

# Copyright ©

---

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

# Funktionstypen des Assimilationsapparates und das Problem der gelben Blattfarbstoffe.

## II. Die Bedeutung meereskundlicher Forschung für Grundfragen der Pflanzenphysiologie und der Vegetationskunde.

Von CAMILL MONTFORT

Botanisches Institut der Universität Halle.

(Aus dem Institut für Meereskunde der Universität Kiel).

### Inhaltsübersicht.

	Seite
<u>Die Bedeutung meereskundlicher Forschung für Grundfragen der Pflanzenphysiologie und der Vegetationskunde . . . . .</u>	<u>17</u>
I. Der Einbruch vergleichend-ökologischer Fragestellungen in die Problematik der Photosynthese . . . . .	19
1. Tiefenlicht und Lichtgewinn in der Tiefe . . . . .	19
a) Intensität und Qualität des Unterwasserlichtes . . . . .	19
b) Die physikalisch-ökologische Lichtenergiebilanz der Meeresalgen . . . . .	21
2. Lichtfeld und Blattfarbstoffe bei Meeresalgen . . . . .	21
3. Farbe und Stoffgewinn im Meer . . . . .	24
a) Die Leistungen unter Farbfiltern und im Tiefenlicht im Verhältnis zum Pigmentapparat . . . . .	24
α) Neuere Erfahrungen an mediterranen und an nordatlantischen Braunalgen im Licht der Fucoxanthintheorie . . . . .	24
β) Kritische Bemerkungen zur Beurteilung der komplementären Farbenanpassung . . . . .	27
γ) Braunalgen und Diatomeen im Licht der Theorie einer Schirmwirkung der Carotinoide . . . . .	29
b) Lichtfeld und spezifische photochemische Wirkung bestimmter Strahlen . . . . .	32
II. Das Meer als Medium physiologischer Gestalten und als Ausgangspunkt künftiger Fragen der Vegetationskunde, der Biochemie und der Rassenkunde . . . . .	33
1. Grundsätzliches zur Belebung der pflanzenökologischen Meeresforschung . . . . .	33
2. Die Frage der modifikativen und konstitutionellen Prägung physiologischer Gestalten im Rahmen künftiger Aufgaben . . . . .	35
a) Das Problem der Vertikalgliederung der Vegetation an den Küsten von Binnenmeeren . . . . .	35
α) Grundsätzliches zur Frage der Grenzlinie zwischen litoraler und sublitoraler Vegetation . . . . .	36
1. Die Gliederung an der schwedischen Westküste (Skagerrak und Kattegat) . . . . .	36

	Seite
2. SERNANDER's Richtlinien der regionalen Gliederung . . . . .	38
3. Kritik der REINKE'schen Grenzlinien . . . . .	38
β) Die Ausbreitung von Oberflächenformen in den Tiefenregionen der Ostsee . . . . .	39
b) Tiefen- und Oberflächenformen einzelner Arten in ihrer Bedeutung für die Physiologie der Carotinoide und für Rassenfragen . . . . .	42
a) Das Carotinoideproblem bei Tiefen-Fucus . . . . .	43
β) Das Problem der Standortformen und der Rassen bei <i>Fucus</i> <i>vesiculosus</i> . . . . .	45
aa) Die bisherige Deutung der „Formen“ . . . . .	45
ββ) Die Frage der erblichen Ökotypen . . . . .	46
1. Erfahrungen an Landpflanzen . . . . .	47
2. Die Fucusformen im Licht der Genetik . . . . .	48
3. Bedeutung eines rassenökologischen Meeresgartens und der ökologischen Transplantation . . . . .	51
Schlußbetrachtung . . . . .	53
Nachtrag bei der Korrektur . . . . .	54
Verzeichnis der angeführten Schriften . . . . .	56

### Einleitung.

Alle experimentelle Arbeit, bei der es zunächst gilt, einen undurchsichtigen Fragenkomplex durch die vergleichende Analyse so weit zu entwirren, daß er durch intensive Bearbeitung einzelner weniger Kernfragen seiner Lösung entgegengeführt werden kann, führt schließlich an den Punkt, wo eine Synthese notwendig wird. In unserm Fall ist eine synthetische Verarbeitung schon deshalb geboten, weil die in der I. Abhandlung dieser Reihe vorgeführten Versuche bereits während der Experimente, ganz besonders aber von verschiedenen Gesichtspunkten aus, die sich bei der Verknüpfung der Folgerungen ergeben, zu ganz bestimmten Anschauungen theoretischer Art geführt haben, die nur im Zusammenhang mit einer Reihe weiterer Fragen behandelt werden können.

Nun sind aber alle diese Dinge unter sich so sehr verknüpft und hängen zudem mit dem weiten Gebiet meereskundlicher Forschung so innig zusammen, daß es zweckmäßig erscheint, zunächst einmal hydrographische, physiologisch-ökologische und pflanzengeographische Fragen in ihrer gegenseitigen Durchdringung aufzuzeigen. Im Mittelpunkt der Darstellung steht dabei die Entwicklung der vergleichenden Physiologie der Photosynthese während der letzten 5 Jahre und der starke Entwicklungsanstoß, den sie durch den Einbruch vergleichend-ökologischer Fragestellungen meereskundlicher Art erfahren hat.

Es mag zunächst befremdlich erscheinen, in einem Rahmen, der sich mit der Darstellung von „Funktionstypen des Assimilationsapparates“ und des Problems der gelben Blattfarbstoffe scheinbar eine rein physiologische Grenze setzt, auch Fragen der Vegetationskunde, also pflanzengeographischer Art behandelt zu sehen. Allein jener Grenzziehung entspricht weder in der Wirklichkeit der Natur im Meere, noch in der ihrer Erforschung eine tatsächliche Grenzlinie. Seit 50 Jahren sehen wir Fragen der vergleichenden Physiologie der Photosynthese mit solchen der Vegetationskunde

des Meeres geradezu auf Gedeih und Verderb verbunden, und ihre experimentelle Vertiefung hat nicht, wie man eine Zeit lang glaubte, vom Meer hinweg in das Laboratorium geführt; sie führte vielmehr dazu, das Laboratorium an die Küste und geradezu ins Meer selbst hinein zu verpflanzen.

Wo liegen nun die Berührungspunkte zwischen pflanzengeographischen Fragen allgemeiner Art und der vergleichenden Assimilationsforschung?

Sie betreffen sowohl Benthos wie Plankton und bewegen sich vor allem um den ursächlichen Zusammenhang zwischen der Tiefengliederung der Vegetation sowie dem Komplex der Faktoren des Lebensraumes in einzelnen Stufen und der physiologischen Gestalt ihrer Charakterpflanzen. Was aber in diesem Bereich die Photosynthese als Grundlage des Stoffgewinns bedeutet, wie sie sich je nach Lichtfeld, Pigmentapparat und Funktionstypus auch in pflanzengeographischer Hinsicht auf die modifikativen oder konstitutionellen physiologischen Gestalten auswirken muß, dürfte nach den Versuchen der I. Abhandlung kaum noch zweifelhaft sein.

### **I. Der Einbruch vergleichend-ökologischer Fragestellungen in die Problematik der Photosynthese.**

Die Entwicklung unserer Kenntnisse von der Wirkung verschiedener Strahlen auf die Photosynthese chlorophyllhaltiger Zellen ist so eng mit formationsbiologischen Fragen der Meeresvegetation verknüpft, daß es sich verlohnte, dieser Verknüpfung und ihrem Einfluß auf moderne Fragen der Photosynthese seit den ersten Versuchen von ROSANOFF an Rotalgen aus dem Jahre 1867 und den bekannteren von ENGELMANN aus dem Jahre 1883 einmal nachzugehen. Mit Rücksicht darauf jedoch, daß der gesamte Fragenkomplex der regionalen Tiefengliederung der Meeresvegetation und seine Beziehungen zu Fragen der Assimilationsforschung vor wenigen Jahren einer eingehenden Analyse und Kritik unterzogen wurde (vgl. MONTFORT 1934; SEYBOLD 1934), darf ich mich hier darauf beschränken, die Entwicklung dieses Problems während der letzten 5 Jahre kurz zu skizzieren.

Das dürfte umso mehr berechtigt sein, als in dieser kurzen Zeit nicht bloß die hydrographische Frage der Veränderung von Intensität und Qualität des Lichtes unter Wasser sowie die eng damit verknüpfte Frage der „physikalisch-ökologischen Lichtenergiebilanz“ (SEYBOLD) geklärt, sondern auch die Kernfrage der photosynthetischen Leistungen einzelner Funktionstypen in verschiedener Merestiefe durch Versuche im Meere selbst sowie durch eine physiologische Laboratoriumsanalyse ihrer Lösung entgegen geführt werden konnte. Wir beginnen daher mit den Fragen, die sich um die Beziehungen zwischen Tiefenlicht und Lichtgewinn unter Wasser gruppieren, um von hier aus die Weiterentwicklung der Problemgruppen „Lichtfeld und Blattfarbstoffe“ sowie „Farbe und Stoffgewinn im Meer“ zu betrachten. Sie führen uns mit innerer Notwendigkeit wieder zu dem in den Versuchen der I. Abhandlung angeschnittenen Problem der gelben Blattfarbstoffe und damit der Carotinoidwirkungen zurück.

#### **1. Tiefenlicht und Lichtgewinn in der Tiefe.**

##### **a) Intensität und Qualität des Unterwasserlichtes.**

Gegen die von früheren Autoren vertretene Auffassung, es herrsche schon in 20 bis 25 m Tiefe eine blaugüne Dämmerung, habe ich mich schon 1930 gewandt. Ge-

legentlich der Vorführung von Tiefenkurven der Assimilationsleistung kam ich zu dem Schluß: „Die Leistungskurve der Algen, insbesondere die vergleichende Beurteilung der Tiefenwerte der nicht komplementär angepaßten Grünalgen gegenüber ihren Leistungen in verschieden abgestuftem diffusem Tageslicht zwingt zu dem Schluß, daß auch die physikalische Lichtkurve, also der Lichtabfall unter Wasser flacher verlaufen muß als man nach den bisherigen strahlungsphysikalischen Messungen in Süßwasserseen und im Meer glaubte annehmen zu müssen. Es ist Aufgabe der Oceanographen und Lichtphysiker zu prüfen, wie weit dieser aus physiologischen Gründen zwingend gewordene Schluß strahlungsphysikalisch haltbar ist. Den schon in einer früheren Arbeit unternommenen Vorstoß gegen die Vorstellung von der blaugrünen Dämmerung (vgl. EHRKE) muß ich auf Grund der neuen Versuche in schärferer Form fortsetzen.“ (MONTFORT 1934, S. 555).

Es liegt hier also der merkwürdige Fall vor, daß ein ökologisch arbeitender Autor auf Grund physiologischer Ergebnisse die Richtigkeit der damals von der Hydrographie vertretenen Anschauung und die Brauchbarkeit ihrer Lichtmeßmethoden in Frage zieht. Wie berechtigt meine völlig unabhängig von SEYBOLD entstandenen Zweifel waren, hat sich in der Folge rasch erwiesen. SEYBOLD (1934) konnte mit verbesserter Methodik (Photozellen in Verbindung mit Farbfiltern) zeigen, daß die von POOLE und ATKINS in ihren Versuchen von 1928 gewonnenen Tiefenkurven kein richtiges Bild liefern können. Der Lichtabfall verläuft in der Tat viel flacher als LINSBAUER, GREIN, SHELFORD und EHRKE nachgewiesen zu haben glaubten.

Inzwischen haben aber auch die beiden englischen Forscher ihre Apparatur verbessert und kamen so (unabhängig von SEYBOLD's Neapler Versuchen) noch 1933 zu einer Darstellung der spektralen Verteilung des Lichtes im Meer, deren Kurven für die Tiefenstufen 1—20 m mit den gleichzeitig ermittelten Kurven der Figur 5 bei SEYBOLD (1934, S. 609) weitgehend übereinstimmen. Das Gleiche gilt für die Ergebnisse von VERCELLI (1933), der das Untermeereslicht bei Capri studierte. Auch seine Messungen in einzelnen Spektralbezirken stimmen im allgemeinen recht gut mit den SEYBOLD'schen Werten überein.

Wir stellen also fest, daß Engländer, Deutsche und Italiener zur selben Zeit und ganz unabhängig voneinander bei ihren hydrographischen Lichtmessungen zu ganz gleichartigen Ergebnissen gelangten. Da diese Ergebnisse für biologische Fragen außerordentlich bedeutsam sind, ist ihre Sicherstellung umso wertvoller.

Auf die weitere Prüfung der Lichtverhältnisse in bestimmten Meeresräumen und ihre Beziehungen zu biologischen Erscheinungen vorwiegend des tierischen Lebens (CLARKE 1933, 1935, 1936, UTTERBAK 1934, PETERSON 1934, 1936, RUSSEL 1936, POOLE 1936) kann hier nicht näher eingegangen werden. Eine ausgezeichnete Zusammenstellung aller Erfahrungen der jüngsten Zeit bietet Bd. 101 der Rapports des „Conseil permanent international pour l'exploration de la mer.“ (1936).

Als ökologisch wichtigstes Ergebnis aller neueren Untersuchungen über die qualitative und quantitative Natur des Unterwasserlichtes darf die Erkenntnis angesehen werden, daß das Lichtfeld der Meeresalgen von etwa 10 bis 15 m ab so arm an roten und so reich an grünen und grünblauen Strahlen ist, daß wir seine Besiedler mit SEYBOLD als „Grünshadowpflanzen“ bezeichnen müssen. In welcher Weise sich das

Vorleben in solchem Lichtfeld, das arm ist an langwelligēn Strahlen, in dem Pigmentapparat der Chloroplasten auswirkt, soll uns nachher beschäftigen.

#### b) Die „physikalisch-ökologische Lichtenergiebilanz“ der Meeresalgen.

Die Bedeutung der SEYBOLD'SCHEN Messungen der Lichtabsorption im Meer sowie der Lichtabsorption verschieden gefärbter Algen liegt darin, daß es erstmalig auf dieser physikalischen Grundlage möglich war, eine Lichtenergiebilanz der Gewebe in verschiedenen Lichtfeldern aufzustellen. Die Verbindung der Kurven für die spektrale Verteilung des Lichtes in verschiedener Meerestiefe mit den Absorptionskurven der Thalli gestattete SEYBOLD die Konstruktion der für die Ökologie und Physiologie der Photosynthese gleichermaßen bedeutsamen Absorptionskurven grüner, roter und brauner Algen in verschiedener Meerestiefe. Diese Kurven sind auch für die Beurteilung der Tiefenverteilung der Algen von größtem Wert. Da SEYBOLD nicht nur über die Absorption in % des an der Oberfläche herrschenden Lichtes exakte Angaben bringt, sondern auch in der Lage ist, die Gesamtaborption der assimilierenden Gewebe in den einzelnen Tiefenstufen in % des in den Tiefen vorhandenen Lichtes anzugeben, so liegt hier ein Material vor, dessen Wert gerade wegen der Möglichkeit zur grundsätzlichen Beurteilung des Lichtgewinns in verschiedener Tiefe gar nicht hoch genug eingeschätzt werden kann.

Wie bedeutsam diese „physikalisch-ökologische Lichtenergiebilanz“ für die marine Vegetationskunde ist, zeigen z. B. folgende von SEYBOLD gezogenen Folgerungen, „daß in geringen Wassertiefen (bis ca. 20 m) bei starker Einstrahlung die Lichtabsorption der Grün- und Rotalge wenig verschieden ist, und daß innerhalb dieser Tiefe sich für die Rotalgen kein Vorteil durch selektive Lichtabsorption ergibt; wenigstens ist der Vorteil außerordentlich gering. Unter der Voraussetzung, daß die Grün- und Rotalgen gleiche Lichtansprüche machen, kann auf keinen Fall eine zonale Verteilung der Algen erfolgen, derart, daß die Grünalgen also oben, die Rotalgen unten wachsen. Sobald aber *Delesseria* und *Monostroma* in größere Tiefen als 20 m vordringen, kommt die Rotalge gegenüber der Grünalge ins Vordertreffen, da *Delesseria* die tiefergehenden, grünen Lichtstrahlen besser als *Monostroma* zu absorbieren vermag (S. 634).“ Allgemein kommt SEYBOLD also zu dem Ergebnis, „daß die Rotalgen (einschl. *Laminaria*) in größeren Wassertiefen das Licht besser absorbieren als die Grünalgen“ (SEYBOLD 1934, S. 634).

### **2. Lichtfeld und Blattfarbstoffe bei Meeresalgen.**

Seit WILLSTÄTTER u. STOLL (1913) zeigen konnten, daß das Verhältnis der grünen und gelben Blattfarbstoffe bei Sonnen- und Schattenblättern sehr verschieden ist und zwar so, daß die im diffusen Licht — nach SEYBOLD u. EGLE dürfte es „Grün-schattenlicht“ gewesen sein — aufgewachsenen Blätter relativ ärmer sind an Carotinoiden als die im direkten Sonnenlicht entstandenen, lag es nahe, die Veränderungen zu untersuchen, die die verschieden gefärbten Assimilationsgewebe der 3 Algenklassen an verschiedenen Lichtstandorten und besonders in verschiedener Meerestiefe besitzen. Wertvolle Angaben verdanken wir LUBIMENKO (1928) und HÜBBENET (1927),

deren Ergebnisse gut übereinstimmen. LUBIMENKO kam sowohl für Braunalgen wie für Rotalgen zu dem Schluß, daß bei ihnen chromatische Anpassung in Erscheinung träte, indem für eine Abnahme der grünen Komponenten ein Ersatz durch anders gefärbte Pigmente geschaffen würde.

Meine eigenen Beobachtungen aus den Jahren 1932 und 1933 beziehen sich einmal auf den relativen Gehalt an Chlorophyll sowie an Fucoxanthin bei Sonnen- und Schattenformen einzelner Arten und bei Sonnen- und Schattenarten aus gleichen und aus verschiedenen Lichtfeldern. Sie sind, soweit die Assimilationsversuche es erforderten, in den Versuchsserien der Abhandlung von 1934 erwähnt (vgl. MONTFORT 1934, z. B. S. 500, 517, 539, 578). Bei der Prüfung der Frage, wie weit die schon nach ihrem Pigmentapparat, also noch ganz außerhalb der photosynthetischen Leistung so gekennzeichneten Angehörigen des „Xanthophylltypus“ und des „Fucoxanthintypus“ ihren biochemischen Charakter der Plastiden vom Lichtfeld oder vom Erbgut aufgeprägt erhalten, kam ich zu folgendem Ergebnis:

1. Wenn vom Fucoxanthin abgesehen wird und nur das Verhältnis  $Q a + b/x + c$  betrachtet wird, so besteht bei fucoxanthinarmen Fucaceen eine weitgehende Abhängigkeit von der Intensität des Lichtes. Bei extremen Sonnenformen (z. B. *Ascophyllum scorpioides*) kann der Chlorophyllgehalt so gering sein, daß das relative Überwiegen von Xanthophyll und Carotin hellgelbe Farbe bedingt nach Art der Aureaformen an Laubbäumen, bei denen WILLSTÄTTER u. STOLL abnorm kleine Quotienten für  $Q a + b/x + c$  gefunden haben<sup>1)</sup>.

2. Bei einer mit der Intensitätsabschwächung gegenüber dem Oberwasserlicht verbundenen Qualitätsveränderung derart, daß die Chloroplasten während ihrer Entwicklung nur noch von grünen und blau-violetten Strahlen betroffen werden (Tiefenlicht unter 8—10 m), kommt es bei *Fucus vesiculosus* und *Fucus serratus* gleichfalls zu einem relativen Anwachsen der Carotinoide. Ob die damit verbundene Abnahme des Chlorophylls größer ist als bei einem Vorleben im extremen Sonnenlicht, ist ebenso unsicher wie die Frage, ob die relative Anreicherung an Carotinoiden im Tiefenlicht nur auf das Konto des Xanthophylls oder auch auf das des Fucoxanthins zu setzen ist. Vorläufige Beobachtungen an Tiefen-*Fucus serratus* sprechen für Fucusarten gegen eine allgemein bevorzugte Ausbildung des Fucoxanthins im Tiefenlicht.

