

Kurt Beth und Aldo Merola

Einige Experimente zum Epiphytismus in Zönosen mariner Algen ⁽¹⁾

(Aus der Zoologischen Station in Neapel und dem Botanischen Institut der
Universität Neapel)

Die gegenseitigen Abhängigkeiten der verschiedenen Partner einer Pflanzengesellschaft sind vielfach ungeklärt und nur in wenigen Fällen genau untersucht worden. Viele Naturbeobachtungen zeigen jedoch ohne Zweifel die grosse Bedeutung dieser Beziehungen. Ein recht bezeichnendes Beispiel stellt der Epiphytismus dar.

Epiphytismus ist in marinen Zönosen sehr häufig. Algen können sich in grosser Zahl auf anderen Algen entwickeln und können sowohl den gesamten Thallus der Substratalgen völlig bedecken als auch wesentlich grösser als diese werden. Algen können auch Tiere besiedeln und umgekehrt. Allgemein gesprochen ist die gegenseitige Besiedelung von Organismen in marinen Biozönosen so weit verbreitet, dass diese Erscheinung bei jeder soziologischen Untersuchung dieser Gemeinschaften berücksichtigt werden muss (vgl. z. B. HARTOG 1959).

Bei Landpflanzen, jedenfalls in der gemässigten Zone, ist Epiphytismus selten. Der Gegensatz erklärt sich vor allem daraus, dass beim Algenhallus die Stoffaufnahme aller an das Aussenmedium grenzenden Zellen mehr oder weniger gleichartig ist, während bei Landpflanzen eine Spezialisierung erfolgte. Die Mineralstoffe z. B. werden im wesentlichen nur durch die

(1) Vorgelegt auf dem Internationalen Symposium für Biosoziologie (20.-22. April 1960) in Stolzenau/Weser.

Wurzeln aufgenommen. Bei benthonischen Algen dagegen dient der Boden nur als Ankerplatz, nicht aber auch als Stofflieferant.

Es befremdet daher nicht, wenn viele benthonische Algen lebendes wie totes Material in gleicher Weise besiedeln können. Allerdings gilt dies nicht für alle Fälle. Manche Arten werden nur als Epiphyten und z.T. nur auf ganz bestimmten Algen oder gar nur auf einer einzigen Art gefunden. Diese wären als obligate Epiphyten von den fakultativen Epiphyten zu unterscheiden. Unterschiede findet man auch, wenn man die Verhältnisse von der Unterlage aus betrachtet. Nicht alle Algen sind gleichmässig und gleichartig von anderen Algen bewachsen. Zwischen den Extremen, den epiphytenreichen Arten einerseits und den epiphytenfreien andererseits, gibt es viele Algen, die nur temporär oder teilweise und unterschiedlich mit Epiphyten besetzt sind.

Im Folgenden sollen einige einfache Versuche mitgeteilt werden, die sich auf die Frage beziehen, warum einige benthonische Meeresalgen oft ohne Epiphyten gefunden werden. Abgesehen von dem Wunsch, Freilandbefunde durch Beobachtungen im Laboratorium direkt zu bestätigen, sollte zunächst geprüft werden, ob das Fehlen von Epiphyten auf einem Unvermögen der Fortpflanzungszellen beruht, sich festzusetzen oder sich zu entwickeln.

Material und Methode

Die Versuche wurden angestellt mit *Dictyota dichotoma* Lam. (HUDSON) und *Dictyopteris membranacea* Batters (STACKHOUSE), die mehrfach als Beispiele für epiphytenfreie Algen angeführt worden sind (vgl. z. B. FUNK 1927 S. 251, OLLIVER 1929 S. 73, FELDMANN 1937 S. 23). Thallusstücke dieser Braunalgen wurden mit Schwärmen der Grünalge *Enteromorpha compressa* (L.) GREV. besiedelt. Die Versuche wurden im Sommer und Herbst 1959 angesetzt und in der Zoologischen Station von Neapel ausgeführt (2). Die Versuchsgefässe wurden bei einer

(2) Dem Direktor, Dr. PETER DOHRN, und dem Personal der Zoologischen Station Neapel sei für grosszügige Bereitstellung von Arbeitsmöglichkeiten und Materialbeschaffung bestens gedankt.

