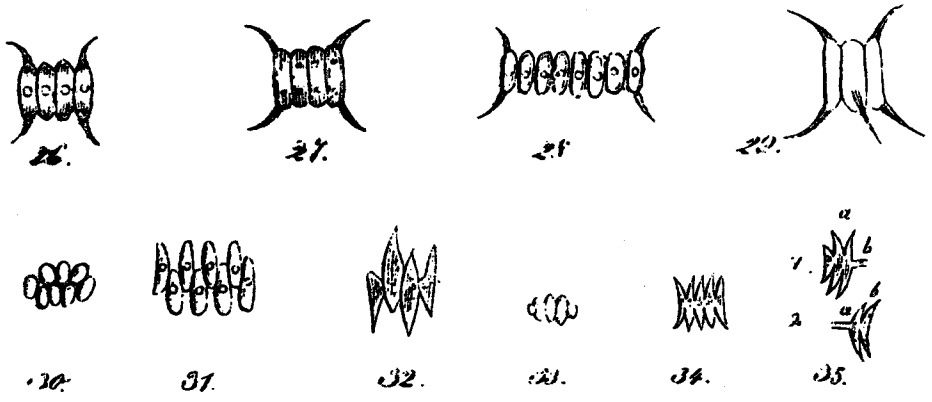


Abb. 3. Die Scenedesmus-Arten von Meyen (1829): *S. magnus* (26, 27, 29), *S. longus* (28), *S. obtusus* (30, 31), *S. acutus* (32), *S. pectinatus* (33–35).
Figure 3. The *Scenedesmus* species of Meyen (1829): *S. magnus* (26, 27, 29), *S. longus* (28), *S. obtusus* (30, 31), *S. acutus* (32), *S. pectinatus* (33–35).

Erst die Verbesserung der Leistungsfähigkeit der Lichtmikroskope bringt einen Fortschritt in der Taxonomie der Gattung. So verwendet Lagerheim [46] für die Artunterscheidung Skulpturen der Zellwand, die vorher nicht erkannt werden konnten, wie Rippen, Warzen und Zähnchen.
Von Lagerheim [46] wird auch eine Unterteilung der Gattung in zwei Sektionen durchgeführt, wobei die Arten mit zugespitzten Zellpolen in die Sektion Acuti gestellt werden und die Arten mit stumpfen Zellpolen in die Sektion Obtusi.
Wie sehr die Kenntnisse der Gattung *Scenedesmus* von der Qualität der Lichtmikroskope jener Zeit abhängig waren, zeigt eine Untersuchung von Herbarmaterial. Vier Exsikkate von *S. obtusus* Meyen von vor 1890, darunter Material von A. Braun, enthielten nur Algen, die nicht die typische Zellanordnung des *S. obtusus* hatten und die ausserdem Rippen oder sogar Stacheln besassen. Diese Strukturen waren also mit den Lichtmikroskopen jener Zeit nicht erkennbar [21].
Neue Möglichkeiten in der Taxonomie der Gattung *Scenedesmus* werden durch Beyerinck [4] eröffnet, der Reinkulturen von *Scenedesmus*-Arten erhalten konnte. Man war jetzt in der Lage, die Variabilität der Arten zu untersuchen und konnte so die einzelnen Taxa besser gegeneinander abgrenzen. Die Monographie von Smith [58] basiert dann auch schon auf Reinkulturen von *Scenedesmus*-Arten.
Eine weitere Monographie erscheint zehn Jahre später von Chodat [11], der ebenfalls neben den lichtmikroskopischen Merkmalen auch das Verhalten von Isolaten auf verschiedenen Agarnährböden und in verschiedenen Nährlösungen verwendete. Diese ernährungsphysiologischen Merkmale sowie die Bildung von Sekundärkarotinoiden, damit also biochemische Merkmale, werden erstmals von Chodat [9, 10] für die Taxonomie verwendet. In seiner Monographie werden von Chodat [11] jedoch geringe Unterschiede in der Reaktion der Algen auf verschiedene Nährböden oder Nährlösungen überbewertet und führen zu einer starken Aufsplitterung einzelner Arten, die dann teilweise wieder zu Sammelarten zusammengefasst werden.
Chodat [11] führt auch eine neue Unterteilung der Gattung durch, die bis heute anerkannt wurde. Eine nur auszugsweise veröffentlichte Monographie von Ahlstrom [1, 2] hat keine Bedeutung für die Taxonomie der Gattung. Eine Revision von Kiriakov [39] basiert auf morphologischen Merkmalen, zum Teil wird auch die Variabilität in Kultur berücksichtigt. Leider sind viele der neuen Namen oder der neuen Kombinationen nicht gültig veröffentlicht.
In der Zeit nach diesen Monographien sind insbesondere von Hortobágyi (z. B. [28–33]) und Uherkovich (Zusammenfassung: [68]) eine grosse Anzahl von Arten, Varietäten und Formen von *Scenedesmus* beschrieben worden, wobei jedoch ausschliesslich lichtmikroskopische Merkmale herangezogen wurden, ohne dass deren Variabilität in Kultur geprüft wurde.
Dagegen wurde die Variabilität von *Scenedesmus*-Stämmen unter verschiedenen Kulturbedingungen von Trainor und Mitarbeitern (z. B. [60–62]) untersucht. Leider wurden jedoch keine taxonomischen Konsequenzen aus diesen Untersuchungen gezogen.
Shubert [56] beschreibt von einem *Scenedesmus*-Klon die neue Art *S. trainorii* mit der forma *trainorii* und der forma *quadricauda*, wobei als f. *trainorii* die in Einzelzellen zerfallenen und als f. *quadricauda* die Coenobien bildenden Individuen bezeichnet werden. Dies ist ein völlig falsches Verständnis der Taxonomie und eine völlig

falsche Interpretation der Variabilität von Klonkulturen. Von *einem* Klon können niemals mehrere Taxa beschrieben werden.
Von Trainor [59] wurde erstmals die Zoosporenbildung bei einer *Scenedesmus*-Art beobachtet, konnte jedoch für weitere Arten bisher nicht nachgewiesen werden.
Durch die zwei unterschiedlichen Auffassungen in den Monographien von Smith [58] und Chodat [11] und wegen der Variabilität einiger Arten in Kultur, der unklaren Nomenklatur und der Vielzahl der in der Literatur beschriebenen Taxa war die Gattung so unübersichtlich geworden, dass unter einem Namen die unterschiedlichsten Arten verstanden wurden oder aber eine Art unter mehreren Namen in der Literatur geführt wurde.
Eine teilweise Lösung der taxonomischen Probleme brachten elektronenmikroskopische Untersuchungen. Bisalputra und Weier [5] konnten nachweisen, dass *Scenedesmus* im Elektronenmikroskop eine sehr kompliziert aufgebaute Zellwand mit auffälligen Strukturen hat. Pelicarić [51–54] konnte zeigen, dass verschiedene *Scenedesmus*-Arten sich in den Zellwandultrastrukturen unterscheiden. Komárek und Ludvík [43, 44] verwendeten diese Zellwandultrastrukturen ebenfalls für die Systematik der Gattung und konnten im Lichtmikroskop schwer unterscheidbare Arten differenzieren.
Bei Komárek und Ludvík [43] wird die Zellwand von *Scenedesmus* mit den bis dahin bekannten Strukturen schematisch dargestellt. Inzwischen sind viele weitere Strukturen beobachtet worden. Die *Scenedesmus*-Zellwand besteht einheitlich aus einer etwa 0,04–0,15 µm dicken Zelluloseschicht und einer 0,015–0,03 µm dicken Sporopolleninschicht aus drei bis vier Lagen. Darauf folgt bei vielen Arten eine Gallertschicht, die bis zu 10 µm dick sein kann. Ihr Vorhandensein oder Fehlen kann von taxonomischer Bedeutung sein. Die Sporopolleninschicht [3] wurde früher «Pektinschicht» genannt, jedoch konnte Burczyk [6–8] zeigen, dass in dieser Zellwandschicht keine Pektine vorliegen; eigene Untersuchungen bestätigen diese Ergebnisse. Die Zelluloseschicht bildet sich bei den Autosporen erst nach der vollständigen Ausbildung der Sporopolleninschicht und wird in der Mutterzellwand vor der Autosporenfreisetzung aufgelöst (vgl. [8]).
Skulpturen können in seltenen Fällen von der Zelluloseschicht gebildet werden [35] oder durch Auflagerungen auf der Sporopolleninschicht. In allen übrigen Fällen werden die Strukturen von der Sporopolleninschicht gebildet. Bei den Untergattungen *Acutodesmus* und *Scenedesmus*, die keine Strukturen bilden, besteht die Sporopolleninschicht aus drei Lagen [8], bei der Untergattung *Desmodesmus* werden die Strukturen von einer vierten anliegenden oder abgehobenen Lage gebildet. Die Strukturen entstehen durch Ausbuchtung dieser Lage (Abb. 4) oder sind Verdickungen dieser Lage (Abb. 5). Die verschiedenen Warzentypen sind üblicherweise Ausbuchtungen der strukturbildenden Schicht, kompakte Warzen sind selten (*S. levefrii* und verwandte Arten), aber alle leisten- und netzförmigen Strukturen (Abb. 16, 21–30) sind kompakt. Die verschiedenen Säulchentypen sind bisher nicht ausreichend untersucht, jedoch sind alle Säulchen hohl, auch die von *S. intermedius*, die nach Komárek und Ludvík [43] kompakt sein sollten.
Weitere gelegentlich im Lichtmikroskop sichtbare Strukturen sind die Rosetten («apical openings»). Die Rosetten befinden sich im Bereich der Zellpole und in Äquidistanz an den lateralen Zellwänden. Unter den Rosetten ist die Zellulose-

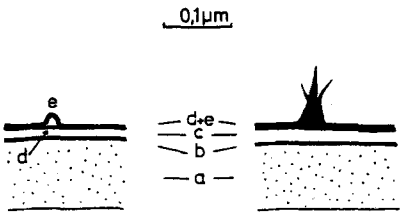


Abb. 4 Abb. 5

Abb. 4. Durch Auffaltung der strukturbildenden Zellwandschicht gebildete Warze von *Scenedesmus armatus*, Stamm Maiweg 1968-1. a: Zelluloseschicht, b–d: Lagen der Sporopolleninschicht, e: strukturbildende Sporopolleninschichtlage.

