

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.

Über einige zellphysiologische Faktoren der Hypotonieresistenz mariner Rotalgen¹⁾

Von HEINZ SCHWENKE

Einleitung

Nachdem wir an anderer Stelle über das Resistenzverhalten mariner Rotalgen aus der Kieler Bucht berichtet haben (vergl. SCHWENKE 1958), wendet sich die vorliegende Arbeit der Frage nach den physiologischen Mechanismen zu, die eine Bewältigung osmotischer Milieuschwankungen ermöglichen. Dabei dürften besondere artspezifische protoplasmatische Eigenschaften innerhalb der verschiedenen Algengruppen eine Rolle spielen. Zielen doch auch die einschlägigen Untersuchungen HÖFLERS (z. B. 1930, 1931, 1932) auf eine solche protoplasmatische Charakterisierung verschiedener Pflanzengruppen ab.

In unserem Untersuchungsgebiet — der westlichen Ostsee als einem ozeanographischen Übergangsbereich zwischen zwei Meeren mit sehr verschiedenen Salzgehalten — richtet sich das Interesse naturgemäß auf die Frage nach den ökologisch bedingten Modifikationen jener artspezifischen zellphysiologischen Eigenschaften, von denen die Aufrechterhaltung normaler Turgorverhältnisse abhängt. Denn Inkonstanz des osmotischen Milieus ist das Hauptmerkmal der westlichen Ostsee in physiologischer Hinsicht, und zellphysiologische Untersuchungen an Organismen, die sich mit dieser Milieuinkonstanz auseinandersetzen haben, betreffen zugleich die Kernfrage des Brackwasserproblems, wie nämlich marine Organismen die zunehmende Aussüßung ozeanischen Wassers physiologisch bewältigen.

Methodisch verfahren wir so, daß wir uns an die bekannte Technik osmotischer Resistenzversuche halten, wobei als Kriterium das Überleben bzw. die Schädigung in Medien von abgestufter osmotischer Wirksamkeit benutzt wird.

Gegen ein solches Vorgehen sind jedoch Bedenken zu erheben, denn schließlich wird als Kriterium für die Widerstandsfähigkeit gegen osmotische Belastung eine ganzheitliche Reaktion vom Alles- oder Nichtstyp des untersuchten Organismus festgehalten. Die Bewertung solcher Reaktionen aber ist abhängig von rein theoretischen Voraussetzungen hinsichtlich der Verhaltensweise eines lebenden Systems. Auf einige dieser Voraussetzungen und ihre experimentelle Überprüfbarkeit werden wir später eingehen.

Man könnte also gegen unser Vorgehen einwenden, daß die Hereinnahme eines zellphysiologischen Leistungskriteriums zweckmäßiger sei, zu denken wäre vor allem an die Atmung oder an die Assimilation. Solche Untersuchungen sind besonders von HOFFMANN (1929) und MONTFORT (1935) durchgeführt worden. Methodisch aber sind sie schwierig und in ihrer Deutung zum Teil problematisch, so daß sie vorläufig Gegenstand selbständiger Bearbeitung zur Klärung der prinzipiellen Schwierigkeiten bleiben sollten. Zudem ließe sich der Anschluß an die Untersuchungen HÖFLERS und BIEBLs nur schwer herstellen.

¹⁾ Gekürzte und etwas veränderte Fassung des zweiten Teiles einer Dissertation, die in der Botanischen Abteilung des Instituts für Meereskunde in den Jahren 1954—57 angefertigt wurde. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. C. HOFFMANN, widme ich diese Arbeit in Dankbarkeit zu seinem 60. Geburtstag.

Am besten wäre es zweifellos, wenn subtile physikochemische Kriterien herangezogen werden könnten, die zuverlässige Aussagen über die Korrelationen zwischen den äußeren und inneren physikalischen Zustandsgrößen der Zellen erlaubten.

Leider sind aber hier die methodischen Bedenken zur Zeit noch schwerwiegender als im vorgenannten Falle. Die klassischen Methoden zur Ermittlung der Zellsaftkonzentration sind bekanntlich die plasmolytischen (Grenzplasmolyse) und — als die wesentlich besseren — die kryoskopischen.

Nun stehen aber im Vordergrund sowohl der Untersuchungen HÖFLERS und BIEBLs als auch unserer eigenen die Rotalgen. Diese sind unter den Algen der drei großen Gruppen ganz allgemein die empfindlichsten und daher diejenigen, von denen man in erster Linie registrierbare Reaktionen auf Veränderungen des Milieus erwarten kann.

Andererseits wissen wir, daß die Rotalgen im allgemeinen nicht plasmolysierbar sind, und diese Eigenart wird auf eine ungewöhnlich feste Bindung des Plasmaschlauches an die Zellwandung zurückgeführt. Dadurch aber wird die an sich schon problematische grenzplasmolytische Methode noch zusätzlich kompliziert.

Das technische Problem der kryoskopischen Methoden liegt vornehmlich in der Gewinnung des Zellsaftes. Wo dieser nicht direkt entnommen werden kann, pflegt man sich mit Preßsäften zu behelfen. Dabei hat man jedoch keinerlei Garantie, wirklich den reinen Vakuolen-Inhalt zu bekommen. Nun hat in jüngster Zeit KESSELER (1957, 1958) am Kieler Institut für Meereskunde auf Anregung C. HOFFMANNs eine mikrokryoskopische Methode entwickelt, die es erlaubt, kleinste Zellsaftmengen direkt aus angeschnittenen Zellen zu entnehmen. Vorläufig bleibt dieses Verfahren jedoch auf Algenarten mit relativ großen Zellen wie z. B. *Chaetomorpha*- und *Chara*-Arten oder *Bryopsis plumosa* beschränkt. Die Zellgrößen von *Chaetomorpha linum* und *Delesseria sanguinea* aber verhalten sich — bezogen auf die Flächenaufsicht — etwa wie 100 : 1, ganz abgesehen von den weiteren Schwierigkeiten der Probenentnahme.

Daß wir auf Grund der mit dieser Methode ermittelten Zahlenwerte unsere Vorstellungen von den turgorregulatorischen Verhältnissen mariner Algen unter Umständen weitgehend korrigieren müssen, darf als wahrscheinlich gelten.