3. Der Einfluß des Lichtfeldes während des Vorlebens auf die Ausbildung der Farbstoffkomponenten  $Q a/b$  und auf den Wert  $Q \text{ Chlor./Car.}$  ist nicht imstande, darüber hinwegzutäuschen, daß bei extrem ausgebildeten Pigmentapparaten, wie wir sie bei *Dictyota*, *Phyllitis*, *Laminaria*, *Ectocarpus* als ausgesprochenen Fucoxanthinbraunalgen antreffen, eine Prägung durch das Erbgut vorliegt. Das zeigt schon jede einfache vergleichende Kapillaranalyse der Phaeophyceen-Besiedler eines in sich einheitlichen Lichtfeldes bei der Gegenüberstellung von *Fucus* und *Ascophyllum* mit den genannten Fucoxanthinalgen. In diesem Punkt sind SEYBOLD u. EGGLE später zu dem gleichen Ergebnis gelangt (1937, S. 511). Bei meinen Beobachtungen aus der Zeit von 1932/33 (vgl. MONTFORT 1934, S. 539) handelt es sich um Prüfungen, die nicht Haupt-

<sup>1)</sup> SEYBOLD und EGGLE weisen neuerdings (1938) mit Recht darauf hin, daß eine quantitative Prüfung des Quotienten keine wirkliche Übereinstimmung mit echten Aureablättern von Landpflanzen ergibt. Inzwischen gemachte eigene Erfahrungen bestätigen dies.

zweck der Untersuchungen waren. Dieser lag auf dem Gebiet der Photosynthese. Erst in den Versuchen von 1937, bei denen die in der I. Abhandlung vorgeführten Farbstoffanalysen ausgeführt wurden, konnten genauere Messungen mit dem PULFRICH-Photometer vorgenommen werden. Die erwähnten älteren Beobachtungen müssen daher in ihrer Bedeutung für das allgemeine Problem „Lichtfeld und Blattfarbstoffe“ zurücktreten gegenüber den eingehenderen und neueren Arbeiten von SEYBOLD u. EGGLE (1937). Ihre Ergebnisse berühren auf der einen Seite unser Kernproblem der Carotinoidwirkung und erscheinen uns auf der anderen Seite für die Beurteilung der Pigmentapparate überhaupt so bedeutsam, daß wir hier die wichtigsten Punkte herausstellen müssen.

1. SEYBOLD u. EGGLE stellen zum ersten Mal die Frage, wie weit mit der Veränderung der Lichtqualität unter Wasser eine Verschiebung der Verhältnisse von Chlorophyll a und b bei grünen Plastiden eintritt. Es gelingt ihnen zu zeigen, daß in qualitativ verschiedenen Lichtfeldern für  $Q a/b$  Werte ausgebildet sind, die eine chromatische Anpassung vermuten lassen. Da das Unterwasserlicht reicher ist an Strahlen, die von Chlorophyll b absorbiert werden als an solchen, die vornehmlich die Komponente a abfängt, so läßt sich das Abfallen des Quotienten  $Q a/b$  von emersen Wasserpflanzen (4,4) über submerse Phanerogamen (2,3) zu grünen Meeresalgen (1,4) tatsächlich mit der bevorzugten Lichtabsorption durch Chlorophyll b in Zusammenhang bringen. Man könnte also selbst hier schon von einer strahlungsphysikalischen „Fangeinrichtung“ der Plastiden sprechen.

Da ist nun freilich eine Einschränkung zu machen. Wie bedeutsam gerade hier die „genetische“ Komponente ist, zeigt der ausgesprochene Gegensatz zwischen den grünen Assimilationsgeweben auf der einen und den braunen und roten auf der andern Seite. Denn nur für grüne gilt es, daß sie dem relativen Reichtum an Strahlen, die von Chlorophyll b absorbiert werden, im Wasser auch durch eine Vermehrung der Komponente b entsprechen, während dort gerade die in das Grünblauschattenlicht der Tiefenregion am weitesten vordringenden Braun- und Rotalgen selbst in größeren Tiefen überhaupt kein Chlorophyll b ausbilden!

2. Während also der Bedeutung dieser Art von Farbenanpassung, wie SEYBOLD und EGGLE selbst erkannt haben, gerade bei der Vegetation des Meeres jenseits der rein grünen Plastiden durch die genetische Komponente schnell eine Grenze gesetzt ist, dürfte einem weiteren Ergebnis vielleicht eine allgemeine Bedeutung zukommen. SEYBOLD u. EGGLE stellen im Gegensatz zu WILLSTÄTTER u. STOLL eindeutig klar, daß Chlorophyll a und Carotin (als reduzierte Moleküle) sowie Chlorophyll b und Xanthophyll (als oxydierte Moleküle) „eine parallele relative Vermehrung oder Verminderung erfahren.“ . . . . „Geht demnach einer relativen Zunahme der oxydierten Chlorophyllkomponente (b) gegenüber der reduzierten (a) ein relatives Ansteigen des oxydierten Carotinoids (Xanthophyll) gegenüber dem reduzierten Carotin ( $\beta$ ) parallel, so können wir wohl darin einen wichtigen physiologischen Ablauf vermuten.“ (S. u. E. 1937, S. 501).

Bedauerlich bleibt nur, daß SEYBOLD u. EGGLE sich in dem an sich durchaus richtigen Bestreben, die an Meeresalgen beobachteten Erscheinungen in einen allgemeinen Rahmen einzuordnen, haben verleiten lassen, bei den Braunalgen das Fucoxanthin bei

ihrer Untersuchung der kausalen Zusammenhänge zwischen Lichtfeld und Farbstoffausbildung ganz außer Rechnung zu stellen<sup>1)</sup>. Durch dieses Verfahren läßt sich zwar zeigen, daß für  $Q = a + b/x + c$  (d. h. ohne Fucoxanthin!) auch bei den braunen Assimilationsgeweben Werte ausgebildet werden, die „normal“ sind. Und niemand wird den Wert dieser Einsicht verkennen. Aber wenn wir einmal diesen Rahmen verlassen, in dem sich alles vorwiegend um den physikalischen Lichtgewinn im Sinne der SEYBOLD'SCHEN Fassung der „Lichtausnutzung“ dreht, und von hier aus nach den photosynthetischen Leistungen fragen, d. h. nach der tatsächlichen funktionellen Lichtausnutzung der vom Pigmentapparat gelieferten Energie, dann erweist es sich als sehr nötig, diesem Fucoxanthin als dem  $O_2$ -reichsten der Carotinoide der Plastiden auch in der vergleichenden Analyse der Blattfarbstoffe und ihrer Beziehungen zum Lichtfeld mehr Aufmerksamkeit als bisher zuzuwenden<sup>1)</sup>.

### 3. Farbe und Stoffgewinn im Meer.

#### a) Die Leistungen unter Farbfiltren und im Tiefenlicht im Verhältnis zum Pigmentapparat.

##### a) Neuere Erfahrungen an mediterranen und an nordatlantischen Algen im Licht der Fucoxanthintheorie.

Kürzlich hat RODIO (1936) den ganzen Fragenkomplex der Bedeutung der Carotinoide bei Braunalgen sowie der chromatischen Farbenanpassung und Tiefengliederung der Meeresvegetation in enger Anlehnung an meine Arbeit von 1934 und an Hand eigener Assimilationsversuche mit Neapler Algen eingehend nach den verschiedensten Gesichtspunkten diskutiert. In dieser verdienstvollen Übersicht, die zum ersten Mal das Problem der Braunalgenfarbstoffe nach modernen Gesichtspunkten zusammenfassend darstellt, macht RODIO darauf aufmerksam, daß die von mir nicht erwähnten späteren Versuche von RICHTER, die am Ärmelkanal, also mit nordischen Algen ausgeführt wurden, auch für die litoralen Rotalgen zu einem Ergebnis führten, das durchaus im Sinne ENGELMANN'S gedeutet werden muß<sup>2)</sup>.

Wir wollen nun zunächst prüfen, wie weit sich die Ergebnisse RODIO'S in das Bild eingliedern lassen, das sich mir über die Bedeutung der Carotinoide in dem Problemkreis „Farbe und Stoffgewinn im Meer“ an nordischen Algen ergab. Danach ist auf die Diskussion KYLIN'S zurückzukommen.

RODIO legt außer spektroskopischen Beobachtungen an Farbstoffextrakten verschiedener Braunalgen, die *Ulva* gegenübergestellt werden, eine Reihe von verglei-

<sup>1)</sup> Anmerkung bei der Korrektur: Inzwischen haben SEYBOLD und EGLE (1938) weitere Farbstoffanalysen veröffentlicht und auch die Frage des Fucoxanthins, soweit sie den Quotienten  $\frac{\text{Chlorophyll}}{\text{Carotinoide}}$  angeht, eingehend geprüft. Hierzu habe ich mich schon in der I. Abhandlung dieser Reihe in einem Nachtrag geäußert. Die eigenen Farbstoffanalysen an Oberflächen- und Tiefenformen einzelner Braunalgen, die das von SEYBOLD und EGLE gelieferte Bild nicht unwesentlich erweitern, werden demnächst vorgelegt.

<sup>2)</sup> Ich erwähne dies, weil es KYLIN offenbar ganz ebenso erging wie mir. Er führt selbst in der jüngsten Diskussion über die komplementäre Farbenanpassung (KYLIN 1937) seine früheren Einwände von 1912 gegen die Schlußfolgerungen von v. RICHTER (1912) an.

chenden Assimilationsversuchen vor, in denen er im Anschluß an die älteren Versuche von v. RICHTER die Leistungen grüner und brauner Gewebe hinter Farbfiltern studiert. Die Uneinheitlichkeit der Ergebnisse und die Schwierigkeiten ihrer Deutung sowie ihrer theoretischen Verwertung für das Problem der komplementären Farbanpassung und für die Erklärung der regionalen Tiefengliederung der Algen im Mittelmeer ließ RODIO seine schon in den Jahren 1926-30 gewonnenen Ergebnisse mehrere Jahre zurückhalten.

RODIO's Braunalgen aus dem Golf von Neapel verhielten sich ganz wie meine norwegischen Algen: einige arbeiteten in blauem Licht relativ gut, andere nicht. Zur letzten Gruppe gehörten bei mir die meisten Sonnenalgen. Da RODIO bei *Sonnendictyota* — in auffälligem Gegensatz zu goldgelber *Haliseris* — die starke Assimilation in Blau vermißte, fragt er<sup>1)</sup>: „soll man das der besonderen Anpassung dieser Art im Golf von Neapel zuschreiben, wo sie an allen Stellen und in großer Tiefe vorkommt, oder dem geringen Gehalt an braunem Pigment?“ (RODIO).

Ganz die gleiche Erscheinung ist mir auch in Norwegen an extremer Sonnen-*Desmarestia* begegnet. Die aus Grünschattenlicht unter deckenden Laminarien von grottigem Standort stammenden Büschel waren sehr reich an Fucoxanthin und verstanden offenbar die grünblauen Strahlen ihrer natürlichen Lichtfelder sehr gut auszunutzen. Die Zellen der Sonnenform aus einem flachen Becken erwiesen sich dagegen als sehr arm an Fucoxanthin und ihre Fähigkeit zur photosynthetischen Ausnutzung blauer Strahlen war gering. RODIO erwähnt von seiner *Haliseris* „dal colore aureo del tallo“, ausdrücklich die starke Absorption der Extrakte in Grün und Blau und bringt sie nicht nur mit den Leistungen der Gewebe in kurzwelligem Licht in Beziehung, sondern auch mit der qualitativen Veränderung des Lichtes unter Wasser (wegen der Tiefenverbreitung vgl. FUNK 1927). Im Hinblick auf seine eigenen Beobachtungen in grünem Licht, worin Braunalgen den Grünalgen überlegen waren, und auf die Ergebnisse der Lichtmessungen von VERCELLI (1933) bei Capri, von denen wir gehört haben, daß sie grundsätzlich mit den gleichzeitigen Messungen SEYBOLD's übereinstimmen, gelangt RODIO — freilich ohne die Assimilation in einzelnen Tiefenstufen studiert zu haben — zu folgender Auffassung<sup>1)</sup>: „Die chromatische Adaption verwirklicht sich mit ebenso großer Wahrscheinlichkeit bei diesen und anderen Braunalgen, wenn sie im Golf von Neapel in Oberflächenzonen leben, im Sektor der grünen und der blaugrünen Farbe, worin die Absorption ganz besonders hervortritt. In größeren Tiefen tritt noch das Fucoxanthin in Erscheinung, besonders in dem Streifen, der der grünen Farbe am nächsten ist, sodaß eine weitgehende Möglichkeit besteht, die besonders tief dringenden Strahlen der grünblauen Region zu verwerten“.

Der italienische Forscher kommt damit zu einer Auffassung die sich mit der von MONTFORT (1934) geäußerten völlig deckt<sup>2)</sup>: „Während dem Pigment die Hauptaufgabe zukommt, Energie zu binden, kommt dem lebendigen Stroma der Chromatophoren die besondere Fähigkeit zu, diese Energie wenigstens in bestimmten günstigen Zeitpunkten auszunutzen; eine Fähigkeit, die von einer bisher noch unbekanntem Eigenschaft abhängt.“

<sup>1)</sup> Ins Deutsche übertragen.

Man muß, wie auch der gleiche Verfasser denkt, neben der notwendigen chromatischen Adaption, die rein physikalischer Natur ist, auf die ENGELMANN'SCHE Theorie zurückkommend, das Bestehen einer funktionellen Farbenanpassung zugeben, welche die erste voraussetzt, ohne jedoch deren notwendige Folge zu sein.“ (RODIO S. 98).

Zu ganz anderen Schlußfolgerungen gelangt TSCHUDY (1934) auf Grund von Versuchen an Algen der atlantischen Küste Nordamerikas. Seine Ansichten sind umso auffälliger, als sie bezüglich der Bedeutung der Nebenpigmente gerade für die Chromoproteide einen Rückfall in eine Zeit darstellen, in der die experimentellen Beweise für ihre Beteiligung am Assimilationsprozeß noch nicht durch die Versuche von v. RICHTER (1912; 1914), WURMSER (1921), HARDER (1923) und KLUGH (1930) beigebracht waren.

Trotz der Versuche von MOORE, WHITLEY u. WEBSTER (1920) sowie der Arbeiten von GAIL (1923), deren Ansichten alle mit denen ENGELMANN'S übereinstimmen, bezweifelt es TSCHUDY auf Grund von Versuchen mit Rot- und Braunalgen der Puget Sound-Region, die gleichzeitig mit meinen norwegischen Versuchen und unabhängig von ihnen angestellt wurden, daß die Nebenpigmente funktionell in den photosynthetischen Prozeß eingreifen. Sogar von dem Phycoerythrin scheint es ihm wahrscheinlicher, daß es nur als einfacher Farbschirm, nicht aber als photosynthetisches Pigment wirkt.

Hier taucht also selbst in der jüngsten Zeit wieder die ältere Theorie auf, mit der wir uns nachher bei der Besprechung des Problems der Diatomeen auseinandersetzen müssen. Es ist vom Standpunkt dieser Theorie aus nur folgerichtig, daß die Fähigkeit zur photosynthetischen Ausnutzung des kurzwelligen Lichtes bei Algen, die im Tiefenlicht aufgewachsen sind, anstatt auf das Konto von Nebenpigmenten, auf das 2. Absorptionsmaximum des Chlorophylls in der blauviolettten Region zurückgeführt wird. Von diesem Standpunkt aus ist es verständlich, daß bei den gelben Begleitpigmenten noch viel weniger an eine Mitwirkung bei der Photosynthese gedacht wird, zumal da in den Vergleichsversuchen mit *Nereocystis* und Rotalgen die Braunalge unterhalb 15 m Tiefe keinen positiven Assimilationsüberschuß mehr erzeugte.

Allein es ist unmöglich, diese Fragen auf so schmaler experimenteller Basis, wie es von TSCHUDY geschieht, wirklich ersprießlich zu fördern. Eine umfassende Bearbeitung auf vergleichend-ökologischer Basis würde TSCHUDY u. a. darüber belehrt haben, daß Versuche mit einer einzigen Braunalge, die zudem im entwickelten Stadium ihrer ganzen Lebensweise an der Meeresoberfläche nach eine extreme Starklichteinstellung der assimilierenden Blattgewebe erfährt, niemals imstande sind, die Frage zu lösen, ob braune Gewebe in ihren Leistungen im Tiefenlicht roten Geweben gleichwertig oder unterlegen sind. Habe ich doch selber genug Beispiele dafür beigebracht, daß gerade Starklichtbraunalgen trotz hohen Gehaltes an Xanthophyll, das im grünblauen Tiefenlicht rein physikalisch einen starken Lichtgewinn einbringt, sogar chlorophyllärmeren Phycoerythrin-Rotalgen gegenüber meist schon von mäßigen Tiefen ab sehr benachteiligt sind (MONTFORT 1934).

Während somit die Versuche TSCHUDY'S bezüglich der assimilationsphysiologischen Bedeutung der Nebenpigmente eher einen Rückschritt als einen Fortschritt bedeuten,

liefern sie bezüglich der dämpfenden Wirkung ökologischen Starklichtes an der Meeresoberfläche weitere Beweise für die Richtigkeit der schön von RUTTNER (1926) und MONTFORT (1930) vertretenen Ansicht, daß das Optimum für den Stoffgewinn vieler Wasserpflanzen wenige Meter unter der Wasseroberfläche liegt.

Da nun sowohl bei TSCHUDY wie auch bei KYLIN (1937) im Anschluß an die Versuche von GAIL (1922) die Frage der komplementären Farbenanpassung diskutiert wird, sehen wir uns gezwungen, auch hierzu von den neuen Ergebnissen aus Stellung zu nehmen.

#### β) Kritische Bemerkungen zur Beurteilung der komplementären Farbenanpassung.

Der schwedische Algologe und Biochemiker KYLIN hat sich durch eine Reihe gründlicher Arbeiten über die Farbstoffe der Meeresalgen und die Analyse der Erscheinungen im Bereich der komplementären Farbenanpassung sehr verdient gemacht. Dieses wurde von mir schon früher hervorgehoben. Umso auffälliger ist es, daß KYLIN in seiner jüngsten Äußerung (1937) dieses Problem in einer Weise beleuchtet, der man nach den Ergebnissen der vergleichenden Analyse des ganzen Fragenkomplexes durch SEYBOLD (1934) und MONTFORT (1934) nicht ganz zustimmen kann. Zum mindesten ist sie geeignet, zu Mißverständnissen zu führen.

Wenn KYLIN sagt „Später haben die Algologen, welche die Algenvegetation in der Natur genauer beobachtet haben, der Auffassung von BERTHOLD, OLTMANN'S und SAUVAGEAU gehuldigt, während diejenigen Forscher, die sich mit Versuchen im Laboratorium beschäftigten, der Theorie von ENGELMANN und GAIDUKOV einigermaßen beistimmen“ (1937, S. 21), so übersieht er dabei, daß gerade die Verbindung des Laboratoriumsversuches mit vegetationskundlicher Betrachtung und mit Tiefenversuchen über die Leistungen am Standort in verschiedener Meerestiefe es war, die mich zu einer grundsätzlichen Bestätigung eines wesentlichen Kernes der ENGELMANN'schen Theorie geführt hat.

Ich habe aber klar genug ausgesprochen, daß der Teil der Theorie, der die regionale Tiefengliederung der Meeresvegetation zu erklären sucht, durchaus nicht haltbar ist: „Hier versagt die Theorie an einem wichtigen Punkt sowohl in ihrem alten Bestand wie in der modernen Fassung, die wir ihr geben. Und sie versagt nicht nur aus physiologischen, sondern, wie es scheint, auch aus erkenntniskritischen Gründen“ (MONTFORT 1934, S. 581).

KYLIN fährt dann fort: „Es wurde schon oben erwähnt, daß die Theorie der komplementären chromatischen Adaption nach ENGELMANN und GAIDUKOV zwei verschiedene Behauptungen enthält, und zwar erstens, daß es Pflanzen gibt, die sich komplementär chromatisch adaptieren können, und zweitens, daß die Farbe des Lichtes für die Verteilung der Algen verantwortlich ist. Diesen entgegen stelle ich folgende Behauptungen: erstens es ist möglich, aber noch nicht sicher bewiesen, daß es Pflanzen gibt, die sich bei schwacher Lichtstärke gegen die Lichtfarbe komplementär adaptieren können; zweitens die Algen verteilen sich in erster Linie nach der Lichtstärke. Doch besteht die Möglichkeit, daß die Farbe des Lichtes die Verteilung einigermaßen beeinflusst. Die Einwirkung der Lichtfarbe ist jedoch im Vergleich mit der der Licht-

stärke so unbedeutend, daß sie sich in der Natur nicht gut beobachten läßt.“ (S. 21).

Hierzu ist folgendes zu bemerken:

1. Die erste Behauptung ENGELMANN's von der komplementären Farbenanpassung bezieht sich keineswegs bloß auf den Pigmentapparat als solchen, also etwa nur auf die physikalische Komponente. Diese Seite des Gedankengebäudes, nämlich die Annahme einer lediglich durch die Qualität des Lichtes erzeugten Umfärbung, ist zwar von ENGELMANN's Schüler GAIDUKOV (1902, 1906) und dessen Schüler SUSSKI (1929, 1930) verfolgt und — wie sich herausgestellt hat — weit über Gebühr hervorgehoben worden. Nach den neuen Versuchen von KYLIN (1937) muß sie nicht nur für Rotalgen, sondern sogar für Cyanophyceen, das klassische Material GAIDUKOV's, abgelehnt werden. Allein von ihrer Ablehnung wird die Existenz der funktionellen Farbenanpassung der im Tiefenlicht oder in grünblauem Unterlicht unter deckenden Algen lebenden Pflanzen im Sinne ENGELMANN's gar nicht berührt. Das habe ich schon früher eingehend auseinandergesetzt (1934, S. 563).