Figure 4. Wart, built by folding of the structure building layer of cell wall of *Scenedesmus armatus*, strain Maiweg 1968-1. a: Layer of cellulose, b–d: layers of sporopollenin, e: structure building layer of sporopollenin.

Abb. 5. Durch Auflagerung auf die strukturbildende Zellwandlage gebildete Warze von *Scenedesmus* sp., Stamm Hegewald 1975-35 (*S. lefevrii*-Verwandtschaft). Zellschichten wie in Abb. 4.

Figure 5. Wart, built by deposition onto the structure building layer of *Scenedesmus* sp., strain Hegewald 1975-35 (related to *S. lefevrii*). Cell wall layers as in figure 4.

wandschicht verdickt und aufgelockert. Auf der dreischichtigen Sporopolleninschicht sitzen mehrere knopf- oder pilzförmige Strukturen, die aus Untereinheiten zusammengesetzt sind (Abb. 30). Die knopfförmigen Gebilde scheiden Borstenbündel aus, die bis 200 µm lang werden können. Die Borsten weisen im Elektronenmikroskop eine regelmässige Struktur auf [65, 47].

Scenedesmus-Arten ohne Rosetten (z. B. *S. obliquus*) scheiden dennoch Borsten aus, die jedoch nicht oder nur wenig gebündelt und nicht strukturiert sind [47]. Die einfachsten Rosetten besitzen keine Wandung *(S. costato-granulatus)*, sonst wird von der strukturbildenden äussersten Wandschicht eine einfache, die Rosette umgebende Membran gebildet (Abb. 20: *S. sempervirens*), die durch Leisten abgestützt (Abb. 10: *S. armatus*) und von einem Netz überdeckt sein kann (Abb. 15: *S. opoliensis*). Bei *S. maximus* und verwandten Taxa (Abb. 22–25), *S. brasiliensis* u. a. sind die Rosetten von Säulchen umrandet, und bei *S. communis* und verwandten Arten überdecken Säulchen, die zu den borstenbildenden Strukturen hin offen sind, die Rosetten (Abb. 29, 30). Eine funktionell umgestaltete Rosette liegt offenbar bei *S. lunatus* vor.

Wir haben etwa 500 *Scenedesmus*-Stämme aus verschiedenen Kontinenten isoliert und elektronenmikroskopisch untersucht. Dabei konnten wir mit Hilfe der im Elektronenmikroskop sichtbaren Zellwandstrukturen die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten untereinander aufklären. Die neu aufgestellte Unterteilung der Gattung [20] soll kurz vorgestellt werden.

Abb. 6 zeigt eine Übersicht über repräsentative Vertreter der verschiedenen Untergattungen, Sektionen und Untersektionen. Die erste Untergattung, *Acutodesmus*, wird von Arten mit spindelförmigen Zellen und zugespitzten Zellpolen gebildet (Abb. 6, a–c). Die zweite Untergattung, die den Typus der Gattung enthält und daher Subgenus *Scenedesmus* heissen muss, enthält nur stachellose Arten mit abgerundeten Zellpolen und reichlicher Gallertausscheidung (Abb. 6, d, e). Diese

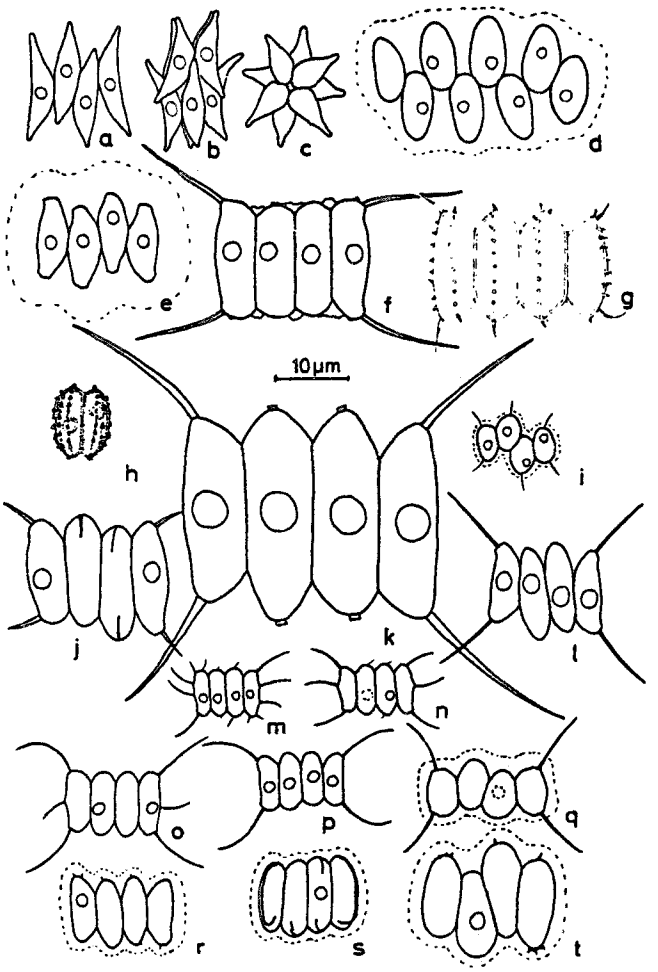


Abb. 6. Habitus der Typen der Untertaxa der Gattung *Scenedesmus*. a: *S. obliquus*, Stamm Göttingen 276-3a. b, c: *S. wisconsinensis*, Stamm Hegewald 1973-317 (Seitenansicht: b, Aufsicht: c, auf ein achtzelliges Coenobium). d: *S. obtusus* aus dem Feher-tó, Ungarn. e: *S. producto-capitatus*, Stamm Hindák 1957-2. f: *S. communis* (= *S. quadricauda* Chod., non *S. quadricauda* [Turp.] Bréb.), Stamm Bai 1971-26. g: *S. lefevrii*, Ikonotypus. h: *S. costato-granulatus*, Ikonotypus. i: *S. intermedius*, Stamm Hegewald 1971-169. j: *S. armatus*, Stamm Maiweg 1968-1. k: *S. maximus*, Stamm Hegewald 1972-6. l: *S. opoliensis*, Stamm Hegewald 1971-125. m: *S. subspicatus*, Stamm Hesse 1971-15. n: *S. spinosus*, Stamm Hegewald 1975-115. o, p: *S. sempervirens*, Stamm Hegewald 1971-190. q: *S. nanus*, Stamm Hegewald 1975-123. r: *S. pseudodenticulatus*, Stamm Hegewald 1973-301. s: *S. grahnesii*, Stamm Hegewald 1974-27. t: *S. denticulatus*, Stamm Hegewald 1975-259.

Figure 6. Habitus of types of the subtaxa of the genus *Scenedesmus*. a: *S. obliquus*, strain Göttingen 276-3a. b, c: *S. wisconsinensis*, strain Hegewald 1973-317 (side view: b, top view: c). d: *S. obtusus* from Feher-tó, Hungary. e: *S. producto-capitatus*, strain Hindák 1957-2. f: *S. communis* (= *S. quadricauda* Chod., non *S. quadricauda* [Turp.] Bréb.), strain Bai 1971-26. g: *S. lefevrii*, iconotype. h: *S. costato-granulatus*, iconotype. i: *S. intermedius*, strain Hegewald 1971-169. j: *S. armatus*, strain Maiweg 1968-1. k: *S. maximus*, strain Hegewald 1972-6. l: *S. opoliensis*, strain Hegewald 1971-125. m: *S. subspicatus*, strain Hesse 1971-15. n: *S. spinosus*, strain Hegewald 1975-115. o, p: *S. sempervirens*, strain Hegewald 1971-190. q: *S. nanus*, strain Hegewald 1975-123. r: *S. pseudodenticulatus*, strain Hegewald 1973-301. s: *S. grahnesii*, strain Hegewald 1974-27. t: *S. denticulatus*, strain Hegewald 1975-259.

beiden Untergattungen zeigen im Elektronenmikroskop *keine* Zellwandornamente der Sporopolleninschicht.
Die dritte Untergattung, *Desmodesmus*, enthält die meisten Arten der Gattung (Abb. 6, f–t). Nur diese Untergattung zeigt im Elektronenmikroskop Zellwandornamente der Sporopolleninschicht, die für die weitere Unterteilung dieser Untergattung von Bedeutung sind.
Alle Arten der Abb. 6 sind im selben Maßstab abgebildet; diese Übersicht zeigt daher sehr gut die Grössenunterschiede, obwohl nicht einmal die grössten und kleinsten Arten abgebildet wurden.
In Abb. 7 sind die strukturlosen Zellwände der Untergattung *Acutodesmus* abgebildet. Die Streifen der Zellwände sind Artefakte, die bei dem Zusammenfallen der leeren Zellwände beim Auftrocknen des Präparates entstehen. Die abgebildete Art, *Scenedesmus obliquus*, ist eine der häufigsten Arten der Gattung. Andere Arten *(S. costatus)* haben rippenförmige Strukturen, die jedoch von der Zelluloseschicht der Zellwand gebildet werden. Die Gattung *Tetradesmus*, die nur aufgrund der Zellanordnung im Coenobium abgetrennt wurde, gehört in diese Untergattung.