Ich habe es daher vorgezogen, Kriterien der obengenannten Art zunächst beiseite zu lassen. Es bleibt uns somit nur die Möglichkeit, unter Verzicht auf die physikalischen Zustandsgrößen das Verhalten der Versuchsalgen den chemischen Faktoren des Seewassers gegenüber zu prüfen und daraus gewisse Schlüsse hinsichtlich des turgorregulatorischen Mechanismus bei den Rotalgen unseres Untersuchungsgebietes zu ziehen.

Als Versuchsalgen wurden in erster Linie die flächig-einschichtigen Arten *Delesseria sanguinea*, *Phycodrys sinuosa* und *Membranoptera alata* verwendet, ferner *Ceramium rubrum* und *C. diaphanum*. Die Auswahl erfolgte mit Rücksicht auf die methodische Eignung (eindeutige Todeskriterien durch Farbänderung, guter Zugang der Versuchsmedien) und die Repräsentation unterschiedlicher Verbreitungsgebiete (Ceramien euryhaliner als die Delesserien). Schließlich sollten die ausgewählten Arten charakteristische Vertreter der Algenflora des Untersuchungsgebietes sein.

Methodisch-technische Einzelheiten werden, wo erforderlich, in den betreffenden Abschnitten angegeben. (Vergl. dazu auch SCHWENKE, 1957, 1958.)

I. Beziehungen zwischen den chemischen Komponenten des Meerwassers und der osmotischen Resistenz

a) Wahl und Prüfung eines künstlichen Mediums

Die Zielsetzung, Beziehungen zwischen den physiologisch wichtigsten Komponenten des Meerwassers und der osmotischen Resistenz mariner Algen zu analysieren, macht

es erforderlich, vom natürlichen Seewasser auf ein künstliches Medium geeigneter Zusammensetzung überzugehen. Wir waren bei der Auswahl eines solchen künstlichen Seewassers bestrebt, in ihm einerseits die physiologisch unentbehrlichen, aber andererseits möglichst wenige Komponenten zu vereinigen.

Unter Benutzung der Angaben von KALLE (1943) für den durchschnittlichen Ionen- gehalt des Seewassers wurde eine Versuchslösung folgender Zusammensetzung her- gestellt:

NaCl	15,510 g/L
KCl	0,424 g/L
CaCl ₂	0,657 g/L
MgCl ₂	1,367 g/L
MgSO ₄	1,932 g/L
NaHCO ₃	0,114 g/L
	20,004 g/L

Die Zahlen beziehen sich auf wasserfreie Substanzen. Verwendet wurden Salze p.a. von „Merck“ (MgSO₄ + 7 H₂O; MgCl₂ + 6 H₂O).

Medien dieser oder ähnlicher Art sind vielfach mit Erfolg als „künstliches Seewasser“ benutzt worden. Gelingt es, darin Algen mehrere Tage am Leben zu halten, so müssen für die Salzgehaltsresistenz im wesentlichen die in der Lösung vorhandenen chemischen Komponenten verantwortlich sein.

In dem angegebenen künstlichen Seewasser von S = 20‰ und bei 10° C hielt sich *Delesseria sanguinea*, wenn wir den ungünstigsten Fall nehmen, sicher 4—5 Tage lebend; bei längeren Zeiten konnten die teilweisen Schädigungen durchschnittlich stärker sein als im natürlichen Seewasser. In den meisten Kontrollversuchen waren die Algen aber auch nach etwa 3 Wochen noch völlig ungeschädigt. Wurde dem künstlichen Seewasser N, P, B, Mn entsprechend den natürlichen Konzentrationen hinzugesetzt, so hielt sich *Delesseria sanguinea* bei gedämpftem Licht und 10° C mindestens 90 Tage lang. Im allgemeinen aber haben wir auf solche Zusätze verzichtet.

Wie sich die Algen im Resistenzversuch mit künstlichem Seewasser verhalten, ist in zwei Versuchsreihen in der Tabelle 1 gezeigt.

Tabelle 1
Vergleich von natürlichem und künstlichem Seewasser im Resistenz-
versuch; t = 10° C, 24 Stunden

SW/Ad	S ‰	1	2	3	4	5	6
<i>Delesseria sanguinea</i>	25	10	10	1	1	1	1
<i>Membranoptera alata</i>	50	25	25	25	10	1	1
<i>Phycodrys sinuosa</i>	50	25	25	25	25	10	1
<i>Ceramium rubrum</i>	50	10	10	1	1	1	1

KSW/Ad	S ‰	1	2	3	4	5	6
<i>Delesseria sanguinea</i>	50	10	10	10	1	1	1
<i>Membranoptera alata</i>	25	10	10	10	10	10	1
<i>Phycodrys sinuosa</i>	10	50	10	10	10	1	1
<i>Ceramium rubrum</i>	50	10	10	10	1	1	1

Es bedeuten in Tabelle 1 und in den folgenden Tabellen: SW/Ad: Seewasser mit glasdestilliertem Wasser verdünnt; SW/LW: Seewasser mit Leitungswasser verdünnt; KSW/Ad: künstliches Seewasser mit glasdestilliertem Wasser verdünnt; +: Algen völlig abgestorben; 1: Algen völlig lebend; 10, 25, 50, 75, 90: geschätzter prozentualer Anteil an toten Zellen = Schädigungsgrad).

Man kann aus den Werten von Tabelle 1 den Schluß ziehen, daß

1. das künstliche Seewasser trotz seiner einfachen Zusammensetzung zumindest für kurzfristige Versuche dem natürlichen Seewasser vergleichbare Bedingungen bietet und daß

2. hinsichtlich unserer Fragestellung davon ausgegangen werden darf, daß die in dem künstlichen Seewasser dieser Zusammensetzung wirksamen Faktoren die Hypotonieresistenz unserer Versuchsalgen im wesentlichen ermöglichen.

Viele unserer im folgenden dargestellten Versuche wurden im Kühlschrank bei 0—1° C und Dunkelheit durchgeführt. Wir haben uns zuvor in Kontrollversuchen vergewissert, daß die Algen diese Bedingungen bei 20⁰/₀₀ Salzgehalt im künstlichen Seewasser hinreichend lange ertragen (mindestens eine Woche bei keiner oder nur geringfügiger Schädigung).

Schließlich war vorweg die Frage zu klären, ob für die früher mitgeteilte günstige Wirkung der Leistungswasserverdünnung bei Hypotonieresistenzversuchen (vergl. SCHWENKE 1958) neben dem vermuteten Ca-Einfluß auch das pH von Bedeutung sein könnte.

