

Elektronenmikroskopische Untersuchungen bei *Cyclotella operculata* (Agardh) Brébisson (Centrales, Bacillariophyceae) mit von Hustedt empfohlenem Material

TSANG-PI CHANG & HELLA CHANG-SCHNEIDER

Zusammenfassung: Mit Hilfe der Raster-Elektronenmikroskopie (REM) wurde die Schalenstruktur von *Cyclotella operculata*, vor allem an Hustedts Fossilmaterial untersucht. In den Proben zeigte die Kieselalge bei der Aussenansicht der Schalen ein glattes oder unebenes Zentralfeld. Auf der Innenseite der Schalen jedoch erschien eine, selten zwei, Subzentralfuloportula mit zwei Satellitenporen auf dem flachen Zentralfeld, sowie eine Rimoportula mit zwei flachen Lippen am Ende einer Costa. Wenn eine Costa eine Marginalfuloportula (F) trug, bildete diese Costa, die schmäler und kleiner war als die anderen, mit daneben stehenden Alveolae ein Kämmerchen oder „Höcker“. Diese Höcker-Struktur erschien nicht bei allen Schalen, zumal dabei die F-tragenden Costae nicht schmäler sondern gleich stark ausgeprägt waren. Es ist deshalb bei der Bestimmung der Alge anhand der Höcker-Erscheinungen Vorsicht geboten. Im allgemeinen wandeln sich die Schachtelformen mit rugosen Schalen zu den oliven- oder ballförmigen Initialzellen mit blanken Schalen um. Solche Formen konnte man auch im Agardh-Originalmaterial von "*Frustulia operculata*" (CHANG 1999, 2000) und in anderen Proben finden. Daher sollte man zur Identifizierung dieser Kieselalge alle Formen sorgfältig einbeziehen.

Summary: The valve structure of *Cyclotella operculata* was studied by means of scanning electronic microscope (SEM), particularly with Hustedt's fossil material. In the samples, the diatom has shown the valves with a smooth valve face or a roughly structured one outside. The inside face was smooth but with one (rarely two) subcentrally located fuloportula with two satellite pores and one rimoportula with two labiate structures located on the base of one costa. The costae with marginal fuloportulae were smaller than the ones without. With neighboring alveolae have the formers formed a chamber or "Höcker" as Hustedt characterized for the species. This criterion should be applied with a great care particularly to some valves still with same sized costae. In general, the diatom has changed the case-like form with rugose valves into olive or ball-like initial cells with smooth valves. These forms have also been found in Agardh's original material of "*Frustulia operculata*" (cf. CHANG 1999, 2000) and other samples. Therefore, all forms should be considered for a precise identification of this diatom species.

Einleitung

Seit langem ist bekannt, dass die korrekte Artbestimmung von *Cyclotella operculata* schwierig ist, da in der Literatur bereits viele unterschiedliche Formen (s. Abb. 1-8) beschrieben wurden und in Fachkreisen darüber viele kontroverse Meinungen (s. CHANG 1999, 2000; HÅKANSSON

Anschrift der Autoren: Tsang-Pi Chang und Hella Chang-Schneider, Biobasis, Seydlitzstr.63, D-80993 München, E-mail: chang360@web.de

