

Hendrik SCHUBERT*, Ronny MARQUARDT¹, Dirk SCHORIES² & Irmgard BLINDOW³

* corresponding author: Biosciences, University Rostock, Albert-Einsteinstraße 3, D-18055 Rostock, Germany, hendrik.schubert@uni-rostock.de, ++49 381 498 6070

¹ Fraunhofer Institut für Marine Biotechnologie, Paul-Ehrlich Str. 1, D-23562 Lübeck, ronny.marquardt@emb-fraunhofer.de

² Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile, dirk.schories@gmx.de

³ Biologische Station Hiddensee, Ernst-Moritz-Arndt Universität Greifswald, Biologenweg 15, D-18565 Kloster, blindi@uni-greifswald.de

Makroalgentaxonomie und -biogeographie an der Universität Rostock heute am Beispiel der Bearbeitung der Characeenflora Chiles

Abstract

Prof. Pankow, who initiated phycological research at the University of Rostock, compiled the knowledge about Baltic Algae. His book „Ostsee-Algenflora“ is still the only comprehensive basis of knowledge for phycologists in this region. His scholars, following the paths he paved, are working all over the world. This article is giving an example from South America. A consortium of scientists, who started with taxonomic and biogeographical studies in the Baltic region, got the chance to study charophytes in Chile. This resulted in the discovery of 17 species not described before from this country; some of them are described for the first time from South America. Based on the results from these expeditions, the distribution patterns of the species as well as aspects of their biogeography are discussed.

Keywords: Characeae, biogeography, Chile

1 Einleitung

Characeen sind eine morphologisch hochgradig differenzierte Gruppe der Grünalgen, die in der gegenwärtigen Systematik zu den Streptophyta gestellt werden (Jeffrey 1967, Mattox & Stewart 1984). Das Interesse an dieser Algengruppe ist nicht nur durch ihre Nähe zum Ursprung der Landpflanzen begründet (MC COURT 1995, KAROL et al. 2001, MARTIN-CLOSAS 2003), auch ihre Bedeutung als „Schlüsselorganismen“ in Flachgewässern (Blindow et al. 2014) oder angewandte Aspekte wie ihre Nutzung in Bioremediationsanlagen (MARQUARDT & SCHUBERT 2009), und ihre Eignung als Bioindikatoren für den Gewässerzustand führten zu intensiver Forschung (BRAUN et al. 2007). In Norddeutschland war es zunächst vor allem die Universität Greifswald, an der Prof. L. Holtz (1824-1907) in der zweiten

Hälfte des 19. Jahrhunderts sich intensiv mit dieser Algengruppe beschäftigte. Diese Tradition setzte sich bis in die Mitte des 20. Jahrhunderts fort; als Folge der DDR-Hochschulreform erhielt die Biologie in Greifswald eine Neuausrichtung, und der Schwerpunkt der floristisch-aquatischen Forschung verlagerte sich nach Rostock. Am Lehrstuhl von Prof. Helmut Pankow entstanden in der Folge eine Reihe von Arbeiten, die u.a. Fragen der Verbreitung (LINDNER 1972) wie auch der Produktionsbiologie (Festerling 1973) dieser Algengruppe aufgriffen und heute eine unschätzbare Quelle für die Abschätzungen von Veränderungen im Gebiet darstellen. Dieser Tradition folgend, schlossen sich ab den neunziger Jahren eine Reihe von Untersuchungen an, die sowohl die Verbreitung der Characeen entlang der gesamten Küstengewässer Mecklenburg-Vorpommerns (Yousef & Schubert 1997) als auch physiologische Aspekte der Anpassungsleistungen dieser Algen untersuchten (KÜSTER et al. 2000, 2004; BLINDOW et al. 2003). Anfang des 21. Jahrhunderts gelang es dann einer Arbeitsgruppe der Baltic Marine Biologists (BMB-WG33) das Wissen zur Verbreitung und Taxonomie der Characeen der Ostsee in einer Monographie („Charophytes of the Baltic Sea“, SCHUBERT & BLINDOW 2004), an deren Erstellung Wissenschaftler aus allen Ostseeanrainerstaaten beteiligt waren, zusammen zu fassen.

Mit diesem Werk war auch ein Grundstein gelegt, um die Eignung von Characeen als Bioindikatoren in Brackwassergebieten und salzbeeinflussten Strandseen zu untersuchen. Auf diese Habitate ließen sich bislang die aus dem limnischen Gebiet bekannten Indikationssysteme (z.B. KRAUSE 1981) nicht problemlos übertragen; im limnischen Bereich würde man unter den hier vorherrschenden eutrophen bis hypertrophen Bedingungen keine Characeenbestände mehr erwarten – es gab sie aber nachweislich (z.B. BLINDOW 1992) doch! Da die EU-Wasserrahmenrichtlinie die Einbeziehung des Makrophytobenthos in die Bewertungssysteme explizit fordert, wurden an den Universitäten Greifswald und Rostock eine Serie von Projekten initiiert, die sich diesem Thema widmeten und entsprechende Bewertungssysteme entwickeln konnten (STEINHARDT et al. 2009).

Ein großes Problem bei all diesen Arbeiten war die Definition des Referenzzustandes, d.h. des Gewässerzustandes, der ohne menschlichen Einfluss zu erwarten wäre. Systeme ohne menschlichen Einfluss existieren schlichtweg nicht mehr entlang der deutschen Ostseeküste. Auch die wenigen historischen Quellen stammen aus einer Zeit, in der Abholzung und landwirtschaftliche Nutzung der Einzugsgebiete bereits deutliche Spuren in den Küstengewässern hinterlassen hatten. Es war daher ein Glücksfall, dass im Rahmen eines Deutsch-Chilenischen Kooperationsprojektes zu Fragen der Aquakultur eine Projektidee entstand, an der beide Seiten ein komplementäres Interesse hatten. Von chilenischer Seite bestand großes Interesse an einer Untersuchung, inwieweit deutsche Indikationssysteme auf chilenische Gewässer übertragbar sind. Für die deutsche Seite ergab sich hier die einmalige Chance zur Einbeziehung von tatsächlich rezent nahezu unbeeinflussten Gewässern.