2. Das gilt sogar für die rein grünen Chromatophoren der Tiefengrünalgen und Seegräser, von denen ich annahm, daß sie den Mangel an Nebenpigmenten durch hohen Chlorophyllgehalt und eine mit seiner Hilfe ermöglichte Ausnützung des grünblauen Lichtes ausgleichen.

Erfreulicherweise läßt sich nun auch für diese Hypothese, zu der übrigens schon OLTMANN'S seine Zuflucht nahm, eine biochemische Grundlage liefern, wenigstens soweit es sich um den Pigmentapparat als solchen, also um die strahlungsphysikalische „Fangeinrichtung“ handelt. Die von SEYBOLD und EGGLE gerade für die Chromatophoren der im grünreichen Unterwasserlicht lebenden grünen Gewebe aufgezeigte Verschiebung des Wertes für  $Q_{a/b}$  zugunsten von Chlorophyll b stellt also bereits eine chromatische Anpassung dar, oder kann wenigstens als solche gedeutet werden.

Was nun die erste Behauptung KYLINS anlangt, so kann ich auch hier nur betonen: gerade die Beobachtungen von SEYBOLD u. EGGLE, die KYLIN ja bereits bekannt geworden sind, sprechen dafür, daß schon innerhalb des reinen Chlorophyllapparates Anpassungen an die Qualität der Lichtfelder weiter verbreitet sind als man bisher annahm. Zudem kommt es auch hier, wenn wir von dem GAIDUKOV'SCHEN Abweg zu den Grundlagen der ENGELMANN'SCHEN Theorie zurückfinden (die ja auch KYLIN durch die Untersuchungen der jüngsten Zeit für bewiesen ansieht), letzten Endes weniger auf die physikalische als auf die physiologische Komponente an.

Das geht schon aus folgender Tatsache hervor. Von 2 lebenden, assimilationsfähigen und strahlungsphysikalisch übereinstimmenden Pigmentapparaten, die beide einen gleichartigen Lichtgewinn in bestimmtem Lichtfeld (z. B. Tiefenlicht) einbringen, ist der eine in der Lage, diese rein physikalische „Lichtausnutzung“ auch funktionell im Sinne der ENGELMANN'SCHEN Theorie zu verwerten, während derselbe Energiegewinn dem andern keinen größeren Nutzen zu bringen braucht als einem entsprechend bemalten Kabel oder einem künstlichen Blatt! Das dies so ist, zeigt am besten die Gegenüberstellung eines gelbbraunen carotinoidreichen, aber fucoxanthinarmen Gewebes von *Fucus vesiculosus* mit ebensolchem Gewebe einer fucoxanthinreichen *Laminaria*. Die sehr verschiedene Reaktion des Assimilationsapparates beim Übergang aus rotem in blaues Licht, oder bei der

Abdrosselung der blauviolettten Region aus weißem Tageslicht läßt keinen Zweifel daran, daß die Existenz eines bestimmt gebauten Pigmentapparates nur die Voraussetzung einer funktionellen Verwertung der eingefangenen Energie ist. Das muß einmal scharf herausgehoben werden. Denn die funktionelle Farbenanpassung, d. h. die photosynthetische Wirkung des komplementären Lichtes ist keine zwangsläufige Folge einer bestehenden physikalischen Farbenanpassung.

Nach allem, was ich in den letzten Jahren über die Bedeutung der Arbeiten von SEYBOLD und seiner Schule für die Entwicklung aller dieser Fragen gesagt habe — Arbeiten, durch die ich selber stark gefördert worden bin —, dürfte ich mir kaum den Vorwurf mangelnden Verständnisses gegenüber den Leistungen einer vorwiegend physikalisch eingestellten Analyse lichtphysiologischer Probleme zuziehen. Es erscheint mir aber gerade angesichts der augenfälligen Erfolge dieser Arbeitsrichtung nicht unnötig, auf die Auswirkung einer biochemischen Verschiedenheit bei weitgehender strahlungsphysikalischer Übereinstimmung für die assimilationsphysiologische Wirkung absorbiertener Energie hinzuweisen. Eine solche ist schon bei den früheren Versuchen (vgl. MONTFORT 1934, S. 539, 576, 578) zutage getreten. Die genauere Analyse der Farbstoffextrakte bei *Laminaria* und *Fucus serratus* im Verhältnis zu ihren photosynthetischen Leistungen bestätigen die früheren norwegischen Erfahrungen durchaus.

So notwendig also die möglichst exakte Analyse des Pigmentapparates und die Klarlegung der „physikalischen Adaptation im Sinne der komplementären Lichtabsorption“ (SEYBOLD) ist, dürfen wir uns über eines nicht hinwegtäuschen: Mit der Ermittlung der Tatsache, daß ein lebender Pigmentapparat infolge seines kleineren Wertes für  $Q/a/b$  gegenüber einem solchen mit größerem Wert strahlungsphysikalisch ein Grünschattenlicht durch sein Chlorophyll b besonders gut ausnutzt, ist noch gar nichts darüber ausgesagt, welchen Vorteil er funktionell gewonnen hat. Jenes wichtige Meßergebnis enthebt uns durchaus nicht der Notwendigkeit, mittels Assimilation zu prüfen, ob hier auch im Sinne der „physiologischen Adaptation“, die SEYBOLD ja ausdrücklich der physikalischen gegenüberstellt, ein biologischer Nutzen vorliegt.

#### γ) Braunalgen und Diatomeen im Licht der Theorie einer Schutzschirmwirkung der Carotinoide.

Die Problematik der Physiologie der gelben Blattfarbstoffe wird durch die gegensätzlichen Auffassungen zweier Theorien gekennzeichnet. Nach der alten, die in ausgesprochenem Gegensatz zu ENGELMANN VON IWANOWSKI (1914) und E. G. PRINGSHEIM (1915) vertreten wird, kommt den Carotinoiden nicht nur keine Förderung, sondern unter Umständen sogar eine hemmende Wirkung auf die Photosynthese zu. PRINGSHEIM unterstreicht noch die schon von IWANOWSKI vorgebrachten Argumente. Ganz besonders bei Diatomeen und Braunalgen, wo sie in den Chloroplasten reichlich vorhanden sind, sollen die gelben Farbstoffe gerade im Bereich ihrer Absorption die Photosynthese einschränken, da sie einen Teil des für die  $CO_2$ -Assimilation an sich wirksamen Lichtes verschlucken! Dadurch muß nach PRINGSHEIM im Bereich der Bänder V und VI, die von den gelben Farbstoffen herrühren, „die Assimilationsgröße noch stärker hinuntergedrückt werden als wenn Chlorophyll allein vorhanden wäre. Denken wir weiter an solche Pflanzen, die besonders reichlich gelbe und braune Farbstoffe enthalten, wie viele Peridineen, Diatomeen und die Braunalgen, so darf bei diesen das Assimilationsmaximum zwischen F und G kaum noch erwartet werden“ (PRINGSHEIM 1915, S. 384). IWANOWSKI betont besonders die schützende Schirmwirkung der Carotinoide, deren Bedeutung darin zu suchen sei, daß sie durch ihre Absorption der kurzwelligen Strahlen gerade die Strahlen abschwächen, die das

ungeschützte Chlorophyll rasch photooxydativ zerstören. Als Beweis führt er Versuche an Farbstoffextrakten vor, wobei die zerstörende Wirkung des Lichtes parallel am Gesamtextrakt (also  $a + b + c + x$ ) und am Chlorophyll allein studiert wird. Diese an sich, d. h. rein biochemisch betrachtet sehr wichtigen Versuche führen IWANOWSKI zu dem Ergebnis: „Mit der Zunahme des relativen Gehalts an gelben Pigmenten nimmt also auch die Lichtbeständigkeit des Chlorophylls zu.“

Allein mit diesem Ergebnis einer rein photochemischen Prüfung an Farbstofflösungen wird ein experimentell fundiertes Ergebnis einer physiologischen Wirkung von Lichtstrahlen auf carotinoidreiche Zellen, das ENGELMANN in sorgfältigen Vergleichsversuchen gewonnen hatte, einfach als unrichtig abgetan. Es dürfte daher mit Rücksicht auf die Zustimmung, die diese Argumentation durch E. G. PRINGSHEIM erfahren hat, und die in der Folge — in ausgesprochenem Gegensatz zu der Frage der Chromoproteide — bezüglich der Carotinoide ganz allgemein zu der heutigen Lehrmeinung geführt hat, am Platz sein, ihren Charakter in physiologischer wie in logischer Hinsicht klarzustellen. Das mag in folgenden Punkten geschehen:

1. Ein und dasselbe Licht kann auf extrahiertes Chlorophyll eine ganz andere Wirkung ausüben als auf Chlorophyll, das an die Lipoproteide des Chloroplastenstromas gebunden ist. Daß dies tatsächlich so ist, dafür gibt es eine Reihe von Beweisen (vgl. dazu BUDER 1919, S. 618).

2. Da es sich um farbige Plastiden und nicht um tote Farbstofflösungen handelt, vermag selbst der unwiderlegliche Beweis einer starken Verzögerung der Photooxydation des Chlorophylls durch die gleichzeitige Anwesenheit von gelben Farbstoffen nicht das mindeste gegen eine Beteiligung der Farbstoffe am Assimilationsprozeß mittels der von ihnen gelieferten Energie auszusagen. Schutzwirkung gegen Photooxydation, Zerstörung des Chlorophylls in Farbstoffextrakten und Beteiligung am Prozeß der Photosynthese schließen sich nicht nur nicht aus, sie sind vielmehr Eigenschaften, die sowohl völlig unabhängig voneinander bestehen als auch im Sinne einer Theorie der Mitwirkung der Carotinoide am Assimilationsprozeß durchaus miteinander verknüpft sein können!

3. Wäre die Theorie von IWANOWSKI-PRINGSHEIM richtig, dann müßten gerade die relativ carotinoidreichsten<sup>1)</sup> Chloroplasten, also die der gelbbraunen Braunalgen, den olivgrünen Braunalgen, ganz besonders aber den rein grünen, also relativ carotinoidarmen Zellen der Grünalgen im Sonnenlicht in bezug auf die Chlorophyllzerstörung sehr überlegen sein.

Dazu ist nun freilich zu sagen, daß eine Prüfung dieser Fragen zu einem für die Theorie geradezu vernichtenden Ergebnis geführt hat. Gerade die carotinoidreichen Tiefen-Laminarien sowie Schatten-*Dictyota* sind es, die schon bei einer 2—3-stündigen Einwirkung von Sonnenlicht ganz extreme und irreversible „Sonnenstich“-Wirkungen erleiden, während ausgerechnet solche Zellen, deren Chlorophyll infolge eines ganz erheblich größeren Wertes für  $Q_{Abs. Chlor./Car.}$  viel weniger vor den zerstörenden blauen Strahlen hätten geschützt sein sollen (extremste, chlorophyllreiche Schatten-*Clado-*

<sup>1)</sup> Gemeint sind nicht die chemischen Mengen (der Stoffe), vielmehr die optischen Mengen (der absorbierten Energie), also  $Q_{Abs. Chlorophyll/Carotinoide}$ .

*phora rupestris*), sich sowohl kolloidchemisch wie funktionell gerade als besonders resistent selbst gegenüber mehrstündig einwirkendem Sonnenlicht erwiesen haben (vgl. MONTFORT 1936a). Wenn aber die Carotinoide jener gelbbraunen Gewebe das Chlorophyll ihrer Plastiden durchaus nicht vor der Zerstörung zu schützen vermochten, so zeigt das mit aller Deutlichkeit, wie wenig man den Carotinoiden mit den Vorstellungen im Banne der Schirm-Theorie gerecht wird. Auf der einen Seite erweisen sich im Bereich der Starklichtresistenz bzw. des „Lichttodes“ protoplasmatische Eigenschaften oder Eigenschaften der Bindung der Farbstoffe an die Lipoproteide des Plastidenstromas als das Entscheidende. Wenn aber auf der anderen Seite gerade die starklichtresistenten und relativ carotinoidarmen<sup>1)</sup> grünen Gewebe die von den Carotinoiden gelieferte Energie in viel geringerem Maße photosynthetisch verwerten können als jene gelbbraunen Gewebe, so wird damit der Schwerpunkt von der schützenden Schirmwirkung durchaus nach der Seite einer aktiven Beteiligung am Assimilationsprozeß verschoben. Zugleich wird klar, wie innig alle diese Fragen miteinander verknüpft sind und wie notwendig eine möglichst vielseitige Erfassung der Lichtwirkungen im weitesten Sinn für eine vergleichende Physiologie der gelben Blattfarbstoffe heute geworden ist.

Dieser Theorie der hemmenden Schirmwirkung steht nun unsere Fucoxanthintheorie gegenüber, und sie stützt sich nicht auf physikalische Versuche und theoretische Überlegungen. Vielmehr bleibt der Tatbestand einer irgendwie gearteten, experimentell gemessenen, photochemischen Bedeutung der von gewissen Carotinoiden absorbierten Energie für eine Steigerung der Photosynthese in diesen Strahlen bestehen, ganz gleich, wie wir theoretisch diese Wirkung deuten.

Allein der Gültigkeitsbereich unserer Theorie der Carotinoidwirkungen beschränkte sich in meiner bisherigen Fassung auf braune Assimilationsgewebe von Pflanzen aus der Klasse der Phaeophyceen. Wie weit sie auf Diatomeen ausgedehnt werden muß, wagte ich bisher noch nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Doch sprechen sowohl die Ergebnisse der Farbstoffanalyse bei Diatomeen, d. h. die nach KYLIN wohl nicht mehr zu bezweifelnde Übereinstimmung eines ihrer gelben Farbstoffe mit Fucoxanthin, wie auch die Erfahrungen der Kulturversuche von MEINHOLD (1911) und eigene Assimilationsversuche dafür, daß wenigstens gewisse Diatomeen imstande sind, blaugrünes Licht stärker photosynthetisch zu verwerten als selbst sehr chlorophyllreiche grüne Zellen es gemeinhin tun. Da es sich bestätigt, daß Diatomeen gar kein Chlorophyll b besitzen, im kurzwelligen Bereich mit Chlorophyll a aber höchstens ab  $\lambda < 460\mu\mu$  stark absorbieren können, dann dürften zum mindesten diejenigen Formen, die reich sind an Fucoxanthin, möglicherweise sogar auch fucoxanthinarme und xanthophyllreiche, in dem Bereich von  $\lambda 520-475\mu\mu$  vorwiegend mit der Carotinoidabsorption arbeiten.

Jedenfalls fallen die Argumente, die PRINGSHEIM (1915) gerade im Anschluß an MEINHOLD's Befunde über das 2. Assimilationsmaximum im Sinne der Nichtbeteiligung der Carotinoide und ihrer einfachen, hier sogar hemmenden Schirmwirkung betont hat, heute völlig weg. Damit ist auch der Weg frei für neue Angriffspunkte zur Beurteilung der Carotinoidwirkungen.

<sup>1)</sup> Vergl. die Anmerkung der S. 30.

Vergleichende Versuche mit Diatomeen gegenüber grünen Planktonzellen wären im Anschluß an ältere Erfahrungen von MEINHOLD (1911) und GRAN (1916) sowie an die jüngeren von PETERSON (1936), ÅLWIK (1934), und THEODORUCO (1934) für Fragen der Stoffproduktion im Meer von großer Bedeutung.

Die wenigen Versuche, die ich bisher (im Jahr 1937) mit einem dichten epiphytischen Diatomeen-Bezug auf *Cladophora* (der sie braun färbte), machen konnte, wobei die Assimilationsleistungen der grünen Alge mit Diatomeen denen nach der Befreiung von Diatomeen gegenübergestellt wurden, sprechen für eine besondere Fähigkeit der Diatomeen zur Ausnutzung des grünblauen Lichtes. Ich hoffe hierüber auf Grund weiterer Versuche bald mehr berichten zu können<sup>1)</sup>.

#### b) Lichtfeld und spezifische photochemische Wirkung bestimmter Strahlen.

Hier kann ich mich unter Hinweis auf eine kürzlich erschienene besondere Abhandlung über diese Fragen (MONTFORT 1937b) mit der Wiedergabe der wichtigsten Ergebnisse begnügen.

1. Von den in blaugrünem Tiefenlicht aufgewachsenen Pflanzen nutzen nur solche das kurzwellige Licht besonders gut aus, deren Assimilationsapparat aus konstitutionellen Gründen dem Fucoxanthin-Typus angehören.

2. Obgleich rote Tiefenpflanzen (aus 25 m Meerestiefe) rote Strahlen aus dem Bereich der starken Chlorophyllabsorption vom Vorleben her überhaupt nicht kennen, nutzen sie im Experiment gebotenes Rotlicht besser aus als das ihnen vom natürlichen Lichtfeld her vertraute kurzwellige Licht. Sie stimmen darin mit Oberflächenformen gleicher Färbung überein.

3. Die Gruppe der „Blau-Ausnutzer“ ist jedoch nicht bloß auf Tiefenpflanzen beschränkt. Vielmehr wird dieser Typus, wie *Ectocarpus*, *Phyllitis* und *Dictyota* zeigen, auch im Grünschaten und Blauschaten der Oberflächenregion, ja sogar im weißen Sonnenlicht ausgebildet.

4. Bei Assimilationsgeweben besteht also keine eindeutige Beziehung zwischen der Ausbildung einer spezifischen Wirksamkeit bestimmter Strahlenbereiche und dem Lichtfeld am Wuchsort der Pflanzen. Der Funktionstypus des Assimilationsapparates wird bei Betrachtung der Arten und höherer systematischer Einheiten offenbar mehr vom Erbgut als von der Umwelt bestimmt. Das gilt für die photochemische Wirkung der Qualität des Lichtes nicht minder als für die assimilationsphysiologische Auswirkung der Intensität des zusammengesetzten weißen Lichtes.

Der Primat des Erbgutes gegenüber der prägenden Wirkung der Umwelt, der für die statische Seite unseres Problems, für den biochemischen Charakter des Pigmentapparates schon vor mehreren Jahren erkannt und auch von SEYBOLD u. EGLE bei ihren eingehenden Analysen auf breiter Grundlage bestätigt wurde (vgl. MONTFORT 1934, S. 539; SEYBOLD u. EGLE 1937, S. 511), gilt also offenbar auch für die dynamische Seite, für die spezifische photochemische Wirkung der Strahlen, die den Plastiden von jenen lichtphysikalischen Fangapparaten geliefert werden. Damit fällt aber der Assimilationsprozeß allem Anschein nach aus dem Rahmen einer Reihe anderer

<sup>1)</sup> Vgl. den Nachtrag am Schluß der Abhandlung.

lichtphysiologischer Einwirkungen heraus. Denn für die von MEISCHKE (1936), ORTH (1937) und PYRKOSCH (1936) studierten Vorgänge der Lichtkeimung von Samen und Sporen sowie der Lichtreaktionen der Stomata gelten andere Gesetze. Bei ihnen kommt es anscheinend zur Ausbildung spezifischer Wirkungen bestimmter Strahlen durch das Vorleben in bestimmten Lichtfeldern.

Der Gegensatz in der Reaktion des Assimilationsapparates gegenüber diesen anderen lichtphysiologischen Prozessen dürfte darauf zurückzuführen sein, daß dort photochemische Wirkungen im engeren Sinn, hier aber lichtkatalytische Prozesse ablaufen.

Nach der Auffassung von BÜNNING läge übrigens gar kein Gegensatz vor, da die Ergebnisse der SEVBOLD'schen Schule, die sowohl von SEVBOLD selbst wie von MEISCHKE und ORTH als Beweis für die Ungültigkeit des photochemischen Äquivalentgesetzes im Bereich jener lichtkatalytischen Vorgänge angesehen wurden, nur scheinbar gegen seine Gültigkeit sprechen (vgl. BÜNNING 1937a, b und MOTHES 1937).

Damit fiel eine Voraussetzung für meine kürzliche Abtrennung der Photosynthese gegenüber jenen lichtkatalytischen Vorgängen bezüglich der Existenz spezifisch wirksamer Strahlenbereiche nach der Ansicht BÜNNING's weg. Doch dürfte das letzte Wort in dieser Frage noch nicht gesprochen sein.

Als Schlußbemerkung zu den Betrachtungen im Bereich des Zusammenhangs von Farbe und Stoffgewinn im Meer darf darauf hingewiesen werden, daß die früher mitgeteilten Werte für das Verhältnis der Assimilationsleistungen in langwelligem Licht zu denen im Tiefenlicht (Q Ass. Rotlicht/Tiefenlicht i. 20 m), das bei einigen Braunalgen so sehr verschieden ausfiel, durch die Versuche meines Mitarbeiters G. SCHMIDT (1937) in einer Laboratoriumsarbeit eine befriedigende physiologische Erklärung gefunden haben. Auch hier tritt die gegenseitige Befruchtung von Physiologie und Ökologie der Photosynthese zu Tage.