Seewasser der Kieler Bucht hat ein pH von 7,9—8,0, bei glasdestilliertem Wasser liegt der Wert hingegen zwischen 5,5 und 6,0. Für mit glasdestilliertem Wasser hergestellte Seewasserverdünnungsreihen wurden — elektrometrisch — folgende pH-Werte gemessen:

1 ⁰ / ₀₀ = pH 6,6	8 ⁰ / ₀₀ = pH 7,1
2 ⁰ / ₀₀ = pH 6,7	9 ⁰ / ₀₀ = pH 7,2
3 ⁰ / ₀₀ = pH 6,8	10 ⁰ / ₀₀ = pH 7,3
4 ⁰ / ₀₀ = pH 6,9	11 ⁰ / ₀₀ = pH 7,4
5 ⁰ / ₀₀ = pH 6,95	12 ⁰ / ₀₀ = pH 7,5
6 ⁰ / ₀₀ = pH 7,0	13 ⁰ / ₀₀ = pH 7,7
7 ⁰ / ₀₀ = pH 7,05	14 ⁰ / ₀₀ = pH 7,85

Für Kieler Leitungswasser ergab sich ein pH von 7,9. Bei allen mit Leitungswasser angesetzten Verdünnungsreihen liegt also das pH etwa in gleicher Höhe wie bei reinem Seewasser.

Unter natürlichen Bedingungen kann in sogenannten Tide-pools — wie BIEBL (1937b) gezeigt hat — das pH über 9 ansteigen, ohne daß die Algen geschädigt werden. Experimentell hat KYLIN (1927) eine Reihe von Rotalgen, darunter *Callithamnion corymbosum*, *Delesseria sanguinea*, *Cystoclonium purpurascens*, *Ceramium rubrum*, auf ihre pH-Resistenz untersucht. Allgemein wurde ein pH-Bereich von 6,8—9,6 zumindest während der Beobachtungszeit von 1—3 Tagen vollkommen vertragen.

Diese Versuche sprechen dafür, daß auch in unseren Verdünnungsreihen von 1—4⁰/₀₀ bei einem pH von 6,6—6,9 wenigstens bei kurzfristigen Versuchen nicht mit einer wesentlichen Schädigung zu rechnen ist. Das wird noch durch folgende Überlegungen unterstrichen. Es lassen sich nämlich leicht der Leitungswasserverdünnung vergleichbare pH-Verhältnisse erzielen, wenn man statt reinen destillierten Wassers zur Verdünnung einen Puffer verwendet, wie er dem künstlichen Seewasser zugesetzt wird (0,113 g NaHCO₃/L entsprechend einem KSW von 20⁰/₀₀). Dann liegt auch in solchen Verdünnungsreihen das pH etwa bei 7,9. In Vergleichsversuchen zwischen Verdünnungen mit glasdestilliertem Wasser und NaHCO₃-Puffer konnte jedoch kein dem Leitungswassereffekt entsprechender Unterschied gefunden werden.

b) Die wirksamen Ionen und Ionen-Kombinationen

1. Die einzelnen Ionen-Komponenten

Um die Frage zu beantworten, ob eine Ionen-Art für die Hypotonieresistenz besonders bedeutungsvoll ist, haben wir in unserem künstlichen Seewasser jeweils eine dieser Komponenten fortgelassen. Der fehlende Faktor wurde in der Regel durch NaCl ersetzt, um die osmotischen Verhältnisse annähernd zu wahren. Das ist bei Ca und K ohne große Bedenken möglich, da es sich hier um verhältnismäßig geringe Mengen handelt. Schwieriger ist es schon, den recht großen Mg-Anteil osmotisch richtig zu ersetzen. Zwar wurde versucht, die relativen osmotischen Wirksamkeiten der verschiedenen Ionen zu berücksichtigen, aber das ist nur angenähert möglich. Gewisse Abweichungen vom Ideal genau isotonischer Lösungen mußten also in Kauf genommen werden. Demgegenüber ist jedoch zu bedenken, daß für eventuelle empfindliche Reaktionen des Organismus in unserem Falle einfach die entsprechenden Kriterien fehlen und daß die Algen unseres Untersuchungsgebietes beträchtliche Milieuviationen für kürzere oder längere Zeit ertragen, ohne daß wir vielleicht auftretende geringfügige Schädigungen zu erfassen vermögen.

In erster Linie ging es uns bei den einschlägigen Versuchen um die Bedeutung des Ca-Ions: daß ihm eine entscheidende Rolle im Hinblick auf die Hypotonieresistenz zukommt, haben wir an früherer Stelle bei der Frage der Leitungswasser verdünnung bereits wahrscheinlich machen können (SCHWENKE 1958).

Der in Tabelle 2 dargestellte Versuch bringt nun die Bestätigung unserer Vermutung: wir sehen, daß der vollständige Ca-Mangel im Hypotonieresistenzversuch katastrophale Auswirkungen hat. In weniger als 24 Stunden sind in den Lösungen von 1—6⁰₀₀ alle Algen tot oder zeigen nur wenige überlebende Zellen.

Tabelle 2

Hypotonieresistenz bei Ca-Ausfall (März 1954; t = 10° C; 24 Stunden)

A. Künstliches Seewasser

KSW/Ad	S ‰	1	2	3	4	5	6
<i>Delesseria sanguinea</i>	50	10	10	10	1	1	1
<i>Membranoptera alata</i>	25	10	10	10	10	10	1
<i>Phycodrys sinuosa</i>	25	25	10	10	10	1	1

B. Künstliches Seewasser, Ca-frei

KSW -Ca/Ad	S ‰	1	2	3	4	5	6
<i>Delesseria sanguinea</i>	90	90	90	90	90	90	90
<i>Membranoptera alata</i>	+	+	90	90	90	+	90
<i>Phycodrys sinuosa</i>	+	+	+	90	90	90	+

Entsprechend zeigt Tabelle 3, daß diese negative Wirkung des Ca-freien künstlichen Seewassers durch Zugabe von CaCl₂ sofort wieder aufzuheben ist. Wir haben dabei Ca-Gaben gewählt, die bestimmten Ca-Gehalten eines verdünnten Ozeanwassers entsprechen (errechnet nach den Angaben von KALLE). In der Ostsee liegen die Ca-Gehalte — wie später gezeigt wird — durchschnittlich etwas höher.