Bereits in Vorbereitung der Expeditionen wurde klar, dass die Arbeit weit umfangreicher als zunächst gedacht sein würde. Dabei ist Chile keineswegs ein „weißer Fleck“ bezüglich Characeen. Zahlreiche berühmte Spezialisten des 19. Jahrhunderts arbeiteten mit Material aus Chile, und eine erste Monographie, die sich der Verbreitung dieser Algengruppe in Südamerika widmet, erschien 1950 (HORN & RANTZIEN 1950a). Doch während in den Nachbarländern Chiles seitdem eine Fülle

von Arbeiten zur Biogeographie der Characeen publiziert wurde (z.B. BICUDO & MARTAU 1974, CACERES 1978, 1979, GARCIA 1993, GUERLESQUIN 1981), liegt über Chile, abgesehen von einigen Einzelnachweisen (BUCHLER 1964, EDDING 1977, PARRA & GONZALES 1977), nach 1950 nur eine Übersichtsarbeit vor. Diese Arbeit (FALCON & HAUENSTEIN 2000) beschränkt sich zudem auf eine Sichtung der in Chile vorhandenen Herbarbelege. Die in dieser Arbeit aufgeführte Anzahl von 12 Taxa überrascht selbst dann, wenn man die im gleichen Jahr erschienene Publikation von PEREIRA et al. (2000) berücksichtigt, in der ein weiteres Taxon (*Nitella acuminata*) für Chile beschrieben wurde. Kontinental-Chile erstreckt sich über 4400 km in Nord-Süd Richtung. Durch die Lage am Westrand der Anden kommt dazu noch ein starker Höhengradient, so dass in diesem Land 10 bioklimatische Regionen nachweisbar sind (WALTER & BRECKLE 1991). Eine derartige bioklimatische Variabilität sollte eigentlich eine entsprechende Artendiversität aufweisen. Vom benachbarten Argentinien sind z.B. 32 Arten bekannt (TELL 1985); die bekannte Artenzahl für Südamerika liegt bei 58 Arten (VAN RAAM 2009).

Für die Erklärung dieser Diskrepanz lassen sich 2 Hypothesen aufstellen:

1. Chile ist durch die Wüstengebiete im Norden sowie die Anden im Osten und die Gletschergebiete im Süden weitgehend biogeographisch isoliert, so dass eine Verbreitungsbarriere in alle Richtungen effizient die Einwanderung von Arten aus den Nachbarregionen verhindert. Diese Isolation wird durch den steilen Höhengradienten noch zusätzlich verstärkt. Die biogeographischen Regionen weisen dementsprechend nur vergleichsweise kleine Areale auf; die geringe beobachtete Artenzahl ist somit das Produkt aus Isolation und Arten-Arealbeziehung (ARRHENIUS 1921).
2. Die geringe Artenzahl ist lediglich unzureichender Untersuchungsintensität geschuldet; weder Anzahl noch regionale Abdeckung der bisherigen Untersuchungen lassen eine Abschätzung der tatsächlich vorhandenen Diversität zu.

Der Test der ersten Hypothese erforderte zwingend eine intensive Beprobung des südlichen Teils Chiles (Zona Magallanes). Hier entfallen die Anden als Barriere, so dass von weitgehend ungehindertem Austausch zwischen Argentinien und Chile ausgegangen werden kann. FALCON & HAUENSTEIN (2000) geben keine Characeennachweise aus diesem Gebiet an, während von argentinischer Seite mehrere Belege bekannt sind, also die Annahme von Kenntnislücken von vornherein begründet erscheint. Ein Nachweis, inwieweit die südliche Barriere des patagonischen Gletschergebietes die Verbreitung der Arten beeinflusst, setzt voraus, dass zunächst eine ausreichende Beprobung dieser Kontaktzone zwischen argentinischer und chilenischer Characeenflora erfolgt.

Im Rahmen eines vom Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF) und der chilenischen Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (CONICYT) gemeinsam geförderten Projektes wurden 3 Expeditionen durchgeführt, mit denen der gesamte Nord-Süd Gradient Chiles beprobt werden konnte. Im Folgenden wird eine Übersicht der wesentlichen Ergebnisse dieses Projektes zur Biogeographie der Characeen Chiles vorgestellt.

2 Untersuchungsgebiet und Methoden

Die Expeditionen fanden in den Jahren 2011, 2012 und 2013 statt. Die Untersuchungen erfolgten stets im Februar und März, einem Zeitraum, der auf der Südhalbkugel dem Spätsommer entspricht.

Der kontinentale Teil Chiles wird in 4 Makrobioklimatische Zonen eingeteilt (WALTER 1968). Diese Zonen müssen im Fall Chiles weiter unterteilt werden, da zum Einen an den Grenzen der Makrobioklimatischen Zonen Sonderbedingungen auftreten, die zur Abgrenzung von „Zonoökotonen“ führen, zum anderen der steile Höhengradient an den Andenhängen die Abgrenzung von Gebirgsbiomen („Orobiomen“) notwendig macht (WALTER & BRECKLE 1991).

Abbildung 1 gibt eine Übersicht über die sich daraus ergebende bioklimatische Vegetationszonierung des Untersuchungsgebietes.

Mit Ausnahme des Zonoökotons VIII/IX (tundrenähnliche Vegetation der kalten Zone) wurden während der Expeditionen alle Vegetationsgebiete Chiles beprobt. Eine Vorauswahl der zu beprobenden Gewässer fand anhand von Satellitenaufnahmen statt (Google Earth), um sicherzustellen, dass zumindest alle größeren Seen Berücksichtigung finden. Kleingewässer, Flüsse, Bäche und Mooregebiete, die sich entlang der Route zwischen diesen vorselektierten Gewässern befinden, wurden ebenfalls beprobt. In allen Fällen, in denen nicht sofort Submersvegetation sichtbar war, wurde die Beprobung an mindestens 2 weiteren Stellen des Ufers mit einer Wurfhake, wie bei KRAUSE (1997) beschrieben, wiederholt.

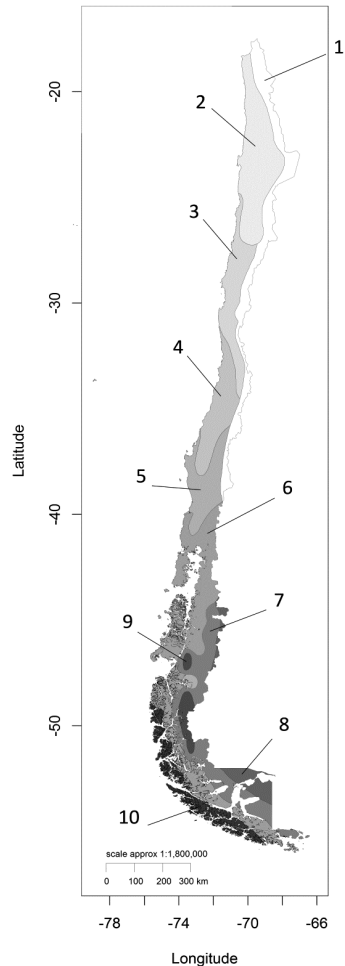


Abb. 1 Vegetationsgebiete des kontinentalen Teils Chiles. Dargestellt ist die bioklimatische Zonierung Chiles entsprechend der Einteilung nach Walter (1968): 1- nördliche Hochanden (Orobiom III und IV); 2 – Wüstengürtel (Zonobiom III); 3 – Zwergstrauchgebiet und xerophytische Strauchvegetation (Zonoökoton III/IV); 4 – Hartlaubgebiet (Zonobiom IV); 5 – Gebiet des sommergrünen Waldes (Zonobiom V); 6 – Immergrüne Regenwälder der gemäßigten Zone (Zonoökoton V/VIII); 7 – subantarktischer Sommerwald (Zonobiom VIII); 8 – patagonische Steppe (Zonobiom VII); 9 – südliche Anden (Orobiom VIII); 10 – tundrenähnliche Vegetation der kalten Zone (Zonoökoton VIII/IX).