## **II. Das Meer als Medium physiologischer Gestalten und als Ausgangspunkt künftiger Fragen der Vegetationskunde, der Biochemie und der Rassenkunde.**

### **1. Grundsätzliches zur Belebung der pflanzenökologischen Meeresforschung.**

Über die Meeresvegetation der Nord- und Ostsee deutschen Anteils liegen zwar eine Reihe ausgezeichneter älterer Arbeiten von REINKE, OLTMANN'S, KUCKUCK, NIENBURG, LAKOWITZ und neuerdings auch Studien von SCHREIBER, GESSNER, HOFFMANN und GRUMMANN vor. Da man sich aber bei den höheren Tangen auf der einen Seite hauptsächlich mit vegetationskundlichen, auf der anderen Seite mit entwicklungsgeschichtlichen Fragestellungen (Generationswechsel) beschäftigte, so ist die ökologische Erforschung der Meeresvegetation an den deutschen Küsten bis zum Jahre 1929 vorwiegend auf das Plankton beschränkt geblieben. Das gilt sowohl für die Helgoländer wie für die Kieler „Kommission zur Erforschung der deutschen Meere“ bzw. die Abhandlungen der „Wissenschaftlichen Meeresuntersuchungen“, wie auch für die bedeutsame meereskundliche Arbeit der Forschungsstation Hiddensee.

Dem hohen wissenschaftlichen Stand, den die deutsche Planktonforschung — sowohl der Seen wie des Meeres — heute aufweist, steht nach den verheißungsvollen Anfängen von OLTMANN'S aus der Zeit vor 40 Jahren bis auf die jüngste Zeit

ein geradezu beschämender Stand der Ökologie der festsitzenden Algen-Vegetation der deutschen Meeresküste und der Tiefenregionen gegenüber. Dieser Mangel ist umso empfindlicher, als die Ökologie der phanerogamen Strandpflanzen besonders am Wattenmeer in den letzten Jahren wesentlich gefördert wurde, und in allerneuester Zeit durch GRUMMANN (1937) auch die Flechtengürtel des untersten Supralitoral der Westküste von Hiddensee eine ausgezeichnete Bearbeitung in ökologischer Richtung erfahren haben.

Nun ist es ja nicht etwa so, daß die von einer Reihe von meereskundlichen Stationen der skandinavischen Länder sowie in England und Amerika geleistete Arbeit über morphologisch-physiologische und ökologische Eigenschaften der „Großalgen“ es überflüssig machte, daß man sich auch an deutschen Küsten dieser Fragen annähme. Vielmehr bringt es gerade die hydrographische und pflanzengeographische Besonderheit des westlichen Teils der Ostsee mit sich, daß hier ein ganz besonders günstiges Medium für die Bearbeitung solcher Fragen vorliegt, insbesondere wenn sie von allgemeinen und vergleichend-ökologischen Gesichtspunkten getragen wird. Es sei bezüglich der Tierökologie nur auf die wichtigen Ergebnisse der Arbeit von REMANE (1933) verwiesen.

Die von NIENBURG (1925) von den speziellen Helgoländer Vorkommnissen aus und ohne Berücksichtigung der skandinavischen Verhältnisse beurteilte Frage der Kälte- und Trockenschädigung der Laminarien im Anschluß an besonders niedrige Wasserstände bedarf dringend einer experimentellen Analyse auf vergleichend-physiologischem Wege. Die von KYLIN (1917) mit soviel Erfolg und bedeutenden Ergebnissen geprüfte Kälteresistenz der Meeresalgen in ihrer Beziehung zum Wuchshorizont und zur systematischen Stellung verspricht bei einer Untersuchung der Verhältnisse bei *Fucus vesiculosus* aus dem obersten Litoral gegenüber Tiefen-Fucus im Vergleich mit Helgoländer Oberflächen-*Laminaria digitata* gegenüber Kieler Tiefen-*Laminaria digitata* interessante Funde. Das Gleiche gilt für Fragen der Hypotonieresistenz, wie sie kürzlich von Biebl (1937) an der englischen Küste im Anschluß an ältere Erfahrungen von HÖFLER (1931) und MONTFORT (1931) behandelt wurden. Schließlich zeigten STOCKER und HOLDHEIDE (1937) sowie MONTFORT (1937) und KALTWASSER (1938), auf welchem Wege man die Abstufungen der Trockenresistenz von ökologischen Gesichtspunkten aus erfassen kann.

Mit diesen Hinweisen ist nur ein kleiner Ausschnitt von dem erwähnt, was im Bereich der physiologischen Gestalt der Typen aus verschiedenen Horizonten an unseren Küsten und Meeresstationen bearbeitet werden könnte und reiche Ernte verspricht.

Allein es steht hier, trotz NIENBURG's (1930) Versuch einer Vegetationsgliederung der Ostseeküste (vgl. auch HOFFMANN 1933 u. 1935), bezüglich der Tange noch heute so, daß noch nicht einmal die notwendigen vegetationskundlichen Grundlagen für eine Vertikalgliederung geschaffen sind, geschweige denn, daß die experimentellen Möglichkeiten zu ihrer kausalanalytischen Erfassung erkannt wären. Das ist umso bedauerlicher, als wir in Deutschland nicht weniger als 4 Universitäten besitzen, die unmittelbar an der Ostseeküste (oder in ihrer allernächsten Nähe) liegen, von denen wenigstens 3 dem westlichen Ostseeraum angehören, wo der Salzgehalt noch hoch genug ist, um die fraglichen Probleme vielseitig erfassen zu können. Man darf also hoffen, es werde an ihnen gerade die botanische Meeresforschung in der verheißungsvollen ökologischen Richtung künftig eine kräftige Förderung nicht nur hinsichtlich des Planktons, sondern auch des Benthos und der Zonierung an den Küsten erfahren.

In dem Maße, wie die enge Verbindung der marinen Planktonkunde mit der Hydrographie diesen beiden Zweigen der Meereskunde wechselseitig zugute kam und ihren Aufschwung in den letzten 10 Jahren in so erfreulichem Maße förderte, ist bei uns die Erforschung der festsitzenden Küstenvegetation — gleichsam festgesehen. Die von WALTER, NIENBURG, SCHREIBER, EHRKE u. a. auf Helgoland begonnene, von HOFFMANN (1929), MONTFORT (1931, 1936), GRUMMANN (1937) an der Ostsee fortgesetzte Analyse der Beziehungen zu den Außenfaktoren Licht, Salzgehalt und Temperatur ist nur ein Anfang. Wir wissen weder etwas Sicheres darüber, welche Faktoren in der westlichen Ostsee die Zonierung in den oberen 2 m der Binnenmeerküste bestimmen, noch darüber, welche Resistenztypen gegenüber Kälte, Austrocknung, Aussüßung, Versalzung, Sonnenbestrahlung, pH-Änderung u. a. m. in den einzelnen Horizonten der Vegetationsgürtel ausgebildet sind. Ebenso tappen wir völlig im Dunkeln über die Frage, ob die besonders im obersten Litoral und untersten Supralitoral oft sehr deutlichen Grenzen der Vegetationsgürtel (und damit die Zonierung überhaupt) mehr von der Konkurrenz (wie offenbar vielfach bei Tieren) oder mehr von der direkten Wirkung der ökologischen Faktoren auf die Besiedler und Siedlungsanwärter abhängen. Nicht besser steht es mit der Frage, wie weit modifikative oder konstitutionelle Resistenz- und Anpassungs-Typen in den einzelnen Horizonten zur Ausbildung gelangen, und wie sich die physiologische Gestalt im weitesten Sinn der funktionellen ökologischen Anpassungstypen zu den niederen und höheren Einheiten der Systematik verhält.

Und doch handelt es sich hier letzten Endes weder um Algologie noch um spezielle Fragen der Pflanzengeographie oder der Physiologie. Es geht vielmehr um das Verhältnis von Umwelt und Erbgut und ihre Auswirkung auf die innere physiologische Gestalt der Organismen. Dies aber ist eine biologische Kernfrage, da sie das Wesen der Konstitution in ihrem Verhältnis zum Lebensraum betrifft.

## **2. Die Frage der modifikativen und konstitutionellen Prägung physiologischer Gestalten im Rahmen künftiger Aufgaben.**

### **a) Das Problem der Vertikalgliederung der Vegetation an den Küsten von Binnenmeeren.**

Schon die Tatsache, daß die Vegetation an den Meeresküsten ein Vertikalprofil mit Gürteln aufweist, führt zwangsläufig in den Bereich der Lichtwirkungen. Freilich werden wir von vornherein erwarten dürfen, daß im obersten Sublitoral und im Litoral weniger die Beschaffenheit des Lichtfaktors nach Qualität und Intensität sowie die funktionellen Einstellungen der Arten auf das Licht, als vielmehr Grad und Zeitdauer der Entquellung oder der Wirkung tiefer Temperatur mit den damit verknüpften Abstufungen der Entquellungs- und Kälteresistenz für die Vertikalgliederung von entscheidender Bedeutung sein werden.

Aber auch im Bereich der Wirkungen des Temperatur- und des Wasserfaktors schalten ja die Pigmentapparate und mit ihnen die Funktionstypen des Assimilationsapparates nicht aus. Vielmehr zeigte eine vergleichende Prüfung der Entquellungsresistenz, die kürzlich von 2 verschiedenen Seiten und unabhängig voneinander sowohl

nach der ökologischen wie nach der physiologischen Richtung vorgenommen wurde (vgl. STOCKER u. HOLDHEIDE 1937, MONTFORT 1937c, KALTWASSER 1938)<sup>1)</sup>, daß gerade der Assimilationsapparat sich als ein besonders feines Kriterium für die Abstufungen der Entquellungsresistenz erweist. Wir begegnen also auch im Bereich der Reaktion auf andere Faktoren, der Umwelt (H<sub>2</sub>O-Entzug bei niedrigem Wasserstand oder Kälte) wiederum den Funktionstypen des Assimilationsapparates, und diese Begegnung erfolgt, soweit man heute sieht, nicht nur aus methodischen Gründen. Es sieht so aus, als beständen irgendwelche Beziehungen zwischen jenen Typen und den Abstufungen der Resistenz gegenüber Kälte und Austrocknung. Aber davon ganz abgesehen, wollen wir hier einige Fragen aus dem Gebiet der Vertikalgliederung an den Binnenmeeren berühren, obwohl sie nur an der Peripherie unseres Rahmens liegen.

a) Grundsätzliches zur Frage der Grenzlinie zwischen litoraler und sublitoraler Vegetation.

Bei der Stellungnahme zu der schwierigen und sehr verschieden beantworteten Frage, welche Horizonte an Meeren ohne Gezeiten als litorale von sublitoralen abzutrennen seien, muß man sich von vornherein darüber klar sein, daß es hier nicht um ein rein terminologisches Problem geht; ein solches verdiente hier kaum mehr Aufmerksamkeit als andere in der heutigen soziologischen Pflanzengeographie übliche Streitfragen terminologischer Art. Allein hier geht es um die induktive Erfassung einer Erscheinung, zu deren befriedigender Erklärung die vereinten Kräfte von Floristen und Soziologen auf der einen Seite und Physiologen und Ökologen auf der andern Seite durchaus notwendig sind.

Um die Verhältnisse an der Ostsee besser zu verstehen, empfiehlt es sich, vom Skagerrak auszugehen und über Kattegat und Sund unser engeres Gebiet der westlichen Ostsee zu betrachten.

1. Die Gliederung an der schwedischen Westküste (Skagerrak und Kattegat).

Auf Grund des Studiums der Algenzonen an der Murmanküste kam KJELLMANN (1878 S. 57) zu der bekannten Definition der beiden Hauptregionen. Die von allen Forschern seither empfundene und oft betonte Schwierigkeit einer Abgrenzung der Litoralregion aus den Vegetationszonen eines gezeitenfreien Meeres ergab sich für KJELLMANN, als er von den am freien Weltmeer gewonnenen Erfahrungen aus den Versuch unternahm, die marinen Vegetationsverhältnisse im östlichen Skagerrak (Bohuslän) zu gliedern. Der Vergleich der dortigen *Laminaria*zone an der unteren Grenze der *Fucus*gürtel mit der Formation, die am freien Meer der Nordküste Norwegens gerade an der unteren Ebbelinie auftritt, sowie die Gegenüberstellung der floristischen Verhältnisse an der oberen Grenze und im tiefer gelegenen Teil der bohuslänschen Laminarienformation deckt allerhand Verschiedenheiten auf. KJELLMANN sagt dazu: „Es ist wohl anzunehmen, daß diese ungleiche Anordnung der Bestandteile der Vegetation wenigstens in hohem Grade auf einer Verschiedenheit der äußeren Verhältnisse beruht, welchen die Algenvegetation unterliegt. Gegenwärtig ist uns

<sup>1)</sup> Vgl. auch die älteren Beobachtungen von MUENSCHER (1915).

unmöglich anzugeben, worin diese Verschiedenheit besteht. Diese Aufgabe mögen die künftige Pflanzenphysiologie und Hydrographie lösen (K. 1878, S. 6)<sup>1)</sup>.

Da die beiden für die obere Grenze des Sublitorals der Gezeitenküsten so charakteristischen Laminarien *L. digitata* und *L. saccharina* an der schwedischen Westküste erst in 3 bis 4 m Tiefe wirklich formationsbildend auftreten, verlegt KJELLMAN die Grenze zwischen Litoral und Sublitoral in diese Tiefe, unbekümmert darum, daß damit Algen dem Litoral zugeordnet werden, die niemals in ihrem Leben aus dem Wasser auftauchen und daher niemals in die Lage kommen, eine halb „amphibische“ Lebensweise zu führen oder gar zeitweise völlig einzutrocknen.

In ausgesprochenem Gegensatz zu KJELLMAN geht GRAN (1893, 1897) bei der Grenzziehung nicht von floristischen sondern von ökologischen Erwägungen aus. Entsprechend den Verhältnissen an den Gezeitenküsten sieht er den bestimmenden Faktor in den durch Wind und Wasserdruck verursachten Unregelmäßigkeiten des Wasserstandes, deren Amplitude im Oslofjord da, wo sie nur ca.  $\frac{1}{2}$  m beträgt, auch eine Litoralregion von derselben geringen Ausdehnung abgrenzen läßt. Das Sublitoral würde alsdann schon in einer Tiefe von  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  m beginnen. Auf diesem Wege gelangt GRAN dazu, den weitaus größten Teil der KJELLMAN'SCHEN Litoralregion als nicht periodisch auftauchende Region ins Sublitoral zu verweisen.

Dieses Verfahren ist von SVEDELIUS (1901, S. 24) und später auch von KYLIN (1907, S. 216) kritisiert worden. Ich habe indessen trotz der Erörterung des von KYLIN hervorgehobenen Vorkommens von *Chondrus crispus* und nach eigenen Erfahrungen vom Skagerrak nicht den Eindruck erhalten, als sei durch diese Kritik die grundsätzliche Berechtigung des von GRAN betonten Momentes hinfällig geworden.

Andererseits betont KYLIN gegenüber KJELLMAN eine Erscheinung, die in dem Teil der schwedischen Westküste, wo das Wasser seinen größten Salzgehalt hat (bei Väderöarne), für unsere Frage recht bedeutsam erscheint. Hier treten nämlich die Laminarien schon in 1 bis 2 m Tiefe formationsbildend auf „und wetteifern an etwas offenen Stellen mit *Fucus serratus* um die Herrschaft“ (KYLIN 1907, S. 213). Trotzdem schließt sich KYLIN für die bohuslänsche Küste merkwürdigerweise der Auffassung von KJELLMAN an, da die Grenzlinie in 3 bis 4 m Tiefe „am besten den tatsächlichen Verhältnissen entspricht“ (K. S. 217). Allein man muß es ausdrücklich betonen, daß die „tatsächlichen Verhältnisse“ sich nur auf gewisse floristische Verschiedenheiten beziehen; mit den ökologischen Faktoren der Abgrenzung einer zeitweise auftauchenden Region des Stufenkomplexes haben sie nichts zu tun.

Im Kattegat an der Haländischen Küste geht KYLIN sogar noch einen Schritt weiter. Es erscheint ihm hier „am geeignetsten, die Grenzlinie zwischen Litoral und der Sublitoralregion in 1 bis 2 m größerer Tiefe, also in ungefähr 5 m Tiefe, zu ziehen<sup>2)</sup>“. Maßgebend für diese Verlegung der Grenze ist wieder das Tieferrücken der Laminarien. Für die Beurteilung der ökologischen Verhältnisse und der von ihnen abhängigen physiologischen Eigenschaften der Algen im Bereich der Abstufungen der Entquellungsresistenz wollen wir jedoch festhalten, daß der Übergang vom Skagerrak zum südöst-

<sup>1)</sup> Von mir gesperrt.

<sup>2)</sup> KYLIN schließt sich hier an die älteren Auffassungen von SIMMONS (1904) bezüglich Schonen und von SVEDELIUS (1901) bezüglich der Küste von Gotland und Småland an.

lichen Katttegat bezüglich der Umweltfaktoren mit Ausnahme des veränderten Salzgehaltes keine auch nur annähernd entsprechende Veränderung erfährt.

## 2. SERNANDER'S Richtlinien der regionalen Gliederung.

An diesem Punkt setzen nun die Überlegungen SERNANDER'S ein (1917). Sie haben m. E. in den Erörterungen und zusammenfassenden Darstellungen über die Zonierung der Meeresküsten viel zu wenig Beachtung gefunden. OLTMANN'S (1923) erwähnt sie im III. Band seines Algenwerkes, wo gerade die Zonierung der nordischen Meere (S. 270 ff.) besonders eingehend behandelt, die Ostsee aber übergangen wird, überhaupt nicht. Da sie für unsere Frage des ursächlichen Zusammenhangs zwischen Zonierung und physiologischer Resistenz gegenüber Starklicht, Kälte und Austrocknung recht bedeutsam erscheinen, sei hier besonders auf die Darlegungen SERNANDER'S verwiesen, denen KYLIN (1918) nicht völlig zustimmt.

SERNANDER befaßt sich mit den Prinzipien einer „allgemein gültigen und rationellen“ Regioneneinteilung. Er befolgt dabei eine „combineradt induktiv-deduktiv metod“, die auf Grund eines ökologischen Einteilungsfaktors eine Anzahl physiognomischer Gürtel aufdeckt. Diese nehmen keinerlei Rücksicht auf die systematischen Gruppen wie Algen-, Phanerogamen- oder Flechten-Gürtel, sie stellen vielmehr synökologische Einheiten dar. Der Haupteinteilungsfaktor ist physikalisch-hydrographischer Natur: Dauer und Art der Submersion. Hierbei scheiden sich die Besiedler jener physiognomischen Gürtel nach ihrem Vermögen, auf der einen Seite Austrocknung, auf der anderen Salzwasser-Durchtränkung auszuhalten. Es ergeben sich folgerichtig 2 Hauptgruppen von Regionen, die intermittierend freiliegende und die dauernd untergetauchte [vgl. auch die anschließenden Arbeiten von DU RIETZ (vor allem 1925, 1930)].

Es ist nur logisch, daß SERNANDER auch an Binnenmeeren die obere Grenze des Sublitorals in dem Niveau ansetzt, wo die Besiedler dauernd vom Seewasser durchtränkt sind, gleichgültig, ob diese hydrographisch-ökologische Grenze sich auch floristisch-formationsbiologisch scharf kundgibt oder nicht.

## 3. Kritik der REINKE'SCHEN Grenzlinie.

REINKE (1898) stellte für die Vertikalgliederung an der deutschen Ostseeküste (Kieler Bucht) folgendes Schema auf:

A Litoral	0—4 m
1. obere Region	0— 2 m
2. untere Region	2— 4 m
B Sublitoral	4—30 m
1. obere Region	4—12 m
2. untere Region	12—30 m

Unter dem Einfluß der Arbeiten von KJELLMANN (1877, 1878) verlegt REINKE die Grenze zwischen Litoral und Sublitoral also in eine Tiefe von 4 m und trennt 2 Unterregionen, „so daß wir eine erste und eine zweite Litoralregion unterscheiden, wovon jene bei niedrigem Wasserstande trocken liegt, diese stets mit Wasser bedeckt wird“ (REINKE, S. 13). Die Gegenüberstellung zeigt also, daß SERNANDER wesentlich von der alten Auffassung KJELLMANN'S abweicht, die durch REINKE auch für die westliche Ostsee die herrschende geworden ist.

Es soll nun garnicht bezweifelt werden, daß die gründlichen Vegetationsstudien von KYLIN (1907) aus floristischen und physiognomischen Gründen dazu berechtigen, die Vegetation oberhalb und unterhalb der 3—4 m-Linie in Kattegat (und zum Teil auch in der westlichen Ostsee) als verschieden anzusehen. Allein was hat es für einen Sinn, eine Region, von der REINKE selber als kennzeichnendes Umweltsmerkmal hervorheben muß, sie bliebe auch bei niedrigem Wasserstande stets mit Wasser bedeckt, lediglich aus floristisch-formationsbiologischen Gründen dem Litoral zuzurechnen und sie damit einerseits aus ihrem ökologischen Zusammenhang mit anderen Horizonten herauszureißen, auf der anderen Seite aber gewisse Gürtel mit ökologisch völlig heterogenen Gruppen des wirklichen Litorals zu vereinen? Wenn es darum geht, die Vegetationsgürtel an den Meeresküsten mit den in diesen Horizonten wirksamen Faktoren der Umwelt in Beziehung zu bringen und aus der Reaktionsweise ihrer Charakterpflanzen auf diese Abstufungen der Außenfaktoren zu erklären, so erscheint es geradezu widersinnig, wenn hier auf einmal der ökologische Grundgedanke, der doch letzten Endes der KJELLMANN'SCHEN Regioneneinteilung zugrunde liegt (und jeder sinnvollen Erfassung der vertikalen Vegetationszonen des Meeres zugrunde liegen muß) zugunsten eines floristisch-physiognomischen Gesichtspunktes durchbrochen wird.