Daß die Hypotonieresistenz mit steigendem Ca-Gehalt zunimmt, wird in dieser Versuchsreihe deutlich sichtbar. Daneben aber zeigt sich eine weitere interessante Tatsache. Während aus Tabelle 2 hervorgeht, daß unsere *Delesseria*-Arten alle etwa die gleiche Empfindlichkeit gegen Ca-Mangel zeigen, sehen wir in diesem Falle, daß *Ceramien* offensichtlich weniger empfindlich auf den Entzug des Ca reagieren.

Tabelle 3
Abhängigkeit der Hypotonieresistenz vom Ca-Gehalt
(Juli 1954; t = 13° C; 24 Stunden)

KSW -Ca/Ad	S ‰	1	2	3	4	5	6	
<i>Membranoptera alata</i> . .	+	+	+	+	+	+	+	a) künstliches Seewasser, Ca-frei
<i>Ceramium rubrum</i> . . .	+	+	+	90	90	75		
<i>Ceramium diaphanum</i> . .	90	75	50	25	25	25		

KSW -Ca/Ad	S ‰	1	2	3	4	5	6	
<i>Membranoptera alata</i> . .	75	90	75	50	50	50	50	b) Lösung a) + 6,7 mg/L Ca ⁺⁺ , liegt unter dem 1 ‰-Ca-Wert des SW
<i>Ceramium rubrum</i> . . .	90	90	75	50	25	25		
<i>Ceramium diaphanum</i> . .	50	25	25	25	10	10		

KSW -Ca/Ad	S ‰	1	2	3	4	5	6	
<i>Membranoptera alata</i> . .	75	50	25	25	10	1	1	c) Lösung a) + 26,8 mg/L Ca ⁺⁺ , = Ca-Gehalt von 2,25 ‰ SW
<i>Ceramium rubrum</i> . . .	+	+	75	25	10	1	1	
<i>Ceramium diaphanum</i> . .	10	10	10	1	1	1	1	

KSW -Ca/Ad	S ‰	1	2	3	4	5	6	
<i>Membranoptera alata</i> . .	75	50	1	1	1	1	1	d) Lösung a) + 53,6 mg/L Ca ⁺⁺ , = Ca-Gehalt von 4,5 ‰ SW
<i>Ceramium rubrum</i> . . .	50	25	25	10	1	1	1	
<i>Ceramium diaphanum</i> . .	50	10	1	1	1	1	1	

Wie sich *Delesseria sanguinea* gegen den Entzug von Mg und K verhält, geht aus der dann folgenden Tabelle 4 hervor.

Tabelle 4
Delesseria sanguinea (Februar 1956; t = 10° C)

Tage	S ‰ = 20	KSW	K-frei	Mg-frei	Ca-frei
1		111	111	111	+++
2		111	111	111	
4		111	111	1—25	
6		111	111	25—50	
8		111	25—50	50—75	
10		111	50—75	90	

Die Anordnung der Teilversuche zeigt hierbei zugleich die Reihenfolge der Schädlichkeit des Ionen-Entzuges. An der Spitze steht Ca, dann folgen Mg und K. Diese Reihenfolge ergab sich bei allen Versuchen mit den Delesserien.

Daß aber auch in diesem Falle die Ceramien sich anders verhalten, läßt sich aus der Tabelle 5 entnehmen.

Tabelle 5
(Juli 1956; S = 20⁰/₀₀; t = 0 — 1⁰ C, Kühlschränk)

Tage	<i>Delesseria sanguinea</i>				<i>Membranoptera alata</i>			
	KSW	-K	-Mg	-Ca	KSW	-K	-Mg	-Ca
1	1	1	1	+	1	1	1	+
2	1	1	10		1	1	1	
4	1	1	10		10	1	10	
7	1	10	25		10	10	50	
10	1	25	50		10	10	+	

Tage	<i>Ceramium rubrum</i>				<i>Ceramium diaphanum</i>			
	KSW	-K	-Mg	-Ca	KSW	-K	-Mg	-Ca
1	1	50	1	50	1	25	1	25
2	1	+	1	+	1	90	1	90
4	1		25		1	+	25	+
7	1		25		1		50	
10	1		75		1		90	

Die beiden untersuchten *Ceramium*-Arten (*C. rubrum* und *C. diaphanum*) sind wohl wie die Delesserien in erster Linie gegen den Ca-Entzug empfindlich, zeigen sich dann aber im Gegensatz zu den Delesserien gegen K-freie Lösungen empfindlicher als gegen den Mg-Ausfall.

Bei den beiden zuletzt genannten Versuchen betrug der Salzgehalt des künstlichen Seewassers immer 20⁰/₀₀. Es wurde also die Schädigung durch den Ionen-Ausfall ohne die Hypotoniebelastung ermittelt.

Sehen wir in unserem Rahmen vom SO₄²⁻-Ion ab, so bleibt noch die schwierige Frage des Na-Ausfalls zu prüfen. Im allgemeinen pflegt man davon auszugehen, daß dem Na⁺ wie dem Cl⁻ im Meerwasser keine besondere physiologische Bedeutung zukomme. Läßt man nun in unserem künstlichen Seewasser den Na-Anteil einfach weg, so verbleibt ein Restsalzgehalt von etwa 4,5⁰/₀₀. Die Versuchsalgen vermögen sich in diesem Medium jedoch nicht ungeschädigt zu halten (bei 10°C), selbst dann nicht, wenn man die Konzentration verdoppelt. Hingegen überstehen sie Seewasserverdünnungen entsprechender Konzentration lange Zeit und bleiben selbst in Leitungswasser (bei 0—1°C) drei Tage äußerlich völlig ungeschädigt. Wird also das völlige Fehlen des Na nicht ertragen, so kann man doch den Na-Gehalt im künstlichen Seewasser von 20⁰/₀₀ weitgehend herabsetzen. Verringerung des Na-Anteils auf 75 und 50% (S dann etwa 16 bzw. 12,5⁰/₀₀) wurde im Versuch bei 10°C mindestens 60 Tage, Verringerung auf 25% (S dann 8—9⁰/₀₀) etwa 7 Tage nicht oder nur geringfügig geschädigt überlebt.