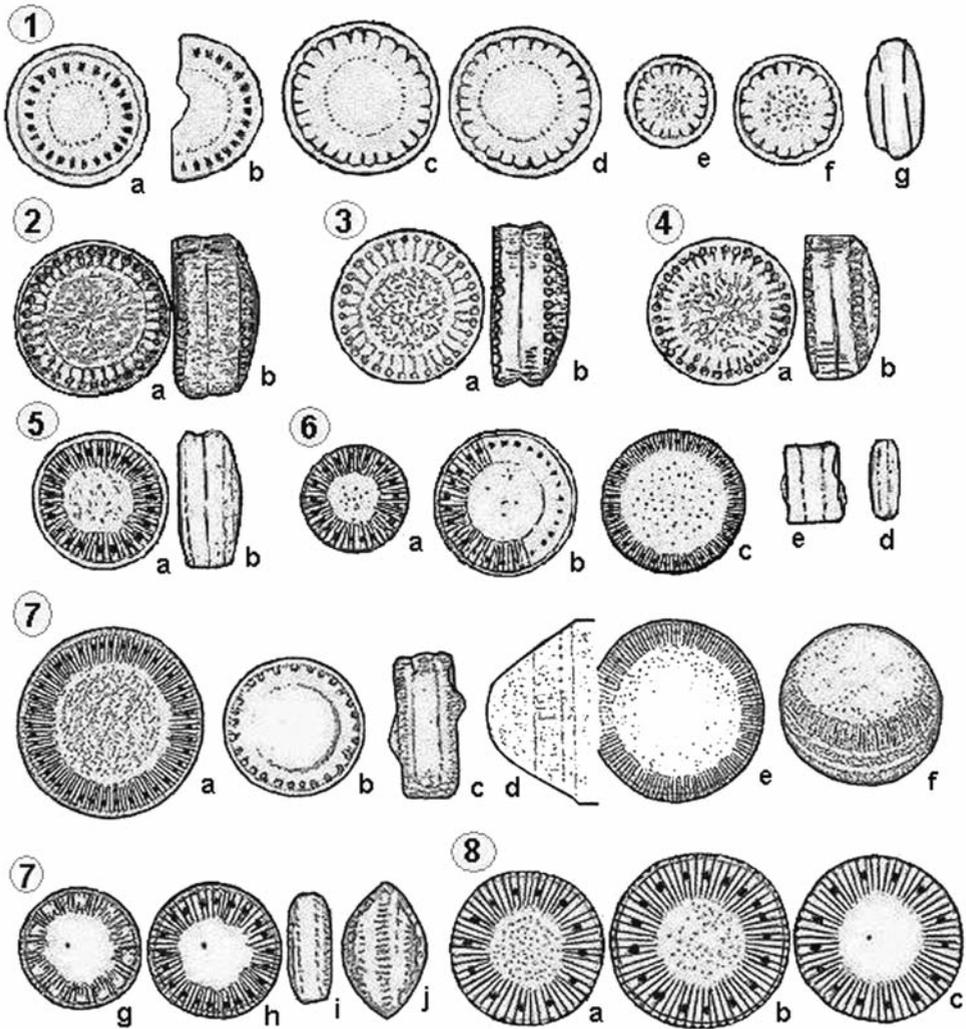


Abb. 1-8: *Cyclotella operculata* und ähnliche Algen in der Literatur. (1 nach KÜTZING 1844; 2 nach SMITH 1853; 3 nach RABENHORST 1864; 4 nach HUSTEDT 1909; 5 nach BRUN 1880; 6 nach GRUNOW 1882; 7 nach FRICKE 1900 und 7g-j als *C. comta* var. *unipunctata* Fricke; 8 nach HUSTEDT 1930).

1993, 2002; ROSS & HÅKANSSON 2000) existieren. Aufgrund seiner Erfahrungen hatte HUSTEDT (1909, 1930) bei dieser Kieselalge die Erscheinung von „Höckern“ (schwarze Pünktchen in Abb. 8) zwischen den marginalen Streifen als ein besonderes Artmerkmal angesehen, sodass andere Arten ohne dieses Merkmal leicht unterschieden werden konnten (s. HUSTEDT 1930). Bei den LM-Beobachtungen erschienen um die Streifenzone herum, wie Perlen aneinander gereiht, schwarze oder weiße Pünktchen. Hustedt beschrieb diese „Perlenreihe“ nur für *C. operculata*. Für *C. comta* waren von ihm „Schattenlinien“ oder zwischen den Marginalstreifen etwas dickere Streifen beschrieben worden. Weder Perlenreihen noch Schattenlinien sind bei

C. kuetzingiana zu sehen, da alle Streifen gleich dick und alle Alveolen gleich gross sind (vgl. CHANG 2006, 2007). Hustedt erkannte diese Unterschiede schon recht früh (vgl. Abb. 1-7) und fand reichlich Algen mit der Höcker-Erscheinung im Fossilmaterial vom Mt. Amiata in Italien. Er empfahl jedem, bei Studien von *C. operculata* und deren Varietäten (Abb. 8a-c), dieses Material heranzuziehen und genauer zu untersuchen (s. HUSTEDT 1930, S. 353). Aufgrund seiner Empfehlungen wurden Proben aus dem Mt.-Amiata-Material für die vorliegende Arbeit mit dem LM und REM sorgfältig untersucht.

Material und Methodik

Die hier untersuchten Objektträger mit Kützing-Tennstädt-Material (BM-17986), Brébisson-Falaise-Material (BM-17985) sowie Smith-Sussex-Material (BM-23185) waren vom Natural History Museum (BM) in London ausgeliehen und lichtmikroskopisch untersucht worden (LM, Zeiss-Axiovert-35). Die Objektträger, präpariert von Håkansson mit Agardh-Carlsbad-Material (Zu1-37, 38 und 39), kamen vom Bremerhavener Institut für Polarforschung. Gleichzeitig entlieh dieses Institut auch aus der Hustedt-Sammlung Fossilmaterial aus Hustedts Mt.-Amiata-Material. Diese Proben wurden nach einer Säurebehandlung teilweise auf Objektträgern präpariert, teilweise für die REM-Untersuchung (Hitachi-650) auf Metall-Objektträger überführt und dann nach einer Gold-Beschichtung sorgfältig untersucht. Ebenso wurden aus der Hustedt-Sammlung einige Schalen von *Cyclotella operculata* (in Hustedts Java-Material von *C. nana* Hustedt) gefunden. Daher wurden sie ebenfalls bei dieser Arbeit berücksichtigt. Als weiteres Vergleichsmaterial wurden Kieselalgen aus Wasserproben vom Obinger See (12°22'E, 48°02'N; Oberfläche: 0,31 km², max. Tiefe: 14 m) in Bayern (gesammelt Pfingsten 1997, Chang) hinzugezogen.

Ergebnisse und Diskussion

Einige Schalen von zentrischen Diatomeen wurden auf den von Håkansson präparierten Objektträgern mit Agardh-Carlsbad-Material gefunden (Abb. 9-12). Anhand des Auftretens von 1–2 Subzentralpünktchen (S) im Lichtmikroskop (LM), sowie wegen der strahlenartigen Streifen bis zum Schalenzentrum hin, konnte man die Diatomeen als *Stephanodiscus*-Arten bezeichnen (Abb. 9-11, jedoch als *S. parvus*, ROSS & HÅKANSSON 2000, S. 267) oder, nur vom Schalenrand ausgehend, als *Cyclotella*-Kieselalgen (Abb. 12) bestimmen. Eine genauere Identifizierung mit dem LM war nicht möglich. Die Höcker-Erscheinung, wie die von Hustedt abgebildete Form (Abb. 8c), war im Agardh-Material nicht zu finden (s. CHANG 1999, 2000).

Im Kützing-Tennstädt-Material konnte man die punktierte Form mit Schattenlinien als *Cyclotella comta* bestimmen (Abb. 13). Daneben erschien eine Form mit feinen Streifen um ein nicht-punktiertes und gewelltes Zentralfeld der Schalen herum, die als *C. kuetzingiana* identifizierbar war (Abb. 14). Beide Algen wurden in den Proben aus Tennstädt (Bad Tennstedt in Thüringen) wieder gefunden (s. CHANG 2006, 2007). Hiermit bestätigte sich die frühere Vermutung von WALKER-ARNOTT (1860), dass Kützing *C. kuetzingiana* als *C. operculata* bestimmte. Infolgedessen betrachtete SMITH (1853) die punktierte Form in Kützings Publikation (Abb. 1e-f) als „echte“ *C. operculata* und stellte seine Probe dementsprechend dar (s. Abb. 2). Tatsächlich wurde diese Form im Lauf der Zeit von vielen Autoren akzeptiert (vgl. Abb. 3-5). Auffälligerweise war diese Alge jedoch identisch mit *C. comta* (Abb. 15a+b). Vermutlich erkannten GRUNOW (1882) und FRICKE (1900) schon diese „Irreführung“ und stellten