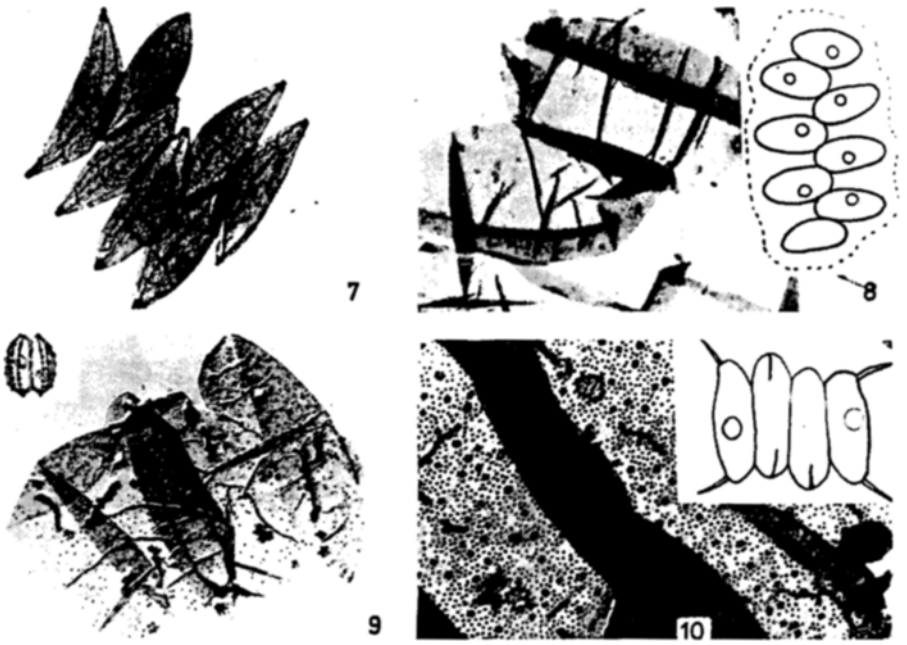


Abb. 7. Zellwandultrastruktur von *Scenedesmus obliquus.*
Figure 7. Cell wall ultrastructure of *Scenedesmus obliquus.*
Abb. 8. Zellwandultrastruktur und Habitus von *Scenedesmus obtusus.*
Figure 8. Cell wall ultrastructure and habitus of *Scenedesmus obtusus.*
Abb. 9. Zellwandultrastruktur und Ikonotypus von *Scenedesmus costato-granulatus.*
Figure 9. Cell wall ultrastructure and iconotype of *Scenedesmus costato-granulatus.*
Abb. 10. Zellwandultrastruktur und Habitus von *Scenedesmus armatus.*
Figure 10. Cell wall ultrastructure and habitus of *Scenedesmus armatus.*

Die Untergattung *Scenedesmus* hat ebenfalls keine Zellwandornamente, wie *S. obtusus* (Abb. 8), der Typus der Gattung, doch können fleckenförmige Auflagerungen auf der Zellwand im Lichtmikroskop sichtbare Warzen bilden (*S. verrucosus;* non *S. verrucosus* in Hegewald und Schnepf [23]).
Einige Vertreter der Untergattung *Desmodesmus* mit unterschiedlichen Zellwandornamenten sollen vorgestellt werden.
S. costato-granulatus hat niedrige runde Warzen und zugespitzte hohe Warzen, die rippenförmig angeordnet sein können (Abb. 9). Die grossen Warzen sind auch im Lichtmikroskop sichtbar. Die Art hat auch Rosetten, wodurch die Zugehörigkeit zur Gattung *Scenedesmus*, Untergattung *Desmodesmus*, noch eindeutiger wird. Diese und weitere Arten werden jedoch aufgrund der Bildung von je zwei zweizelligen Tochtercoenobien pro Mutterzelle von Koršikov [45] und von Komárek [42] zur Gattung *Didymocystis* gestellt. Fott [15] grenzt diese Gattung jedoch durch das Fehlen eines Pyrenoides ab. Die Bildung von zwei zweizelligen Tochtercoenobien kann regelmässig bei einem Isolat von *S. denticulatus* fo. beobachtet werden, zwei vierzellige Tochtercoenobien pro Mutterzelle bildet gelegentlich *S. ellipticus*.
S. armatus ist eine häufige Art in unseren Gewässern mit einfachen runden sowie Y-förmigen Warzen, die zu kurzen Säulchenstrukturen verschmelzen können. Die aus Säulchen aufgebaute Rippe ist in Seitenansicht und Aufsicht zu sehen (Abb. 10). In Abb. 11–14 soll die Variabilität einiger Zellwandultrastrukturen gezeigt werden. Die Rippe von *S. armatus* kann kräftig ausgebildet (Abb. 11) oder stark reduziert sein (Abb. 12), sie kann bruchstückweise ausgebildet oder sogar in einzelne Säulchen aufgelöst sein (Abb. 14). Die Warzen der Zellwand können sehr dicht stehen (Abb. 14) oder sind nur sehr spärlich zu finden (Abb. 13). Die Rosetten können stark reduziert werden (Abb. 13, 14). In allen Fällen handelt es sich aber um umweltbedingte quantitative und nicht um qualitative Merkmale. Können Rippen im Lichtmikroskop nicht nachgewiesen werden, darf daraus nicht auf deren Fehlen geschlossen werden.
Bei *S. opoliensis*, einer mit *S. armatus* nahe verwandten Art, sind die Rosetten mit einem Netz überdeckt (Abb. 15).
S. denticulatus zeigt im Elektronenmikroskop eine mit fädigen Strukturen versehene äussere Zellwandschicht, die von Säulchen getragen wird. Mehrere Rosetten mit den borstenbildenden Strukturen sind zu sehen (Abb. 16).
S. pseudodenticulatus ist eine aus Peru beschriebene Art [24], mit sternchenförmigen Warzen und Zähnchen (Abb. 17).
S. nanus hat Säulchengruppen (Abb. 18), die jedoch stark reduziert sein können und dann den Strukturen des *S. armatus* ähneln.
Drei lichtmikroskopisch schwer zu trennende Arten (Abb. 19–21), *S. subspicatus*, *S. sempervirens* (=*S. abundans* auct. *plur.*) und *S. spinosus*, sind im Elektronenmikroskop gut zu unterscheiden. Während *S. subspicatus* niedrige runde Warzen und einfache, niedrige Rosetten besitzt (Abb. 19), hat *S. sempervirens* (und *S. tenuispina*) eine strukturlose Zellwand mit schornsteinförmigen Rosetten (Abb. 20). *S. spinosus* hat dagegen nur partiell eine netzförmige, auf Säulchen emporgehobene Struktur mit unauffälligen Rosetten (Abb. 21). Jedoch gibt es insbesondere aus der Verwandtschaft von *S. spinosus* weitere Taxa, die im Licht- und Elektronenmikroskop sehr polymorph sind.

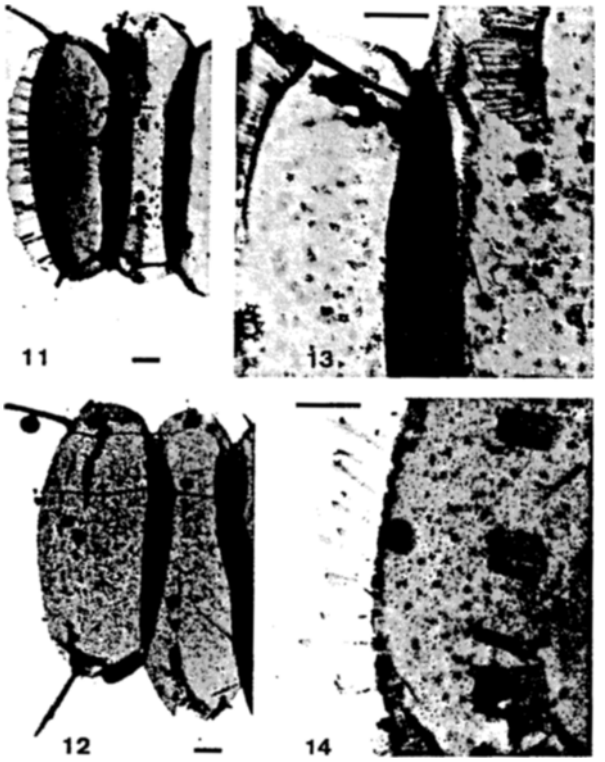


Abb. 11–14. Variabilität der Zellwandultrastrukturen von *Scenedesmus armatus*, Stamm Maiweg 1968-1 (Strich: 1 µm). 11: Kräftige Rippen, 12: reduzierte Rippen, 13: geringe Anzahl von einfachen Warzen und reduzierte Rosette, 14: Rippen reduziert und zum Teil in einzelne Säulchen aufgelöst, zahlreiche einfache oder drei- bis vierarmige Warzen.

Figures 11–14. Variability of the cell wall structures of *Scenedesmus armatus*, strain Maiweg 1968-1 (line: 1 µm). 11: Strong ribs, 12: reduced ribs, 13: low number of simple warts and a reduced rosette, 14: reduced ribs, partially disintegrated into single tubes; high number of simple or three to four-armed warts.

Auf Abb. 19 ist ein Stachel mit verbreiterter Basis zu sehen. Diese durch rippenähnliche Strukturen verbreiterten Stachelbasen können gelegentlich im Lichtmikroskop sichtbar sein und haben zur Beschreibung von neuen Taxa geführt [34, 39], die aber aufgrund der elektronenmikroskopischen Untersuchungen nicht berechtigt erscheinen.

Als Gegenbeispiel (Abb. 22–25) folgen einige im Lichtmikroskop leicht kenntliche Arten, die jedoch im Elektronenmikroskop identische Strukturen haben. *S. perforatus* (Abb. 22) und *S. tropicus* (Abb. 23) besitzen zwischen den Zellen einen Spalt und unterscheiden sich untereinander durch die Zellform. *S. maximus* (Abb. 25) unterscheidet sich von seiner Varietät *peruviensis* (Abb. 24) durch die kräftigen Stacheln und das Fehlen von Gallerte. Anhand der Zellwandultrastruktur, die hier netzförmig ist, können die Arten nicht unterschieden werden, ebenso nicht nach dem Bau der Rosetten.