Wir sehen also, daß der Na-Gehalt und damit das osmotisch wirksame Gefüge in beträchtlichem Maße variiert werden kann. Eine befriedigende Antwort auf die Frage nach der Rolle des Na schlechthin vermögen solche Versuche jedoch nicht zu geben.

Nicht uninteressant ist schließlich die Beobachtung, daß im künstlichen Seewasser unserer Zusammensetzung das Ca wenigstens weitgehend durch Sr zu ersetzen ist (im Versuch äquivalent durch SrCl₂). In höheren Konzentrationen von 10—20⁰/₀₀ hielt sich *Delesseria sanguinea* in beiden Lösungen mindestens 14 Tage am Leben. Dagegen war in den Konzentrationen von 1—5⁰/₀₀ in den Reihen mit SrCl₂ ein etwas schlechterer Versuchsausfall zu verzeichnen.

Diese Ersetzbarkeit des Ca durch Sr ist seit langem bekannt (vergl. z. B. OLTMANN 1922/23, III, p. 178) und weist uns darauf hin, daß im Rahmen unserer Fragestellung die so wichtige Rolle des Ca-Ions zumindest keine absolut ionenspezifische sein kann (vgl. auch KESSELER 1957).

2. Die Ionen-Kombinationen.

Die vorstehend beschriebenen Versuche haben uns einige Klarheit verschafft über Ionenausfall-Wirkungen. Demnach scheint die Aufrechterhaltung des turgorregulatorischen Mechanismus vornehmlich von den Ionen Ca^{++} , Mg^{++} und K^{+} abzuhängen. In den reinen Lösungen der entsprechenden Salze werden die Versuchsalgen jedoch binnen kurzer Zeit getötet. Das ist auf Grund der Lehre der klassischen Physiologie vom „Ionen-Antagonismus“ auch gar nicht anders zu erwarten. Sind doch nach dieser Auffassung Systeme aus mindestens zwei verschiedenen Ionenarten erforderlich, um — in gleichsam gegenseitig „entgiftender“ Wirkung — die Lebensfunktionen wenigstens einige Zeit lang aufrecht zu erhalten.

Nun zeigt uns die Tatsache des dreitägigen Überlebens unserer Versuchsalgen in reinem Leistungswasser, welche erstaunlichen osmotischen Gefälle ihre turgorregulatorischen Mechanismen zu bewältigen vermögen.

Es erweist sich somit als naheliegend, nach der Bedeutung antagonistischer Systeme im klassischen Sinne für die Funktion dieser Mechanismen zu fragen. Dabei mag dahingestellt bleiben, ob die Antagonismuslehre für die Erklärung so subtiler Funktionen hinreicht. Sicher ist das heute nicht mehr der Fall, aber wir vermögen mit unseren methodischen Mitteln zunächst nicht über die Prüfung solch einfacher Beziehungen hinauszukommen.

Wenn wir in unserem künstlichen Seewasser das Na beiseite lassen und auf das SO_4^{--} -Ion sowie den Bikarbonatpuffer verzichten, verbleibt neben der Cl^{-} -Komponente das Ionensystem Ca^{++} - Mg^{++} / K^{+} .

In den Mittelpunkt der von uns zu dieser Frage durchgeführten Versuche wurde naturgemäß das Ca^{++} -Ion gestellt. Es wurden geprüft die Beziehungen Ca^{++} / K^{+} , Ca^{++} / Mg^{++} und Ca^{++} / Mg^{++} / K^{+} . Wir verwendeten Merck-Chemikalien p.a., glasdestilliertes Wasser und Gefäße aus Jenaer Glas. Die Mehrzahl der Versuche wurde unter den auf Grund der bisherigen Erfahrungen günstigsten Bedingungen durchgeführt: im Kühlschrank bei $0-1^{\circ}\text{C}$ und Dunkelheit. Die Versuchsalgen wurden einige Zeit vor dem Versuch in Ostseewasser in den Kühlschrank gestellt, um die Temperaturwirkung nicht mit der Versuchsbelastung zusammenfallen zu lassen. Bei Beginn des Versuches wurden die Algen in gleichfalls vorgekühltem Versuchsmedium abgespült und dann in Schälchen aus Jenaer Glas mit dem jeweiligen Versuchsmedium übertragen.

Bei der Zusammensetzung der Versuchslösungen habe ich angenähert die natürlichen Werte des Meerwassers zugrundegelegt. Die Ca-Konzentration wurde also entsprechend den Ca-Werten eines verdünnten Ozeanwassers von 15‰ gewählt ($\text{Ca} = 182 \text{ mg/L}$), die K-Konzentration ($\text{K} = 170 \text{ mg/L}$) beispielsweise dazu von $1 : 0,2$ bis $1 : 1$ abgestuft (als Verhältnis der Chloride in g/L). Der Gesamtsalzgehalt der Lösungen liegt in diesem Beispiel zwischen $0,6$ und $1,0\text{‰}$, trifft damit also eine Konzentration, bei der die Versuchsalgen (*Delesseria sanguinea*) im normalen Resistenzversuch über 24 Stunden mehr oder weniger geschädigt werden. Als hervorragende Kontrolle erwies sich der Vergleich mit dem Verhalten in Kieler Leistungswasser, dessen „Salzgehalt“ (richtiger Analysengesamtrückstand) mit etwa $0,5\text{‰}$ angesetzt werden kann. Einmal beweist das Überleben von mindestens drei Tagen in reinem Leitungswasser die volle Vitalität

der Versuchsalgen, zum anderen bieten sich gewisse Vergleichsmöglichkeiten hinsichtlich der physiologischen Wirkung. Es wurden zunächst ungepufferte Lösungen verwendet, für die folgende pH-Werte gemessen wurden:

KCl/MgCl ₂	pH = 6,3
KCl/CaCl ₂	= 6,7
CaCl ₂ /MgCl ₂	= 6,6
CaCl ₂ /KCl/MgCl ₂	= 6,4

In einem Medium, das neben Cl⁻ das antagonistische System Ca⁺⁺/K⁺ in den oben angegebenen Konzentrationen enthält, überlebt *Delesseria sanguinea* unter den genannten Bedingungen etwa 3 Tage beim relativ günstigsten Verhältnis CaCl₂ : KCl von 1 : 0,6 bis 1 : 0,8, wobei der Schädigungsgrad von 10—25% nach 24 Stunden auf 75% nach 3 Tagen zunimmt. Das natürliche Verhältnis der Ionen beträgt 1 : 0,65.