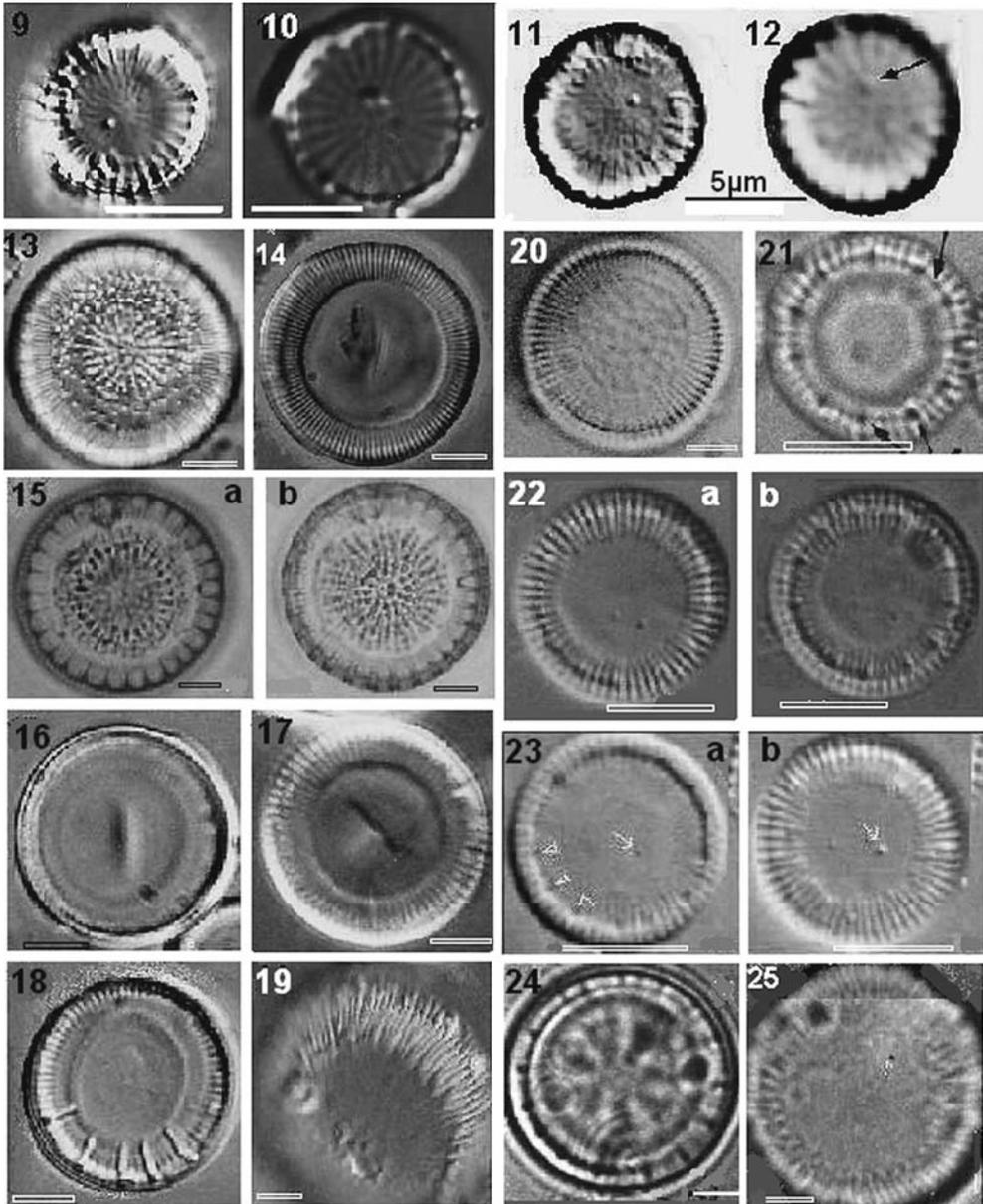


Abb. 9-25: LM-Fotografien von "*Cyclotella operculata*" in den erwähnten Sammlungen. Maßstab: 5 µm. 9-12 Agardh-Material, Pfeil in 12 zeigt auf ein Subzentralpünktchen (S); 13-14 Kützing-Material; 15a+b Smith-Material in zwei Fokus-Ebenen; 16-19 Brébisson-Material, Initialzelle in 19; 20-25 Hustedt-Material, Pfeile in 21 zeigen auf die Perlenreihe (Pr); 22a+b und 23a+b in 2 Fokus-Ebenen; weisse Pfeile = S und Pfeilkopf = Pr in 23a+b.

die Formen mit einigen Punkten auf dem Zentralfeld als „richtige“ *C. operculata* (Abb. 6-7) dar. Anhand der Abbildung von gewellten Schalen (Abb. 6d, 7c) konnte man bereits feststellen, dass beide Autoren *C. kuetzingiana* (gewellte Schalen) mit *C. operculata* (flache Schalen, cf. Abb. 1g, 6d, 7i, 9-12) verwechselt hatten. Im Brébisson-Falaise-Material (Abb. 16-19) wurde tatsächlich nur *C. kuetzingiana* gefunden (gewellte Schale in Abb. 16-17, vgl. Abb. 14; flache Schale jedoch ohne S in Abb. 18; Initialzelle in Abb. 19). Infolgedessen hielt man schon früh *C. operculata* für synonym mit *C. kuetzingiana*. Vielleicht erkannte HUSTEDT (1930) bereits solche „Konfusion“ von *C. operculata* mit *C. kuetzingiana* (vgl. HÅKANSSON 1991) oder mit *C. comta* (vgl. Smith 1853, fig. 48; hier Abb. 2) und stellte deshalb die Probe vom Monte Amiata als „echte“ *C. operculata* dar (Abb. 8a-c).