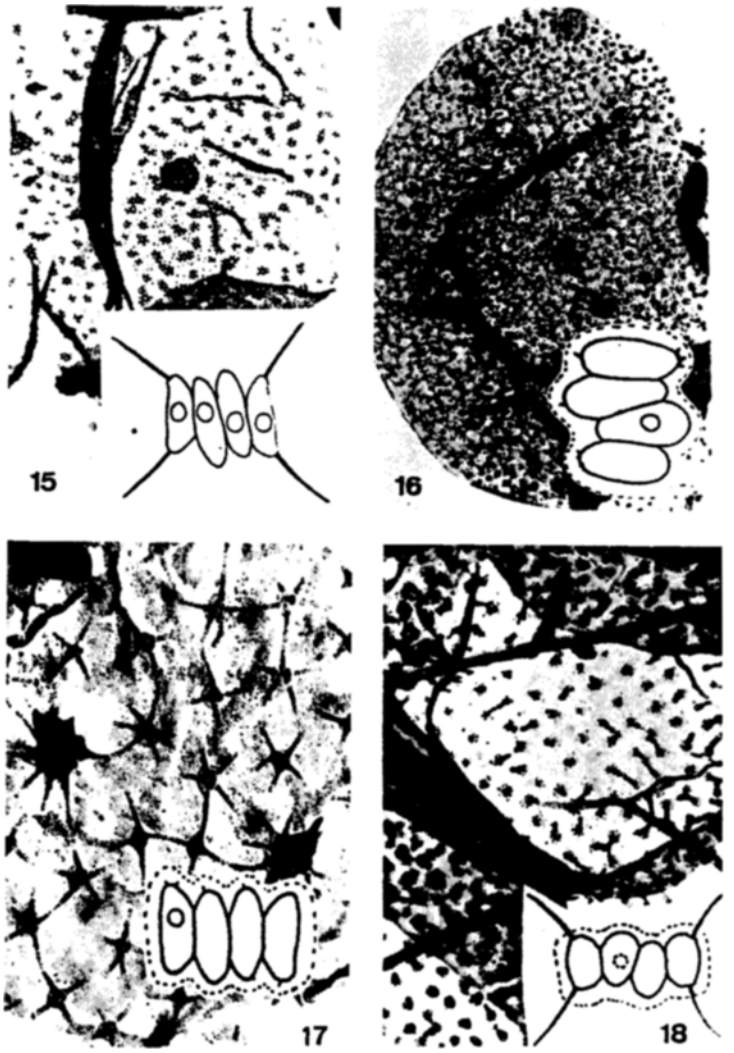


Abb. 15. Zellwandultrastruktur und Habitus von *Scenedesmus opoliensis.*
Figure 15. Cell wall ultrastructure and habitus of *Scenedesmus opoliensis.*
Abb. 16. Zellwandultrastruktur und Habitus von *Scenedesmus denticulatus.*
Figure 16. Cell wall ultrastructure and habitus of *Scenedesmus denticulatus.*
Abb. 17. Zellwandultrastruktur und Habitus von *Scenedesmus pseudodenticulatus.*
Figure 17. Cell wall ultrastructure and habitus of *Scenedesmus pseudodenticulatus.*
Abb. 18. Zellwandultrastruktur und Habitus von *Scenedesmus nanus.*
Figure 18. Cell wall ultrastructure and habitus of *Scenedesmus nanus.*

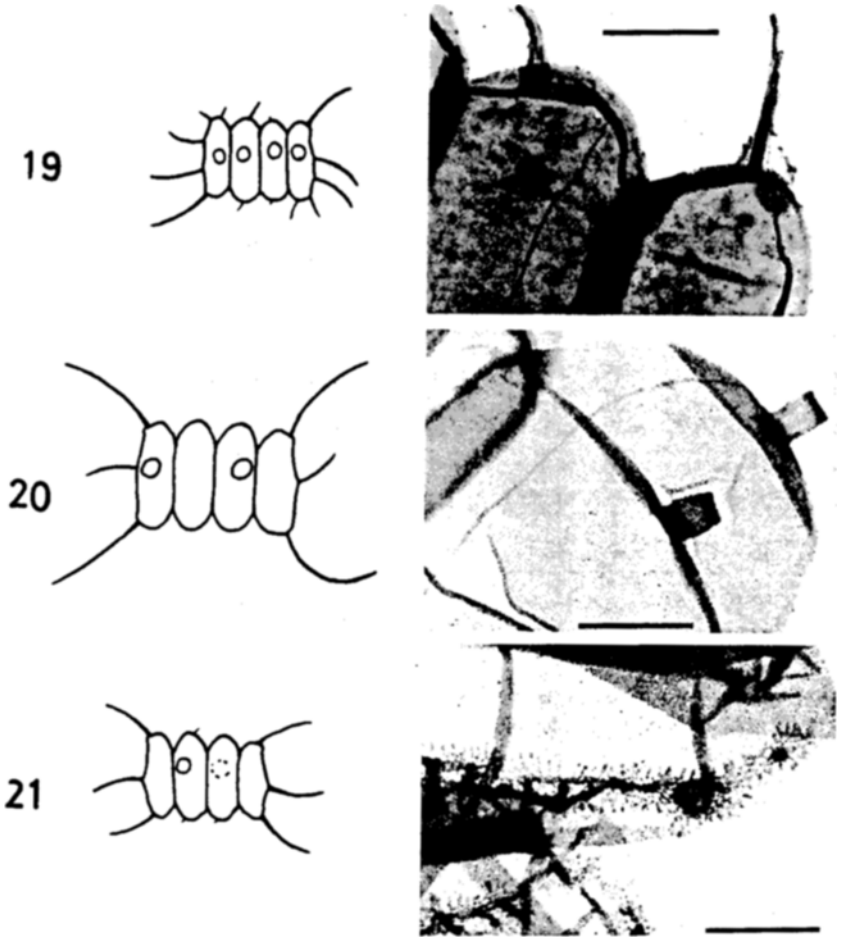


Abb. 19-21. Zellwandultrastruktur und Habitus von im Lichtmikroskop schwer unterscheidbaren Arten (Strich: 1 µm). 19: *Scenedesmus subspicatus*, 20: *S. sempervirens*, 21: *S. spinosus*.
Figures 19-21. Cell wall ultrastructure and habitus of species, which are difficult to distinguish in light microscope (line: 1 µm). 19: *Scenedesmus subspicatus*, 20: *S. sempervirens*, 21: *S. spinosus*.

S. grahnesii ist auch eine Art mit netzförmigen Strukturen, die bei dieser Art direkt der Zellwand aufliegen (Abb. 26). Die charakteristischen Rippen sind im allgemeinen im Lichtmikroskop nicht zu sehen.
S. intermedius ist eine weitere Art mit Netzstruktur, die sich jedoch von den bisher gezeigten Strukturen dadurch unterscheidet, dass nicht die gesamte äussere Zellwandschicht emporgehoben ist, sondern die Netzstruktur von Leisten gebildet wird, die die tragenden Säulchen miteinander verbinden (Abb. 27).
«*Chlorella fusca* Shih. et Krauss» (Abb. 28) ist ein meist einzelliger *Scenedesmus*, ebenso wie *S. ultrasquamata* [12]. Obwohl von Fott et al. [16] die Zugehörigkeit beider Arten zur Gattung *Scenedesmus* erkannt wurde, wurde die Umbenennung

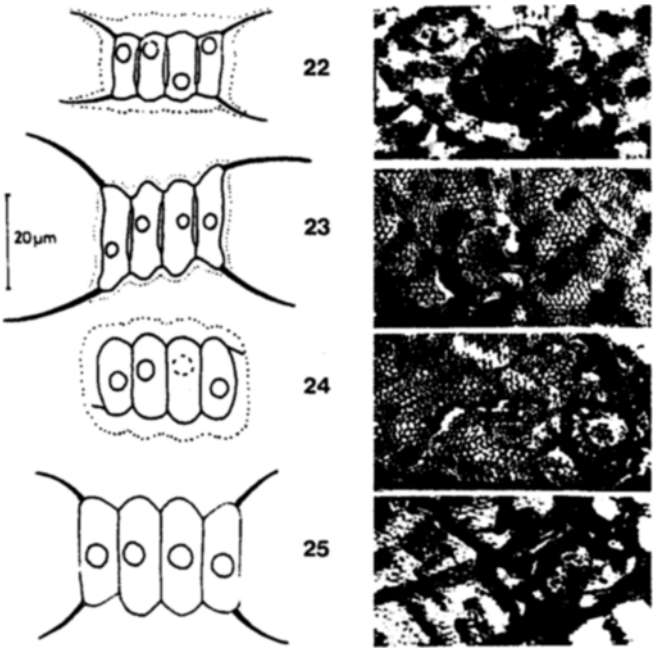


Abb. 22–25. Zellwandultrastruktur und Habitus von im Elektronenmikroskop nicht unterscheidbaren Arten. 22: *Scenedesmus perforatus*, 23: *S. tropicus*, 24: *S. maximus* var. *peruviensis*, 25: *S. maximus*.
Figures 22–25. Cell wall ultrastructure and habitus of species, which are not distinguishable in electron microscope. 22: *Scenedesmus perforatus*, 23: *S. tropicus*, 24: *S. maximus* var. *peruviensis*, 25: *S. maximus*.

nicht durchgeführt. Beide Arten gehören jedoch aufgrund ihrer Zellwandstrukturen zu verschiedenen Sektionen von *Scenedesmus*. «*Scenedesmus*» *fusca* hat auf der äussersten, von Säulchen emporgehobenen Zellwandschicht netzförmige Strukturen, ausserdem Rippen mit «capitated appendages». Diese «capitated appendages» wurden ausserdem nur bei einer *S. subspicatus* nahestehenden Art [48] und von uns bei einer noch unbestimmten *Scenedesmus*-Art beobachtet. Einzellige *Scenedesmus*-Zellen treten sonst noch bei *S. subspicatus*, *S. intermedius*, *S. armatus*, *S. sempervirens* u.a. auch in der Natur gelegentlich auf. Die Einzelzellen besitzen dann meist mehrere Stacheln, die unregelmässig unterhalb der Zellpole verteilt sind und oft Anlass zur Verwechslung mit Vertretern der Gattung *Chodatella* gaben; z.B. sind *Chodatella balatonica*, *C. symmetrica*, *C. crassiseta*, *C. quadriseta* var. *brevicauda*, var. *heteroseta*, var. *mixta* in Einzelzellen zerfallene *Scenedesmus*-Arten. Einzelzellen von *S. obliquus* und verwandten Taxa können der Gattung *Monoraphidium* ähneln. Es ist bisher nicht völlig geklärt, was die Coenobienbildung veranlasst bzw. verhindert, obwohl bereits einige Faktoren bekannt sind [22, 57, 58a, 62–64].
S. communis – lichtmikroskopisch durch die Sichtbarkeit der aufgebauschten äusseren Lage der Zellwandschicht zwischen den Zellpolen charakterisiert – hat netzförmige Zellwandornamente, die mit der äusseren Lage der Zellwandschicht von Säulchen emporgehoben sind (Abb. 29). Die Rosetten sind von Säulchen überdeckt, die zur Rosette hin geöffnet sind.