Ähnlich liegen die Dinge beim System Ca⁺⁺/Mg⁺⁺, wo als günstigstes Verhältnis das von 1 : 5 gefunden wird, wie es auch unter natürlichen Bedingungen vorliegt. 24 Stunden wurden ungeschädigt, 2 Tage 25—50% geschädigt überlebt.

In allen Fällen war der Versuchsausfall etwas günstiger, wenn auch SO₄^{''} hinzugegeben wurde.

Das Verhalten im System Ca⁺⁺/K⁺/Mg⁺⁺ mag ein in Tabelle 6 dargestellter Versuch verdeutlichen, wobei der Mg-Gehalt gegenüber dem konstanten Verhältnis CaCl₂ : KCl = 1 : 0,6 variiert wurde.

Tabelle 6

Delesseria sanguinea: antagonistische Wirkung von Ca⁺⁺/K⁺/Mg⁺⁺

(April 1956; t = 0—1°C, Kühlschrank)

CaCl₂ : KCl = 1 : 0,6

CaCl₂ : MgCl₂ =

Tag	1 : 1	1 : 2	1 : 3	1 : 4	1 : 5	1 : 6	1 : 7	1 : 8	1 : 9	1 : 10
1	10—25	1—10	1—10	1—10	1	1—10	1—25	1—10	1—10	10
2	10—25	1—10	1—25	1—25	1	1—10	1—25	1—25	10—25	25
3	10—50	10—50	10—50	10—25	1	1—25	10—50	25—50	50—75	25—75
5	25—50	25—75	10—50	10—50	1—10	10—50	10—75	90—+	75—+	75—+
7	+	+	+	+	50	+	+	+	+	+
S ‰ =	1,3	1,8	2,3	2,8	3,3	3,8	4,3	4,8	5,3	5,8

(CaCl₂ = 4,5 mMol; KCl = 4 mMol; MgCl₂ = 5—50 mMol)

Wir sehen, daß der Versuch dort am günstigsten ausfällt, wo die drei Ionenkomponenten in ihrem natürlichen Verhältnis zueinander stehen. Zugleich wird deutlich, daß der innerhalb der Variationsreihe steigende „Salzgehalt“ offenbar keine wesentliche Wirkung ausübt. Entscheidend ist das gegenseitige Verhältnis der Ionen.

In diesem Versuch waren die Überlebenszeiten auch erstmals mit denen in reinem Leitungswasser vergleichbar.

Die folgende Tabelle 7 zeigt das Ergebnis einer Versuchsreihe, bei welcher die Ionenkombinationen entsprechend den Verhältnissen in unserem künstlichen Seewasser mit

NaHCO₃ gepuffert wurden. Nach Beendigung des Versuches wurden folgende pH-Werte gemessen:

KCl/MgCl ₂	pH = 7,8
KCl/CaCl ₂	= 7,9
CaCl ₂ /MgCl ₂	= 7,9
CaCl ₂ /KCl/MgCl ₂	= 7,7

Tabelle 7

Delesseria sanguinea: Ionenantagonismus, natürliche Ionenverhältnisse (als Chloride in g/L entspr. 15⁰/₁₀₀), gepufferte Lösungen (NaHCO₃) (August 1956; t = 0—1°C, Kühlschrank)

Tage	Ca ^{..} /K ^{..} 1 : 0,6	Ca ^{..} /Mg ^{..} 1 : 5	Ca ^{..} /K ^{..} /Mg ^{..}	K ^{..} /Mg ^{..}
1	1	1	1	+
2	1	1	1	
3	1—25	10—25	1—25	
5	25—75	25—90	25—75	
7	+	50—+	50—+	

Das Versuchsergebnis ist also in gepufferten Lösungen günstiger, nur in der Kombination K^{..}/Mg^{..} sind selbst unter diesen Bedingungen die Algen bereits nach 24 Stunden tot.

Ähnliche Versuche, allerdings ganz auf die antagonistischen Wirkungen abgestellt, hat ZELLER (1931) an *Rhodomela subfusca* und *Trilliella intricata* von Helgoland durchgeführt. Die Frage der Salzgehaltsresistenz hat er nicht berücksichtigt.

Das von ZELLER verwendete vollständige künstliche Seewasser nach RUNSTRÖM entspricht grundsätzlich dem unsrigen. Die Versuchstemperatur gibt ZELLER mit 16—20°C an, sie liegt also nach unseren Erfahrungen relativ hoch. Schwierigkeiten vermerkt ZELLER auch hinsichtlich der pH-Bestimmung. Er hat den Versuchslösungen daher sicherheitshalber relativ große Puffermengen hinzugefügt.

Für seine Versuchsalgen hat nun ZELLER dieselbe Reihenfolge des Absterbens gefunden, die auch wir beobachten konnten: nämlich -Ca, -Mg, -K.

Soweit sich aus den Tabellen ZELLERS entnehmen läßt, starben die Versuchsalgen in KSW -Mg und KSW -K schneller ab als in unseren Versuchen, für KSW -Ca war die Zeit wohl etwa die gleiche.

Zusammenfassend hat ZELLER die Ergebnisse seiner Versuche in Beziehung gesetzt zu ähnlichen Untersuchungen von W. OSTWALD an einer im Süßwasser lebenden, aber auch Meerwasser ertragenden Gammarus-Art.

Gammarus (OSTWALD)

NaCl + KCl + MgSO₄ + MgCl₂ + CaCl₂

NaCl + KCl + CaCl₂ + MgSO₄

NaCl + KCl + CaCl₂

NaCl + KCl

NaCl

Rhodomela (ZELLER)

NaCl + KCl + MgSO₄ + MgCl₂ + CaCl₂

NaCl + KCl + CaCl₂ + MgCl₂

NaCl + CaCl₂ + MgCl₂ + MgSO₄

NaCl + KCl + CaCl₂

NaCl + KCl + MgCl₂ + MgSO₄

NaCl + CaCl₂

NaCl + KCl

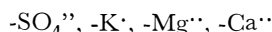
NaCl

Beide Reihen steigender Schädlichkeit stimmen also vollständig überein. Wenn wir unsere Ergebnisse mit denen ZELLERS vergleichen, so ergibt sich:

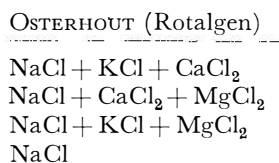
<i>Rhodomela</i> (ZELLER)	<i>Delesseria</i> (SCHWENKE)
NaCl + KCl + MgCl ₂ + MgSO ₄ + CaCl ₂	NaCl + KCl + MgCl ₂ + MgSO ₄ + CaCl ₂ (KSW)
NaCl + KCl + MgCl ₂ + CaCl ₂	NaCl + KCl + MgCl ₂ + CaCl ₂ (KSW -SO ₄)
NaCl + CaCl ₂ + MgCl ₂ + MgSO ₄	NaCl + CaCl ₂ + MgCl ₂ + MgSO ₄ (KSW -K)
	NaCl + KCl + CaCl ₂ (+ Na ₂ SO ₄) (KSW -Mg)
NaCl + KCl + CaCl ₂	
NaCl + KCl + MgCl ₂ + MgSO ₄	NaCl + KCl + MgCl ₂ + MgSO ₄ (KSW -Ca)
NaCl + CaCl ₂	NaCl + CaCl ₂
NaCl + MgCl ₂ + MgSO ₄	
NaCl + KCl	
NaCl	NaCl

Soweit vergleichbare Lösungen verwendet wurden, stimmen auch diese beiden Reihen gut überein, jedenfalls was in unseren Versuchen die *Delesseria*-Gruppe angeht.

Bei Entzug einzelner Ionen ergibt sich die folgende Reihe steigender Schädlichkeit:

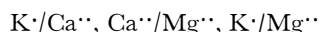


Nun zitiert aber ZELLER eine ähnliche Reihe von OSTERHOUT, die in den ersten zwei Gemischen mit seinen eigenen Ergebnissen nicht übereinstimmt.

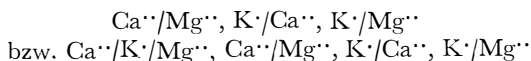


Das würde bedeuten: -Mg'', -K', -Ca''. Diese Reihe steigender Schädlichkeit erhielten wir aber bei unseren Versuchen mit Ceramien. Leider ist aus der zitierten Reihe von OSTWALD die Reihenfolge von Mg'' und K' gar nicht zu entnehmen, weil alle seine Gemische KCl enthielten. Es bleiben hier also beide Möglichkeiten offen.

Aus den einfachen Salzkombinationen von OSTERHOUT kann man nun aber folgende Reihe antagonistischer Systeme entnehmen, wenn wir einmal vom Na absehen:



Für *Rhodomela* (ZELLER) und unsere *Delesseria*-Versuche ergibt sich:



Auf Grund unseres Wissens vom physiko-chemischen Mechanismus solcher Ionenbeziehungen ist man im allgemeinen geneigt, einem antagonistischen System aus einem ein- und einem zweiwertigen Ion den Vorrang zu geben vor einem solchen aus zwei zweiwertigen Kationen. Die endgültige Klärung dieser Frage aber würde in unserem Falle hinreichende Kenntnisse über das Wesen der K'-Akkumulation bei Rotalgen voraussetzen, die wir zur Zeit noch nicht besitzen.

II. Einige zellphysiologische Studien zum Mechanismus der osmotischen Resistenz.

Wir haben einleitend ausgeführt, daß das von uns durchgängig verwendete Kriterium des Überlebens oder Absterbens der im Versuch belasteten Zellen hinsichtlich seiner Beurteilung von gewissen Voraussetzungen abhängig ist. So vor allem von der Frage, ob die experimentelle Belastung zu einer langsamen Schädigung der Zellorganisation führt oder ob der Zusammenbruch des turgorregulatorischen Systems nach Überschreiten einer gewissen Belastungsgrenze momentan erfolgt. Ein sehr großer Zeitfaktor bei langsam zunehmender Schädigung würde die Berücksichtigung unter Umständen nur schwer erfaßbarer pathologischer Zustände erforderlich machen. Eine kurzfristige Reaktion nach dem Alles- oder Nichtstyp hingegen würde die Situation in methodischer Hinsicht vereinfachen.

Zunächst bleibt zu bedenken, daß wir im Rahmen unserer Untersuchungen unter Hypotonieschädigung eine Schädigung des Thallus oder des untersuchten Thallusteiles verstanden haben, deren Schädigungsgrad den prozentualen Anteil toter Zellen ausdrückt. Diese in den einschlägigen Arbeiten allgemein übliche Handhabung des Begriffes ist in gewissem Sinne ein methodischer Notbehelf, denn über eventuelle prä-mortale Schädigungen der Zellen wird hier nichts ausgesagt.

Wir wollen daher die pathologischen Zustände zwischen normaler Vitalität und Hypotonietod mit dem auch von anderen Autoren (vergl. z. B. BIEBL 1956) benutzten Begriff „Hypotonie-Erkrankung“ umschreiben. Allerdings läßt sich beim heutigen Stande unseres Wissens schwer sagen, wie sich pathologische Zustände (reversible und irreversible) von der „normalen“ turgorregulatorischen Funktion, bzw. deren Begleiterscheinungen, sollen unterscheiden lassen.

Makroskopisch machen sich bei einiger Übung des Beobachters dem Welken vergleichbare Turgeszenzänderungen durch Erschlaffen des Thallus bemerkbar. Cytomorphologisch können sich anormale Zustände durch Änderung der Plastidenform und -anordnung bemerkbar machen. Diese Änderung wiederum dürfte eine Folge des veränderten Quellungs Zustandes des Plasmas sowie der veränderten Oberflächenspannung an der Grenze Rhodoplast-Plasma sein. In der Regel handelt es sich um die Abrundung vorher anders gestalteter Rhodoplasten, wobei von der Ausgangsform wohl angenommen werden muß, daß die Bedingungen für ihren Zustand genetisch festgelegt sind.

Die polygonal-rundlichen Zellen von *Delesseria sanguinea* eignen sich wenig für entsprechende Versuche, das gilt auch für die Form der Zellen. BIEBL (1936) hat solche Versuche an den langgestreckten Zellen von *Polysiphonia urceolata* und *Antithamnion plumula* durchgeführt. Besonders die „puzzle“-Plastiden von *Polysiphonia urceolata* eignen sich hervorragend. Die Formveränderungen bis zur völligen Abrundung ist — mehrfach — reversibel, wie BIEBL zeigen konnte. Sie von irreversibel-pathologischen Zuständen abzugrenzen, ist daher schwierig. Starke Volumzunahme pflegt nach den Beobachtungen BIEBLs dem Absterben der Rhodoplasten voranzugehen. Da sie vornehmlich in stark hypotonischen Medien auftritt, dürfte es sich um eine osmotisch bedingte irreversible pathologische Veränderung handeln.