Eine Form mit „Höcker“ (weisse Pünktchen in Abb. 7g und schwarze in Abb. 7h) wurde wegen der Subzentralpünktchen (S)-Erscheinung auf blanken Schalen von FRICKE (1900) als *Cyclotella comta* var. *unipunctata* benannt und später von HUSTEDT (1930) als eine Varietät (Abb. 8c) von *C. operculata* (mit punktierten Schalen in Abb. 8a-b) angesehen. In der Tat zeigten die blanken Schalen (Abb. 21-23) sowie die punktierten (Abb. 21) im Hustedt-Fossilmaterial bei unterschiedlichen Fokussierungen, gleiche Erscheinungsbilder. Die Schalenstruktur änderte sich, vor allem bei der Bildung von Initialzellen (Abb. 24-25). Die Form der Initialzellen war der von „*C. kuetzingiana*“ (Abb. 19) oder der von „*C. operculata*“ in der Literatur (Abb. 6c, 7d) ähnlich (s. nachfolgende Erklärung).

Die Schachtelformen (Abb. 30-31) waren von zwei punktierten Schalen (Abb. 26-29) aufgebaut und mit einem Gürtelband (G) verschlossen. Die Streifenzone wurde flach und schmal (Abb. 28-29), wenn sich das kleine Zentralfeld (Abb. 26-27) im Laufe der Wachstums-Zeit vergrößert hatte (Abb. 26-29). Auch die Oberfläche der Schalen hatte sich etwas verändert, z. B. breiteten sich die Dellen linienförmig aus (Pfeile in Abb. 29-31). Oftmals erschienen kleine Papillae auf dem Schalenrand zum Gürtelband (Abb. 30-31) hin. Deutlich waren noch Marginalfultoportulae (F) und Subzentralfultoportula (S), sowie Rimoportula (R) zu erkennen. Bei manchen Zellen waren solche Öffnungen schwierig oder gar nicht erkennbar (Abb. 30-31, 36-37).

Zur Bildung von oliven- oder ballförmigen Initialzellen (Abb. 36-37) konnten sich die Schachtelformen (Abb. 30-31) allmählich vergrößern, sodass die Oberfläche der Schalen durch die entstehende Spannung noch flacher und glänzender aussah (Abb. 32-35). Danach erkannte man alle Öffnungen (S, R, F und G) sehr deutlich. Interessanterweise war die Form der Initialzellen (Abb. 36-37), ähnlich wie die von FRICKE (1900) für *Cyclotella operculata* (Abb. 7f) oder für „*C. comta* var. *unipunctata*“ (Abb. 7j) beschriebene, gut zu erkennen. HUSTEDT (1930) veröffentlichte keine Abbildung von solchen Zellen, die jedoch in den jetzigen Untersuchungen (Abb. 24-25, 36-37) und auch im Agardh-Material (s. CHANG 1999, figs. 11-13, 20) gefunden wurden.

Im Hustedt-Fossilmaterial trat *Cyclotella operculata* mit einer einheitlichen Innenstruktur auf (Abb. 38-43). Eine Fultoportula (S, selten zwei, Abb. 34, 40) mit zwei Satellitenporen lag subzentrisch auf dem breiten und flachen Zentralfeld der Schalen. Am Rand lag eine Rimoportula (R) mit zwei flachen Lippen, jedoch nahe zu einer Costa. Die Costae waren kurz und unterschiedlich dick. Die eine Marginalfultoportula tragenden Costae waren dünner, wirkten zurückgebildet und formten mit benachbarten Alveolae ein kleines Kämmerchen (Abb. 40, vgl. Höcker in Abb. 7g, 22; auch HÅKANSSON & CARTER 1990). Solche Kämmerchen erschienen bei jüngeren Zellen jedoch nicht, da die Fultoportula tragenden Costae gleich dick und