Raumtemperatur von 19-20°C gehalten und täglich 12 Stunden mit Fluoreszenzlampenlicht (Philips weiss und Philips blau; Intensität etwa 1200 Lux) beleuchtet. Meistens waren die von den Thallusenden abgeschnittenen Spitzen 1-2 cm, in einigen Versuchsreihen bis 5 cm lang. In der Regel wurden die Enden apikaler Verzweigungen abgeschnitten, in einigen Versuchen wurden auch Enden basaler Verzweigungen geprüft. Die Thallusteile wurden in sogen. BOVERI-Schalen gehalten; meistens wurden kleine Schalen mit einem Fassungsvermögen von etwa 20 ccm benutzt, seltener grössere bis zu etwa 60 ccm Inhalt. Als Kulturlösung wurde SCHREIBER-Lösung verwendet, d.i. Meerwasser mit einem Zusatz von 0,4% Natriumnitrat und 0,08% sek. Natriumphosphat.

Das den Versuchsgefässen zugesetzte Gemisch von *Enteromorpha*-Fortpflanzungszellen bestand aus Zoosporen, Gameten und Zygoten. Diese werden in der Regel leicht in grosser Menge erhalten, wenn man schwärgbereite *Enteromorpha*-Thalli natürlicher Standorte nach dem Einbringen ins Laboratorium kurz mit Süswasser abspült, für $\frac{1}{2}$ bis 2 Stunden feucht aufbewahrt und erneut in Seewasser bringt. Die Schwärmer schwimmen phototaktisch zur hellsten oder dunkelsten Stelle des Gefässes — Zoosporen und Gameten sind positiv, Zygoten negativ phototaktisch — und können von dort leicht in andere Kulturschalen mit steriler Lösung abpipettiert werden. Hier können sie sich erneut sammeln und abpipettieren lassen. Dieser Prozess wurde mehrfach wiederholt, um *Enteromorpha*-Schwärmer möglichst frei von störenden Fremdorganismen zu erhalten. Das Schwärmergemisch wurde tropfenweise und möglichst gleichmässig in die Versuchsgefässe gegeben. Unmittelbar darauf wurden die Versuchsgefässe dann für etwa einen Tag dunkel gestellt, um phototaktische Reaktionen zu vermeiden und eine möglichst gleichmässige Verteilung und Ansiedlung der Schwärmer zu erreichen.

Versuche mit Dictyota dichotoma

Abgeschnittene Thallus-Spitzen von *Dictyota dichotoma* regenerierten leicht, wenn nur wenige, 1-2 cm lange Teile in kleinen BOVERI-Schalen gehältert werden. Schon wenige Tage

nach dem Abschneiden begann der Thallus vorzugsweise vom Rand aus an vielen Stellen zu proliferieren. Die Auswüchse waren flach und sehr schmal.

Die eingebrachten *Enteromorpha*-Schwärmer setzten sich in gleichmässiger Verteilung auf dem Glas der Versuchsschale, auf der Oberseite von eingelegten Deckgläschen sowie auf der Oberseite und am Rand der *Dictyota*-Thalli fest. Die am Glas angesiedelten Schwärmer wuchsen in den Versuchsschalen mit *Dictyota*-Thalli anfangs ebenso schnell und zahlreich wie in den Kontrollschalen ohne *Dictyota*. Dagegen waren auf den *Dictyota*-Thalli nur wenige Keimlinge entwickelt, die ausserdem noch merklich langsamer als die am Glas haftenden Keimlinge wuchsen. Dies gilt besonders für die Keimlinge auf der Thallus-Fläche im Gegensatz zu den etwas weniger gehemmten Keimlingen des Thallus-Randes. Später starben die spärlichen Keimlinge auf den *Dictyota*-Thalli offenbar ab und 4 Monate nach der Grünalgenbesiedlung waren auf den kräftigen, inzwischen reich verzweigten Braunalgen bei starker Lupenvergrösserung keine *Enteromorphen* mehr erkennbar. Auch die anfangs gutwüchsigen Keimlinge auf dem Schallenglass erschienen später gehemmt und waren 4 Monate nach der Besiedelung ebenfalls abgestorben.