Größere Seen wurden prinzipiell von mehreren Uferstellen aus beprobt. In ca. 100 Fällen waren Tauchuntersuchungen notwendig; vor allem in größeren Gewässern mit reichem Arteninventar bzw. stark schwankenden Wasserständen wäre anders keine vollständige Erfassung der Submersvegetation möglich gewesen.

Von allen hier aufgeführten Funden wurden Herbarexemplare angefertigt, die Belege befinden sich gegenwärtig im Herbarium der Universität Rostock, ein Satz Dubletten soll an das Herbarium der EMAU Greifswald übergeben werden.

Die Koordinaten der Fundorte wurden vor Ort mittels GPS bestimmt, nur in wenigen Fällen erfolgte eine nachträgliche Bestimmung über Satellitenaufnahmen (Google Earth). Eine komplette Liste der Fundorte mit Koordinaten und gefundenen Arten ist in Schubert et al. (2014) veröffentlicht.

Die Bestimmung erfolgte anhand vegetativer Merkmale sowie, soweit vorhanden, den Gametangien. Zur Bestimmung wurden der Schlüssel sowie die Artbeschreibungen von WOOD & IMAHORI (1965) verwendet. Zusätzlich wurden die Originalbeschreibungen zu Rate gezogen und, soweit möglich, Typusmaterial zum Vergleich herangezogen. Arten, die erst nach 1965 beschrieben wurden, sind an Hand der Originalbeschreibungen bestimmt worden. Um die Auffindbarkeit der Arten zu gewährleisten, wurden Namensänderungen, die seit Erscheinen von WOOD & IMAHORI (1965) vorgenommen wurden, nicht berücksichtigt. Das betrifft konkret „*Nitellopsis bulbilifera*“, eine Art, deren systematische Position in der Vergangenheit kontrovers diskutiert wurde und die gegenwärtig der Gattung *Chara* zugeordnet werden soll (DAILY 1967, GARCIA 1990, SOULIE-MÄRSCHÉ & GARCIA 2014). Eine Ausnahme von der Bindung an Wood's Artkonzept (WOOD 1962) wurde lediglich im Fall von *Nitella opaca* gemacht. *Nitella opaca* (Bruz.) Ag. wurde von WOOD (1962) *Nitella flexilis* var. *flexilis* f. *flexilis* zugeschlagen, da er den Wert der Häusigkeit als Merkmal prinzipiell anzweifelte. Diese Auffassung rief unmittelbar nach Veröffentlichung seines Artkonzeptes Widerspruch hervor (SAWA 1965, SARMA & KHAN 1967). Zahlreiche seitdem erschienene Monographien verwenden die Häusigkeit wieder als Merkmal (z.B. KRAUSE 1997). BLÜMEL (2004) befasste sich mit dem Problem der Einordnung von *N. opaca* in das Artkonzept Wood's und kam zu dem Schluss, dass der korrekte Name dieses Taxons dann „*Nitella flexilis* var. *flexilis* f. *opacoides* (Bruzelius) R. D. Wood 1962, Taxon 11: 15, incl. *Nitella flexilis* var. *flexilis* f. *flexilis* (L.) R. D. Wood 1962, Taxon 11: 15, excl. *Nitella flexilis* (L.) C. Agardh 1824, Syst. Alg., p. 124“ lauten müsste – eine wenig praktikable Lösung, so dass hier vom Konzept Wood's abgewichen wurde und *Nitella opaca* sensu C. Agardh (*Nitella opaca* (Bruzelius) C. Agardh 1824) verwendet wird.

3 Ergebnisse

Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die während der Expeditionen nachgewiesenen Characeen-Arten. Die vollständige Liste der beprobten Gewässer mit Angabe der darin angetroffenen Arten ist in SCHUBERT et al. (2014) enthalten. Insgesamt wurden 31 Taxa nachgewiesen; für 3 Taxa (*Chara* sp. 1, *Chara* sp. 2 und *Nitella* sp.) ist gegenwärtig keine Zuordnung zu einer bereits beschriebenen Art möglich. Da eine eindeutige Zuordnung steriler Exemplare von *Nitella opaca* bzw. *Nitella flexilis* nicht möglich ist, wurden derartige Funde als *Nitella flexilis/opaca* zusammengefasst.

Tabelle 1 Artenliste der während der Expeditionen nachgewiesenen Characeen in Chile.

In der Tabelle sind alle während der Expeditionen nachgewiesenen Characeentaxa mit der Anzahl der Fundorte (Anzahl), den Habitattypen (B=beach lagoon; C=creek; L=lake; M=mire; P=pond; R=river) und ihrem Macrospecies Synonym (nach WOOD & IMAHORI, 1965, soweit darin bereits aufgeführt) gelistet. Für *Nitella gracilis* und *Nitella pygmaea* besteht ggw. noch keine abschließende Klarheit, ob diese Exemplare tatsächlich mit den Typexemplaren vollständig übereinstimmen.