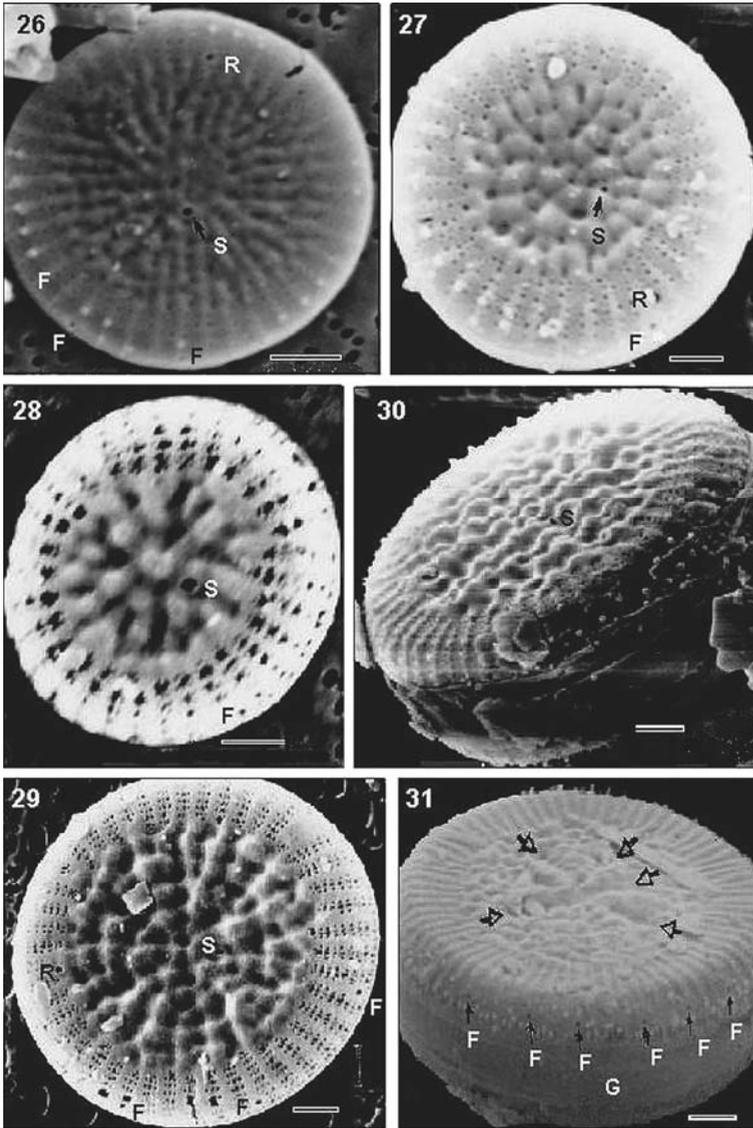


Abb. 26-31:
 Unebene Schalen von *Cyclotella operculata* aus dem Hustedt-Material. Maßstab: 1 µm. (F marginale Fultoportulae; G Gürtelband; P Warzenstruktur; R Rimoportula; S Zentralfultoportula; weisse Pfeile Grabenartige Struktur).

stark waren, ebenso wie die Costae ohne Fultoportulae (Abb. 38-39). Zwischen zwei Costae waren Alveolae mit „querliegenden Stangen“ zu sehen (Abb. 38-39). Die Marginalfultoportulae (F) lagen auf einer Costa mit einem bestimmten Abstand: Zwischen 3-5 Costae bei älteren Zellen (Abb. 40-43) und bis 7 bei jüngeren (Abb. 38-39). Diese Struktur wurde von CHANG (1999, figs. 19, 21) im Agardh-Material ebenfalls gefunden. Da die meisten Schalen keine Kämmerchen zeigten (s. hier Abb. 38-39, 41-43, 48-49; CHANG 1999, figs. 17-18, 22), ist diese Erscheinung nicht als ein entscheidendes Kriterium zur Artbestimmung heranzuziehen. In einer Probe aus Schweden wurde die Form mit Kämmerchen jedoch bereits von HÅKANSSON und CARTER (1990) als neue Art, „*C. cyclopuncta* Håkansson & Carter“ beschrieben (vgl. HÅ-

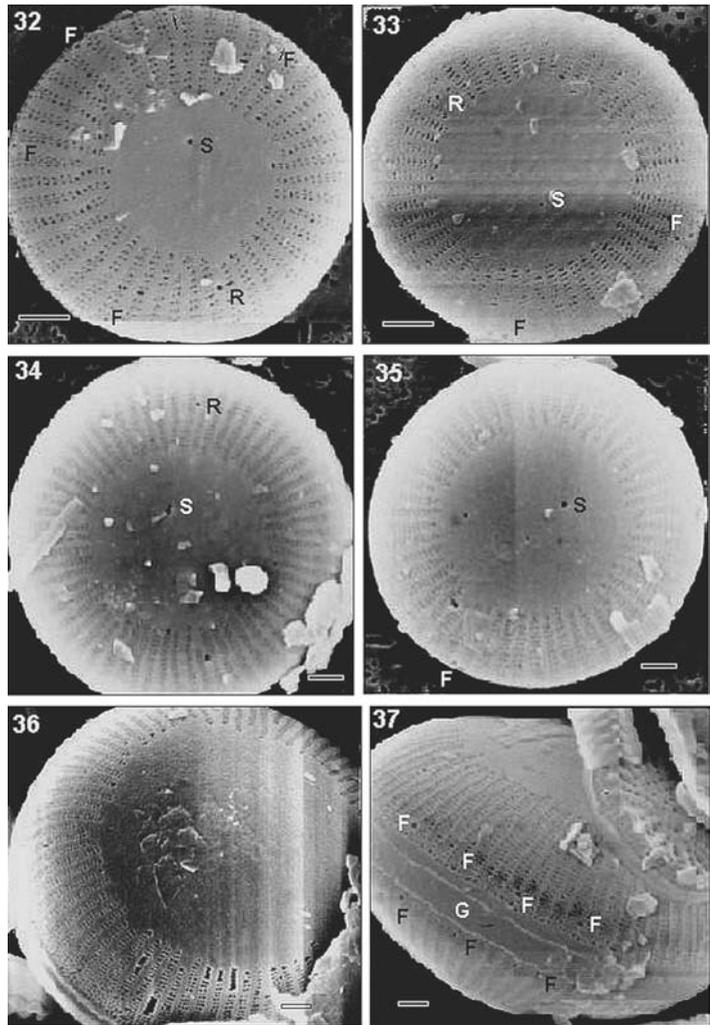


Abb. 32-37:
Ebene Schalen von *Cyclotella operculata* aus dem Hustedt-Material.
Maßstab: 1 µm.

KANSSON 2002). In einer pleistozänen Ablagerung in Japan wurde eine ähnliche Form von TANAKA (2007) gefunden und ebenfalls als *C. cyclopuncta* benannt. Solche Umstellung kann man anhand der Ähnlichkeiten zu *C. operculata* (vgl. hier u. CHANG 1999) in Frage stellen.

Ähnlichkeiten mit den Schalenstrukturen der Zellen, die in den Wasserproben aus dem Obinger See gefunden wurden (Abb. 44-51) ließen sich ebenfalls feststellen: Es zeigten sich in den Proben nur die unebenen Schalen (Abb. 44-47, 50), jeweils mit Höcker (Abb. 51) oder auch ohne (Abb. 48-49). Beide Formen hatten eine gleiche Schalenstruktur, vor allem auf der Innenansicht (Abb. 48-49, 51). Zwischen beiden Formen vermittelnd war ebenfalls eine Alge wie *C. ocellata* mit einigen Dellen vorhanden (Abb. 52-53). Weiterhin wurde eine ähnliche Form von *C. operculata* im Hustedt-Java-Material gefunden (Abb. 54), ebenfalls mit Kämmerchen-Struktur (Abb. 55). Das kann als Beweis angesehen werden, dass diese Kieselalge seit langem und bis heute noch nicht nur in Europa, sondern auch in Asien vorkommt.