Wurden viele (10) Thallusspitzen von *Dictyota* in kleinen Schalen gehalten, so regenerierten sie nicht, sondern verloren bald ihre goldbraune Farbe, starben ab und zerfielen. Die auf derart dicht gedrängten *Dictyota*-Teilen angesiedelten *Enteromorphen* waren zwar anfangs noch ebenso gehemmt wie auf weniger dicht gepackten Teilen, entwickelten sich aber mit zunehmender Zersetzung der Thalli später merklich besser und waren zuletzt ebenso gross wie in den Kontrollschalen ohne *Dictyota*. Der Gegensatz zwischen Schalen mit degenerierenden *Dictyota*-Thalli einerseits und mit regenerierenden andererseits ist sehr auffällig: während *Enteromorphen* sich auf degenerierenden *Dictyota*-Thalli bis zur Schwärmerbildung entwickeln konnten, erschienen regenerierende Teile zu dieser Zeit praktisch frei von *Enteromorpha*-Keimlingen (Tafel I, A und B).

Diese Beobachtungen zeigen, dass die unmittelbare Ansiedlung und Festsetzung der *Enteromorpha*-Schwärmer ungestört und gleichmässig sowohl auf Glas wie auch auf *Dictyota*-Thalli

erfolgt, unabhängig davon, ob die Thalli später degenerieren oder regenerieren. Dagegen ist die Entwicklung der angesiedelten Enteromorphen unterschiedlich: während sich Enteromorphen auf degenerierenden *Dictyota*-Thalli zwar anfangs etwas gehemmt, später aber ungestört entwickeln, werden *Enteromorpha*-Keime durch gut wachsende und regenerierende *Dictyota*-Thalli in ihrer Entwicklung stark gehemmt, und zwar nicht nur die unmittelbar auf den *Dictyota*-Thalli angesiedelten Keimlinge, sondern später auch die in einiger Entfernung auf dem Glas der Versuchschale angesiedelten Keimlinge.

Versuche mit Dictyopteris membranacea

Im Gegensatz zu *Dictyota dichotoma* regenerierte *Dictyopteris membranacea* unter den gegebenen Versuchsbedingungen wenig oder garnicht und degenerierte häufig. Dieses im allgemeinen unerwünschte Verhalten erwies sich aber für unsere Fragen eher als vorteilhaft. Unterschiede im Re- und Degenerationsverhalten ergaben sich zwischen Pflanzen, die im Juni und solchen, die im September gesammelt und verwendet wurden.

Thallusteile vom Juni-Material regenerierte überhaupt nicht und degenerierte schnell. Die Degeneration des Thallus erfolgte nach vorheriger Ausbleichung vom Thallusrand nach innen zur Mittelrippe, welche am längsten erhalten blieb. Die Zerstörungsprozesse werden anscheinend durch starkes Licht gefördert. Versuche bei normaler sowie bei schwächerer, d.h. auf $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{8}$ des Normalwertes reduzierten Lichtintensität ergaben nämlich, dass Thallusteile bei geringeren Lichtintensitäten langsamer degenerieren. Diese Erscheinung könnte vielleicht auch den merkwürdigen Befund erklären, dass dicht gedrängte *Dictyopteris*-Teile (25 Stück je kleine Boverischale) langsamer degenerieren als locker verteilte Thallusstücke (10, 5 oder 2 Teile je Schale), weil ja bei dichter Packung die Beleuchtung der einzelnen Teilstücke infolge gegenseitiger Beschattung geringer ist.