Microspecies	Anzahl	Habitat	Macrospecies Synonym
<i>Chara andina</i> (A. Br.) R.D.W. (1882)	1	L	<i>C. vulgaris</i> var. <i>vulgaris</i> f. <i>andina</i>
<i>Chara braunii</i> Gm. (1826)	17	L, R, C	<i>C. braunii</i> f. <i>braunii</i> <i>C. vulgaris</i> var. <i>vulgaris</i> f. <i>calveraënsis</i>
<i>Chara calveraënsis</i> R.D.W. (1962)	1	R	
<i>Chara contraria</i> A. Br. ex Kütz.(1845)	2	L	<i>C. vulgaris</i> var. <i>vulgaris</i> f. <i>contraria</i>
<i>Chara contraria</i> var. <i>longilinea</i> E.J.Cáceres (1978)	1	P	-
<i>Chara fulgens</i> Fil. (1934)	3	B	<i>C. socotrensis</i> f. <i>fulgens</i>
<i>Chara globularis</i> Thuill. (1799)	1	B	<i>C. globularis</i> var. <i>globularis</i> f. <i>globularis</i>
<i>Chara leptosperma</i> A. Br. (1882)	5	L, P	<i>C. globularis</i> var. <i>leptosperma</i> f. <i>leptosperma</i>
<i>Chara leptospora</i> H.Sakayama (2009)	1	L	-
<i>Chara magellanica</i> nom. ined.	3	L, P	excluded by Wo&I
<i>Chara nitelloides</i> (A. Br.) R.D.W. (1882)	1	R	<i>C. vulgaris</i> var. <i>nitelloides</i>
<i>Chara poopoenis</i> G.O.A. (1940)	2	L, P	<i>C. globularis</i> var. <i>leptosperma</i> f. <i>poopoenis</i>
<i>Chara</i> sp. 1	3	L, P	-
<i>Chara</i> sp. 2	3	L	-
<i>Chara squamosa</i> Desf. (1800)	2	L	<i>C. vulgaris</i> var. <i>gymnophylla</i> f. <i>gymnophylla</i>
<i>Chara vulgaris</i> L. (1753)	30	L, P, R, C	<i>C. vulgaris</i> var. <i>vulgaris</i> f. <i>vulgaris</i> <i>N. acuminata</i> var. <i>acuminata</i> f. <i>acuminata</i>
<i>Nitella acuminata</i> A. Br. ex Wallm. (1853)	3	L, R	
<i>Nitella arechavaletae</i> Speg. (1883)	1	L	<i>Nitella arechavaletae</i>
<i>Nitella asagrayana</i> Schaffn. ex Nordst. in A. Br. & Nordst. (1882)	33	L, R, P, M	<i>N. gracilis</i> ssp. <i>gloeostachys</i> var. <i>asagrayana</i> f. <i>asagrayana</i>
<i>Nitella bonaërensis</i> Speg. (1883)	2	L, R	<i>N. furcata</i> ssp. <i>bonaërensis</i> var. <i>bonaërensis</i> f. <i>bonaërensis</i>
<i>Nitella californica</i> T.F.A. (1994)	2	L	<i>N. flexilis</i> var. <i>flexilis</i> f. <i>nidifica</i>
<i>Nitella clavata</i> Kütz. (1849)	40	L, R, B	<i>N. clavata</i> var. <i>clavata</i>
<i>Nitella flexilis</i> (L.) Ag. (1824)	22	L, P, C	<i>N. flexilis</i> var. <i>flexilis</i> f. <i>flexilis</i>
<i>Nitella flexilis</i> l. <i>opaca</i>	31	L, R, C, P	-
<i>Nitella gracilis</i> (Sm.) Ag. (1824) ?	1	L	<i>N. gracilis</i> ssp. <i>gracilis</i> var. <i>gracilis</i> f. <i>gracilis</i>
<i>Nitella hyalina</i> (DC.) Ag. (1824)	20	L, P	<i>N. hyalina</i> var. <i>hyalina</i> f. <i>hyalina</i>
<i>Nitella lechleri</i> A. Br. ex H.af R. (1950)	6	L, B	<i>N. gracilis</i> ssp. <i>lechleri</i>
<i>Nitella mucronata</i> (A. Br.) Miq (1840).	2	L	<i>N. furcata</i> ssp. <i>mucronata</i> var. <i>mucronata</i> f. <i>mucronata</i>
<i>Nitella opaca</i> (Bruz.) Ag.	8	L, R, P	<i>N. flexilis</i> var. <i>flexilis</i> f. <i>flexilis</i>
<i>Nitella pygmaea</i> A.Br.? (1882)	2	L, R	<i>N. furcata</i> ssp. <i>mucronata</i> var. <i>mucronata</i> f. <i>wrightii</i>
<i>Nitella</i> sp.	2	L	-
<i>Nitella tenuissima</i> (Desv.) Kütz. (1843)	8	L	<i>N. tenuissima</i> ssp. <i>tenuissima</i> var. <i>tenuissima</i> f. <i>tenuissima</i>
' <i>Nitelopsis bulbilifera</i> ' C. Dont. (1960)	1	L	<i>Nitelopsis bulbilifera</i>
<i>Tolypella glomerata</i> (Desv. in Lois.) Leonh. (1863)	1	P	<i>T. nidifica</i> var. <i>glomerata</i>

Der taxonomische Status von '*Nitellopsis bulbilifera*' C. Dont. (1960) wird kontrovers diskutiert (DAILY 1967, GARCÍA 1990). Der Name wurde hier trotzdem verwendet, um die Auffindbarkeit des Taxons in WOOD & IMAHORI (1965) zu gewährleisten. Während der Expeditionen konnten sämtliche für Chile bisher beschriebene Characeen nachgewiesen werden mit Ausnahme von *Tolypella apiculata* A.Br. (1882). Diese Art ist für Chile aus mehreren Quellen gut belegt (z.B. BRAUN 1883, ALLEN & HERTER 1934, HORN AF RANTZIEN 1950b, PARRA & GONZALES 1977, FALCON & HAUENSTEIN 2000), so dass ihr Vorkommen als gesichert gelten kann. Die Gattung *Tolypella* wird in Europa meist sehr früh im Jahr fertil und ist oft bereits zu Beginn des Sommers nicht mehr anzutreffen; eventuell liegt in dieser Phänologie auch der Grund, warum diese Art bei den im Spätsommer durchgeführten Expeditionen nicht angetroffen wurde.

Abbildung 2 zeigt die geographische Verteilung der Fundorte der einzelnen Gattungen. Während im äußersten Norden vor allem die Seltenheit geeigneter Gewässer als Grund für die großen Lücken angeführt werden kann, ist der Bereich um Santiago während der Kampagnen weitgehend unberücksichtigt geblieben, da hier bereits eine Vielzahl von historischen Belegen vorlag (vgl. FALCON & HAUENSTEIN 2000). Die Lücke im Süden Chiles wird durch den „Campo de Hielo Sur“, einem ausgedehnten Gletschergebiet, verursacht; die Beprobungen erstreckten sich auf beiden Seiten bis in die Gletscherseen hinein.

Abb. 2 Übersichtskarte der Characeenstandorte Chiles.

Dargestellt sind die während der Expeditionen nachgewiesenen Fundorte der Gattungen *Chara*, *Nitella*, *Tolypella* und „*Nitellopsis*“. Bezüglich der Gattung „*Nitellopsis*“ sind unbedingt die Hinweise im Text zum systematischen Status der hier angetroffenen Art '*Nitellopsis bulbilifera*' C. Dont. (1960) zu beachten.

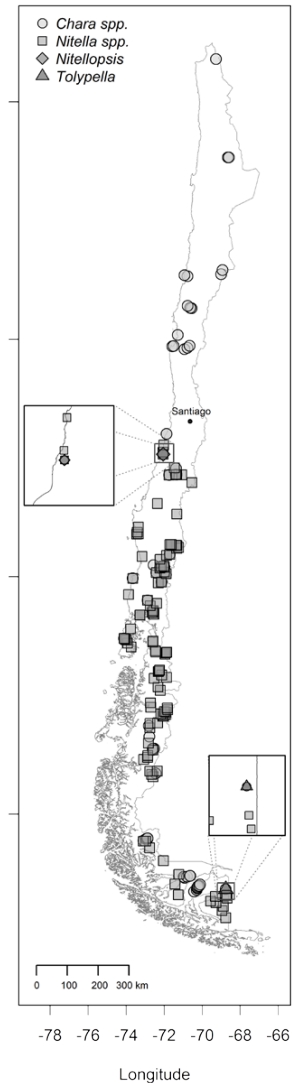


Tabelle 2 zeigt den Beprobungserfolg, geordnet nach Breitengrad, Habitattyp und Höhenlage. Unter Beprobungserfolg wird hier der prozentuale Anteil von Gewässern mit Characeenvorkommen an der Gesamtmenge der jeweils beprobten Gewässer verstanden (zur Erläuterung bitte Abbildung 3 beachten).