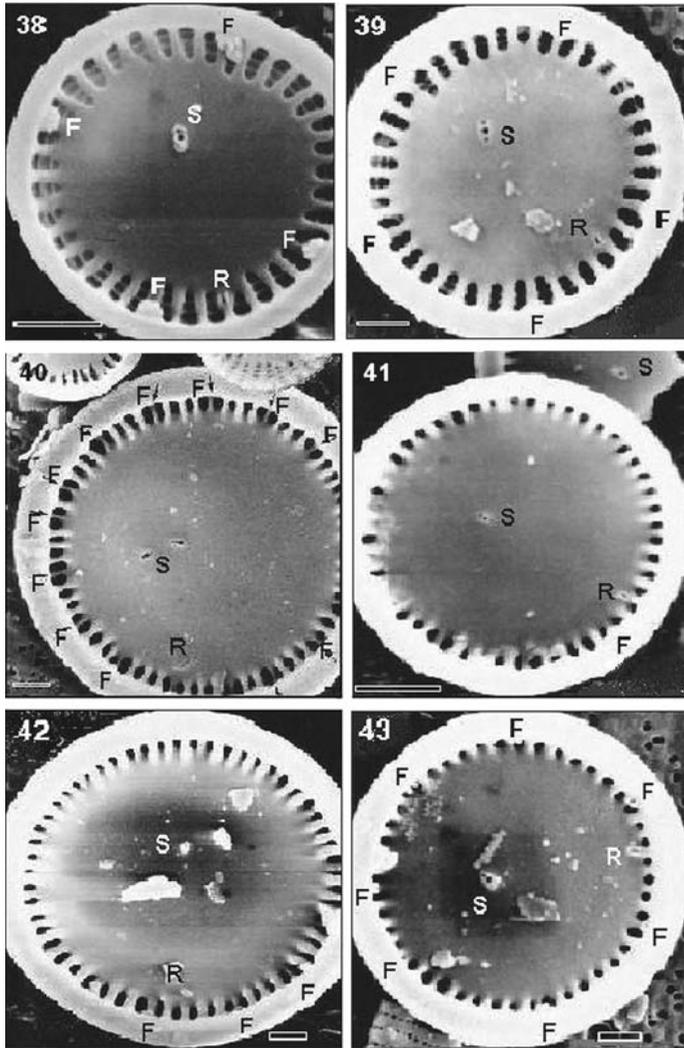


Abb. 38-43:
Schalen-Innenansicht von *Cyclotella operculata* aus dem Hustedt-Material.
Maßstab: 1 µm.

Taxonomische Überlegungen

Zum ersten Mal hatte AGARDH (1827, 1830) alle rundförmigen Kieselalgen in seiner „Carlsbad Collection“ als *Frustulia operculata* oder *Cymbella operculata* beschrieben. In der Tat waren einige Arten vorhanden, die nach jetzigen Kenntnissen als *Cyclotella*, *Stephanodiscus* und *Cyclostephanos* identifiziert werden konnten (s. CHANG 1999). Die Schachtel-förmigen Schalen mit blanker oder rauer Oberfläche konnten von CHANG (1999) als *Cyclotella operculata* bestimmt werden. Die Artbestimmung wurde in dieser Arbeit anhand der Hustedt-Definition bzgl. seiner Mt.-Amiata-Proben wieder bestätigt. Die abweichenden Formen mit einer Dellen-Strukturierung auf der Schalenaussenseite im Agardh-Material (s. CHANG 1999, figs. 15-16) sowie im Obinger See (Abb. 52-53) konnten von vielen Autoren (s. HÅKANSSON 1990, 1993; HEGEWALD & HINDAKOVA 1997, KISS u. Mitarbeiter 1999, GENKAL & POPOVSKAYA 2008)

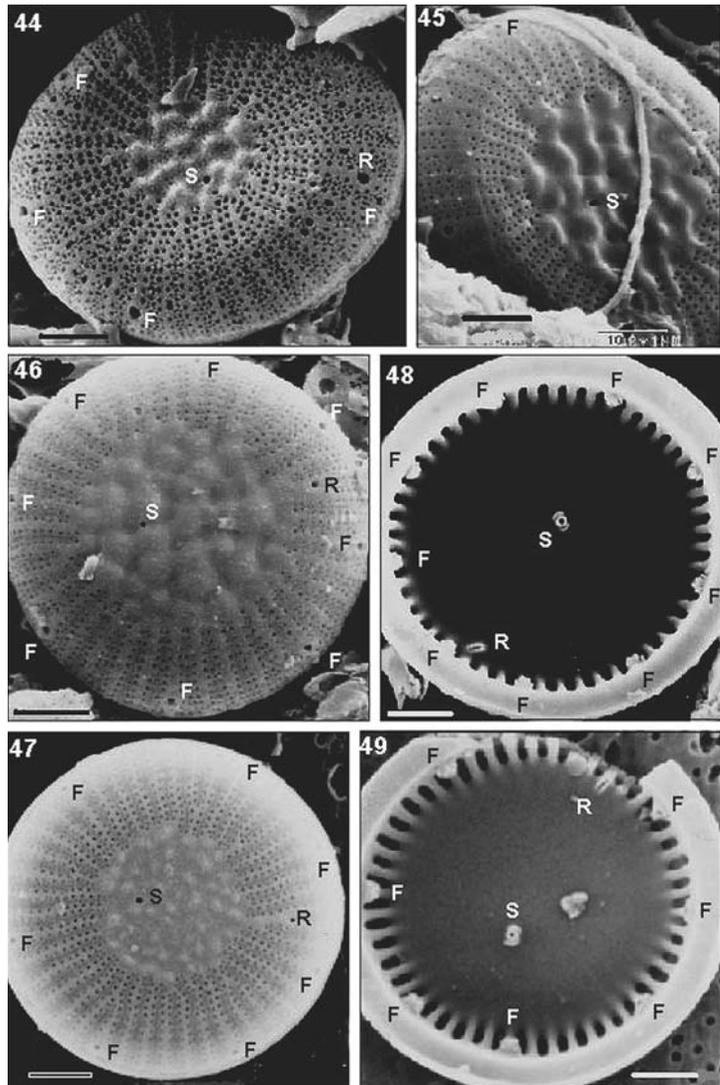


Abb. 44-49:
Cyclotella operculata aus
 dem Obinger See.
 Maßstab: 1 µm.

als *C. ocellata* (vgl. Fricke 1900, Tafel-266, 1906) bestimmt werden. Jedoch könnten sie wegen fast identischer Schalenstruktur auf der Schaleninnenseite als Varietät von *C. operculata* (Abb. 53 vgl. Abb. 38-43, 48-49, 51, 55; s. Chang 1999, figs. 15-22) eingestuft werden.