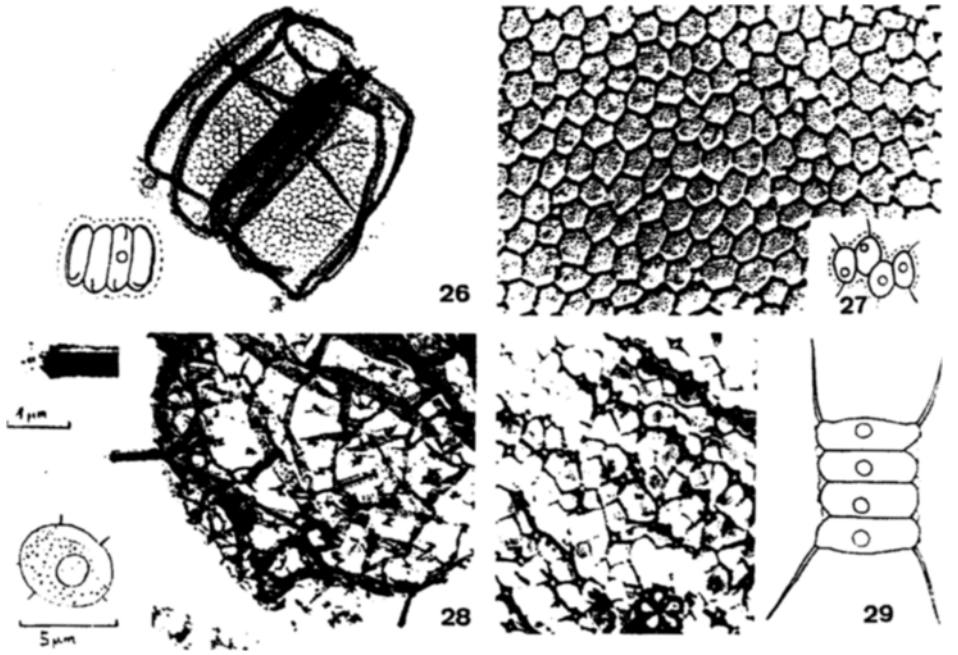


Abb. 26. Zellwandultrastruktur und Habitus von *Scenedesmus grahnesii.*
Figure 26. Cell wall ultrastructure and habitus of *Scenedesmus grahnesii.*
Abb. 27. Zellwandultrastruktur und Habitus von *Scenedesmus intermedius.*
Figure 27. Cell wall ultrastructure and habitus of *Scenedesmus intermedius.*
Abb. 28. Zellwandultrastruktur und Habitus von *«Chlorella» fusca.* Im Gegensatz zu Fott et al. [16] sind die Rippen bei diesem Stamm (Hegewald 1973-369 aus Peru) in einzelne Säulchengruppen aufgelöst. Auf den Säulchen «capitated appendages», die links oben vergrössert abgebildet sind.
Figure 28. Cell wall ultrastructure and habitus of *'Chlorella' fusca.* This strain (Hegewald 1973-369 from Peru) differs from the figures in Fott et al. [16] by the disintegration of the ribs into groups of tubes. Upper left: tubes with 'capitated appendages'.
Abb. 29. Zellwandultrastruktur und Habitus von *Scenedesmus communis* (= *S. quadricauda* Chod. non *S. quadricauda* auct. *plur.*).
Figure 29. Cell wall ultrastructure and habitus of *Scenedesmus communis* (= *S. quadricauda* Chod. non *S. quadricauda* auct. *plur.*).

Abb. 30 zeigt die Zellwand von *S.* sp. (Verwandtschaft von *S. communis*) im Querschnitt. Es ist gut zu erkennen, wie die äussere Zellwandschicht von Säulchen getragen wird, die Netzstrukturen sind quergeschnitten. Die offenen Säulchen der Rosette sind gut zu sehen, und am Grunde der Rosette sind die borstenbildenden Strukturen zu erkennen.

Die Sektion *Desmodesmus*, die nur Arten enthält, deren äusserste Zellwandschicht auf Säulchen emporgehoben wird und netzförmige Strukturen hat, wurde von uns revidiert [25]. Die vorläufigen, noch unvollständigen Ergebnisse der Revision sind in Abb. 31 zusammengefasst. Aufgrund der mittleren Zellängen und Zellbreiten von Isolaten unterschiedlicher Herkunft, der Rosettentypen und des lichtmikroskopischen Habitus konnten mehrere Arten unterschieden werden.

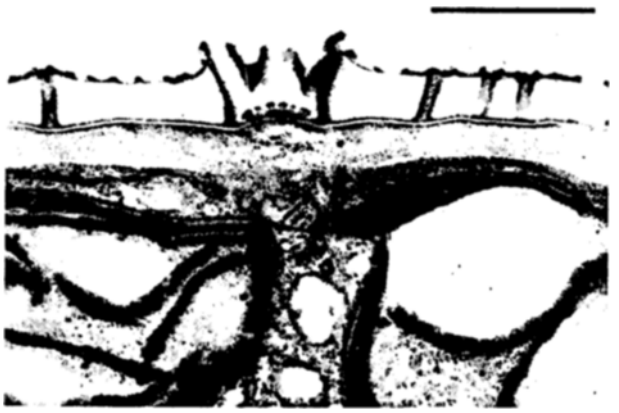


Abb. 30. Zellwand von *Scenedesmus* «sp. c» (Verwandtschaft von *S. communis*) im Querschnitt (Strich: 1 µm): Strukturbildende Zellwandschicht auf Säulchen emporgehoben, Rosette. Fix.: $KMnO_4$.
Figure 30. Cell wall of *Scenedesmus* 'sp. c' (related to *S. communis*) in transverse section (line: 1 µm): Structure building cell wall layer is lifted by tubes; rosette. Fix.: $KMnO_4$.

Der Rosettentyp (vgl. Abb. 31: ▲) wird bei drei Arten gefunden. Die kleinste Art zeichnet sich durch ein abweichendes Längen-Breiten-Verhältnis aus und lichtmikroskopisch durch den Spalt zwischen den Zellen: *S. perforatus*. Durch die Grössenverhältnisse deutlich getrennt ist *S. tropicus*, der ausserdem schmalere Zellen besitzt. Die dritte Art, die der Zellgrösse nach zwischen den beiden genannten Arten liegt, ist *S. maximus*, eine Art, die keine Spalten zwischen den Zellen besitzt. Die Rosettentypen (vgl. Abb. 31: ○, ●) findet man bei *S. communis*, *S. protuberans* und etwa vier bisher namenlosen Isolaten. Während *S. communis*, *S. protuberans*, «*S.* sp. 1» und «*S.* sp. 2» (Abb. 33 und 34) nur lichtmikroskopisch unterschieden werden können, lassen sich «*S.* sp. 3» und «4» besonders durch die Rosetten von den übrigen Arten unterscheiden (vgl. Abb. 31: ■).
Unter dem Namen *S. communis* [19] haben wir Isolate mit zwei etwas verschiedenen Rosettentypen (vgl. Abb. 31: ○, ●) zusammengefasst, da sich die entsprechenden Isolate lichtmikroskopisch nicht unterscheiden. Die mittleren Zellgrössen sind jedoch bei den Isolaten mit dem einfachen Rosettentyp (○) kleiner als bei den Isolaten mit dem komplizierteren Rosettentyp (●). Ob diese beiden Gruppen getrennt werden können, muss noch anhand anderer Merkmale geprüft werden.
Der einfache Rosettentyp (○) tritt noch einmal beim sehr grossen *S. protuberans* auf. Einzelne Isolate nähern sich in der Zellgrösse *S. communis*, doch sind die Arten lichtmikroskopisch unterschieden.
Von *S. communis* konnten wir auch eine Form beobachten, die stark reduzierte Zellwandstrukturen besitzt, während ein zweites Isolat aus demselben Gewässer normal ausgebildete Zellwandstrukturen besitzt.
«*Scenedesmus* sp. 1» und «*S.* sp. 2» (Abb. 33, 34), die aufgrund der elektronenmikroskopischen Zellwandstrukturen in die Verwandtschaft von *S. communis* gehören, lassen im Lichtmikroskop diese Verwandtschaft nicht vermuten.

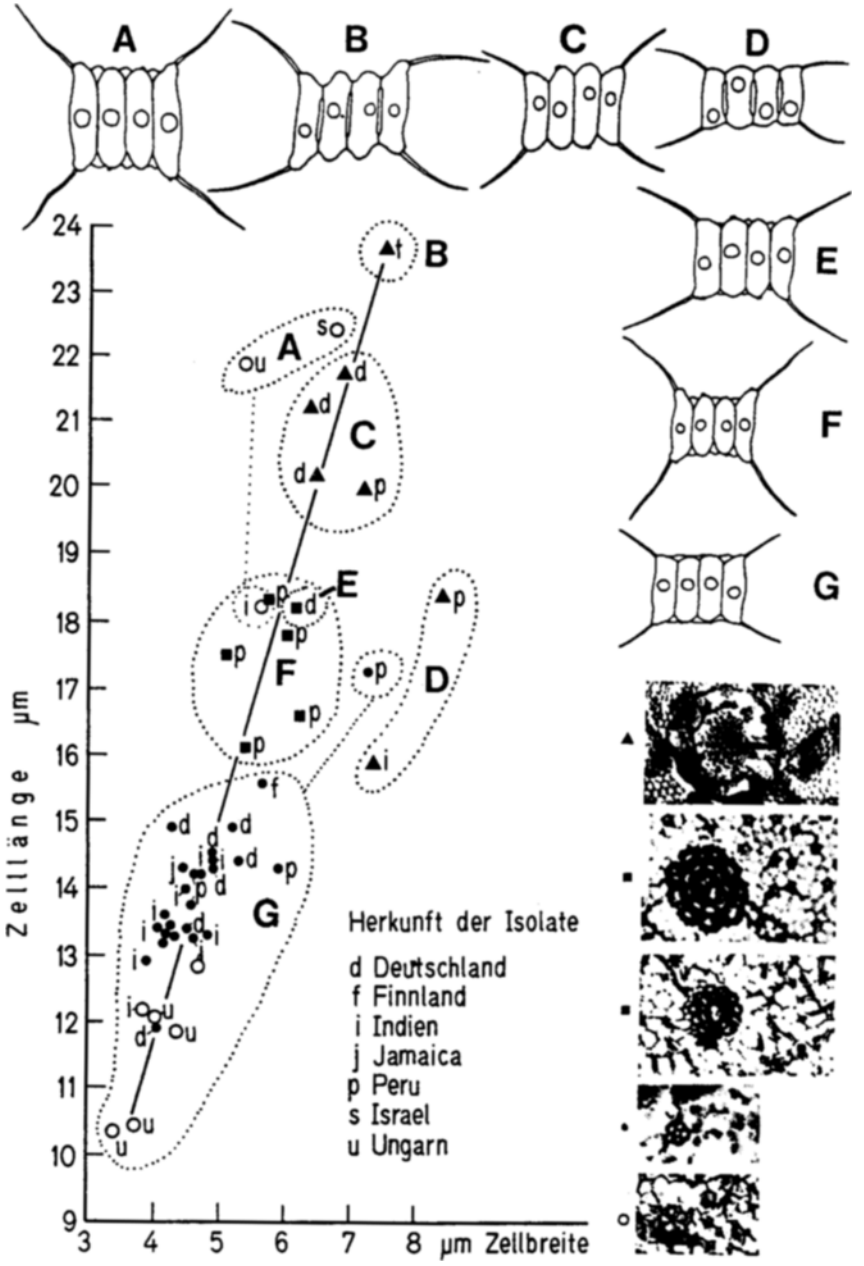


Abb. 31. Vorläufige Zusammenstellung einer Revision der Arten von *Scenedesmus*, Sekt. *Desmodesmus* [25]. A: *Scenedesmus protuberans*, B: *S. tropicus (t = Thailand)*, C: *S. maximus*, D: *s. perforatus*, E: «*S.* sp. 3», F: «*S.* sp. 4», G: *S. communis*.