Bei der Prüfung der physiologischen Eigenschaften der Charakterpflanzen in den beiden Regionen des REINKE'schen „Litorals“ der Ostsee findet man, daß gerade die funktionellen Beziehungen zur Umwelt die hier vorgetragene Auffassung viel besser stützt als diejenige von REINKE, SVEDELIUS und KYLIN (vgl. die Ergebnisse der Versuche über Entquellungsresistenz von *Fucus vesiculosus* aus REINKE's oberer und unterer Region bei MONTFORT 1937c). Übrigens stehe ich mit dieser Auffassung nicht allein. Den ersten Vorstoß in dieser Richtung hat, nachdem SJÖSTEDT (1928) wesentliche Beiträge vom Öresund lieferte, vor einigen Jahren NIENBURG (1930) unternommen, freilich ohne seine Auffassung näher zu begründen (vgl. dazu auch HOFFMANN 1933 und 1935 und DU RIETZ 1930). HOFFMANN erinnert wieder an die KYLIN'SCHEN Vorbehalte bezüglich der floristischen Verschiedenheiten der Formationen oberhalb und unterhalb der 4 m-Linie und bewahrt gegenüber dem Vorschlag von NIENBURG Zurückhaltung.

Ich habe daher im Sommer 1936 an der Kieler Förde mit der Aufnahme von Vegetationsprofilen begonnen und auf Grund physiologischer Erfahrungen über die Reaktion der Charakterpflanzen einzelner Horizonte gegenüber Starklicht, Aussüßung und abgestufter Austrocknung versucht, eine Vegetationsgliederung an der Kieler Förde auf einer kombinierten ökologisch-floristischen Grundlage anzubahnen. Die Arbeiten werden fortgesetzt und in Verbindung mit meinen Erfahrungen von der Eismeerküste, der norwegischen Westküste, vom Skagerrak und Kattegat in einer größeren Abhandlung über die Pflanzenregionen der nordeuropäischen Meere im Hinblick auf die begrenzende Wirkung der Trockenzeiten alsbald veröffentlicht.

β) Die Ausbreitung von Oberflächenformen in den Tiefenregionen der Ostsee.

Es ist seit langem bekannt, daß Pflanzen, die am freien Weltmeer, also z. B. an der Nordsee noch das oberste Sublitoral besiedeln, so daß sie dort zeitweise sehr starkem

Weißlicht ausgesetzt sind, schon in der westlichen Ostsee auf die Tiefenregionen beschränkt bleiben. Das gilt für eine Reihe von Braun- und Rotalgen, besonders aber für die Laminarien, und hängt mit ihrer Einstellung auf den Salzgehalt zusammen (vgl. HOFFMANN 1929, MONTFORT 1931). Umgekehrt sehen wir *Fucus vesiculosus*, der aus Salzgründen erst viel weiter östlich ins Sublitoral hinabgezwungen wird, schon in der westlichen Ostsee von der mittleren Litoralregion, wo er im Sommer häufig völlig eintrocknet, in alle Tiefenstufen bis etwa zur 10 m-Grenze ins Sublitoral hinabsteigen.

Nun sind ja Laminarien offenbar konstitutionelle Fucoxanthinalgen, von denen sogar die Oberflächenformen einer Species nach den an der Kieler Förde mit Helgoländer Material ausgeführten Versuchen blaugrünes Licht unter Mitbeteiligung der Carotinoide erheblich besser photosynthetisch verarbeiten als grüne *Ulva* gleicher Intensitätseinstellung (aus gleichem Helgoländer Ebbetümpel). Es ergeben sich also offenbar rein photochemisch für *Laminaria digitata* und *L. saccharina* keine großen Schwierigkeiten, wenn sie, anstatt wie in Helgoland als Formen des oberen Sublitorals im Weißlicht oder wenigstens grünreichem Weißlicht zu leben, in der Kieler Bucht auf das blaugrüne Tiefenlicht verwiesen sind.

Anders steht es mit dem Ostsee-*Fucus vesiculosus*. Nach den bisherigen Erfahrungen scheint es so, als seien ihm für eine der Tiefen-*Laminaria* entsprechende Erhöhung seines Gehaltes an Fucoxanthin durch die Zugehörigkeit zu der Gattung *Fucus* Grenzen gesetzt. Tatsächlich folgt der Blasentang<sup>1)</sup> der *Laminaria* auch nicht in jene erheblichen Tiefen von 35—40 m, wo außer Phycoerythrinialgen nur noch die fucoxanthinreichen Braunalgen trotz der blaugrünen „Dämmerung“ einen Stoffgewinn erzielen, der den Atmungsverlust hinreichend ausgleicht, um mit dem Überschuß die jährliche Produktion des stattlichen Laubes zu bewerkstelligen. Nun ist aber nicht einzusehen, weshalb befruchtete Eier von *Fucus vesiculosus* nicht auch an Steine oder Muschelschalen in Tiefen von 20 m und mehr Meter gelegen, sich dort festsetzen und weiterentwickeln sollen, falls der Pigmentapparat den Keimlingen im Tiefenlicht die Energie liefert, die der Funktionstypus des Assimilationsapparates photochemisch zu verwerten vermag. Somit dürfte also die — an *Laminaria* gemessene — relativ rasche Begrenzung in der Tiefenregion bei *Fucus vesiculosus* wesentlich auf das Konto der biochemischen Struktur des Assimilationsapparates zu setzen sein.

Wir sehen also an diesem Beispiel, wie eng vegetationskundliche Fragen mit solchen der vergleichenden Physiologie und Ökologie verknüpft sind. Zu dem Problem der unteren Begrenzung von *Fucus* hoffe ich auf Grund von Assimilationsversuchen mit *Fucus* und *Laminaria* aus gleichem Horizont der Ostsee im Wuchshorizont und in größeren Tiefen, die im Anschluß an die früher vorgenommenen Versuche für Sommer 1938 an der Kieler Förde geplant sind, bald näheres mitteilen zu können.

Vergleichen wir nun aber das Tieferrücken der *Laminaria* aus dem obersten Sublitoral in die unteren Regionen oder auch von *Fucus serratus* aus dem Litoral in eine Zone unterhalb 1,2 m, wo er an der Kieler Außenförde nur unter außergewöhnlichen

<sup>1)</sup> *Fucus serratus* ist in 8—12 m Tiefe ganz gewöhnlich; in diesen und größeren Tiefen ergeben sich für ihn ganz dieselben Fragen wie sie hier für *Fucus vesiculosus* behandelt werden.

Bedingungen für kurze Zeit an die Oberfläche rückt, mit dem Tieferrücken von *Fucus vesiculosus*, so tritt ein wesentlicher Gegensatz hervor: Bei *Laminaria* und *Fucus serratus*, der Brackwasser und Aussüßung nach dem Assimilationskriterium viel schlechter erträgt als *Fucus vesiculosus* (vgl. MONTFORT 1931), liegt, soweit sie die obersten Zonen meiden, eine Wirkung des Salzfaktors vor. Zudem sind beide ja nicht ausgesprochene Oberflächenformen; selbst *Fucus serratus* bildet ja normal eine Zone unterhalb *Fucus vesiculosus*. Ich konnte kürzlich zeigen, daß dies mit seiner Lichteinstellung garnichts zu tun hat; es hängt vielmehr mit der gegenüber *Fucus platycarpus* und *F. vesiculosus* deutlich herabgesetzten Trockenresistenz zusammen (vgl. MONTFORT 1937 c). Bei *F. vesiculosus* ist vorläufig überhaupt kein ausreichender Grund dafür anzugeben, weshalb diese ausgesprochene Oberflächenform an den Küsten „normaler“ nordischer Meere (Helgoland, England, Skandinavien), soweit man weiß, nur sehr selten in tiefere Regionen unter die *F. serratus*-Zone hinabsteigt, während er in der westlichen Ostsee in einer breiten, gelben Tiefenform neben entsprechendem *F. serratus* ganz gewöhnlich ist. Konkurrenzfragen dürften den Unterschied kaum befriedigend erklären. Wieweit hier besondere Rassen entwickelt sind und ob wirklich nur modifikative Prägungen aus einem genetisch einheitlichen Oberflächen-*Fucus* vorliegen, müssen künftige Untersuchungen zeigen (vgl. dazu S. 46 ff.).

Wollte man für das Verhalten des Kieler *Fucus serratus* ein hydrographisches und ökologisches Analogon von *F. vesiculosus* heranziehen, so müßte an die Beobachtungen von KNIPEP (1907) über die *Fucus*-zonen in ausgesüßten Becken im Mofjord gedacht werden. Dort verdrängt eine Süßwasser- und Brackwasser-Oberschicht selbst *F. vesiculosus* vom oberen Litoral und nötigt ihn in einen Horizont unter 2 m hinab. Es ist dann offenbar so, wie OLTMANNS (Bd. III, 1923, S. 378) es im Anschluß an KNIPEP ausdrückt: „Licht und Salz kämpfen hier miteinander, der Blasentang stellt sich auf eine Mittellinie ein.“

Schließlich ist daran zu erinnern, daß solche und ähnliche Fragen der Tiefenverteilung nicht nur das Benthos, sondern auch das Plankton angehen. Wir verdanken zwar der neueren Planktonforschung eine Fülle bedeutsamer Erkenntnisse über Tiefenverteilung, Periodizität, Einfluß von Salzgehalt, Temperatur und Trübungsgrad des Wassers sowie über die Entwicklung und Assimilationsleistungen in bestimmter Tiefe, aber wir wissen buchstäblich nichts über die Frage, wie weit der biochemisch verschieden gestaltete Pigmentapparat und der durch ihn rein physikalisch gegebene Lichtgewinn in verschiedener Meerestiefe sich im Stoffgewinn der Zellen in diesen Tiefen kundgibt. Wenn grüne Formen im allgemeinen schon von 15 m ab stark hinter braunen Zellen (Diatomeen und Peridineen) zurücktreten und selbst in einheitlichem „Salzraum“ sogar innerhalb nah verwandter Arten die einen ausgesprochene Oberflächenformen, die anderen aber Tiefenformen darstellen, so zeigt gerade der Vergleich mit den Braunalgen, denen Diatomeen ja biochemisch wohl — wenn wir den Stoffgewinn im Licht betrachten — am nächsten stehen, daß hier nicht nur mit Anpassungen an die Intensität des Lichtes zu rechnen ist, wie sie in der Gruppierung in Sonnen- und Schattenpflanzen zum Ausdruck kommt. Eine eingehende Analyse des Pigmentapparates in Verbindung mit vergleichenden Assimilationsversuchen in verschiedener Merestiefe und unter Farbfiltern dürfte auch im Plankton Funktions-

typen des Assimilationsapparates aufdecken, die ein besseres Verständnis für die Tiefenverteilung anbahnen als die bisherigen Beobachtungen hydrographischer und hydrobiologischer Art es gestatten, die begreiflicherweise noch nicht an die biochemische Seite des Diatomeenproblems herangingen.

Zusammenfassend ergibt sich also folgendes:

1. Überall begegnet uns die schon eingangs betonte Verquickung vegetationskundlicher und ökologischer Fragen mit biochemischen und physikalischen Erscheinungen. Mit der Betonung einer direkten ökologischen Begrenzung der Charakterarten durch ihre Reaktionsweise gegenüber den Außenfaktoren und damit durch eine Ursache, die außerhalb des vielerorts gleichzeitig wirksamen Konkurrenzfaktors gelegen ist, verlegen wir den Schwerpunkt für die Beurteilung einer ganzen Reihe von Erscheinungen, die uns in freier Natur begegnen, in den Bereich der physiologischen Gestalten.

2. Mit diesen Fragen berühren sich Grundprobleme der Vegetationskunde überhaupt. Die Frage der Assoziationsgrenzen, insbesondere in vertikalen Stufenkomplexen, aber auch an den horizontalen Grenzen einzelner Pflanzengesellschaften und bestimmter Arten, die Frage der „Vorposten“ und „Nachzügler“ — sie führen mitten hinein in brennende Fragen der Pflanzengeographie, insbesondere der Soziologie. Es sei nur an den Kampf der beiden Anschauungen erinnert, wie er sich um die rein floristische gegenüber einer rein ökologischen Gruppierung der Pflanzengesellschaften abspielt.

Wenn dieser Kampf, der heute vielfach in unfruchtbare, rein theoretische und terminologische Diskussionen ausartet, zu einer fruchtbaren synthetischen Bearbeitung ökologischer und soziologischer Fragen führen soll, dann kommt es darauf an, daß das Problem „Standort und Vegetation“ unter Heranziehung floristischer und soziologischer Erfahrungen von Grund aus neu auf vergleichend-ökologischem Wege in Angriff genommen wird. Daß hier die Aufdeckung der meist noch sehr verborgenen „physiologischen Gestalt“ der Charakterpflanzen bestimmter Horizonte durch die experimentelle Prüfung des Resistenzverhaltens wie auch die Gegenüberstellung gegensätzlicher Reaktionstypen gerade Fragen der allgemeinen Vegetationskunde fördern wird, dürfte heute kaum noch zweifelhaft sein.

So führt also auch von den Funktionstypen des Assimilationsapparates im Meer über die vergleichende Ökologie der Resistenztypen ein Weg zum Grenzproblem der Arten wie der Gesellschaften und damit zu Grundfragen der Vegetationskunde.

#### b) Tiefen- und Oberflächenformen einzelner Arten in ihrer Bedeutung für die Physiologie der Carotinoide und für Rassenfragen.

Wie überall da, wo es gilt, die Reaktion der Pflanze auf bestimmte Faktoren ihrer Umwelt zu ermitteln, und wobei es den Anschein hat, als sei der Reaktionstypus im wesentlichen ein Produkt des Vorlebens, müssen zwei Fragestellungen auseinandergehalten werden.

1. Wir können einmal die Charakterpflanzen der ökologisch gegensätzlichen Abstufungen des bestimmenden Faktors herausgreifen und einander gegenüberstellen.

Als Sonnen- und Schatten-, Kälte- und Wärme-, acidiphytische und alkaliphytische, Oberflächen- und Tiefenpflanzen begegnen uns dann im allgemeinen gleichartige Reaktionstypen aus den verschiedensten systematischen Gruppen. Es besteht bei dieser Art des Vergleiches von vornherein große Aussicht, daß wir neben den modifikativen auch die konstitutionellen Prägungen der „Einstellungen“ auf die ökologischen Faktoren erfassen.

In unseren früheren Versuchen haben wir diesen Weg eingeschlagen, weil Grund zu der Befürchtung bestand, daß die in der Natur verbreiteten funktionellen Reaktionstypen unter der Auswirkung von Erfahrungen an modifikativen Prägungen und im Sinne der Milieutheorie immer mehr dazu führen, die Bedeutung der konstitutionellen Reaktionsweisen der Organismen, also den Primat des Erbgutes, zugunsten der prägenden Wirkung der Umwelt gerade im Bereich der physiologischen „Anpassungen“ an die Außenwelt zu verkennen (vgl. MONTFORT 1936a, 1937b).

Dem physiologischen Vergleich von Oberflächen- und Tiefen-Arten (nebst höheren systematischen Einheiten) wird in nordischen Meeren, wenn Tiefen unter 20 m in Frage kommen, eine Beschränkung auf Rot- und Braunalgen auferlegt. Aber gerade hier liegen die Verhältnisse ja insofern günstig, als beide Gruppen von Chloroplasten, die braunen nicht minder als die roten, in gewissen Farbstoffen über einen strahlungsphysikalischen Fangapparat verfügen, der sie trotz mangelndem Chlorophyll b in stand setzt, entweder grüne oder blaugrüne Strahlen, also die im Tiefenlicht vorherrschenden Wellenlängen stark zu absorbieren. In welchem Maß in beiden Gruppen die Tiefenformen gegenüber den Oberflächenformen diesen Energiegewinn in der Tiefe für den Stoffgewinn verwerten können, habe ich früher aufgezeigt (MONTFORT 1933, 1934).

2. Bei den in der I. Abhandlung dieser Reihe vorgeführten Versuchen konnten auch Oberflächenbraunalgen, ja sogar Starklichtbraunalgen künstliches Tiefenlicht immer dann gut verwerten, wenn sie reich waren an Fucoxanthin (*Dictyota*, *Phyllitis*, *Ectocarpus*), während intensitätsmäßig gleich eingestellte Xanthophyll-Braunalgen (*Fucus*, *Ascophyllum*) trotz günstiger strahlungsphysikalischer Voraussetzungen hierzu nicht befähigt waren. Nach diesen Ergebnissen muß die Prüfung von Oberflächen- und Tiefen-Individuen einer Art grundsätzlich wichtige Aufschlüsse liefern. Das gilt in besonderem Maß für solche Arten, die an der Oberfläche gemeinhin entweder als Starklichtalgen entwickelt sind (1), aber dabei wenig oder gar kein wirksames Fucoxanthin besitzen, oder als Schattenpflanzen (2) zwar Fucoxanthin bilden, dabei aber gleichzeitig ihren Chlorophyllgehalt so stark steigern, daß der Quotient Q Chlorophylle/Carotinoide gegenüber (1) erheblich steigt und sich demjenigen bei carotinoidreichen Grünalgen nähert.

Solche Verhältnisse liegen nun offenbar bei *Fucus vesiculosus* vor. Sie bekommen hier in zweifacher Hinsicht eine Bedeutung: einmal für die Physiologie der Carotinoide, zum andern für Rassenfragen.

#### a) Das Carotionidproblem bei Tiefen-Fucus.

Da Tiefen-*Fucus vesiculosus* im Gegensatz zu *F. serratus* mit der Dredschel aus größerer Tiefe nur sehr selten heraufgebracht wird, mußten wir uns darauf beschränken, teils angetriebenen Tiefen-*Fucus*, teils die von Steinfischern aus bestimmter Tiefe

heraufbeförderten festgewachsenen Thalli auf ihre Fähigkeit zur Ausnutzung kurzwelligen Lichtes zu prüfen. Auch erfolgte die Prüfung vorerst im Sommer 1936 in Laboe nur außerhalb des Meeres unter Farbfiltern. In den orientierenden Versuchen über die Assimilationsleistungen im blaufreien Anteil des diffusen Tageslichtes unter grauem Himmel (2) gegenüber dem energiegelich abgeschwächten vollen, also weißen Tageslicht (1) lieferten die Versuchspflanzen folgende Werte:

Alge	Farbton	1	2
		Weiß Rot + Grün + Blau	ohne Blau Rot + Grün
<i>Ulva lact.</i>	hellgrün	100	100
lit. <i>Fuc. serr.</i> (Helgoland)	olivgrün	100	104
lit. <i>Fuc. ves.</i> (Ostsee)	olivbraungrün	100	96
Tiefen- <i>Fuc. ves.</i> (Ostsee) <sup>1)</sup>	gelbbraun	100	95
Tiefen- <i>Fuc. serr.</i> (aus 8 m; Ostsee)	braungelb	100	<b>88</b>
lit. <i>Dictyota</i> (Helgoland)	gelbbraun	100	<b>72</b>

<sup>1)</sup> Angetrieben, Wuchstiefe unsicher.

Danach scheint es so, als arbeite wenigstens bei *F. serratus* die Tiefenform bereits stärker mit blauen Strahlen als die chlorophyllreiche und relativ carotinoidarme Oberflächenform. Bei dem Abstand, den der Depressionsbetrag bei *Fucus* gegenüber demjenigen von *Dictyota* aufweist, und der, wenngleich in geringem Maß, auch noch gegenüber Tiefen-*Laminaria* aus dem gleichen Horizont beobachtet wird, bleibt es aber ganz unsicher, ob *Fucus* es im Tiefenlicht wirklich fertig bringt, biochemisch und assimilationsphysiologisch einer *Laminaria* gleichwertig zu sein und seinen Assimilationsapparat dem einer ausgesprochenen Fucoxanthinbraunalge anzugleichen.

Hier werden die neuen Versuche im Sommer 1938 einsetzen. Sie müssen folgende Punkte umfassen:

1. Farbstoffanalyse der Fucoxanthinthalli aus verschiedenen Tiefenstufen.

2. Verpflanzung von Steinblöcken mit Tiefen-*Fucus* und Tiefen-*Laminaria* in verschiedene Lichtfelder nahe der Wasseroberfläche und Prüfung der Veränderung des Pigmentapparates im Verlauf einiger Monate.

Parallel dazu Versenkung von Oberflächen-*Fucus* in tiefere Lagen und entsprechende Prüfung bei Kulturen im Laboratorium hinter Farbfiltern.