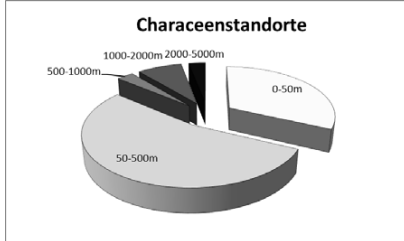
Breitengrad	Anzahl	Characeenfundorte	%
<35°S	47	22	47
35°S to 40°S	57	35	61
40°S to 45°S	56	42	75
45°S to 50°S	43	29	67
>50°S	114	39	34
Habitattyp			
Strandsee	24	8	33
Bach	40	13	33
See	141	101	72
Moorgewässer	5	1	20
Kleingewässer	61	26	43
Fluss	37	18	49
Salzsee	9	0	0
Höhenbereich			
500-5000	47	30	64
50-500	159	96	60
0-50	111	41	37

Tabelle 2 Beprobungserfolg (in %) nach Breitengrad, Habitattyp und Höhenbereich der im Verlauf der Expeditionen beprobten Standorte.

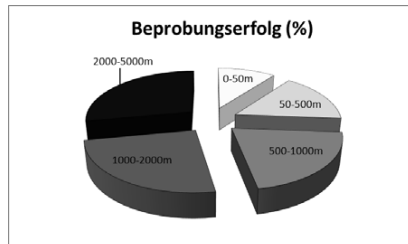
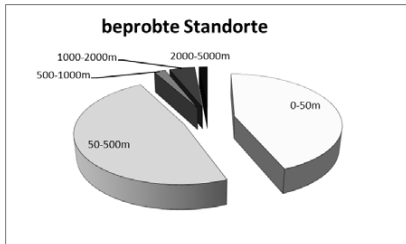
Die hier angegebene Anzahl ist nicht mit der Gesamtzahl der untersuchten Standorte gleichzusetzen da Beprobungen, die am gleichen Gewässer stattfanden, nicht separat aufgeführt werden. Das betrifft vor allem Flüsse und größere Seen, die prinzipiell an mehreren Stellen beprobte wurden, hier jedoch nur einmal berücksichtigt werden.

Abb. 3 „Beprobungserfolg“.

Die Abbildung soll den Begriff „Beprobungserfolg“ verdeutlichen. Werden die Characeen-Standorte nach bestimmten Kriterien getrennt gelistet, ergibt sich ein Bild, das stark von der Anzahl der in den jeweiligen Kategorien vorhandenen Grundgesamtheit an Gewässern abhängig ist. Die obere Abbildung zeigt die Anzahl der Characeenstandorte nach Höhenstufen getrennt; mit Abstand die meisten Standorte befanden sich zwischen 50 und 500 m über Meeresebene.



Wie die linke untere Abbildung zeigt, ist das aber auch der Bereich, in dem die meisten der beprobten Gewässer lagen. Die rechte untere Abbildung zeigt das Ergebnis, wenn man die prozentuale Häufigkeit des Vorkommens von Gewässern mit Characeen-Vorkommen in der jeweiligen Kategorie aus den beiden oberen Abbildungen berechnet (prozentualer Beprobungserfolg). Die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens von Characeen war demnach in Gewässern der Höhenstufe 2000-5000m am größten.



4 Diskussion

Während der hier vorgestellten Expeditionen wurden knapp 500 Beprobungen an ca. 300 Gewässern durchgeführt. Das sich daraus ergebende Muster (Tab. 2) weist zunächst auf einen erhöhten Anteil von Characeengewässern im Mittelteil Chiles hin – ein Befund, der zunächst überraschend ist, da sich hier die Ballungsgebiete mit den auch von Europa bekannten Umweltproblemen befinden. Das Ergebnis sollte nicht überinterpretiert werden; im Nordteil ist vor allem durch Schwefelsäureeinleitungen der Bergbauindustrie ein Großteil der ohnehin nur in geringer Anzahl vorhandenen Gewässer stark verschmutzt. Dieser Einfluss geht bis in die Küstenlagunen, die sich hier ausschließlich im Bereich der Flussmündungen finden, fort. Im südlichen Teil dagegen befand sich ein Großteil der Gewässer mit generell und unabhängig vom Breitengrad geringem Beprobungserfolg wie Moorgewässer, Bäche und Salzseen. Die vorzugsweise besiedelten Habitate entsprechen nahezu dem von Europa bekanntem Muster mit Ausnahme der hohen Anzahl an Fundorten in Flussgebieten – hier haben die Fluss Begradigungen zum weitgehenden Verlust von Habitaten wie Altwässern geführt, die in Chile sehr häufig reiche Characeenbestände aufwiesen. Bezüglich der Höhenstufen zeigt sich ebenfalls ein den europäischen Verhältnissen vergleichbares Bild – mit abnehmender Höhe sind weniger Gewässer in einem Zustand, der ein Characeenwachstum ermöglicht. Die noch ausstehende Analyse der Wasserchemiedaten wird weitergehende Aussagen zu evtl. Zusammenhängen mit anthropogenen Belastungen ermöglichen.

Durch die hier vorgestellten Untersuchungen erhöhte sich die Anzahl der für Chile beschriebenen Characeenarten auf zumindest 31; der Status von 2 Taxa ist dabei noch nicht abschließend geklärt (*Nitella gracilis* und *Nitella pygmaea*). Für 3 Morphotypen (*Chara* sp. 1, *Chara* sp. 2, *Nitella* sp.; vgl. Tabelle 1) konnte noch keine Zuordnung erfolgen. Damit ergibt sich, trotz aller Unsicherheiten bezüglich der endgültigen Artzahl, eine Diversität, die mit der des benachbarten Argentinien (32 Arten, Tell, 1985) vergleichbar ist. Für Südamerika sind 58 Arten bekannt (Van Raam 2009); berücksichtigt man, dass Chile nicht alle Klimazonen Südamerikas umfasst, erscheinen die ca. 30 Arten auch in dieser Hinsicht als realistische Anzahl.

Von den hier erstmals angetroffenen Arten sind 2, *Chara fulgens* und *Nitella asagrayana*, bisher noch nicht in Südamerika nachgewiesen worden. Eine dritte Art, *Nitella gracilis*, wurde ebenfalls bislang noch nicht in Südamerika angetroffen, allerdings steht hier noch der Vergleich mit Typusmaterial aus, so dass der Befund noch nicht endgültig ist.

Das überrascht zumindest bei *Nitella asagrayana*, da es sich hier um die zweithäufigste Characeenart Chiles handelte. Eventuell wurde die Art bislang im benachbarten Argentinien übersehen; zumindest einer der Fundorte (Lago General Carrera/Lago Bertrand - Seengebiet) liegt auf der Grenze zwischen Chile und Argentinien und es erscheint unwahrscheinlich, dass die Art ausschließlich am Westufer vorkommen soll.