Thallusteile vom September-Material degenerierten im Vergleich zum Material vom Juni langsamer und insofern auch weniger, als oft nicht die gesamte Thallusspreiten, sondern nur

Lakunen am Rande zerstört wurden. Ferner regenerierten sie, und zwar vom Lakunenrand aus durch Thallusbildung, teils auch vom Schnittrand aus durch Hyphenbildung. Erwähnt sei noch ein Unterschied im Regenerationsverhalten apikaler und basaler Zweige: im Vergleich zu Spitzen apikaler Zweige regenerierten Spitzen von Zweigen nahe der Basis schneller und degenerierten weniger stark, insofern sie weniger Degenerationsinseln bildeten.

Die eingebrachten *Enteromorpha*-Schwärmer besiedelten gleichmässig die Versuchsschalen und die *Dictyopteris*-Teile. Auf den regenerierenden Teile der Thallusstücke entwickelten sie sich wenig und waren in einigen Fällen selbst nach 3 Monaten höchstens wenigzellig (Tafel I, C und E). Enteromorphen auf der Thallusspreite waren wie bei *Dictyota* weniger gut entwickelt als am Thallusrande.

Im Gegensatz zu den Enteromorphen, die auf regenerierendem Gewebe sassen, entwickelten sich die Enteromorphen auf toten und stark degenerierenden Teilen ungestört und ebenso gut wie auf dem Schallenglas (Tafel I, D und F). Dies gilt auch für *Dictyopteris*-Teile, die durch kochendes Wasser abgetötet worden waren.

Schwach degenerierende Gewebe nahmen eine Mittelstellung zwischen gut regenerierenden und abgestorbenen Thalli ein, insofern ihre *Enteromorpha*-Keimlinge zwar weniger zahlreich und oft kleiner als auf dem Glas der Versuchsschalen waren, aber doch nicht so stark in der Entwicklung zurückgeblieben waren wie auf gut regenerierenden Thalli. Mehrfach zeigte sich, dass einem stärkeren Degenerationszustand des Braunalgengewebes eine kräftigere Entwicklung der auf ihnen sitzenden Enteromorphen entsprach.

Die Abhängigkeit der *Enteromorpha*-Entwicklung von dem Zustand des ihnen als Unterlage dienenden Gewebes war sehr augenfällig bei Thalli des September-Materials mit den von regenerierendem Gewebe umgebenen, teils natürlich, teils durch Verletzung entstandenen Degenerationsinseln: im Gebiet der Lakunen waren viele Enteromorphen gut entwickelt, während auf dem umgebenden Regenerationsgewebe viele unentwickelte und nur wenige geringentwickelte Keime sassen.

Ohne Zweifel geht von den regenerierenden Geweben der *Dictyopteris*-Thalli eine entwicklungshemmende Wirkung auf

die darauf angesiedelten Enteromorphen aus. Die Zoosporen und Zygoten werden aber, wenn überhaupt, sicher nicht in nennenswerten Masse abgetötet, sondern bleiben entwicklungsfähig und kräftig grün. Entwicklungsfähigkeit der Enteromorphen und ihre Hemmung durch regenerierendes Gewebe zeigte sich augenfällig, als *Dictyopteris*-Thalli, die mit Enteromorphen besiedelt worden waren, anfangs für längere Zeit in Schwachlicht gehalten wurden (—infolge der geringen Lichtintensität blieben alle Enteromorphen sehr klein —) und später in normale Lichtbedingungen gebracht wurden. Nur die Enteromorphen auf absterbenden Geweben, nicht aber die auf regenerierenden Gewebetellen entwickelten sich sehr schnell zu grösseren Keimlingen.