Figure 31. Preliminary compilation of a revision of the species of *Scenedesmus*, sect. *Desmodesmus* [25]. A: *Scenedesmus protuberans*, B: *S. tropicus (t = Thailand)*, C: *S. maximus*, D: *S. perforatus*, E: '*S.* sp. 3', F: '*S.* sp. 4', G: *S. communis*.

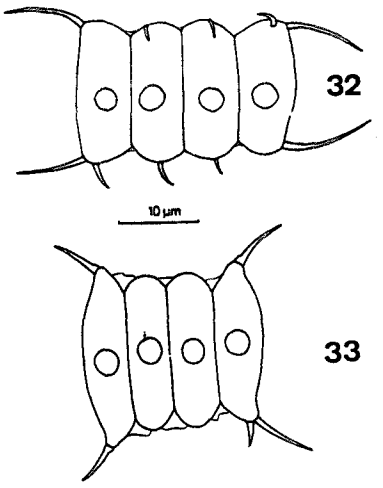


Abb. 32 und 33. Zwei *Scenedesmus*-Isolate aus dem Steinhuder Meer bei Hannover, die den Zellwandultrastrukturen nach in die Verwandtschaft von *S. communis* gehören. 32: «*Scenedesmus* sp. 1», Stamm Hegewald 1977-141, 33: «*Scenedesmus* sp. 2», Stamm Hegewald 1977-144.
Figures 32 and 33. Two isolates of *Scenedesmus* from Steinhuder Meer by Hannover, which are according to cell wall ultrastructures related to *S. communis*. 32: '*Scenedesmus* sp. 1', strain Hegewald 1977-141, 33: '*Scenedesmus* sp. 2', strain Hegewald 1977-144.

Wenn möglich muss die Variabilität von Isolaten stets mit jener derselben Art aus dem Gewässer verglichen werden, aus dem das Isolat gewonnen wurde [17, 18, 22, 26]. Gelegentlich können Zellgrössenmessungen dazu beitragen, in Gewässern schwer unterscheidbare Arten nachzuweisen (Abb. 34).
Neben den bisher behandelten licht- und elektronenmikroskopischen Merkmalen können für die Taxonomie auch biochemische und physiologische Merkmale verwendet werden. Die Versuche von Chodat [10] wurden bereits erwähnt. Danach wurde die Gattung *Scenedesmus* erst wieder von Kessler und Mitarbeitern [27, 36-38] nach biochemischen und physiologischen Gesichtspunkten bearbeitet. Als besonders geeignetes Merkmal erwies sich die Basenzusammensetzung der DNS, während die Sekundärkarotinoidbildung bei Stickstoffmangel weniger brauchbar war.
Von Rolle et al. [55] und Kneifel et al. [40] wurden die freien Amine verschiedener *Scenedesmus*-Arten untersucht. Bisher wurden 14 Amine identifiziert, während viele der in geringen Mengen auftretenden freien Amine noch nicht bestimmt werden konnten.
In der Relation von Norspermidin zu Spermidin und im Putrescingehalt sind Unterschiede zwischen verschiedenen Taxa vorhanden, doch können auch innerhalb einer Art Schwankungen beobachtet werden, die eine breitere taxonomische Verwertung dieser biochemischen Merkmale nicht zulassen, sondern nur eine Charakterisierung von Stämmen ermöglichen. Allerdings lassen sich biochemische Lokalrassen nachweisen [41].

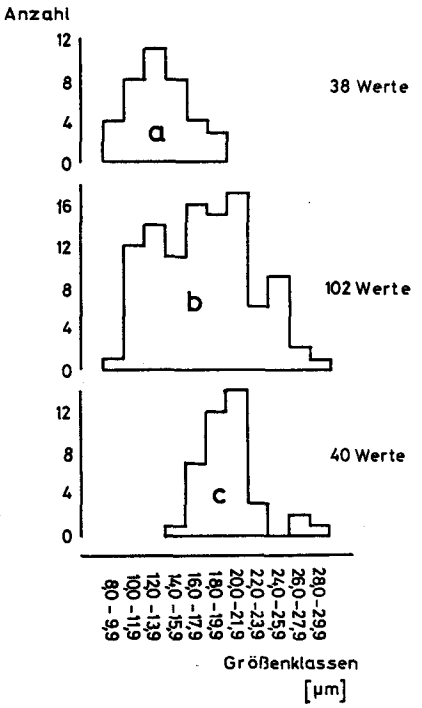


Abb. 34. Grössenklassenverteilung für natürliche Populationen von *Scenedesmus communis* (a) aus Jamaika, *S. protuberans* (c) aus Indien und eine Mischpopulation (b) aus dem Steinhuder Meer bei Hannover, BRD.

Figure 34. Size class distribution of natural population of *Scenedesmus communis* (a) from Jamaica, *S. protuberans* (c) from India and a mixed population (b) from the Steinhuder Meer bei Hannover, Federal Republic of Germany.

Zusammenfassung

Die systematische Gliederung der Gattung *Scenedesmus* war wesentlich von der Entwicklung und Verbesserung technischer Geräte sowie der Entwicklung der Chemie und Mikrobiologie abhängig.

Anfänglich wurden nur Zellform, Zellzahl und Zellanordnung im Coenobium und das Fehlen oder der Besitz von Stacheln berücksichtigt. Mit der Verbesserung der Lichtmikroskope wurden auch feinere Strukturen der Zellwand als Merkmal verwendet. Nach Entwicklung mikrobiologischer Methoden konnte an Isolaten die Variabilität einzelner Stämme untersucht und das Verständnis der Arten verbessert werden, und schon früh wurden biochemische und physiologische Merkmale für die Systematik der Gattung verwendet.

Einen entscheidenden Schritt vorwärts brachte dann die Untersuchung der Zellwände im Elektronenmikroskop. Diese Untersuchungen sind ebenfalls nur anhand von Isolaten sinnvoll.

Für die moderne Taxonomie der Gattung werden alle genannten Methoden ohne Diskriminierung verwendet, d.h. Morphologie im Lichtmikroskop, Zellwandornamente im Elektronenmikroskop, biochemische und physiologische Merkmale. Das Ziel der taxonomischen Arbeiten wird es sein, möglichst lichtmikroskopische Merkmale zur Unterscheidung der *Scenedesmus*-Taxa zu finden. Das wird jedoch nicht für alle Taxa möglich sein.

SUMMARY

History and present state of the systematics of the genus Scenedesmus

The classification of the genus *Scenedesmus* was substantially influenced not only by the development and improvement of technical instruments but also by developments in chemistry and microbiology.

The characteristics first used in classification were only cell form, cell number and cell arrangement within the coenobium and the absence or presence of spines. Following improvements in the light microscope it was possible to consider more delicate structures of the cell wall. The development of microbiological methods made the study of the variability of isolates possible and improved the knowledge of the species. Biochemical and physiological characteristics were later also being used for the systematics of the genus. An important step forward could be taken following the study of the cell walls in the electron microscope. These investigations were also only meaningful on culture isolates.

For the modern taxonomy of the genus, all the above mentioned methods are used without discrimination, i.e. morphology using the light microscope, cell wall ornaments in the electron microscope, biochemical and physiological characteristics.

The final aim of the taxonomic studies is to find light microscopical characteristics useful for the differentiation of *Scenedesmus* taxa. This will not however be possible for all taxa.

RÉSUMÉ

Historique et état actuel de la systématique de l'algue verte du genre Scenedesmus

La classification du genre *Scenedesmus* a été substantiellement influencée, non seulement par le développement et l'amélioration des appareils techniques, mais aussi par les développements en chimie et microbiologie.

Les caractères employés en premier dans la classification n'étaient que la forme cellulaire, le nombre de cellules et leur arrangement dans le coenobium et la présence ou l'absence d'épines. Avec l'amélioration de la microscopie optique, il a été possible de prendre aussi en considération les fines structures de la paroi cellulaire. Le développement de méthodes microbiologiques a permi d'étudier la variabilité de souches isolées et d'améliorer la connaissance des espèces. Egalement, de bonne heure, les caractères biochimiques et physiologiques ont été utilisés pour la systématique du genre. Un important pas en avant a été franchi lors de l'étude de la paroi cellulaire au microscope électronique. Ces recherches aussi n'ont de sens que sur culture isolée.

Pour la taxonomie moderne du genre, toutes les méthodes mentionnées ont été utilisées, sans discrimination, soit la morphologie au microscope optique, l'ornement de la paroi cellulaire au microscope électronique, les caractères biochimiques et physiques. Le but de ces études taxonomiques sera de trouver des caractères décellables au microscope optique pour différentier les taxa de *Scenedesmus*. Cependant, cela ne sera pas possible pour tous les taxa.

VERDANKUNG

Für die Anzucht von Isolaten und die Gewinnung von Zellwänden danken wir Frl. V. Schäfer und Frau H. Bonhoff (Dortmund) und für die Anfertigung der elektronenmikroskopischen Aufnahmen Frl. G. Deichgräber (Heidelberg).