Viele ähnliche Formen wurden in der Literatur als neue Arten beschrieben, z. B. *Cyclotella costei* und *C. wuethrichiana* (DRUART & STRAUB 1988), *C. gracilis* (NIKITEVA & LIKHOSHWAY 1994) sowie *C. delicatula* Hustedt (SCHEFFLER u. Mitarbeiter 2003, KISS u. Mitarbeiter 2007). Die Formen von *C. pseudocomensis* (SCHEFFLER 1994) weisen ebenfalls Ähnlichkeiten mit *C. operculata* auf. Anscheinend ist eine REM-Nachprüfung bei allen Algenproben notwendig, um auch hier Klarheit zu schaffen. Es ist ebenfalls notwendig, die Änderungen der Schalenstrukturen im Entwicklungsverlauf der Algen zu untersuchen.

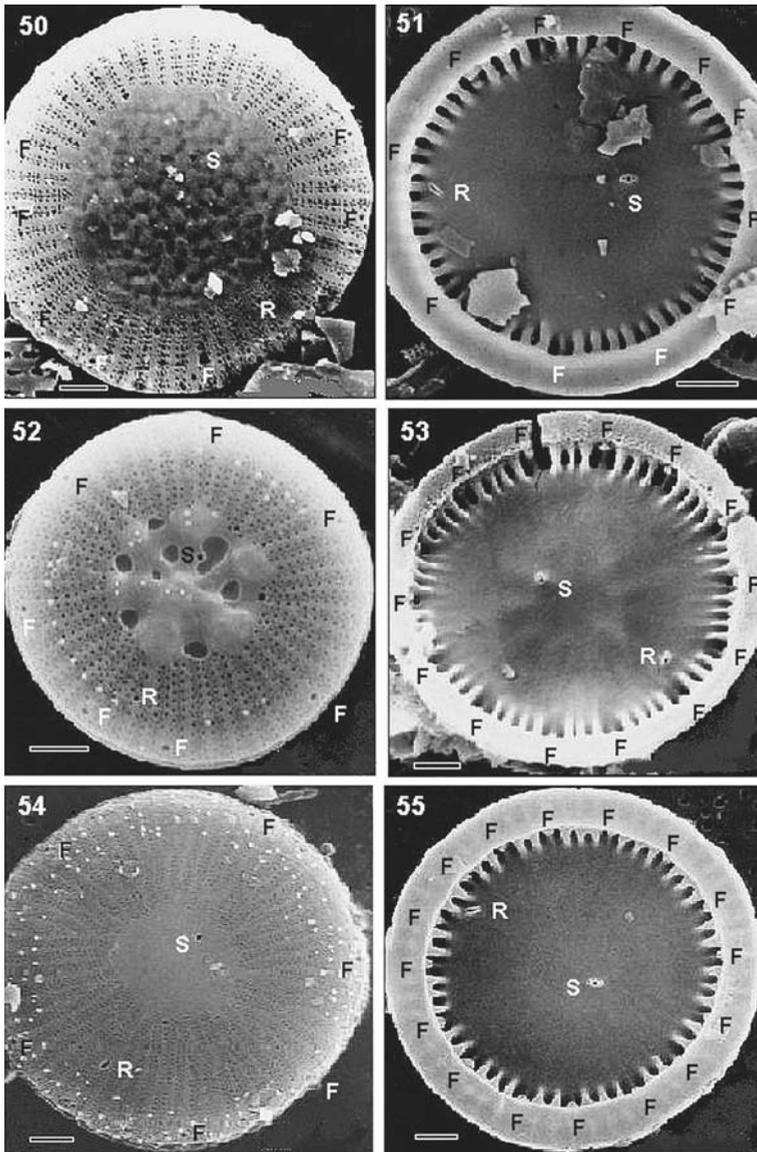


Abb. 50-55: *Cyclotella operculata* aus dem Obinger See (50-53) und aus Hustedts Java-Proben (54-55). Maßstab: 1 μ m.

Danksagung

Herzlicher Dank für die entgegenkommende Ausleihe von Diatomeen an Frau Dr. G. Reid (Diatom Department im Natural History Museum, London), an Frau B. Hinz (Hustedt-Sammlung im Alfred Wegener Institut für Polar- und Meeresforschung), sowie an die Agardh-Sammlung in Lund (Schweden). Besonderen Dank an Herrn R. Klee für seine REM-Arbeit und wertvolle Diskussion sowie Herrn Dr. F. Schuhwerk für fachliche und sprachliche Korrekturen.