Um den Einwand zu prüfen, ob die schwache Entwicklung der Enteromorphen keine eigentliche Hemmung darstelle, sondern nur indirekt durch die geringe Helligkeit des dunkelbraunen Untergrundes bedingt sei, wurden *Enteromorpha*-Schwärmer sowohl auf Glasstücken angesiedelt, welche ähnlich wie die *Dictyopteris*-Thalli gefärbt waren, als auch auf Glimmerplättchen oder Deckgläsern, welche unmittelbar auf der Oberfläche der *Dictyopteris*-Thalli befestigt waren derart, dass sie die Thalli etwas überragten. Es ergab sich, dass der Helligkeits- oder Farb-Ton des Untergrundes die Entwicklung der Grünalgen nicht hemmend beeinflusste. Die Enteromorphen auf den hellen Glasflächen der Versuchsschalen waren ebenso gross wie auf den gefärbten Gläsern und allen Teilen der ungefärbten Glas- oder Glimmerstücke über den *Dictyopteris*-Thalli, sei es auf den die *Dictyopteris*-Thalli überragenden, sei es auf den unmittelbar aufliegenden Teilen.

Weder die geschilderten noch andere Versuche zeigten eine Hemmwirkung über eine grössere Entfernung. Nur die Enteromorphen, die unmittelbar auf dem regenerierenden Gewebe sasssen, waren geringer entwickelt.

Besprechung und Zusammenfassung der Beobachtungen

Die Versuche, Teile von zwei Braunalgen, *Dictyota dichotoma* und *Dictyopteris membranacea* mit *Enteromorpha compressa* zu besiedeln, lieferten widerspruchsfreie Ergebnisse und zeigten übereinstimmend, dass *Enteromorpha*.

- (1) sich auf *Dictyota* und *Dictyopteris* gleichmässig und ungestört ansiedelt,
- (2) sich auf sterbenden oder toten Thallusteilen ungestört entwickelt,
- (3) durch lebende oder regenerierende Thallusteile in ihrer Entwicklung gehemmt, jedoch nicht abgetötet wird,
- (4) am stärksten gehemmt wird durch gut wachsende Braunalgen-Thalli, in schwächerem Masse durch Thalli mit vermindertem Wachstum und stärkerer Degeneration.

Eine hemmende Wirkung des besiedelten Thallus auf die *Enteromorpha*-Entwicklung in einer gewissen Entfernung vom Thallus liess sich bei *Dictyopteris* in eigens dafür angestellten Versuchen nicht nachweisen. Vielleicht ist dies bei *Dictyota* möglich, da in den Versuchen mit dieser Alge die *Enteromorpha*-Keimlinge nach mehreren Monaten nicht nur auf den Braunalgenthalli sondern auch am Boden der Versuchsschalen ausserordentlich spärlich entwickelt und z. T. abgestorben waren. Weitere Versuche sind jedoch erforderlich, die dann auch zu prüfen hätten, ob *Dictyota* stärker spezifisch hemmt oder ob eine stärkere Hemmung im Zusammenhang mit dem besseren Regenerationsvermögen dieser Alge steht.

Die Hemmwirkung ist sicherlich eng mit der Tätigkeit der lebenden Zellern und Gewebe verknüpft. Charakteristisch ist ferner, dass sie sich ausserhalb der Zellen und Gewebe bemerkbar macht. Eine indirekte, durch die dunkle Färbung des Untergrundes verursachte Hemmwirkung spielt zumindest bei *Dictyopteris* offenbar keine Rolle. Auch die physikalische Struktur des besiedelten Substrates ist für die beobachteten Hemmungen nicht verantwortlich, da *Enteromorpha* sich auf so verschiedenartigen Oberflächen wie Glas, Glimmer, Garze, Schleim, degenerierenden und toten Thalli gleich gut entwickeln kann. Im übrigen sind weitere Versuche erforderlich, die Natur der Hemmwirkung zu erklären.