Diskussion zum Vortrag Hegewald

Cronberg: Kann man jetzt die *Scenedesmus*-Arten lichtmikroskopisch bestimmen oder braucht man ein EM dazu?
Hegewald: Es ist eine Frage der Übergangszeit. Zur Abklärung der Taxonomie muss man die Stämme im EM untersuchen und dabei die verwandtschaftlichen Beziehungen aufklären. Wenn diese bekannt sind, ist zu prüfen, wieweit sich die Arten auch im Lichtmikroskop unterscheiden lassen. Anhand der Detailstrukturen der EM-Diagnose werden sich für viele Arten lichtmikroskopisch sichtbare Merkmale finden lassen, aber nicht für alle. Möglicherweise tauchen Sammelarten als Überbegriff wieder auf (z. B. *S. quadricauda* für bestachelte Arten). Im Moment ist der *S. quadricauda* sehr unpräzise in der Aussage, da er auch den *S. armatus* umfasst.
Als schwierigstes Hindernis erweist sich die Nomenklatur.
Nauwerck: Es ist beunruhigend, dass Sie schon sehr bald Mutanten finden. Wie häufig führen Mutationen zu neuen Populationen?
Hegewald: S. armatus ist ausserordentlich variabel. Im Laufe der Zeit haben sich in der Natur Mutanten gebildet, die aufgrund der fast ausschliesslichen asexuellen Vermehrung erhalten blieben und zum Teil zu Lokalrassen oder auch Arten geführt haben. Unsere Isolate blieben aber über Jahre hinweg in ihren Merkmalen konstant, so dass die Mutationsrate doch relativ gering sein dürfte.
Kristiansen: Sind die einzelnen EM-Strukturen auch variabel?
Hegewald: Bei einzelnen Arten schon, bei anderen nicht. Die Variabilität ist oft eine quantitative Erscheinung derselben Strukturelemente, welche z. B. von einfachen dreiarmigen Sternchen zu röhrenförmigen und netzartigen Gebilden reichen. Die Rippenbildung ist auch substratabhängig, bei niederen Phosphatkonzentrationen sind die Rippen kräftiger entwickelt. Möglicherweise hängt das mit der Vermehrungsgeschwindigkeit zusammen, die in guten Nährmedien und bei hoher Temperatur ansteigt, wodurch die Energie der Zellen bevorzugt für die Autosporenproduktion aufgebraucht wird und nur wenig für die Ausbildung der Strukturen bleibt.
In jungen Coenobien ist die Struktur weniger gut sichtbar als in ausgewachsenen, die Art der Struktur bleibt aber dieselbe.
Klaveness: Wie isoliert man Zellwände?
Hegewald: Durch Zentrifugation der leeren Autosporenmutter-Zellwände bzw. nach vorangegangener Zerstörung der Zellen in der Zellmühle und anschliessender Zentrifugation. Die leeren Zellwände der Autosporenmutterzellen bestehen nur noch aus der Sporopolleninschicht und sind daher besser für das Elektronenmikroskop geeignet als die in der Zellmühle gewonnenen Zellwände, die noch die Celluloseschicht besitzen und daher im Elektronenmikroskop schwerer zu durchstrahlen sind.
Nauwerck: Kann man anhand Ihrer Arbeiten eine «Säuberung» der Bestimmungsliteratur vornehmen, ich denke da in erster Linie an die grossen ungarischen Arbeiten?
Hegewald: Ich stehe erst am Anfang der Arbeit, und sie wird noch eine Weile dauern. Viele der von Uherkovich und Hortobágyi beschriebenen Taxa gehören in die Verwandtschaft von *S. armatus;* es ist aber auch eine grosse Zahl guter Taxa beschrieben worden.

Nauwerck: Wissen Sie aus Ihrer Zusammenarbeit mit den ungarischen Taxonomen, ob eine Revision der Gattung *Scenedesmus* zu erwarten ist?
Hegewald: Meines Wissens beabsichtigt Hortobágyi nicht, eine Monographie zu schreiben, Uherkovich dagegen arbeitet an einer neuen Monographie, die auf den lichtmikroskopischen Merkmalen beruht.
Bourrelly: Welchen systematischen Wert haben Angaben über die Anzahl der Rippen bei *Scenedesmus* (z. B. *S. brasiliensis*)?
Hegewald: Die Anzahl der Rippen kann entscheidend sein; es gibt Arten, bei denen die Randzellen vier und die Mittelzellen zwei (bzw. eine) Rippen haben. Diese Anordnung ist konstant.
Bourrelly: Beim Formenkreis *S. producto-capitatus* beschränkt sich die Gallerte auf die Zellpole und hat deutlich radiäre Struktur. Da Sie in Ihren Zeichnungen Gallertbildungen zeigen, welche die Coenobien einschliessen, stellt sich die Frage, ob Sie den echten *S. producto-capitatus* haben.
Hegewald: Ich denke schon, da wir mehrere Stämme davon untersucht haben. Lichtmikroskopisch gleichen diese den Zeichnungen in der Literatur sehr gut. Alle Stämme bilden über die ganze Oberfläche Gallerte, wie das übrigens auch bei anderen *Scenedesmus*-Arten mit Gallerten der Fall ist. Mit Tusche als Negativfärbung sichtbar gemachte Gallerte kommt bei sehr vielen Arten vor und dürfte systematischen Wert haben.
Bourrelly: Welchen systematischen Wert haben die Löcher im Coenobium?
Hegewald: Auf jeden Fall haben die Löcher einen grossen systematischen Wert, aber sie sind nicht immer gut zu sehen. Bei *S. perforatus* und *S. tropicus* sind sie fast immer zu sehen, aber bei *S. raciborskii* ist der Spalt oft schlecht sichtbar.
Hickel: Aus welchem Material bestehen die Borsten?
Hegewald: Mit Sicherheit ist das nicht bekannt. Nach Untersuchungen von Marcenko[1]) wird vermutet, dass sie aus Eiweiss bestehen. Sie sind den Borsten («Stacheln») der Gattung *Micractinium* ähnlich, differieren aber im Aufbau von den Borsten bei *Pediastrum.*
Bourrelly: Kennen Sie die Monographie von Ahlstrom? Ich denke, für die lichtmikroskopische Analyse ist diese Arbeit eine der besten (sie kann bei Bourrelly eingesehen werden).
Hegewald: Nur die Kurzarbeit: Die Originalarbeit[1]) ist nicht veröffentlicht und mir nicht zugänglich.
Hickel: Gibt es unter den *Scenedesmus*-Arten echte Euplankter?
Hegewald: Mit Sicherheit sind viele Arten keine Euplankter.
Hickel: Dann haben die Borsten vermutlich auch andere Funktionen als die Verbesserung der Schwebefähigkeit, z. B. Verankerung zwischen Wasserpflanzen oder Schutz vor Tierfrass?
Hegewald: Die Borsten sind so elastisch, dass die Fressbarkeit vielleicht nicht verändert wird.
Bourrelly: Ich denke doch, dass die Borsten Schutz vor Tierfrass geben. Daphnien, welche mit *Scenedesmus* gefüttert wurden, gingen daran zugrunde.

1) In der vorliegenden Veröffentlichung eingearbeitet.

LITERATURVERZEICHNIS

1 Ahlstrom, E.H.: The algal genus *Scenedesmus*. Dissertation, Ohio State University (1934).
2 Ahlstrom, E.H.: The algal genus *Scenedesmus*. Abstr. doct. Diss. Ohio St. Univ. *17*, 3-13 (1935).
3 Atkinson, A.W., Gunning, B.E.S., und John, P.C.L.: Sporopollenin in the cell wall of *Chlorella* and other algae: ultrastructure, chemistry and incorporation of ^{14}C-acetate, studied in synchronous cultures. Planta *107*, 1-32 (1972).
4 Beyerinck, M.W.: Culturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. Bot. Ztg *48*, 45-48, 725-739, 741-754, 757-768, 781-795 (1890).
5 Bisalputra, T., und Weier, T.E.: The cell wall of *Scenedesmus quadricauda*. Am. J. Bot. *50*, 1011-1019 (1963).
6 Burczyk, J.: The chemical composition of the cell wall of *Scenedesmus obliquus*. I. General chemical characteristics. Folia histochem. cytochem. *11*, 119-134 (1973).
7 Burczyk, J.: The chemical composition and ultrastructure of the cell wall of *Scenedesmus obliquus*. II. Amino acids, proteins and antigens. Folia histochem. cytochem. *11*, 135-154 (1973).
8 Burczyk, J., Grzybek, H., Banas, J., und Banas, E.: Studies on the ultrastructure of the cell walls of *Scenedesmus* I. Acta med. pol., Vars. *12*, 143-146 (1971).
9 Chodat, R.: Etude critique et expérimentale sur le polymorphisme des algues. Genf 1909.
10 Chodat, R.: Monographies d'algues en culture pure. Matér. flore cryptogam. suisse *4* (2), 1-85 (1913).
11 Chodat, R.: *Scenedesmus*. Etude de génétique, de systématique expérimentale et d'hydrobiologie. Revue Hydrol. *3*, 71-258 (1926).
12 Clémençon, H., und Fott, B.: Submikroskopische Strukturen auf der Zellwand einer *Chlorella*-ähnlichen Alge. Acta Univ. Carol. (Biol.) *1967*, 185-188 (1968).
13 Corda, A.I.C.: Observations sur les animalcules microscopiques. Alm. Carlsbad *5*, 166-211, Tf. I-VI (1835).
14 Ehrenberg, C.G.: Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Leipzig 1838.
15 Fott, B.: Die Gattung *Dicellula* Swir., *Didymocystis* Korsch. und ihre Beziehungen zur Gattung *Scenedesmus* Meyen. Preslia *45*, 1-10 (1973).
16 Fott, B., Lochhead, R., und Clémençon, H.: Taxonomie der Arten *Chlorella ultrasquamata* Clém. et Fott und *Chlorella fusca* Shih. et Krauss. Arch. Protistenk. *117*, 288-296 (1975).
17 Hajdu, L., Hegewald, E., und Cronberg, G.: Beiträge zur Taxonomie der Gattung *Coelastrum*/*Chlorophyta*, Chlorococcales. Ann. hist.-nat. Mus. nat. hung. *68*, 31-37 (1976).
18 Hegewald, E.: A contribution to the algal flora of Jamaica. Nova Hedwigia *28*, 45-69 (1976).
19 Hegewald, E.: *Scenedesmus communis* Hegewald, a new species and its relation to *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. Arch. Hydrobiol., Suppl. 51, Algological Studies *19*, 142-155 (1977).
20 Hegewald, E.: Eine neue Unterteilung der Gattung *Scenedesmus* Meyen. Nova Hedwigia *29*, 343-376 (1978).
21 Hegewald, E.: Vergleichende Beobachtungen an Herbarmaterial und Freilandmaterial von *Scenedesmus*. Arch. Hydrobiol., Suppl. 56, Algological Studies (1979).
22 Hegewald, E., Aldave, A., und Schnepf, E.: Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton. 2. The algae of pond La Laguna Huanuco with special reference to *Scenedesmus intermedius* and *S. armatus*. Arch. Hydrobiol. *82*, 207-215 (1978).
23 Hegewald, E., und Schnepf, E.: Beitrag zur Kenntnis der Grünalgenart *Scenedesmus verrucosus* Roll. Arch. Hydrobiol., Suppl. 46, Algological Studies *11*, 151-162 (1974).
24 Hegewald, E., und Schnepf, E.: Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton. 3. Three new taxa of *Scenedesmus* from tropical Peru. Arch. Hydrobiol., Suppl. 51, Algological Studies *20*, 308-317 (1978).
25 Hegewald, E., und Schnepf, E.: Revision der Arten der Untersektion *Desmodesmus* der Gattung *Scenedesmus* (1979).
26 Hegewald, E., Schnepf, E., und Aldave, A.: Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton. 4. The plankton of Laguna Paca with special reference to *Chodatella subsalsa* and *Scenedesmus ellipticus*. Arch. Hydrobiol., Suppl. 51, Algological Studies *21*, 384-392 (1978).
27 Hellmann, V., und Kessler, E.: Physiologische und biochemische Beiträge zur Taxonomie der Gattungen *Ankistrodesmus* und *Scenedesmus*. III. Die Basenzusammensetzung der DNS. Arch. Mikrobiol. *100*, 239-242 (1974).