Die Ergebnisse könnten auf jeden Fall dahingehend gedeutet werden, dass tatsächlich vornehmlich Kenntnislücken für die eingangs erwähnte Diskrepanz zwischen der Artendiversität Chiles und seiner östlichen Nachbarstaaten verantwortlich gemacht werden müssen. Diese Aussage darf jedoch nicht zur

Ablehnung der Hypothese, die von einer geographischen Isolation des chilenischen Characeenflorengebietes ausgeht, benutzt werden.

Hinweise auf eine derartige Isolation bieten vor allem das vollständige Fehlen von Arten der Willdenowia-Gruppe innerhalb der Gattung *Chara*, die in Südamerika generell, einschließlich Argentiniens, weit verbreitet vorkommt (BRAUN 1883, BUENO et al. 2009). Die Abwesenheit von Arten dieser Gruppe in Chile könnte zunächst mit klimatischen Faktoren erklärt werden, da sie in Südamerika fast vollständig auf feucht-tropische Gebiete beschränkt ist, die in Chile nicht existieren. Andererseits ist die Gruppe in Nordamerika bis in das Gebiet der großen Seen hinein nachgewiesen (WOOD & IMAHORI 1965); die hier vorherrschenden klimatischen Bedingungen sind in Chile durchaus anzutreffen und wurden auch beprobt. Inwiefern hier die Anden als Barriere fungieren oder ob die Isolation durch die äquatorialen Regionen des Amerikanischen Kontinentes erfolgt, die eine Ausbreitung evtl. kälteangepasster Formen von Nord- nach Südamerika verhindern, kann an dieser Stelle nicht abschließend geklärt werden.

Auch die Migularia-Gruppe, für die bislang eine zirkumpolare Verbreitung angenommen wurde (CASANOVA et al. 2007, CASANOVA 2009), konnte für Chile nicht nachgewiesen werden. Hier kann aber kein abschließendes Urteil gefällt werden, da das Zonoökoton VIII/IX, das einen Großteil des vermuteten Verbreitungsgebiet der Migularia-Gruppe darstellt, nicht beprobt wurde. Dieses Zonoökoton ist in Chile nur auf den Festland vorgelagerten Inseln anzutreffen, nur eine Siedlung (Puerto Eden) mit < 1000 Einwohnern befindet sich hier; Straßen fehlen, die reguläre Verbindung beschränkt sich auf eine wöchentlich verkehrende Fährverbindung. Unter diesen Bedingungen wurde bei der Planung das Gebiet nicht berücksichtigt, da der wesentliche Unterschied zum intensiv beprobten Zonoökoton V/VIII in der Abwesenheit von Frostwechsellagen besteht – ein Faktor, dessen Relevanz für Submersvegetation zweifelhaft erschien (vgl. Abbildung 4). Die aus dieser Entscheidung resultierende Kartierungslücke mag in den meisten Fällen bedeutungslos sein, in diesem speziellen Fall jedoch verhindert sie ein abschließendes Urteil.

Folgt man der Annahme, dass die Ostandenländer vergleichsweise gut untersucht sind, kommt man zu dem Schluss, dass die Anden nicht ausschließlich in Ost-West Richtung eine Verbreitungsbarriere darstellen. *Chara fulgens* war bislang in Südamerika unbekannt, wurde jedoch in Chile in Küstensalzstellen angetroffen. Beide Vorkommen befinden sich im Zonoökoton II/IV, was auf eine gewisse Wärmebedürftigkeit hinweist. Weiter südlich sind Strandseen von Arten wie z.B. *Chara braunii* besiedelt, Arten also, die zwar eine gewisse Salztoleranz aufweisen, ihren Verbreitungsschwerpunkt aber klar im Süßwasser haben. Die oben erwähnten Salzstellen sind nun nicht auf Chile beschränkt; *Chara fulgens* fehlt aber in Argentinien genauso wie die dort vorkommenden spezialisierten Salzwasserarten (z.B. *Chara halina*, *Lamprothamnium haesseliae*, *L. succinctum*) in Chile zu fehlen scheinen. Offenbar ist die Distanz zwischen den atlantischen und pazifischen Küstensalzstellen zu groß, um überwunden werden zu können.

Eine weitere Art, die offenbar in Südamerika auf Chile beschränkt ist, ist *Nitella lechleri*. Diese Art wurde ausschließlich in einem schmalen Küstenstreifen zwischen Lebu und der Isla Chiloe angetroffen, besiedelt hier aber nahezu alle untersuchten Gewässer. Dass sie trotzdem nur 6 Mal nachgewiesen werden konnte liegt auch daran, dass mehrere 100 km dieses Küstenstreifens in einem Reservat liegen, das nicht beprobt werden konnte.



Abb. 4 Characeen in Frostwechsel. In den Hochandenlagen sind Frostwechselsituationen alltäglich. Hier ist ein Bestand von *Chara vulgaris* (Bildmitte) abgebildet, der auf 4000m Höhe täglich einfriert. Das Bild entstand im Südsommer (März) gegen 10 Uhr vormittags; das Kleingewässer am Rio Gallico war zu dieser Uhrzeit noch komplett von einer ca. 1cm dicken Eisschicht bedeckt. Teile der Pflanzen waren, ohne sichtbare Schädigung, vom Eis umschlossen, erst gegen Mittag wurde das Gewässer eisfrei.

Abb. 5 (rechts) Campo de Hielo Sur. Zwischen 48°S und 51°S erstreckt sich in Chile ein geschlossenes Gletscherfeld. Auf dem Photo ist der Lago Grey am Südennde des Gletschers abgebildet in dem, wie auch am Nordende (Lago O'Higgins), keine Characeen gefunden wurden.



Abb. 6 (unten) See bei Porvenir. In den entwaldeten Bereichen des Zonobioms VIII bilden sich unter dem Einfluß antarktischer Fallwinde bei entsprechendem Untergrund permanente Salzseen. Die gesättigte Lösung lässt keine höheren Lebensformen zu.



Auf der anderen Seite wurde deutlich, dass zumindest das südliche Gletschergebiet, der Campo de Hielo Sur, keine unüberwindbare Barriere darstellt (Abbildung 5). *Nitella clavata*, die häufigste der von uns gefundenen Characeen-Arten, wurde südlich des Nationalparks Torres del Paine nicht mehr angetroffen. Ihr Vorkommen in diesem Nationalpark, der sich bereits südlich des Gletscherfeldes befindet, belegt aber, dass die Art die Gletscherbarriere überschreiten konnte.