Es liegt natürlich nahe, an die Bildung spezifischer Hemmstoffe zu denken (vgl. z. B. FUNK 1927 S. 251), analog den von manchen einzelligen Algen ausgeschiedenen, bei den gleichen oder bei anderen Arten wirksamen Stoffen (HARDER 1917, AKEHURST 1931, PRATT 1940, 1942, 1943a, 1943b, 1944, PRATT & FONG

1940, PRATT et al. 1944, LEVRING 1945, DENFFER 1948, LEFEVRE & JACOB 1949, LEFEVRE & NISBET 1949, 1951, RICE 1954, JORGENSEN 1956). Beispielsweise vermuten KYLIN (1927 S. 28) und SCHUSSNIG (1927 S. 217), dass die Jod-Produktion der Blasenellen gewisser Rotalgen die Ansiedlung mancher Algen teilweise verhindern könnte. Nach DRACH (1951 S. 508) besiedeln benthonische Larven deswegen keine Melobesien, weil diese kalkigen Krustenalgen wachstumshindernde Stoffe ausscheiden. Die Hemmstoffe der Braunalgen müssten allerdings sehr instabil sein oder leicht unschädlich werden. Vielleicht handelt es sich aber garnicht um spezifische Hemmstoffe, sondern um spezielle Milieubedingungen nahe der Thallusoberfläche, die mit der Stoffwechseltätigkeit zusammenhängen und das Keimlingswachstum hemmen, etwa entsprechend der Vermutung von LAMI (1933, S. 1528), wonach die Wasserstoffionenkonzentration nahe der Thallusoberfläche für das häufige Fehlen von Epiphyten bei Enteromorpha verantwortlich sei.

Die geschilderten Laborbeobachtungen lassen sich mit manchen Naturbeobachtungen in Einklang bringen. Es sei daran erinnert, dass manche Arten bei schnellem kräftigen Wachstum epiphytenfrei sind, während unter anderen Umständen die gleichen Arten wenig wachsend mit starken Bewuchs angetroffen werden. Ferner gibt es viele Beispiele von Algen mit kräftig wachsenden Thallus-Enden, die frei von Epiphyten sind, während die ausgewachsenen Basalteile von anderen Algen überwuchert werden. Während man leicht geneigt ist, das geringe (bzw. starke) Wachstum der bewachsenen Algen als Folge des starken (bzw. geringen) Bewuchses anzusehen, möchte man die Verhältnisse aufgrund der geschilderten Versuchsergebnisse eher umgekehrt deuten und sagen, dass der Bewuchs deswegen stark entwickelt sein kann, weil das besiedelte Gewebe schlecht wächst, und dass infolge guten Wachstums der Unterlage der Bewuchs gehemmt wird.

Es soll natürlich keinesfalls behauptet werden, dass diese Anschauung ausnahmslos auf alle Fälle angewendet werden kann. Immerhin wird man aber bei der Erklärung epiphytischer Phänomene jeweils zu prüfen haben, ob nicht entsprechende Verhältnisse wie in unseren Versuchen vorliegen.

R I A S S U N T O

L'epifitismo è un fenomeno alquanto frequente tra le alghe marine; tuttavia vi sono alcune alghe (p. es. *Dictyota dichotoma* e *Dictyopteris membranacea*) le quali, di solito, in natura risultano prive di epifite.

Gli AA. si sono proposti di verificare sperimentalmente se la mancanza di epifite su tali alghe è riscontrabile anche in coltura, e, in caso affermativo, se tale assenza è dovuta alla mancata fissazione delle cellule moltiplicative e riproduttive delle epifite, ovvero ad una inibizione del loro sviluppo.

Zigoti e zoospore di *Enteromorpha compressa* sono stati seminati su talli di *Dictyota dichotoma* e di *Dictyopteris membranacea* coltivate in laboratorio.