28 Hortobágyi, T.: Algen aus den Fischteichen von Buzsak. I. *Scenedesmus*-Arten, Nova Hedwigia *1*, 41-63 (1959).
29 Hortobágyi, T.: Algen aus den Fischteichen von Buzsak. II. *Scenedesmus*-Arten. Nova Hedwigia *1*, 345-381 (1960).
30 Hortobágyi, T.: Algen aus den Fischteichen von Buzsak. III. *Scenedesmus*-Arten. Nova Hedwigia *2*, 173-190 (1960).
31 Hortobágyi, T.: Neue Beiträge zur Kenntnis der Scenedesmen Ungarns. Acta bot. hung. *13*, 21-60 (1967).
32 Hortobágyi, T.: Phytoplankton organisms from three reservoirs on the Jamuna River, India. Stud. Biol. Hung. *8*, 3-80 (1969).
33 Hortobágyi, T.: Algen aus Vietnam, IV. Chlorophyta. II. (Scenedesmen, Conjugatophyceae). Acta bot. hung. *15*, 37-69 (1969).
34 Hortobágyi, T.: Neue Scenedesmen mit säulenartig verbreiteter Stachelbasis. Acta bot. hung. *17*, 83-89 (1971).
35 Kalina, T., und Punčochářová, M.: Taxonomy and morphological comparison of three chlorococcal algae: *Scotiella oocystiformis* Lund, *Enallax coelastroides* (Bohlin) Skuja and *Scenedesmus costatus* Schmidle. Arch. Hydrobiol., Suppl. 51, Algological Studies *19*, 105-141 (1977).
36 Kessler, E.: Physiologische und biochemische Beiträge zur Taxonomie der Gattungen *Ankistrodesmus* und *Scenedesmus*. II. Säureresistenz. Arch. Mikrobiol. *58*, 270-274 (1967).
37 Kessler, E.: Physiological and biochemical contributions to the taxonomy of the genera *Ankistrodesmus* and *Scenedesmus*. IV. Salt tolerance and thermophily. Arch. Mikrobiol. *113*, 143-144 (1977).
38 Kessler, E., und Czygan, F.C.: Physiologische und biochemische Beiträge zur Taxonomie der Gattungen *Ankistrodesmus* und *Scenedesmus*. I. Hydrogenase. Secundär-Carotinoide und Gelatine-Verflüssigung. Arch. Mikrobiol. *55*, 320-326 (1967).
39 Kiriakov, J.K.: Die Gattung *Scenedesmus* Meyen (Chlorophyta, Chlorococcales), Taxonomie, Ökologie und Verbreitung in der VR Bulgarien, S. 1-48. Autoreferat, Plovdiv 1977.
40 Kneifel, H., Rolle, I., und Paschold, B.: Nachweis von Homologen des Spermidins in der Grünalge *Scenedesmus acutus* 276-3a. Z. Naturf. *32c*, 190-192 (1977).
41 Kneifel, H., und Hegewald, E.: Amine in Algen. IV. Norspermidin und andere Amine in Grünalgen und ihre Bedeutung für die Taxonomie (1979).
42 Komárek, J.: Taxonomische Begrenzung der Gattung *Didymocystis* Korš. (Scenedesmaceae, Chlorococcales). Preslia *45*, 311-314 (1973).
43 Komárek, J., und Ludvík, J.: Die Zellwandultrastruktur als taxonomisches Merkmal in der Gattung *Scenedesmus*. 1. Die Ultrastrukturelemente. Arch. Hydrobiol., Suppl. 39, Algological Studies *5*, 301-333 (1971).
44 Komárek, J., und Ludvík, J.: Die Zellwandstruktur als taxonomisches Merkmal in der Gattung *Scenedesmus*. 2. Taxonomische Auswertung der untersuchten Arten, Arch. Hydrobiol., Suppl. 41, Algological Studies *6*, 11-47 (1972).
45 Koršikov, O.A.: Viznačnik prisnovodnich vodorostej ukrajinskoj RSR. V. Protococcineae, 439 S. Kiew 1953.
46 Lagerheim, G.: Bidrag till kännedomen om Stockholmstraktens Pediastréer, Protococcacéer och Palmellacéer. Öfvers. Kongl. Vetensk. Akad. Förh. *1882*, Nr. 2, 47-81 (1882).
47 Marčenko, E.: On the nature of bristles in *Scenedesmus*. Arch. Mikrobiol. *88*, 153-161 (1973).
48 Massalski, A., und Trainor, F.R.: Capitate appendages on *Scenedesmus* culture 16 walls. J. Phycol. *7*, 210-212 (1971).
49 Meyen, F.J.F.: Beobachtungen über einige niedere Algenformen. Nova Acta phys.-med. Acad. Caesar. Leop. Carol. *14*, 769-778 (1829).
50 Nägeli, C.: Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1848.
51 Pelicarić, Š.: In Totalpräparaten entdeckte Elemente des ultrastrukturellen Aufbaus einiger chlorococcalen Algen der Gattung *Scenedesmus*. 4th Eur. Reg. Conf. El. Microsc., Rom, S. 393-394 (1968).
52 Pelicarić, Š.: Proucavanje submikroskopopskih struktura Zidova nekih vrsta roda *Scenedesmus* Meyen. Prvi Kongr. Mikrobiol. Jugosl., S. 84-92 (1969).
53 Pelicarić, Š.: Taxonomische Bedeutung der Zellwandultrastruktur in der Gattung *Scenedesmus*. Pos. Ot. Zborn. Ref. Sa I Simp. Sist. Jugosl., S. 109-117 (1971).
54 Pelicarić, Š.: Verschiedene Typen der Ultrastruktur der Zellwand bei drei Arten der Gattung *Scenedesmus* Meyen. Arch. Hydrobiol., Suppl. 39, Algological Studies *4*, 137-145 (1971).

55 Rolle, I., Hobucher, H.-E., Kneifel, H., Paschold, B., Riepe, W., und Soeder, C.J.: Amines in unicellular green algae 2. Amines in *Scenedesmus acutus*. Analyt. Biochem. *77*, 103-109 (1977).
56 Shubert, L.E.: *Scenedesmus trainorii* sp. nov. (Chlorophyta, Chlorococcales): a polymorphic species. Phycology *14*, 177-182 (1975).
57 Shubert, L.E., und Trainor, F.R.: *Scenedesmus* morphogenesis. Control of the unicell stage with phosphorus. Br. phycol. J. *9*, 1-7 (1974).
58 Smith, G.M.: A monograph of the algal genus *Scenedesmus* based upon pure culture studies. Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett. *18* (2), 422-528 (1916).
58a Steenbergen, C.L.M.: Light dependent morphogenesis of unicellular stages in synchronized cultures of *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. (Chlorophyceae). Acta bot. neerl. *24*, 391-396 (1975).
59 Trainor, F.R.: Zoospores in *Scenedesmus obliquus*. Science *142*, 1673-1674 (1963).
60 Trainor, F.R.: Spine distribution in several *Scenedesmus* cultures. Am. J. Bot. *51*, 995-1001 (1964).
61 Trainor, F.R.: A study of wall ornamentation in cultures of *Scenedesmus*. Am. J. Bot. *53*, 995-1000 (1966).
62 Trainor, F.R., und Roskosky, F.G.: *Scenedesmus* wall ornamentation 3. Effect of culture medium on spine length and thickness. Trans. Am. microsc. Soc. *86*, 279-285 (1967).
63 Trainor, F.R., und Rowland, H.L.: Control of colony and unicell formation in a synchronised *Scenedesmus*. J. Phycol. *4*, 310-317 (1968).
64 Trainor, F.R., und Shubert, L.E.: *Scenedesmus* morphogenesis. Colony control in dilute media. J. Phycol. *10*, 28-30 (1974).
65 Trainor, F.R., und Massalski, A.: Ultrastructure of *Scenedesmus* strain 614 bristles. Can. J. Bot. *49*, 1273-1276 (1971).
66 Turpin, P.F.J.: Planches botaniques. Végétaux acotyledons. Dict. Sci. nat. Paris (1820).
67 Turpin, P.F.J.: Aperçu organographique sur le nombre deux. Mém. Mus. Hist. nat., Paris *16*, 295-343 (1828).
68 Uherkovich, G.: Die *Scenedesmus*-Arten Ungarns, 173 S. Budapest 1966.

Adressen der Autoren: Dr. Eberhard Hegewald, KFA, Abteilung für Algenforschung und Algentechnologie, D-4600 Dortmund 1, Bunsen-Kirchhoff-Strasse 13, Bundesrepublik Deutschland.
Prof. Dr. Eberhard Schnepf, Lehrstuhl für Zellenlehre der Universität Heidelberg, D-6900 Heidelberg, Im Neuenheimer Feld 230, Bundesrepublik Deutschland.