Literatur

- AGARDH, C. A. 1827: Aufzählung einiger in den österreichischen Ländern gefundenen neuen Gattungen und Arten von Algen nebst ihrer Diagnostik und beigefügten Bemerkungen. – *Flora* **10**: 625-646.
- AGARDH, C. A. 1830: *Conspectus Criticus Diatomacearum*. – Pars **I**, 1-16. Lundae.
- BRUN, J. 1880: *Diatomées des Alpes et du Jura et de la Région Suisse et Française des Environs de Genève*. – 146 pp. Schuchardt, Genève.
- CHANG, T. P. 1999: Re-examination of diatom type material of „*Frustulia operculata* et *F. ventricosa*” C. A. Agardh. – Proceeding of 14th Diatom Symposium 1996 (Tokyo): 23-34.
- CHANG, T. P. 2000: Chronologische Untersuchung über Agardhs Kieselalgen *Cyclotella operculata* (Centrales) und *Cymbella ventricosa* (Pennales). Mit einem Nachtrag: Ökologisches Vorkommen in Bayern. – *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* **69/70**: 181-187.
- CHANG, T. P. 2006: Die Wiederentdeckung zweier zentrischer Kieselalgen *Cyclotella kuetzingiana* Thwaites und *C. comta* (Ehrenberg) Kützing in Tennstädt (Bad Tennstedt in Thüringen) nach 170 Jahren. – *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* **76**: 33-40.
- CHANG, T. P. 2007: REM-Untersuchungen an *Cyclotella kuetzingiana* Thwaites und *Puncticulata comta* (Ehrenberg) Håkansson (Centrales, Bacillariophyta). – *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* **77**: 27-32.
- DRUART, J. C. & STRAUB, F. 1988: Description de deux nouvelles Cyclotelles (Bacillariophyceae) de milieux alcalins et eutrophes: *Cyclotella costei* nov. sp. et *Cyclotella wuethrichiana* nov. sp. – *Schweizer Zeitschrift der Hydrobiologie* **50**: 182-188.
- FRICKE, F. 1900: *Cyclotella*. – In: SCHMIDT, A. (Hrsg., 1974-1959) *Atlas der Diatomaceenkunde*. O.R. Reisland, Leipzig: Tafel 222 *Cyclotella operculata* und *C. kuetzingiana* (1900), Tafel 224 *C. comta* v. *unipunctata* n. v. (1900), Tafel 266 *C. ocellata* (1906).
- GENKAL, S. I. & POPOVSKAYA, G. I. 2008: Morphological variability of *Cyclotella ocellata* from Lake Khubsugul (Mongolia). – *Diatom Research* **23**(1): 75-91.
- GRUNOW, A. 1882: *Cyclotella*. – In VAN HEURCK, H. (Hrsg.) *Synopsis des Diatomées de Belgique*. 219 S. – Édité par L' Auteur, Anvers: 212-214, pls. 92-93.
- HAKANSSON, H. 1990: A comparison of *Cyclotella krammeri* sp. nov. and *C. schumannii* Håkansson stat. nov. with similar species. – *Diatom Research* **5**(2): 261-271.
- HAKANSSON, H. 1993: Morphological and taxonomic problems in four *Cyclotella* species (Bacillariophyceae). – *Diatom Research* **8**(2): 309-316.
- HAKANSSON, H. 2002: A compilation and evaluation of species in the genera *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family Stephanodiscaceae. – *Diatom Research* **17**: 1-137.
- HAKANSSON, H. & CARTER, J. R. 1990: An interpretation of Hustedt's terms "Schattenlinien", "Perlenreihe" and "Höcker" using specimens of the *Cyclotella radiosa*-complex, *C. distinguenda* Hust., and *C. cyclopuncta* nov. sp. – *Journal of Iowa Academy of Sciences* **97**: 153-156.
- HEGEWALD, E. & HINDAKOVA, A. 1997: Variability of a natural population and clones of the *Cyclotella ocellata*-complex (Bacillariophyceae) from the Gallberg-pond, NW-Germany. – *Algological Studies* **86**: 17-37.
- HUSTEDT, F. 1909: *Süßwasser-Diatomeen Deutschlands*. – 70 S. Franck'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- HUSTEDT, F. 1930: Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz mit Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete. In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora. Band VII, Teil I, 920 S. (1977 reprint, Koeltz, Koenigstein).
- KISS, K. T., KLEE, R. & HEGEWALD, E. 1999: Reinvestigation of the original material of *Cyclotella ocellata* PANTOCSEK (Bacillariophyceae). – *Algological Studies* **93**: 39-53.

- KISS, K. T., ÁCS, É., SZABÓ, K. É., MIRACLE, M. R. & VICENTE, E. 2007: Morphological observations on *Cyclotella distinguenda* Hustedt and *C. delicatula* Hustedt from the core sample of a meromictic karstic lake of Spain (Lake la Cruz) with aspects of their ecology. – *Diatom Research* **22**(2): 287-308.
- KÜTZING, F. T. 1844: Die kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. – 152 S. Nordhausen.
- NIKITEEVA, T. A. & LIKHOSHWAY, Y. V. 1994: *Cyclotella gracilis* sp. nov. from pleistocene material of Lake Baikal, Russia. – *Diatom Research* **9**(2): 349-353.
- RABENHORST, L. 1864: Flora Europaea. 359 S. Kummerum, Lipsiae.
- ROSS, R. & HÅKANSSON, H. 2000: Re-examination of the type material of *Frustulia ventricosa* Agardh and *F. operculata* Agardh (*Rhopalodia operculata* (Agardh) Håkansson). – *Diatom Research* **15**: 263-284.
- SCHEFFLER, W. 1994: *Cyclotella pseudocomensis* nov. sp. (Bacillariophyceae) aus norddeutschen Seen. – *Diatom Research* **9**(2): 355-369.
- SCHEFFLER, W., HOUK, V. & KLEE, R. 2003: Morphology, morphological variability and ultrastructure of *Cyclotella delicatula* Hustedt (Bacillariophyceae) from Hustedt material. – *Diatom Research* **18**: 107-121.
- SMITH, W. 1853: British Diatomaceae Synopsis. – Vol. I, 1-89 pp. London.
- TANAKA, H. 2007: Taxonomic Studies of the Genera *Cyclotella* (Kützing) Brébisson, *Discostella* Houk et Klee and *Puncticulata* Håkansson in the Family Stephanodiscaceae Glezer et Makarova (Bacillariophyta) in Japan. – *Bibliotheca Diatomologia* **53**, 1-205.
- WALKER-ARNOTT, G. A. 1860: On *Cyclotella*. – *Quarterly Journal Microscopic Science* **3**: 244-248.