I risultati conseguiti possono così riassumersi:

- 1°. Zigoti e zoospore si impiantano bene sui talli di queste due alghe brune.
- 2°. Le plantule di *Enteromorpha* si sviluppano bene su talli morti o in degenerazione.
- 3°. Lo sviluppo delle plantule risulta inibito su talli vivi e in rigenerazione.
- 4°. L'inibizione è forte sui talli che si accrescono bene, debole sui talli a lento accrescimento, assente sui talli in degenerazione.

Viene quindi confermato in laboratorio quanto si osserva in natura, e inoltre si può dire che le epifite si impiantano sui talli viventi di *Dictyota* e di *Dictyopteris*, ma subito il loro accrescimento è inibito.

In conseguenza la mancanza di epifite sui talli delle alghe in questione non è dovuta alla struttura fisica del substrato, nè al suo colore, ma ad una azione inibitrice che proviene dal tallo ospite. Questa azione inibitrice si estrinseca fuori delle cellule ed è in rapporto con il metabolismo del tallo-substrato.

Non è da escludere che i talli di *Dictyota dichotoma* e di *Dictyopteris membranacea* producano sostanze tossiche analoghe a quelle sostanze inibitrici dell'accrescimento elaborate da alghe unicellulari. Tuttavia tale inibizione potrebbe anche essere causata più semplicemente da particolari condizioni microambientali determinatesi alla superficie del tallo.

S U M M A R Y

Though epiphitic phenomena are very common in marine algal communities some benthonic algae are often found without epiphytes (f.i. *Dictyota dichotoma* and *Dictyopteris membranacea*). In order to confirm this fact in the laboratory and to investigate whether the attachment or the development of epiphytes is inhibited, zygotes and zoospores of the green alga *Enteromorpha compressa* were seminated on thalli of the two brown algae *Dictyota dichotoma* and *Dictyopteris membranacea*. The results of these experiments can be summarized as follows:

- 1) zygotes and zoospores settle well on thalli of the two brown algae.
- 2) germlings of *Enteromorpha* develop well on dead or degenerating thalli.
- 3) the development of germlings on living and regenerating thalli is inhibited.
- 4) this inhibition is strong on well growing thalli, weak on slowly growing thalli, absent on degenerating thalli.

The laboratory experiments therefore confirmed the observations in nature. The lack of epiphytes in the investigated cases is not due to the lack of attachment but to an inhibition of the development of the germ cells. The inhibition is extrinsic from the cells of the substrate but in relation to their metabolism. It could be caused by specific toxic substances or, more simply, by special conditions near the surface of the thallus.

SCHRIFTENVERZEICHNIS

- ABBOIT, B. C., und D. BALLANTINE - *The toxin from Gymnodinium veneficum* Ballantine. J. Mar. biol. Ass. Un. Kingd, **36**: 169. 1957.
- AKEHURST, S. C. - *Observations on pond life, with special reference to the possible causation of swarming of phytoplankton*. Royal Microscop. Soc., **51**: 237. 1931.
- DENFFER, D. v. - *Über einen Wachstumshemmstoff in alternden Diatomeenkulturen*. Biol. Zbl., **67**: 7. 1948.
- DRACH, P. - *Les peuplements des fonds rocheux en zone littorale profonde*. Année biol. **7** (in Colloque intern. sur l'écologie): 503. 1951.
- FELDMAN, J. - *Recherches sur la végétation marine de la méditerranée. La côte des Albères*. Revue algol., **10**: 23. 1937.
- FUNK, G. - *Die Algenvegetation des Golfs von Neapel nach neueren ökologischen Untersuchungen*. Pubbl. Staz. Zool. Napoli (Supplemento) **7**: 247. 1927.
- HARDER, R. - *Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Cyanophyceen, hauptsächlich dem endophytischen Nostoc punctiforme*. Z. Bot., **9**: 145. 1917.
- HARTOG, C. DEN - *The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands*. Wentia (supplement of Acta Bot. Nederlandica), **1**: 1. 1959.
- KYLIN, H. - *Ueber die Blaszellen der Florideen*. Bot. Notiser, **85**: 275. 1927.
- JORGENSEN, E. - *Growth inhibiting substances formed by algae*. Physiol. Plant., **9**: 712. 1956.
- LAMI, R. - *Sur l'alcalinization spécifique et la répartition des algues dans les cuvettes littorales*. C. R. Acad. Sc., **198**: 1528. 1934.
- LACKEY, J. B. - *The Florida Gulf Coast Red Tide*. Engineer. Progress Univ. Florida, **9** (2): 1. 1955.