3. Vergleichende Prüfung der Assimilationsleistungen von olivgrünem Oberflächen- und gelbbraunem Tiefen-*Fucus* (von bekanntem Pigmentapparat) in verschiedener Meerestiefe, gemessen an den Leistungen von Oberflächen- und Tiefen-*Laminaria digitata*.

Wenn solche Verpflanzungsversuche, die mit Hilfe von Tauchern und Hebeapparaten bewerkstelligt werden müssen, planvoll ausgeführt werden können, dürfte ihre über eine Anzahl von Jahren ausgedehnte Beobachtung in Verbindung mit Versuchen über den Einfluß der mit der Verpflanzung herbeigeführten Veränderung des Salzgehaltes im umgebenden Medium in verschiedener Richtung wichtige Aufschlüsse liefern. Sie betreffen nicht nur die Rolle der gelben Blatt-Farbstoffe und vegetations-

kundliche Fragen, sie müssen auch die Frage nach dem Anteil von Umwelt und Erbgut an der Prägung der Tiefen- und Oberflächen-, „Formen“ einzelner Arten beleuchten.

β) Das Problem der Standortformen und Rassen bei *Fucus vesiculosus*.

αα) Die bisherige Deutung der Formen.

Seit langem weiß man, daß gerade bei den „Großalgen“ innerhalb einzelner Arten sehr viele sog. „Formen“ existieren. Das gilt besonders für *Fucus* und *Laminaria*. Ein Blick auf die Werke von KJELLMAN (1890) oder FOSLIE (1884) belehrt uns darüber, und die Beobachtungen, die man an den ökologisch so überaus mannigfaltig gestalteten skandinavischen Küsten machen kann, in Verbindung mit den Erfahrungen von BOERGENSEN (1905) und KILLIAN (1911) bestärken einen zunächst in der Überzeugung, daß vorwiegend Umweltfaktoren für die oft auffälligen Veränderungen in Größe, Gestalt und verschiedenen Merkmalen verantwortlich zu machen sind. Es lägen also ganz gewöhnliche Standortmodifikationen vor, die unter dem Einfluß der verschiedenen Außenfaktoren auf das Individuum entstanden sind.

In der allgemeinen Darstellung solcher und vergleichbarer Verhältnisse bei OLTMANNS (1923, III. S. 69/70) erblickt auch dieser ausgezeichnete Algenkenner in allen jenen Erscheinungen des „Polymorphismus“ gerade bei den *Fucus*-„Formen“ nur direkte formative Auswirkungen der Umweltfaktoren. Das zeigt deutlich der Ausspruch „Allüberall handelt es sich um formative Reize, und solchen gegenüber ist die eine Alge äußerst reaktionsfähig, die andere wenig oder gar nicht“. Zwar schließt OLTMANNS den allgemeinen Teil seiner Erörterungen über „Pleomorphismus“ mit den Worten: „bei den sogenannten polymorphen Algen ist (ebenso wie bei anderen Pflanzen) das Bild, welches sie im gegebenen Moment bieten, die Resultante aus formativen Reizen auf der einen, aus ererbter Eigenart auf der anderen Seite“. — Allein wir dürfen uns nicht darüber täuschen, daß die Betonung des Erbgutes hier im Rahmen der gesamten Diskussion nur für die einzelnen Arten und höheren systematischen Einheiten gilt, nicht aber für jene engeren Einheiten innerhalb der Arten. In jener Zeit dachte bei den Tangen im Bereich der „plastischen“ Arten noch kaum jemand ernstlich an eine Aufspaltung der Species in erblich verschiedene Ökotypen; zeigten doch die meisten Beobachtungen sowohl in freier Natur wie im Kulturversuch die direkte „Akkommodation“. Es ist also ganz natürlich, daß auch OLTMANNS in den Formen der polymorphen Arten, besonders soweit sie uns hier angehen, nur Individuen sieht, die befähigt sind, „sich an die Umgebung zu akkomodieren“ (O. 1923 III. S. 71).

Die Verschiedenheiten der einzelnen Formen betreffen nun auch bedeutsame physiologische Eigenschaften, wie Farbstoffgehalt, Verhältnis der Farbstoffkomponenten u. a. m. Und gerade da wird man im Anschluß an die Beobachtungen von SEYBOLD u. EGGLE und eigene Erfahrungen geneigt sein, eine direkte Wirkung des Vorlebens insbesondere nach Intensität und Qualität des Lichtfeldes am Wuchsort anzunehmen. Allein schon früher (1934) bin ich gerade in dieser Hinsicht auf die begrenzende Wirkung einer „genetischen“ Komponente aufmerksam geworden, die neuerdings auch von SEYBOLD u. EGGLE betont wird. Noch ein anderer Umstand macht stutzig: die biochemischen Verschiedenheiten sind nämlich, wie es scheint, nicht selten mit gewissen morphologischen Eigenschaften verbunden, die einzelnen Formen der

Art eigentümlich sind. Wenn aber solche Formen in völlig gleichem Lichtfeld nebeneinander wachsen, wobei sie im Farbton entweder verschieden sein können oder übereinstimmen, dann macht es wenigstens an der Kieler und Flensburger Förde durchaus den Eindruck, als habe man hier innerhalb der Art *Fucus vesiculosus* im gleichen Lebensraum nebeneinander Formen vor sich, die morphologisch verschieden sind. Man dürfte sie dann wohl kaum als Standortmodifikationen im gewöhnlichen Sinne deuten. Das deckt sich auch zum Teil mit der Auffassung einiger älterer Algologen, soweit nicht solche Formen herangezogen werden, die aus verschiedenen Lebensräumen stammen. Diese sind ganz besonders von stark ausgesüßten Buchten oder Meeresabschnitten, also von Orten mit niedrigem Salzgehalt, verändertem pH (und anderen noch nicht völlig geklärten Umständen) gerade bei *F. vesiculosus* seit langem bekannt, vielfach beschrieben und abgebildet. Daß aber auch außerhalb des Salzfaktors (vgl. nur SVEDELIUS 1901, SAUVAGEAU 1908, COTTON 1912) eigenartige Abweichungen vorkommen, zeigt NIENBURG's *Fucus* auf *Mytilus* (NIENBURG 1927).

#### ββ) Die Frage der erblichen Ökotypen.

Zu jenen sowohl in morphologischer wie in physiologischer Hinsicht von den gewöhnlichen Pflanzen der Oberflächenregionen ganz erheblich abweichenden Formen, bei denen man mit Rücksicht auf die beträchtliche Abweichung des Lichtfeldes am Wuchsort gegenüber der „Normalform“ von vornherein an ausgesprochene modifikative Prägungen denken möchte, gehören nun auch die breiten, gelbbraunen Tiefenformen von *Fucus vesiculosus* und *Fucus serratus*, von denen oben hinsichtlich des Carotinoidproblems die Rede war. Da sie mit normaler Haftscheibe festgewachsen und in allen Entwicklungsstadien in der Tiefe anzutreffen sind, können sie nur aus Eiern entstanden sein. Es gibt also 2 Möglichkeiten für ihre Herkunft: entweder entstammen sie den Conceptaculis anderer Tiefenexemplare, oder sie leiten sich von Eiern ab, die von Oberflächen-*Fucus* erzeugt wurden und sich nach der Befruchtung durch den Zufall in der Tiefe festsetzten, um eine den dort herrschenden formativen und biochemisch wirksamen „Reizen“ entsprechende morphologische und biochemische Ausgestaltung zu erfahren.

Nach allem, was man von den gewöhnlichen Befruchtungsverhältnissen von *Fucus* weiß, erscheinen beide Annahmen grundsätzlich berechtigt.

OLTMANN'S hebt hervor, daß zeitweilige Trockenlegung für den Austritt der Sexualorgane keineswegs unerläßlich ist. „Dieselben Arten, welche in der Nordsee ihre Oogonien und Antheridien zur Ebbezeit entleeren, tun dies in der Ostsee ganz normal bei ständiger Bedeckung mit Wasser, und für viele andere Formen wie *Halidrys*, *Cystosira*, *Sargassum* usw., welche niemals über die Wasserfläche emportauschen, gilt genau das gleiche“ (OLTMANN'S 1923 II, S. 223).

Warum sollen also die Tiefenformen nicht wenigstens zum Teil von ihresgleichen abstammen? Das schließt ja nicht aus, daß unter ihnen auch solche wachsen, die aus höheren Horizonten stammen. Ob aber der Prozentsatz der keim- und entwicklungs-fähigen befruchteten Eier aus Oberflächenpflanzen in 10 m Tiefe ebenso groß ist wie im „Normalmedium“, erscheint mir zweifelhaft und müßte zum mindesten geprüft werden.

Bestände für alle Tiefenformen grundsätzlich nur die 2. Annahme zu Recht, dann hätten wir es in der Tiefe mit echten Standortmodifikationen im Sinne der OLTMANNS'SCHEN Vorstellungen einer „Akkomodation“ zu tun. Allein die zuletzt auch von ISAAK (1933) im Anschluß an die Beobachtungen von BAKER (1910) zur Erklärung der Zonierung der Fucaceenhorizonte im oberen Litoral herangezogenen Verschiedenheiten im Befruchtungsmodus lassen es in Verbindung mit der von OLTMANNS gerade für die Ostsee betonten submersen Entleerung der Sexualorgane keineswegs ausgeschlossen erscheinen, daß auch (oder sogar vorwiegend?) die Möglichkeit der 1. Annahme bei Tiefenformen verwirklicht wäre. All dieses ist noch ganz unsicher und müßte jedenfalls experimentell geprüft werden. Wenn es aber Tiefenformen gibt, die sich ontogenetisch überhaupt nicht von Oberflächenformen herleiten, so würde das Problem dieser Tiefenformen ein völlig anderes Gesicht bekommen. Man müßte dann wohl mit der Existenz von konstitutionellen Rassen rechnen, eine Folgerung, zu der man ja ohnehin durch das Vorkommen morphologisch verschiedener Formen an der Oberfläche in einheitlichem Lebensraum gedrängt wird. Übrigens sei daran erinnert, daß selbst für die Gattung *Fucus* von STOMPS (1911) und KNIEP (1925) die Frage erörtert wird, wie weit die einzelnen „Arten“ vielleicht nur Standortmodifikationen sind. Außerdem kommen ja auch Bastarde vor.

#### 1. Die Erfahrungen an Landpflanzen.

Die Frage der Akklimatisierung einzelner Arten an neue Umweltverhältnisse ist naturgemäß bei Landpflanzen früher experimentell in Angriff genommen worden als bei Meerespflanzen. Und innerhalb der Landpflanzen waren es besonders die landwirtschaftlichen Kulturpflanzen, bei denen schon aus volkswirtschaftlichen Gründen ein intensives Studium geboten schien. Die Vererbungslehre bemächtigte sich dann dieser Fragen gerade bei Kulturpflanzen in solchem Maß, daß in ihrem Bereich und damit im Bereich der Pflanzenzüchtung die Erkenntnis von der Bedeutung der erblichen Rassen für das allgemeine Problem der „Akklimatisierung“ viel weiter verbreitet ist als etwa im Bereich der Wildpflanzen, zumal im Meere. So sehen wir denn, wie gerade in der Pflanzengeographie und Ökologie im weitesten Sinn die alten Vorstellungen von der Plastizität der letzten systematischen Einheiten auch heute vielfach noch den Fragenkomplex der „Standortformen“, der „Wuchsformen“, der „Vorposten“ und den der Grenzprobleme beherrschen, während die moderne Vererbungslehre wie auch die Pflanzenzüchtung unter der Führung von BAUR, NILSSON-EHLE und anderen Forschern über diese Betrachtungsweise längst hinweggeschritten ist.

Das Zurückstehen der allgemeinen Ökologie und Pflanzengeographie bis in die letzten Jahre ist umso auffälliger, als NILSSON-EHLE schon 1914 die Bedeutung der erblichen Biotypen und damit erblicher Resistententypen für Fragen der Pflanzengeographie aufzeigte. Aber in der Ökologie und Pflanzengeographie sind die lehrreichen Beispiele der primären Bedeutung der Erbfaktoren innerhalb verschiedener Formen einer Art als erbliche Rassen für die Verbreitung einer Art erst durch die zielbewußte Arbeit TURESSON'S fortgesetzt und für die allgemeine Botanik nutzbar gemacht worden. Seine seit 1921 durchgeführten rassenökologischen Kulturversuche und Analysen beginnen hier endlich Wandel zu schaffen. Da dieser Wandel naturgemäß

am spätesten die Erforschung der Pflanzenwelt des Meeres trifft, obwohl gerade in ihr, (wenigstens bei den *Fucus*-„Formen“) noch relativ günstige Voraussetzungen zum Umlernen gegeben sind, dürfte es angebracht sein, nach TURESSON'S Worten den alten und den neuen Stand der Betrachtung, wie er durch die Erfahrungen an Landpflanzen gewonnen wurde, hier vorzuführen.

TURESSON kennzeichnet die Sachlage wie folgt: „Die noch immer in der Pflanzengeographie herrschende Auffassung, daß die Hauptmasse der Individuen einer Art eine genetisch oder ökologisch homogene Population bilden, führt indessen zu Folgerungen, die in scharfem Widerspruch zu den Resultaten der rassenökologischen Forschung der letzten zehn Jahre stehen. Um zu erklären, wie eine Art, die eine weite geographische Verbreitung aufweist, imstande ist, ihre Standortsansprüche in verschiedenen Klimagebieten zufrieden zu stellen, versieht man nämlich die Pflanzenart mit einem weiten modifikativen Anpassungsvermögen. In der hierher gehörigen Literatur sagt man daher oft, daß eine Art ökologisch „plastisch“ oder ökologisch „elastisch“ ist, und in der schwedischen pflanzengeographischen Literatur begegnet man häufig Hinweise auf die „ökologische Amplitude“, die „klimatische Amplitude“ oder die „Standortamplitude“ einer Art oder einer Artengruppe. . . . Nachdem es indessen jetzt klar hervorgeht, daß die ökologische Konstitution der Art durch die erbliche Konstitution der Art bedingt wird, also durch die Erbfaktoren, deren Träger die verschiedenen Biotypen der Art sind, ist es offenbar, daß auch die geographische Ausbreitung und die Einwanderung der Art primär durch diese Erbfaktoren bedingt werden. Wenn demnach eine Art, an einer gewissen Klimagrenze angelangt, über kein für das Überschreiten dieser Grenze erblich und ökologisch geeignetes Biotypenmaterial verfügt, so bleibt sie an dieser Grenze stehen“ (TURESSON 1932, S. 4).

Die im rassenökologischen Garten zu Åkarp in großem Maßstab durchgeführten Verpflanzungsserien sprechen mit hoher Wahrscheinlichkeit für die erbliche, also idiotypische Natur der auch unter gleichartigen Bedingungen erhaltenen Unterschiede in Habitus, Größe, Wuchsform und gewissen physiologischen Eigenschaften, welche die Gebirgs- und Tiefland-, die Binnenland- und Küsten-Formen einzelner Arten in ihrem jeweiligen Hauptverbreitungsgebiet aufweisen. Bislang sind sie immer als phänotypische Prägungen aufgefaßt worden. Was für die Formen vieler Kulturrasen seit langem selbstverständlich ist, wird nun endlich auch für Ökologie und Pflanzengeographie der Wildpflanzen klar: „Daß die Arten aus einer größeren oder geringeren Anzahl erblich voneinander verschiedener Typen (Biotypen) aufgebaut werden, und daß diese Typen je nach den klimatischen und edaphischen Verhältnissen sich in erblich verschiedene Standortsrassen (Ökotypen) gruppieren“ (TURESSON 1932, S. 32).

## 2. Die *Fucus*formen im Licht der Genetik.

Für marine Organismen müssen die klimatischen Verschiedenheiten sowohl in vertikaler wie in horizontaler Richtung in vielen Fällen ähnliche Grenzen der Verbreitung schaffen, wie sie das Klima auf dem Lande herbeiführt. Wenn dabei für Tiere der Lichtfaktor natürlich nicht dieselbe beherrschende Rolle spielen kann, die er in vertikaler Richtung für die Pflanzen spielt, so bleiben doch außerhalb des Lichtfaktors für beide Gruppen von Meeresorganismen eine Reihe von begrenzenden Faktoren

übrig, deren ökologische und damit auch geographische Auswirkung beträchtlich sein muß. Das gilt sowohl für die idiotypische Verschiedenheit einzelner Arten und Rassen wie für die sicherlich nicht fehlenden Mutanten. Wir haben ja mit F. v. WETTSTEIN allen Grund anzunehmen, daß Gen-Mutationen, insbesondere wenn sie als sog. „Klein-Mutationen“ gehäuft auftreten, allgemein an der Umbildung der Arten in hohem Maß beteiligt sind. Daß aber auch Kreuzungen durch die Schaffung von polyploiden Formen und in deren Gefolge von allerhand Unregelmäßigkeiten im Chromosomensatz in freier Natur offenbar zur Bildung neuer Rassen und Arten geführt hat, zeigen in besonders schöner Weise die Arbeiten von MÜNTZING (1932, 1935).

Es kommt hinzu, daß bei Heteroploidie (vgl. v. WETTSTEIN 1927, 1932, 1937) offenbar auch die physiologischen Eigenschaften stärker als man früher annehmen konnte, von der Veränderung erfaßt werden. Das gilt in einigen Fällen von zellphysiologischen Eigenschaften wie Hydratur und dergleichen, sowie von Ansprüchen an Klima und Boden (vgl. HEILBRONN 1933, MANTON 1934, SCHLÖSSER 1935). Sollte sich die Änderung des konstitutionellen Gefüges auch auf die Abstufung der funktionellen Resistenz gegenüber Außenfaktoren erstrecken, dann müßte es im Meere sowohl in horizontaler wie in vertikaler Richtung durch die hier zweifellos sehr wirksame Selektion auch bei den Mutanten zur Scheidung von physiologischen Gestalten kommen, die im Sinne TURESSON's idiotypische Standortsformen sind. Solche Faktoren von hoher Wirksamkeit sind ganz gewiß Intensität und Qualität des Lichtes, Temperatur, Salzfaktor und in gewissem Grade wohl auch die Wasserstoffjonenkonzentration.

Wenn wir nun in einzelnen Meeresräumen, die sich entweder hinsichtlich der Temperatur oder der Salzkonzentration (um nur diese beiden herauszugreifen) stark unterscheiden, die Population einzelner Arten jeweils „akklimatisiert“ finden, so entsteht also auch hier die grundsätzliche Frage, wie weit eine tatsächliche phänotypische „Anpassung“ eines genetisch einheitlichen Materials vorliegt und wie weit die Ökogenese bloß vorgetäuscht wird durch die Existenz idiotypischer Standortsassen.

Für die Verschiedenheit der Lebensräume in vertikaler Richtung sind in der Ostsee schon hydrographisch insofern besondere Verhältnisse gegeben, als die Tiefenstufe sich von der Oberflächenstufe nicht nur in doppelter, sondern in dreifacher Weise erheblich unterscheidet: 1. Intensität des Lichtes, 2. Qualität des Lichtes, 3. Salzgehalt. Nun sehen wir zwar die phänotypischen Abänderungen unter dem direkten Einfluß dieser drei Faktoren bei vielen Algen im Experiment wie im Naturversuch morphologisch wie physiologisch deutlich ausgeprägt. Wenn man aber z. B. bei *Fucus vesiculosus*-Formen aus dauernd oder zeitweise stark ausgesüßten Meeresabschnitten bzw. Strandsümpfen so extreme Abweichungen in Gestalt und Größe beobachtet, wie sie z. B. bei *F. vesiculosus forma filiformis* aus der Ostsee oder COTTONS (1912) *F. muscoides* vorliegen, so ist ihre Deutung keineswegs leicht. An einem auf der Insel Herdla bei Bergen in der Spritzzone eines Salzsumpfes von mir aufgefundenen Standort von Cottons „Moos“-*Fucus* habe ich keinerlei Übergänge der feinen Zwergthalli zu dem in der Nähe wachsenden normalen Blasentang, noch zu den mitten unter jenem wachsenden Exemplaren von *Fucus spiralis* finden können. Auch sind mir in stark ausgesüßtem Wasser tief einschneidender schmaler Fjorde an der norwegischen

Skagerrakküste und in der Nähe von Bachmündungen die Kümmerformen von *F. vesiculosus* aus dem Bereich der *Forma angustifolia* nirgends in der gleichen Ausbildung begegnet wie sie von der Ostsee bekannt sind. Dieselben Erfahrungen hat nach brieflicher Mitteilung auch DU RIETZ gemacht. Ich kann also meine Bedenken gegen die Auswertung der sog. „Übergangsformen“ im Sinne einer „plastischen“ Anpassung nicht unterdrücken. Solche Übergänge hat man sowohl bei maritimen Flechten in den Horizonten der Wellenzone (DEICHMANN-BRANDT) wie auch bei den schmalen *Fucus vesiculosus*-Formen der östlichen Ostsee bis zur *Forma subecostata* oder *filiiformis* aufgestellt und abgebildet.