Nitella asagrayana und *Nitella tenuissima* wiesen eine unerwartet strenge klimatische Abhängigkeit auf – beide Arten kamen ausschließlich im Zonoökoton VI, immergrüner Regenwald der gemäßigten Zone, vor. Während hier für selten vorkommende Arten nur eingeschränkt belastbare Aussagen möglich sind, kann der Befund einer strengen klimatischen Präferenz zumindest für *N. asagrayana*, die zweithäufigste der von uns gefundenen Characeenarten Chiles, als hinreichend begründet angesehen werden. *Nitella tenuissima* ist mit 6 Fundorten wesentlich seltener, auffallend war hier vor allem, dass diese Art auf den nördlichen Teil des Zonoökotons beschränkt blieb und nur in einem Fall gemeinsam mit *N. asagrayana* angetroffen wurde. Die Verbreitungsgebiete dieser beiden an das Zonoökoton VI gebundenen Arten überlappen ansonsten nicht. Während nördlich Pt. Montt *N. tenuissima* vorkommt, wird sie südlich Pt. Montts von *N. asagrayana* abgelöst.

Ein weiterer interessanter Befund ergab sich bei der Auswertung der Daten, die in der Region Magallanes erhoben wurden, also dem Gebiet, in dem die Andenbarriere fehlt und dementsprechend ein ungehinderter Austausch zwischen argentinischen und chilenischen Characeen vermutet werden kann. Dieser Bereich wies eine außerordentliche Artendiversität auf; 17 Arten kamen hier auf vergleichsweise beschränktem Gebiet vor. Das kann zunächst als Bestätigung der bereits von MANN et al. (1999) geäußerten Vermutung gewertet werden, dass Characeen im Gegensatz zu vielen anderen Organismengruppen keinen starken Abfall der Diversität mit zunehmender geographischer Breite aufweisen. Berücksichtigt werden muss hier aber auch, dass die Region Magallanes eine extreme geologische und klimatische Variabilität aufweist. Auf einer Strecke von max. 300 km passiert man einen Gradienten von granitischem Gestein bis zu kalkhaltigen Sedimenten als geologischem Untergrund und überstreicht gleichzeitig 4 bioklimatische Regionen. Diese Heterogenität der abiotischen Umweltfaktoren trägt hier mit Sicherheit ebenfalls zur hohen beobachteten Diversität bei; das Realisierungspotential ist durch die zahlreichen hier rastenden Zugvögel wahrscheinlich sehr groß. Als Trittstein für die Verbindung atlantischer und pazifischer Küstensalzstellenarten eignet sich die Region jedoch offenbar nicht. In den hier bebropften Strandseen kamen Characeen nicht vor; die Binnensalzstellen, durchaus reichlich vorhanden, waren unter dem Einfluss der antarktischen Fallwinde derart hypersalin, dass kein höheres Leben beobachtet wurde (Abbildung 6).

Zusammenfassend kann geschlussfolgert werden, dass tatsächlich Kenntnislücken für einen großen Teil der Diskrepanz zwischen der Characeen-Artendiversität der Gebiete östlich und westlich der Anden verantwortlich waren – hier konnte das Projekt Lücken schließen. Darüber hinaus konnte aber auch wahrscheinlich gemacht werden, dass die Anden eine effektive Verbreitungsbarriere darstellen, über die nur in begrenztem Maße ein Austausch erfolgt. Klimatische Präferenzen behindern dabei offenbar den Austausch über die südlich der Höhenzüge der Anden befindliche Trittsteinregion Magallanes.

Danksagung

Die Expeditionen erfolgten mit Förderung des Deutschen Akademischen Austauschdienstes sowie des chilenischen CONICYT (Projekt 01DN12026 CHL 2009-182). Die Autoren danken Joop van Raam, Anders Langangen, Norma Catharina Bueno und Eduardo Cáceres für Hilfe und Diskussion bei der Bestimmung kritischer Arten. Kenneth Karol (NY), Jo Wilbraham (BM) und Willem Prud'homme (L) seien für die Bereitstellung von Typusmaterial, William Perez für die Bestimmung der *Tolypella*-Exemplare und Christian Porsche für die Erstellung der Karten gedankt.

Literatur

- ALLEN, G.O. & HERTER, W.G. (1934): Charales Uruguayensis. - Revista Sudamericana de Botánica, 1: 87-91.
- ARRHENIUS, O. (1921): Species and Area. - Journal of Ecology, 9: 95-99.
- BICUDO, C.E.M. & MARTAU, L. (1974): Catálogo dos algas de águas continentais do Estado de Rio Grande do Sul, Brasil: II - Charophyceae, Chlorophyceae, Chrysophyceae, Cyanophyceae, Rodophyceae e Xantophyceae. - Iheringia, sér. Bot. 19: 31-48.
- BLINDOW, I. (1992): Decline of charophytes during eutrophication: comparison with angiosperms. - Freshwater Biology 28: 9-14.
- BLINDOW, I., DIETRICH, J., MÖLLMANN, N. & SCHUBERT, H. (2003): Growth, photosynthesis and fertility of *Chara aspera* under different light and salinity conditions. - Aquatic Botany 76: 213-234.
- BLINDOW, I., HARGEBY, A. & HILT, S. (2014): Facilitation of clear-water conditions in shallow lakes by macrophytes: differences between charophyte and angiosperm dominance. - Hydrobiologia 737: 99-110.
- BLÜMEL, C. (2004): Taxonomy and Nomenclature. In: Schubert, H. and Blindow, I. (eds.) Charophytes of the Baltic Sea. - Gantner-Verlag, Ruggell: 261-284.
- BRAUN, A. (1883): Fragmente einer Monographie der Characeen. Nach den hinterlassenen Manuscripten A. Braun's herausgegeben von Hrn. Dr. Otto Nordstedt. - Physikalische Abhandlungen der Königlich Akademie der Wissenschaften zu Berlin aus dem Jahre 1882: 1-211.
- BRAUN, M., FOISSNER, I., LÜHRING, H., SCHUBERT, H. & THIEL, G. (2007): Characean green algae: still a valid model system to examine fundamental principles in plants. - Progress in Botany 68: 193-220.
- BUCHLER, R.B. (1964): Sobre Algunas Caraceas Chilenas. - Tesis de Chimico Pharmaceutico aprobada con fecha 12 de Diciembre de 1964. University of Santiago, Chile.
- BUENO, N.C., BICUDO, C.E.M., BILOLO, S. & MEURER, T. (2009): Levantamento taxonomico das Characeae (Chlorophyta) de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, Brasil: Chara. - Revista Brasileira de Botanica 32: 735-750.
- CÁCERES, E.J. (1978): Contribución al conocimiento de los cárofitos del centro de Argentina. - Boletín de la Academia Nacional de Ciencias 52: 315-372.
- CACERES, E.J. (1979): Novedades carológicas II. Sobre el genero Chara (sect. Gymnobasalia) en Argentina. - Kurtziana 12/13: 63-74.