- LEFEVRE, M. & JAKOB, H. - *Sur quelques propriétés des substances actives tirées des cultures d'Algues d'eau douce*. C. R. Acad. Sci., **229**: 234. 1949.
- & NISBET, M. - *Action des substances excrétées en culture, par certaines espèces d'algues, sur le métabolisme d'autres espèces d'algues*. Verh. int. Ver. Limnol. **10**: 259. 1949.
- — - *Compatibilités et antagonismes entre algues d'eau douce dans les collections d'eau naturelles*. Ibid., **11**: 224. 1951.
- LEVRING, T. - *Some culture experiments with marine plankton diatoms*. Göteborgs Kungl. Vetenskaps- och Vitterhets-samhälles Handl. 6. Följ. Ser. B., **3**. No: 12. 1945.
- OLLIVER, G. - *Etude de la flore marine de la côte d'Azur*. Ann. Institut Océanogr., n. s., **7**: 53. 1929.
- PRATT, R. - *Influence of the size of inoculum on the growth of Chlorella vulgaris in freshly prepared culture medium*. Amer. J. Bot., **27**: 52. 1940.
- — - *Some properties of the growth-inhibitor formed by Chlorella cells*. Ibid., **29**: 142. 1942.
- — - *Retardation of photosynthesis by a growth-inhibiting substance from Chlorella vulgaris*. Ibid., **30**: 32. 1943.
- — - *Influence of the age of the culture on the rates of photosynthesis and respiration*. Ibid., **30**: 404. 1943.
- — - *Influence on the growth of Chlorella of continuous removal of Chlorellin from the culture solution*. Ibid., **31**: 418. 1944.
- & FONG, J. - *Further evidence that Chlorella cells form a growth-inhibiting substance*. Ibid., **27**: 431. 1940.
- et al. - *Chlorellin, an antibacterial substance from Chlorella*. Science, **99**: 351. 1944.
- REICH, K. und M. ASCHNER - *Mass development and control of the phytoflagellate Prymnesium parvum in fish ponds in Palestine*. Palest. J. Bot., **4**: 14. 1947.
- RICE, THEODORE R. - *Biotic influences affecting population growth of plankton algae*. Fish. Bull. U. S., N. 87, **54**: 227. 1954.
- SHELUBSKI, M. S. - *Observations on the properties of a toxin produced by Microcystis*. Proc. Inter. Assoc. Limnology, **11**: 362. 1951.
- SCHUSSNIG, B. - *Ueber die Entwicklung und die Funktion der Blasenzellen bei den Florideen*. Arch. Protistenk., **58**: 201. 1927.

Tafel-Erklärung

- A, B: *Dictyota dichotoma*, 60 Tage nach Aussaat der Enteromorphen;
A: Regenerierender Thallus ohne *Enteromorpha*-Keimlinge;
B: Degenerierender Thallus mit gut entwickelten Enteromorphen
- C-F: *Dictyopteris membranacea*, 73 Tage nach Aussaat der Enteromorphen.
C: Intakter Thallus mit kleinen *Enteromorpha*-Keimlingen;
D: Degenerierender Thallus mit gut entwickelten Enteromorphen.
E, F.: wie C, D, nur stärker vergrößert.