Von jenen Flechten wie von diesen Algen kennt man, soweit ich sehe, weder vom Naturversuch noch vom Kulturversuch einen Fall, der den direkten Übergang eines Individuums oder seiner Nachkommen aus der einen in die andere Form kundgibt. Solange dieser Fall aber nicht verwirklicht ist, stellen jene schönen Bilder der nebeneinander angeordneten Übergangsformen lediglich ideelle Übergänge im Sinne der Typologie dar. Als solche sind sie sicherlich für manche Fragen wertvoll. Aber solange wir nur wissen, daß hier, um mit SVEDELIUS zu sprechen, offenbar eine „individuelle Variation von *Fucus vesiculosus* in drei verschiedenen Richtungen vor sich geht“, ist kein Beweis gegen die Existenz erblich verschiedener Standortrassen gegeben.

Bleiben wir jedoch bei der Frage der physiologischen Rassen. Daß solche innerhalb morphologisch gleicher Populationen existieren, ist gerade von niederen Pflanzen längst bekannt. Bei Tangen weiß man freilich hierüber noch wenig. Vielleicht erhalten wir einige Anhaltspunkte, wenn wir von den „Formen“ innerhalb der Art zum Vergleich der Arten selber übergehen und auch einmal eine nah verwandte Gattung heranziehen. Da zeigt sich nämlich, daß die funktionelle Einstellung auf Außenfaktoren viel häufiger als man nach den Erfahrungen mit modifikativen Prägungen bekannter „Paradepflanzen“ des Süßwassers annimmt, idiosyncratisch bedingt ist. Das gilt sowohl für den Lichtfaktor wie für den Wasserfaktor, also für Einstellungen auf die Lichtintensität und die Abstufungen der Resistenz gegenüber ökologischem Starklicht wie für die Entquellungsresistenz (vgl. MONTFORT 1936 a, 1937 c).

*Pelvetia* ist in ihren von der (heute so gefaßten) Gattung *Fucus* abweichenden Verhältnissen der Eibildung und Befruchtung so eigenartig, daß es nur zu begreiflich ist, wenn die heutige Algologie nicht mehr wie die ältere von „*Fucus canaliculatus*“ spricht. Aber wer, der *Pelvetia* nach Wachstum und Entwicklung, Gestalt und Lebensverhältnissen am Standort kennt, will bestreiten, daß sie im übrigen durchaus ein *Fucus* ist? Nur eben ein solcher, dessen Lebensverhältnisse im obersten Litoral und der Spritzzone mit abweichenden Verhältnissen in der Bildung der Sexualzellen und des Vorgangs bei der Befruchtung verknüpft ist!

An *Pelvetia* kann man nun gegenüber *Fucus spiralis* und *F. vesiculosus* schon durch die Wirkung der Selektion am Standort sehr schön die konstitutionelle Einstellung auf weißes Starklicht und periodische Austrocknung zeigen. Die Pflanze verkümmert schon bei mäßiger Abschwächung des Lichtes unter sonst gleichen Bedingungen und ohne die Wirkung einer Konkurrenz (vgl. GAIL 1918 und MONTFORT 1934, 1936 a). Selbst die extremsten Schattenthalli, die ich in Norwegen zwischen Felsblöcken finden konnte, vermochten ihren Chlorophyllgehalt gegenüber den goldgelben Sonnenthallis lange nicht so stark zu erhöhen, wie man es bei *Fucus vesiculosus* oder gar *Fucus serratus* unter solchen Bedingungen beobachtet. Da diese Schwachlicht-Kümmerformen von *Pelvetia* (aus einem Lichtfeld, das physikalisch durchaus nicht als wirkliches Schwachlicht anzusprechen ist!) zellphysiologisch aber offenbar noch normal waren, spricht der Befund dafür, daß dieser Alge auch in der Fähigkeit zur Farbstoffbildung idiotypische Grenzen gezogen sind, die weder für *Fucus*-Arten, noch für *Ascophyllum* in solchem Maße bestehen. Nach meinen Beobachtungen von der früheren ökologischen Station Fitjar auf der Insel Stord scheint diese Begrenzung sich ganz besonders auf die Bildung des Fuco-

xanthins zu erstrecken. Wir haben also allem Anschein nach in *Pelvetia* auch eine konstitutionelle Xanthophyllbraunalge vor uns.

So sehen wir denn, wie groß auch im physiologischen Verhalten die Verschiedenheit der einzelnen Arten und höheren Einheiten eines engeren Verwandtschaftskreises im gleichen Lebensraum sein kann, und daß auch im Bereich des sonst vorwiegend phänotypisch wirksamen Lichtfaktors auch idiotypische Einstellungen ausgeprägt sind. Warum sollte das, was bei der weiteren Reaktionsnorm einzelner „Arten“ gegeben ist, nicht auch im engeren Bereich ihrer idiotypischen Aufspaltungen in Ökotypen als Standortrassen entwickelt sein?

Wir wollen diesen Gedanken noch in anderer Richtung weiterführen. Zwar stehen hier die Tiefen- und Oberflächenformen einer Art, also Veränderungen in vertikaler Richtung zur Diskussion, aber es kann nichts schaden, einen Blick auf die Abänderungen zu werfen, die bei großer horizontaler Verschiedenheit der Verbreitung innerhalb der Art vorkommen. Es dürfte zudem an der Zeit sein, auch hier die Relativität des Artbegriffes zu betonen. Dies umso mehr, als gerade die Vorstellungen, die die Algologen sich vor 30 Jahren über die Natur des Mittelmeer-Fucus, *F. virsoides*; gebildet haben, recht gut in den Vorstellungskreis der modernen Vererbungslehre hineinpaßen.

*Fucus virsoides* weicht morphologisch und verbreitungsgeographisch stark von seinem nordischen Verwandten *F. platycarpus* ab. Daß er auch physiologisch wenigstens bezüglich der Entquellungsresistenz eine andere Gestalt besitzt als *F. platycarpus*, kann man freilich nur vermuten. Doch dürfte das nach den Ergebnissen meiner Entquellungsversuche mit *F. platycarpus* von Helgoland und *F. spiralis* von Norwegen mit Rücksicht auf ihre Verhältnisse an den Gezeitenküsten gegenüber dem Lebensraum von *F. virsoides* an der Mittelmeerküste ziemlich sicher sein. Der Arbeit von v. GOOR (1923) entnehmen wir, daß *F. platycarpus* noch bis in die Straße von Gibraltar hineingeht. Dann aber findet er seine Grenze. Nach SAUVAGEAU (1908) soll nun *F. virsoides*, der einzige mediterrane *Fucus*, als ein isolierter Abzweigling von *Fucus platycarpus* var. *spiralis* aufzufassen sein. Man könnte sich daher die adriatische Form mit SAUVAGEAU als zufällig aus einem fruktifizierenden verschleppten Exemplar von *F. platycarpus* entstanden denken. Die Form hätte sich dann unter den neuen Verhältnissen der Emigration zu einer besonderen Art weiter entwickelt.

Diese Vorstellung ist im Sinne der modernen Ansichten über die Bildung von Arten aus isolierten geographischen Rassen im Anschluß an Gen-Mutationen durchaus haltbar. Bezüglich der physiologischen Kennzeichen dürfte ein geplanter Vergleich der funktionellen Entquellungsresistenz zwischen *Fucus virsoides*, *F. platycarpus* und *F. vesiculosus* aufschlußreich sein.

Das Beispiel des Mittelmeer-Fucus zeigt, wie eng Fragen der Entstehung von Ökotypen als Rassen und solche der geographischen Verbreitung und der physiologischen Gestalt auch bei Tangen miteinander verknüpft sind.

### 3. Die Bedeutung eines rassen-ökologischen Meeresgartens und der ökologischen Transplantation.

Die Betrachtung der *Fucus*-Arten und Formen im Licht der Genetik sollte lediglich zeigen, daß das morphologische, physiologische und pflanzengeographische Ausgangsmaterial innerhalb einzelner Arten von Großalgen die gleichen Voraussetzungen für die Annahme einer idiotypischen Variabilität neben der phänotypischen bietet wie es bei den Gebirgs- und Tieflandformen, den Binnenland- und Küstenformen usw.

vieler Landpflanzen auch außerhalb des Bereiches von Dauermodifikationen offenbar vorliegt. Wie aber dort nur eine Analyse auf Grund umfassender Verpflanzungsversuche nötig war, um der Erkenntnis von der Existenz konstitutionell verschiedener Ökotypen innerhalb des Bestandes der Art zum Sieg zu verhelfen, so möchte ich hier die Schaffung von rassenökologischen Meeressäulen in den verschiedensten Meeressäumen anregen. Umfassende, planvolle Kulturversuche mit „Formen“ und Rassen einzelner Arten aus gleichen und verschiedenen Lebensräumen sowie die metrische Analyse im Sinne von HAECKER's „Entwicklungsgeschichtlicher Eigenschaftsanalyse“ müssen mithelfen, die Ursachen der Formenbildung aufzudecken.

Nachdem durch NIENBURG, KNIEP, SCHREIBER, v. HARTMANN und seine Schule die Kulturmethoden der Algen erheblich verbessert, durch SEYBOLD, SPOHN und EGLE die quantitative Erfassung der Farbstoffe selbst von geringen Materialmengen wesentlich erleichtert und durch die moderne Genetik die grundsätzlichen Fragen der Existenz der idiotypischen Standortrassen geklärt sind, dürfte es an der Zeit sein, auch bei Fucusformen und Laminarien nicht nur zu einer allgemeinen Aufdeckung der Formen an sich, sondern auch zur phänogenetischen Erfassung der Abänderungen zu schreiten. Wie hier durch gut gewählte Vergleichspaare von Rassen die Entstehung und Entwicklung eines bestimmten Merkmals mit histologischen, chemischen und physiologischen Hilfsmitteln quantitativ erfaßt werden muß, hat KLATT vor 16 Jahren im Anschluß an HAECKER auseinandergesetzt. Seine Forderung ist: „Vorzugsweise topographisch und metrisch genaue Untersuchungen an den kleinsten faßbaren systematischen Einheiten“ (KLATT 1922, S. 18).

Kehren wir zurück zu unseren Oberflächen- und Tiefenformen von *Fucus vesiculosus* und *F. serratus* und lassen Fragen der Phänogenetik zunächst ganz beiseite. Glücklicherweise steht es mit der Bildung von Keimbetten der Oberflächenformen von *F. vesiculosus* an der Kieler und Flensburger Förde nicht so schlimm wie OLTMANN's (1923 III, S. 124) offenbar nach Erfahrungen aus der Rostock-Warnemünde-Umgebung von der Ostsee angibt, „wo die Mutterpflanzen fast niemals emportauchen“. Man kann an Molen der Kieler Förde und an Steinen flacher Stellen der Heikendorfer Bucht, wo die Tange zwar unregelmäßig, aber immer wieder kürzere oder längere Zeit trocken laufen, schöne Steinplatten mit gleich alten Fucuskeimlingen erhalten. Stehen Oogonien und Antheridien von Tiefen- und von Oberflächenformen zur Verfügung, so dürften bedeutsame Ergebnisse der ökologischen Transplantation zu erwarten sein. Sie sollte zwei Gruppen von Versuchen umfassen:

1. Man müßte durch zuständige Spermatozoiden befruchtete Eier von Oberflächen- und von Tiefenformen parallel nahe der Wasseroberfläche sowie in 5, 10 und 15 m Tiefe sich entwickeln lassen.

2. Von beiden Formen im jeweiligen „normalen“ Lebensraum geerntete Keimpflanzen und ältere Stadien müßten jeweils in zwei Portionen geteilt und einmal am Wuchsort als Oberflächen- bzw. Tiefenpflanzen, also im „zuständigen“ Lichtklima, zum andern im ökologisch gegensätzlichen Lichtklima, wenn möglich im Meere selbst, weiterkultiviert werden.

Solche Versuche können natürlich nur auf weite Sicht angestellt werden. Wenn sie aber planvoll angelegt und gepflegt, und stets parallel in morphologischer, biochemischer

und funktioneller Hinsicht Prüfungen vorgenommen werden, dann muß sich zeigen, wie weit wir in jenen Formen nur das Resultat formativer Reize und damit den jeweiligen Phänotypus einer gegebenen aber plastischen Art vor uns haben und wie weit konstitutionell verschiedene Standortrassen als Ökotypen im Sinne TURESSON's vorliegen.

Die mit der Verpflanzung von bewachsenen litoralen und Untermeeresblöcken angeschnittenen Fragen sind für die marine Zoologie ebenso bedeutsam wie für die botanische Meereskunde. REMANE (1933) erörtert eingehend die Methode der ökologischen Morphologie und Physiologie in ihrer Bedeutung für die Untersuchung der Tiergesellschaften einzelner Biotop. Er berührt dabei die gleichen Fragen, die uns hier beschäftigen, z. B. die „ökologische Transplantation“ sowie die Frage der physiologischen Rassen bei Brackwassertieren<sup>1)</sup>. Wenn aber REMANE in diesem Zusammenhang sagt, dem Ökologen käme es hauptsächlich auf die Reaktionsfähigkeit der Gesamt-Art an, „er verwendet ebenso wie die meisten Gebiete der Biologie die Art als Grundeinheit“ (REMANE, S. 167), so liegt der Fall freilich für unsere spezielle Frage bei *Fucus vesiculosus* umgekehrt: zum Verständnis der vertikalen wie auch der horizontalen Verbreitung der Art in der Ostsee erscheint es dringend nötig, die physiologische Gestalt einzelner Rassen oder Populationen im Bereich des Lichtfaktors, des Salz factors und des pH-Faktors zu studieren.

Der Methode der Verpflanzung von Fucuskeimbetten und entwickelten Thallis mit Hilfe von Tauchern und ihrer Auswertung in morphologischer, entwicklungsgeschichtlicher und physiologischer Richtung eröffnet sich hier ein weites und sicherlich dankbares Arbeitsfeld. Man kann nur hoffen, daß es von verschiedenen Seiten aus in Angriff genommen wird.

#### Schlußbetrachtungen.

Mit der Frage nach der Bedeutung von Umwelt und Erbgut für die Prägung der physiologischen Gestalt der Meeresalgen, wie sie sich in der funktionellen Einstellung auf die Hauptfaktoren ihres Lebensraumes und in der Abstufung der physiologischen Resistenz kundgibt, berühren wir eine biologische Kernfrage: das Wesen der Konstitution in ihrem Verhältnis zum Lebensraum. Es ist bekannt genug, wie diese Dinge vielfach schlagwortartig behandelt werden, soweit sie den Menschen angehen. Umso dringlicher erscheint innerhalb des hier behandelten Gebietes der Meereskunde — als notwendige Ergänzung der rein vererbungsphysiologischen und neuerdings so erfolgreichen entwicklungsmechanischen Durchforschung solcher Fragen — eine Durcharbeitung nach vergleichend-ökologischen Gesichtspunkten. Das gilt besonders für diejenige Organisationsstufe der niederen Pflanze, auf der der Thallus bei einzelnen Gruppen in morphologischer wie in physiologischer Hinsicht ein Analogon zu dem gegliederten Vegetationskörper der höheren Pflanze darstellt.

Schon bei Landpflanzen hat der Einbruch ökologischer Gesichtspunkte in vererbungstheoretische Fragestellungen sowie umgekehrt die Beleuchtung pflanzengeographischer Tatsachen der Verbreitung bestimmter Arten und ihres Verhaltens an den

<sup>1)</sup> Auch HOFFMANN (1935) streift kurz die Frage der Wuchsformen bzw. Rassen beim Vergleich der Kieler *Phyllophora Brodiaei* mit der Nordseeform.

Verbreitungsgrenzen durch die Arbeiten TURESSON's von jener „Genökologie“ aus neue Ausblicke für die Zukunft eröffnet. Wenn solche Fragen ökologischer und pflanzengeographischer Art unter den betonten Gesichtspunkten an der höheren Vegetation des Meeres geprüft werden, so ist zu bedenken, daß hier ein vollkommenes Brachfeld vorliegt. Es erschien mir daher die Aufrollung solcher Fragen als ein geeignetes Mittel, nicht nur der vorwiegend hydrographisch-planktologisch oder entwicklungsgeschichtlich arbeitenden botanischen Meereskunde neue Wege zu weisen, sondern auch jene biologischen Kernfragen allgemeinerer Natur, die von der Genetik auf ganz anderem Wege in Angriff genommen werden, einmal von der experimentell-ökologischen Seite her zu beleuchten.

Es war unser Bestreben, ausgehend von einer ersten Analyse der im Meer ausgebildeten Funktionstypen des Assimilationsapparates, darzutun, welche Bedeutung vergleichend-ökologische Fragestellungen während der letzten Jahre für die Problematik der Photosynthese gewonnen haben. Die Entwicklung dieser Problematik führt nun unter dem Einfluß der experimentellen Studien zweier Arbeitsrichtungen, von denen die eine vorwiegend die physikalische, die andere die physiologische Komponente in den Mittelpunkt ihrer Untersuchungen gestellt hat, zu der notwendigen Verknüpfung. Aber auch diese Verknüpfung ist nur ein neuer Anfang zu noch eindringlicherer Verfolgung all der Fragen, die sich um das Problem der Photosynthese als Grunderscheinung des pflanzlichen Lebens überhaupt gruppieren und immer von neuem vor uns erheben. So möge diese Arbeit auch als eine programmatische Schrift beurteilt werden, deren Ziel es ist, der weiteren Forschung physiologischer und pflanzengeographischer Art die Wege zu ebnet. Wie die in der I. Abhandlung vorgeführten Versuche verleugnen auch die Betrachtungen dieser Schrift trotz des physiologischen Gegenstandes nirgends ihre von der Ökologie der Meerespflanzen stammende Ausrichtung. Es ist darum nur natürlich, daß am Schluß das Meer als Urmedium physiologischer Gestalten hervorgehoben wird. Die Wissenschaft wird es nicht zu bereuen haben, wenn künftig dieses unerschöpfliche Urmedium auch im Bereich der Pflanze für die Erforschung der allgemeinen Probleme des Lebens in stärkerem Maße herangezogen wird als es bisher geschah.

Halle/Saale, Januar 1938.

#### Nachtrag bei der Korrektur.

Wie bedeutsam das Carotinoidproblem auch für allgemeine Fragen der Hydrobiologie, insbesondere der Planktonkunde zu werden verspricht, zeigen einige Erfahrungen der allerjüngsten Zeit. Sowohl in der Limnologie wie in der Oceanographie macht sich im Anschluß an HARVEY's (1933) Methode der Chlorophyllbestimmung im Phytoplankton das Bestreben geltend, von der Auszählungsmethode zu einem brauchbareren Maßstab für die Produktionskraft der Gewässer zu gelangen (vgl. auch RILEY 1938).

Nun zeigen aber gerade die Diatomeen im Lichtbereich  $\lambda 530-470\mu\mu$  nach eigenen Erfahrungen einen relativ hohen Wert für den Quotienten  $Q$  Abs. Chlorophyll/Fuco-

xanthin + Xanthophyll. Diese optische Lichtfangeinrichtung kann in Wassertiefen unterhalb 10—15 m, also in normalen Lebensräumen, bei dem Fehlen von Chlorophyll b nur dann ausgezeichnete Möglichkeiten zur Ausnutzung des kurzwelligen Tiefenlichtes bieten, wenn der Assimilationsapparat der Diatomeen wie derjenige der gelbbraunen Fucoxanthinbraunalgen im Sinne unserer Carotinoidtheorie arbeitet. Mit Rücksicht auf die Kritik, die EMERSON kürzlich (1937) ohne neue experimentelle Beiträge an dieser Theorie vornimmt, ist eine soeben veröffentlichte Mitteilung von GABRIELSEN und NIELSEN (1938) besonders wichtig. Diatomeenplankton aus dem Kattegat wurde energiegelich mit 3 verschiedenen Spektralgebieten (rot-orange, gelb-grün, blau-violett) bestrahlt und auf die relativen photosynthetischen Leistungen geprüft. Eindeutig war die CO<sub>2</sub>-Assimilation im blau-violetten Licht am stärksten. In grün-gelben Strahlen vermochten die Zellen die Leistungen aus rot-orange Licht nicht zu steigern. Die Leistungen im Blauviolett stiegen bei niedriger Intensität der Strahlung ungefähr auf das Doppelte der Werte im Rotorange.

Hier liegt also eine willkommene Bestätigung der Fucoxanthintheorie auf experimenteller Basis vor. Auch zeigen diese Versuche, wie berechtigt, ja notwendig es für die eingangs erwähnte Frage nach einem besseren Standardwert für die Stoffproduktion der Gewässer ist, wenn künftig auch in der Planktonkunde außer dem Chlorophyll die gelben Farbstoffe stärkere Beachtung als bisher erfahren.

GABRIELSEN und NIELSEN schließen ihre vorläufigen Mitteilungen mit dem Hinweis: „Mit dieser maximalen Ausnutzung des kurzwelligen Lichtes weichen die Diatomeen von allen andern bis jetzt untersuchten Pflanzen ab“. Hierzu ist folgendes zu bemerken:

1. Nach den seit 1936 in mehreren eigenen Arbeiten vorgelegten Assimilationsversuchen gehören die Diatomeen lediglich in den allgemeinen Rahmen unseres Funktionstypus der Fucoxanthinplastiden hinein, dessen Leistungen wir assimilationsphysiologisch und strahlungsphysikalisch an den biochemisch gleichwertigen Geweben von Braunalgen analysiert haben.