- CASANOVA, M.T. (2009): An overview of *Nitella* in Australia (Characeae, Charophyta). - Australian Systematic Botany 22: 193-218.
- CASANOVA, M.T., DE WINTON, M.D., KAROL, K.G. & CLAYTON, J.S. (2007): *Nitella hookeri* A. Braun (Characeae, Charophyceae) in New Zealand and Australia: implications for endemism, speciation and biogeography. - Charophytes 1: 2-18.
- DAILY, F.K. (1967): *Lamprothamnium* in America. - Journal of Phycology 3: 201-207.
- EDDING, M.E. (1977): La vegetación ribereña del Lago Cayutué, Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, Llanquihue. - Medio Ambiente 2: 149-153.
- FALCON, L. & HAUENSTEIN, E. (2000) : Catastro de las Especies de Characeae (Charophyta) presentes en Chile. - Noticiario Mensual de Museo Nacional de Historia Natural 342: 20-26.
- FESTERLING, E. (1973): Ökologische und produktionsbiologische Untersuchungen am Phytobenthos der Darsser Boddengewässer. - Dissertation Universität Rostock.
- GARCÍA, A. (1990): Contribucion al conocimiento de la Characeae del Lago Pellegrini, provincia de Rio Negro, Argentina. - Candollea 45: 643-651.
- GARCÍA, A. (1993): Quaternary and recent *Lamprothamnium* Groves (Charophyta) from Argentina. - Hydrobiologia 267: 143-154.
- GARCÍA, A. & SOULIE-MÄRSCHKE, I. (2014): Gyrogonites and oospores, complementary viewpoints to improve the study of the charophytes (Charales). - Aquatic Botany: DOI: 10.1016/j.aquabot.2014.06.003.
- GUERLESQUIN, M. (1981) : Contribution a la connaissance des Characées d'Amerique du Sud (Bolivie, Equateur, Guyane de Française). - Revue d'Hydrobiologie Tropicale 14: 381-404.
- HORN AF RANTZIEN, H. (1950a) : Charophyta reported from Latin America. - Arkiv för Botanik 1: 355-411.
- HORN AF RANTZIEN, H. (1950b): Studies in the series Pluricellulatae of *Nitella*, with special reference to the American species. - Meddelanden från Göteborgs Botaniska Trädgård. Acta Horti Gothoburgensis 18: 199-212.
- JEFFREY, C. (1967): The origin and differentiation of the Archegoniate Land Plants: a second contribution. - Kew Bulletin 21: 335-349.
- KAROL, K.G., MCCOURT, R.M., CIMINO, M.T. & DELWICHE, C.F. (2001): The closest living relatives of land plants. - Science 294: 2351-2353.
- KRAUSE, W. (1981): Characeen als Bioindikatoren für den Gewässerzustand. - Limnologica 13: 399-418.
- KRAUSE, W. (1997): Charales (Charophyceae). In: Ettl, H., Gärtner, G., Heynig, H., Mollenhauer, D. (eds). Süßwasserflora von Mitteleuropa Band 18. - Gustav Fischer Verlag, Jena, 202 pp..
- KÜSTER, A., SCHAIBLE, R. & SCHUBERT, H. (2000): Light acclimation of the charophyte *Lamprothamnium papulosum*. - Aquat. Bot. 68: 205-216.
- KÜSTER, A., SCHAIBLE, R. & SCHUBERT, H. (2004): Light acclimation of photosynthesis in three charophyte species. - Aquat Bot 79:111-124.
- LINDNER, A. (1972): Soziologisch-ökologische Untersuchungen an der submersen Vegetation in der Boddenkette südlich des Darß und des Zingst. - Dissertation Universität Rostock.

- MANN, H., PROCTOR, V.W. & TAYLOR, A.S. (1999): Towards a biogeography of North American charophytes. - *Australian Journal of Botany*: 47: 445-458.
- MARQUARDT, R. & SCHUBERT, H. (2009): Photosynthetic characterisation of *Chara vulgaris* in bioremediation ponds. - *Charophytes* 2: 1-8.
- MARTIN-CLOSAS, C. (2003): The fossil record and evolution of freshwater plants: a review. - *Geologica Acta* 1: 315-338.
- MATTOX, K.R. & STEWART, K.D. (1984): Classification of the green algae: a concept based on comparative cytology. In: Irvine, D.E.G., John, D.M. (eds.): *Systematics of the green algae*. - Academic Press, London, pp.29-72.
- MCCOURT, R.M. (1995): Green algal phylogeny. - *Trends in Ecology and Evolution* 10: 159-163.
- PARRA, O., GONZÁLEZ, M., 1977. Catálogo de las algas dulceacuícolas de Chile. Pyrrhophyta, Chrysophyta – Chrysophyceae, Chrysophyta – Xanthophyceae, Rhodophyta, Euglenophyta y Chlorophyta. - *Gayana* 33: 1-102.
- PEREIRA, I., REYES, G. & KRAMM, V. (2000): Cyanophyceae, Euglenophyceae, Chlorophyceae, Zygnematophyceae y Charophyceae en arrozales de Chile. - *Gayana* 57: 29-53.
- SARMA, Y.S.R.K. & KHAN, M. (1967): Dioecism and monoecism as taxonomic criteria in Charophyta. - *Current Science* 36: 243.
- SAWA, T. (1965): Cytotaxonomy of the Characeae: Karyotype analysis of *Nitella opaca* and *Nitella flexilis*. - *American Journal of Botany* 52: 962-970.
- SCHUBERT, H. & BLINDOW, I., (eds., 2004): *Charophytes of the Baltic Sea*. - Gantner, Ruggell, 326pp..
- SCHUBERT, H., MARQUARDT, R., SCHORIES, D., BLINDOW, I. (2014): Biogeography of Chilean charophytes. - *Aquatic Botany*. DOI: 10.1016/j.aquabot.2014.06.005.
- STEINHARDT, T., KAREZ, R., SELIG, U. & SCHUBERT, H. (2009): The German procedure for the assessment of ecological status in relation to the biological quality element "Macroalgae & Angiosperms" pursuant to the European Water Framework Directive (WFD) for inner coastal waters of the Baltic Sea. - *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 22: 7-42.
- TELL, G. (1985): *Catálogo de las Algas de Agua Dulce de la Republica Argentina*. - *Bibliotheca Phycologica* 70: 191-194.
- VAN RAAM, J. (2009): A matrix key for the determination of Characeae. - *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 22: 53-55.
- WALTER, H. (1968): *Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung*. Band 2: die gemäßigten und arktischen Zonen. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1001 pp.
- WALTER, H. & BRECKLE, S.-W. (1991): *Ökologie der Erde*, Band 4: Gemäßigte Arktische Zonen außerhalb Euro-Nordasiens. - Fischer-Verlag, Stuttgart, p.9.
- WOOD, R.D. (1962): New combinations and taxa in the revision of Characeae. - *Taxon* 11: 7-25.
- WOOD, R.D. & IMAHORI, K. (1965): A revision of the Characeae. First part. Monograph of the Characeae. - J Cramer Verlag, Weinheim, 903 pp..
- YOUSEF, M. A. M. & SCHUBERT, H. (2001): Assessment of the occurrence of Charophytes in shallow coastal waters of Mecklenburg Vorpommern, Germany. - *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 72: 9-16.