2. Welches Ausmaß die „Ausnutzung“ des kurzwelligen Lichtes bei Diatomeen erreicht, und ob ihre Zellen hierin von ausgesprochenen Fucoxanthin-Braunalgen wie Tiefen-*Laminaria*, *Dictyota*, *Phyllitis* und *Ectocarpus* wirklich abweichen, kann erst dann festgestellt werden, wenn ihre Assimilationsleistung in parallelen Farbstoffanalysen auf den gleichzeitigen Energiegewinn bezogen wird, den die grünen und gelben Farbstoffkomponenten einbringen.

Kitzeberg, den 4. Oktober 1938.

## Verzeichnis der angeführten Schriften.

- 1934 **ÅLVIK**, Plankton-Algen norwegischer Austernpollen. II. Licht und Assimilation in verschiedenen Tiefen. Bergens Mus. Årbok, 1934.
- 1933 **ATKINS u. POOLE**, The photo-electric measurements of the penetration of light of various wavelengths into the sea and the physiological bearing of the results. Phil. Trans. Roy. Soc., **222**, 1933.
- 1909/10 **BAKER**, On the causes of the zoning of brown sea-weeds on the sea-shore. New Phytologist 1909, **8**, 1910, **9**.
- 1937 **BIEBL**, Ökologische und zellphysiologische Studien an Rotalgen der englischen Südküste. Beihefte z. Bot. Centralbl. **57**, 1937.
- 1882 **BERTHOLD**, Über die Verteilung der Algen im Golf von Neapel usw. Mitteil. d. zool. Stat. Neapel. **3**, 1882.
- 1905 **BÖRGESEN**, The Algae Vegetation of the Faeröes Coasts. Bot. of the Faeröes, **3**, Kopenhagen 1905.
- 1919 **BUDER**, Jahrb. f. wiss. Bot. **58**, 1919.
- 1937a **BÜNNING**, Fortschr. d. Bot. **6**, 1937.
- 1937b —, Phototropismus und Carotinoide III. Jahrb. f. wiss. Bot. **86**, 1937.
- 1933a **CLARKE**, Observations on the penetration of daylight into mid-Atlantic and coastal waters. Biol. Bull. **65**, 1933.
- 1933b —, Diurnal migration of plankton in the Gulf of Maine and its correlation with Changes in submarine irradiation. Biol. Bull. **65**, 1933.
- 1934 —, Factors affecting the vertical distribution of copepods. Ecological Monographs **4**, 1934.
- 1936 —, Light Penetration in the Western North Atlantic and its Application to Biological Problems. Conseil perm. int. pour l'exploration de la mer. Rapp. et Proc.-Verb. **101**, 1936.
- 1912 **COTTON**, Marine Algae, Clare Island Survey, part XV, Roy. Irish Acad., **31**, 1912.
- 1925a **DU RIETZ**, Svensk. Växtsoc. Sällskap. Handl. **2**, 1925.
- 1925b —, Svensk Bot. Tidskr. **19**, 1925.
- 1930 —, Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. Abderh. Handb. d. biol. Arbeitsmeth. Abt. XI, Teil 5, 1930.
- 1931 **EHRKE**, Über die Wirkung der Temperatur und des Lichtes auf die Atmung und Assimilation einiger Meeres- und Süßwasser-algen. Planta **13**, 1933.
- 1932 —, Über die Assimilation komplementär gefärbter Meeresalgen im Lichte von verschiedenen Wellenlängen. Planta **17**, 1932.
- 1937 **EGLE**, Zur Kenntnis des Lichtfeldes der Pflanze und der Blattfarbstoffe, Planta **26**, 1937.
- 1883 **ENGELMANN**, Farbe und Assimilation. Bot. Ztg. **41**, 1883.
- 1884 —, Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation der Pflanzenzellen. Ebenda **42**, 1884.
- 1887 —, Die Farben bunter Laubblätter und ihre Bedeutung für die Zerlegung der Kohlensäure im Lichte. Ebenda **45**, 1887.
- 1884 **FOSLIE**, Die Laminarien Norwegens. Forh. Videnskab. Selskab. Kristiania 1884.
- 1927 **FUNK**, Die Algenvegetation des Golfs von Neapel, nach neueren ökologischen Untersuchungen. Publ. Stat. Zool. Napoli **7**, Supl. 1927.
- 1902 **GAIDUKOV**, Über den Einfluß farbigen Lichts auf die Färbung lebender Oscillarien. Abhandl. Preuß. Akad. d. Wiss. 1902.
- 1906 —, Die complementäre chromatische Adaption bei Porphyra und Phormidium. Ber. deutsch. Bot. Ges. **24**, 1906.
- 1918 **GAIL**, Some experiments with Fucus to determine the factors controlling its vertical distribution. Publ. Puget Sound Biol. Stat. **2**, 1918.
- 1922 —, Photosynthesis in some of the red and brown algae as related to depth and light. Publ. Puget Sound biol. Stat. **3**, 1922.
- 1937 **GESSNER**, Hydrographie und Hydrobiologie der Brackwässer Rügens und des Darß. Kieler Meeresforschungen **2**, 1937.
- 1923 **v. GOOR**, Die holländischen Meeresalgen. Verh. Acad. wetenschapp. Amsterdam, **2**, **23**, 1923.

- 1893, GRAN, Algevegetationen i Tonsbergfjorden. Kristiania Videnskabs-Selsk. Forhandl. 1893.
- 1897 —, Kristianiafjordens algeflora. I. Rhodophyceae og phaeophyceae. — Vidensk. Skrift. I. Math.-nat. Klasse Kristiania 1897.
- 1916 —, Kulturforsk med planktonalger. Forh. skand. naturforsk. 16. möte. Kristiania 1916.
- 1932 —, Plankton. Nandwörterb. d. Naturwiss. II. Aufl. 8, Jena 1932.
- 1913 GREIN, Untersuchungen über die Absorption des Lichtes im Seewasser. Ann. de l'Institut oceanogr. 1, 1913.
- 1937 GRUMMANN, Vegetationsökologische Flechtenstudien an *Lichina confinis* und *Verrucaria maura* im deutschen Küstengebiet von Hiddensee. Beiheft z. Bot. Centralbl. 56, Abt. B, 1937.
- 1918 HAECCKER, Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Jena, G. Fischer, 1918.
- 1923 HARDER, Über die Bedeutung von Lichtintensität und Wellenlänge für die Assimilation farbiger Algen. Zeitschr. f. Bot. 15, 1923.
- 1930 —, Über die Assimilation der Kohlensäure bei konstanten Außenbedingungen. I. Planta 11, 1930.
- 1933 —, Dasselbe. II. Planta 20, 1933.
- 1936 HARDER, DÖRING u. SIMONIS, Über die Kohlensäureassimilation in verschiedenen Spektralbezirken durch grüne, in farbigem Licht kultivierte Pflanzen. Nachr. d. Ges. d. Wiss. Göttingen. Math.-Phys. Klasse. N.F. Nachr. a. d. Biologie. 2, Nr. 7, 1936.
- 1933 HEILBRONN, Biol. Zentralbl. 53, 1933.
- 1929 HOFFMANN, Die Atmung der Meeresalgen und ihre Beziehung zum Salzgehalt. Jahrb. f. wiss. Bot. 71, 1929.
- 1933 —, Die Vegetation der Nord- und Ostsee. Aus: Tierwelt der Nord- u. Ostsee, Teil IC, Leipzig 1933.
- 1935 —, Beiträge zur Algenflora der westlichen Ostsee. Aus den Schriften des Naturw. Vereins f. Schleswig-Holstein, 20, 1935.
- 1931 HÖFLER, Hypotonietod und osmotische Resistenz einiger Rotalgen. Österr. Bot. Zeitschr. 80, 1931.
- 1927 HÜBBENET, Quantitative analysis of the pigments of marine algae of Murman. Bull. de l'Inst. Lesshaft 13, 1927.
- 1914 IWANOWSKI, Ein Beitrag zur physiologischen Theorie des Chlorophylls. Ber. deutsch. Bot. Ges. 32, 1914.
- 1938 KALTWASSER, Assimilation und Atmung bei Submersen als Ausdruck ihrer Entquellungsresistenz. Protoplasma 1938.
- 1910 KILLIAN, Beitrag zur Kenntnis der Laminarien. Zeitschr. f. Bot. 3, 1910.
- 1877 KJELLMAN, Über die Algenvegetation des Murmanschen Meeres usw. Nova Acta Reg. Soc. Scient. Ups. Ser. III, Upsala 1877.
- 1878 —, Über die Algenregionen und Algenformationen im östlichen Skagerrak. Bihang Svensk. Vet. Akad. Handl. 5, Nr. 6, 1878.
- 1890 —, Håndbok i Skandinaviens hafsalgflora. I. Fucoideae Stockholm 1890.
- 1922 KLATT, Neuere Probleme der Rassenforschung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. E. V. 27, 1922.
- 1930 KLUGH, Studies on the photosynthesis of marine algae. 1. Photosynthetic rates of *Enteromorpha linza*, *Porphyra umbilicalis* and *Delesseria sinuosa* in red, green and blue light. Contr. Canadian Biology and Fisheries, 6, Toronto 1930.
- 1907 KNIEP, Beiträge zur Keimungsphysiologie und Biologie von Fucus. Jahrb. f. wiss. Bot. 25, 1907.
- 1925 —, Über Fucusbastarde. Flora 1925.
- 1907 KYLIN, Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. Akad. Abhandl. Upsala 1907.
- 1910 —, Zur Kenntnis der Algenflora der norwegischen Westküste. Arkiv för Bot. 10, 1910.
- 1917 —, Über die Kälteresistenz der Meeresalgen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 35, 1917.
- 1918 —, Svenska västkustens algregioner. Svensk. Bot. Tidskr. 12, 1918.
- 1927a —, Über den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf einige Meeresalgen. Bot. Notiser, Lund 1927.
- 1927b —, Über die karotinoiden Farbstoffe der Algen. Zeitschr. f. physiol. Chemie 166, 1927.

- 1937 KYLIN, Über die Farbstoffe und die Farbe der Cyanophyceen. Kungl. Fysiogr. Sällsk. i Lund Förh. **7**, Nr. 12, 1937.
- 1935 LAMPE, Die Temperatureinstellung des Stoffgewinns bei Meeresalgen als plasmatische Anpassung. Diss. Halle u. Protoplasma **23**, 1935.
- 1905 LINSBAUER, Photometrische Untersuchungen über die Beleuchtungsverhältnisse im Wasser. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl. **114**, 1905.
- 1928 LUBIMENKO, Recherches sur la photosynthèse et l'adaptation chromatique. Arb. d. biol. Stat. Acad. Sowjet Sebastopol **1**, 1928. Zit. nach EHRKE 1932.
- 1934 MANTON, Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererbgs. **67**, 1934.
- 1911 MEINHOLD, Beiträge zur Physiologie der Diatomeen. Diss. Halle u. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **11**, 1911.
- 1936 MEISCHKE, Über den Einfluß der Strahlung auf Licht- und Dunkelkeimer. Jahrb. f. wiss. Bot. **83**, 1936.
- 1927 MONTFORT, Über Halobiose und ihre Abstufung. Flora **121**, 1927.
- 1930 —, Die photosynthetischen Leistungen litoraler Farbentypen in größerer Meerestiefe. Jahrb. f. wiss. Bot. **72**, 1930.
- 1931 —, Assimilation und Stoffgewinn der Meeresalgen bei Aussüßung und Rückversalzung. I. u. II. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **49**, 1931.
- 1933a —, Über Beziehungen zwischen Farbton, Lichtausnutzung und Stoffgewinn bei roten und grünen Florideen usw. Biochem. Zeitschr. **261**, 1933.
- 1933b —, Über Lichtempfindlichkeit und Leistungen roter Tiefseealgen und Grottenflorideen an freier Meeresoberfläche. Protoplasma **19**, 1933.
- 1934 —, Farbe und Stoffgewinn im Meer. Jahrb. f. wiss. Bot. **79**, 1934.
- 1935 —, Zeitphasen der Temperatureinstellung und jahreszeitliche Umstellungen bei Meeresalgen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **53**, 1935.
- 1936a —, Umwelt, Erbgut und physiologische Gestalt. I. Lichttod und Starklichtresistenz. Jahrb. f. wiss. Bot. **84**, 1936.
- 1936b —, Carotinoide, Photosynthese und Quantentheorie. Jahrb. f. wiss. Bot. **83**, 1936.
- 1937a —, Erzeugt das Zusammenwirken aller Spektralfarben im weißen Licht eine Steigerung ihrer photosynthetischen Einzelwirkung? Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **55**, 1937.
- 1937b —, Umwelt, Erbgut und physiologische Gestalt. II. Die Bedeutung der natürlichen Lichtfelder usw. Jahrb. f. wiss. Bot. **84**, 1937.
- 1937c —, Die Trockenresistenz der Gezeitenpflanzen und die Frage der Übereinstimmung von Standort und Vegetation. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **45**, 1937.
- 1938 —, Funktionstypen des Assimilationsapparates. I. Aufdeckung und vergleichende Analyse der Carotinoidwirkungen. Kieler Meeresforschungen **3**, 1938.
- 1922 MOORE, WHITEY u. WEBSTER, Studies of photosynthesis in marine algae. Oceanogr. Depart. Univ. of Liverpool, **36** annual report, Liverpool.
- 1937 MOTHES, Fortschritte der Bot., **6**, 1937.
- 1915 MUENSCHER, Ability of seaweeds to withstand desiccation Puget sound marine Stat. Publ. **1**, 1915.
- 1932 MÜNTZING, Hereditas **16**, 1932.
- 1935 —, Hereditas **21**, 1935.
- 1925 NIENBURG, Die Besiedlung des Felsstrandes und der Klippen von Helgoland. Teil II. Die Algen. Wiss. Meeresuntersuch. N.F. Abt. Helgoland **15**, 1925.
- 1927 —, Zur Ökologie der Flora des Wattenmeeres. I. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel **20**, 1927.
- 1930 —, Die festsitzenden Pflanzen der nordeuropäischen Meere. Handb. d. Seefischerei Nordeuropas. **1**, 1930 Stuttgart.
- 1914 NILSSON-EHLE, Vilka erfarenheter hava hittills vunnits rörande möjligheten av växters acklimatisering? Landbr.-Acad. Handl. och Tidskr. 1914.
- 1923 OLTMANN, Morphologie und Biologie der Algen. II. Aufl. Jena 1923.
- 1937 ORTH, Zur Keimungsphysiologie der Farnsporen in verschiedenen Spektralbezirken. Jahrb. f. wiss. Bot. **84**, 1937.

- 1934a PETTERSSON, HÖGLUND u. LANDBERG, Submarine daylight and the photosynthesis of phytoplankton. Göteborgs kungl. vetenskaps- och vitter-hetssamh. handl. 1934.
- 1934b — u. LANDBERG, Submarine daylight. Ebenda 1934.
- 1936a —, The Transparency of Sea Water. Cons. perm. Rapp. et Proc.-Verb. 101, 1936.
- 1936b —, Das Licht im Meer. Bioklim. Beih. 3, 1936.
- 1936 POOLE, The Photoelectric measurement of submarine illumination in offshore waters. Cons. perm. Rapports et Proc. 101, 1936.
- 1929 — u. ATKINS, Photoelectric measurements of submarine illumination throughout the year. Journ. Marine Biol. Ass. 16, 1929.
- 1915 PRINGSHEIM, Bemerkungen zu IWANOWSKI's „Beitrag zur physiologischen Theorie des Chlorophylls“. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 33, 1915.
- 1889 REINKE, Algenflora der westlichen Ostsee deutschen Anteils. 6. Ber. Komm. Unters. Deutsch. Meere, Kiel 1889.
- 1933 REMANE, Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. Kiel 21, 1933.
- 1912 v. RICHTER, Farbe und Assimilation. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 30, 1912.
- 1936 RODIO, Sui Pigmenti delle Feoficee. Bull. dell'Orto Botanico della R. Univ. di Napoli 13, 1936.
- 1936 RUSSEL, Submarine Illumination in relation to Animal Life. Cons. perm. Rapp. et Proc.-Verb d. Réunion. 101, 1936.
- 1926 RUTTNER, Über die Kohlensäureassimilation einiger Wasserpflanzen in verschiedenen Tiefen des Lunzer Untersees. Int. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr. 15, 1926.
- 1908a SAUVAGEAU, A propos d'Oscillariées rouges observées dans un aquarium du laboratoire de Banyuls-sur Mer. Compt. rend. Soc. Biol. 64, 1908.
- 1908b —, Sur deux Fucus récoltés à Arcachon (*Fucus platycarpus* et *F. lutarius*). Soc. Scient. d'Arcachon Trav. 11, 1908.
- 1908c — Sur la coloration des floridées. Compt. rend. Soc. Biol. 64, 1908.
- 1935 SCHLÖSSER, Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgl. 69, 1935.
- 1937 SCHMIDT, Die Wirkung der Lichtqualität auf den Assimilationsapparat verschieden gefärbter Gewebe. Ein Beitrag zur Fucoxanthintheorie. Jahrb. f. wiss. Bot. 85, 1937.
- 1917 SERNANDER, De nordeuropeiska havens växtregioner. Svensk. Bot. Tidskr. 11, 1917.
- 1932 SEYBOLD, Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. I. Planta 16, 1932.
- 1933 —, Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. IV. Planta 21, 1933.
- 1934 —, Über die Lichtenergiebilanz submerser Wasserpflanzen, vornehmlich der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot. 79, 1934.
- 1936 —, Über den Lichtfaktor photophysiologischer Prozesse. Jahrb. f. wiss. Bot. 82, 1936.
- 1937 SEYBOLD und EGLE, Lichtfeld und Blattfarbstoffe. Planta 26, 1937.
- 1938 — —, Quantitative Untersuchungen über Chlorophyll und Carotinoide der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot. 86, 1938.
- 1929 SHELFORD, Die Messung des Eindringens von Licht in Wasser mit photoelektrischen Zellen. Handb. d. Biol. Arbeitsmeth. Abt. IX, Teil 2, 1929.
- 1904 SIMMONS, De ökologiska enheterna i den färöiska hafsalg vegetationen. Bot. Notiser 1904.
- 1937 STOCKER u. HOLDHEIDE, Die Assimilation Helgoländer Gezeitenalgen während der Ebbezeit. Zeitschr. f. Bot. 32, 1937.
- 1911 STOMPS, Etudes topographiques sur la variabilité des *Fucus vesiculosus*, *platycarpus* et *ceranoides*. Rec. Inst. Bot. Léo Errera 8, 1911.
- 1929 SUSSKI, Die komplementäre chromatische Adaption bei *Oscillatoria Engelmanniana* GAIDUK. Beiträge Biol. d. Pflanzen 17, Breslau 1929.
- 1930 —, Komplementäre chromatische Adaption bei Cyanophyceen. Arbeiten bot. Kab. d. centr. Moorversuchsstation 1, Minsk 1930.
- 1901 SVEDELIUS, Studier öfver Östersjöns Hafsalgflora Upsala 1901.
- 1934 THEODORESCO, Le développement des algues et la refrangibilité de la lumière. Revue générale de Bot. 46, 1934.

- 1934 TSCHUDY, Depth studies on photosynthesis of the red algae. *Americ. Journ. of Bot.* **21**, New York 1934.
- 1922 TURESSON, The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas* **3**, 1922.
- 1925 —, The plant species in relation to habitat and climate. Contributions to the knowledge of genecological units. *Hereditas* **6**, 1925.
- 1927 —, Contributions to the genecology of glacial relicts. *Hereditas* **9**, 1927.
- 1930 —, The selective effect of climate upon the plant species. *Hereditas* **14**, 1930.
- 1932 —, Die Pflanzenart als Klimaindikator. *Kungl. Fysiogr. Sällsk. i Lund Förhandl.* **2**, 1932.
- 1934 UTTERBACK, Spectral bands of submarine solar radiation in the north Pacific and adjacent inshore waters. *Cons. perm. int. Rapp. et Proc.* **101**, 1934.
- 1933 VERCELLI, Le recenti misure subacquee di radiazione solare nel mare di Capri. *Atti della Soc. Ital. p. il Progr. delle Scienze. XXIII Riunione* **2**, 1933.
- 1927 v. WETTSTEIN, Die Erschein. der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. *Erg. d. Biol.* **2**, 1927.
- 1932 —, *Naturwissenschaften* **20**, 1932.
- 1937 —, *Z. f. ind. Abst. u. Vererbsl.* **73**, 1937.
- 1913 WILLSTÄTTER u. STOLL, Untersuchungen über Chlorophyll. Berlin 1913.
- 1918 — u. STOLL, Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin 1918.
- 1921 WURMSER, Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne. *Trav. Inst. physiol. général. faculté des sc. Strasbourg.* Paris 1921.
-