Eine Ausnahme hat allerdings HÖFLER (1931) bei *Antithamnion cruciatum* beschrieben. An den Rhodoplasten dieser Alge konnte er reversible osmotische Volumänderungen feststellen. Da sich *Antithamnion cruciatum* aber als sehr resistent gegen Aussüßung erwies, dürfte diese Ausnahme mit den ökologischen Bedingungen des Standortes in Zusammenhang stehen. Sie ist insofern für uns interessant, als die Möglichkeit besteht, daß auch andere Rotalgen diesem Verhaltenstyp angehören. Für die irreversible Volumzunahme der Rhodoplasten von *Polysiphonia urceolata* beschreibt nämlich BIEBL (1936), daß diese

von Phänomenen begleitet wird, die er als „vakuolige Degeneration“ im Sinne KÜSTERS bezeichnet: die Plastiden werden auf ein Mehrfaches des ursprünglichen Volumens aufgebläht, die gefärbte Substanz tritt nach den Seiten („Spaltbildung“) und teilt sich unter Umständen noch weiter auf. Dann zeigt sich plötzlich eine körnige Struktur, und der Farbstoff tritt in die Zelle aus.

Solche Erscheinungen habe ich an den Rhodoplasten von *Delesseria sanguinea* niemals beobachten können. Ihre Volumzunahme ist auch niemals so stark, daß sie ein Mehrfaches der ursprünglichen Größe erreicht. Meine Beobachtungen (und mikroskopischen Kontrollaufnahmen) scheinen vielmehr dafür zu sprechen, daß bei *Delesseria sanguinea* die osmotische Volumenänderung ähnlich wie bei *Antithamnion cruciatum* (HÖFLER, 1931) reversibel ist und daß die Regulation recht schnell stattfindet.

Für unsere Auffassung spricht noch eine weitere Tatsache. HÖFLER (1954) hat über fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen an Helgoländer Rotalgen berichtet, daß bei *Delesseria sanguinea* und *D. alata* (= *Membranoptera alata*) beim Absterben in hypotonischen Medien in derselben Zelle lebende und tote Rhodoplasten nebeneinander zu beobachten seien. Aus der grellgelben Fluoreszenzverfärbung einzelner Plastiden innerhalb der Zelle schließt HÖFLER — sicher mit Recht —, daß die nekrotischen Veränderungen in Gestalt der für die Todesverfärbung charakteristischen Farbstoffentmischung schon innerhalb der Rhodoplasten stattfinden. Diese Auffassung würde mit dem von BIEBL beschriebenen Typ der „vakuoligen Degeneration“ gut vereinbar sein.

Ich selber aber habe an den Zellen von *Delesseria sanguinea* fluoreszenzmikroskopisch¹⁾ prämortale Partialschäden in Gestalt nekrotischer Plastiden niemals beobachten können.

Deuten wir nun Gestalt und Lage der Plastiden als Ausdruck von Quellungsverhältnissen bzw. von Oberflächenspannungen, so ergibt sich das folgende cytomorphologische Bild des Verhaltens in künstlichem Seewasser von 20‰ S, dem einzelne Ionenarten fehlen. Vorweg sei bemerkt, daß sich unsere Hoffnung charakteristische Plastidenzustände in Abhängigkeit von chemischen Faktoren zu finden, nicht erfüllte. Immerhin ergab sich — auch hier wurden mikrophotographische Kontrollaufnahmen angefertigt —, daß bei völligem Fehlen des Ca schon bald nach dem Einbringen in das betreffende Medium offenbar stürmische zellphysiologische, vermutlich besonders osmotische Prozesse in der Zelle ablaufen, wobei als wesentliches Charakteristisches die Plastiden aus ihrer normalen regelmäßigen Lage verdrängt werden. Einzelne Plastiden sind rundlich aufgequollen, andere werden oder bleiben kleiner. Bei K- oder Mg-Ausfall sind die normale Lage und die normale Form noch nach 24 Stunden weitgehend erhalten, besonders bei Mg-Mangel. Hingegen scheint das Fehlen des K ziemlich allgemein zu einer Volumvergrößerung zu führen.

Falls die Zellen bei fehlendem Ca nach 24 Stunden noch vereinzelt am Leben sind, erscheinen die Plastiden in ihrer Größe wieder einheitlicher, und zwar abgerundet und kleiner als im Ausgangszustand. Die unregelmäßige Lage bleibt jedoch erhalten und verstärkt sich noch in einer später zu besprechenden charakteristischen Weise.

Auch das cytomorphologische Bild bei Hypotonie (5—1‰, Verdünnung mit aqua dest.) zeigt wie im Ca-freien Medium eine — offenbar zunehmende — unregelmäßige

¹⁾ Gearbeitet wurde mit folgender Einrichtung zur Blaulicht-Fluoreszenzmikroskopie: Mikroskop und Optik von Leitz, Okulare 6× und Periplane 12×, Objektive 10×, 45×, Ölimmersion 100×; Leitz-Fluoreszenzlampe HQE 42 (Quecksilberdampf Lampe), Okularsperrfilter G.P. 2,5.

HÖFLER (1954, p. 2) gibt an: „Benutzte Optik: Zeiss-Hochleistungsleuchte III, Erregerfilter BG 12 (Schott). Objektive: Zeiss Achromat 10fach, Apert. 0,32 und Apochromat 40fach, num. Apert. 0,63, Kompensationsokular 8fach.“ Es darf vermutet werden, daß HÖFLER kein reines UV-Licht verwendet hat, sondern — wie auch wir — Blaulicht. Intensitätsunterschiede, besonders hinsichtlich des UV-Anteils, können wir nicht beurteilen.

Die Leistungsfähigkeit unserer Einrichtung wurde an Hand der Beobachtungen HÖFLERS et. al. überprüft und für durchaus vergleichbar befunden.

Plastidenverteilung und sehr unterschiedliche Plastidengrößen. Die Formen sind überwiegend rund oder tropfig ausgezogen. Es sei auch in diesem Falle darauf hingewiesen, daß selbst bei der 1‰-Verdünnung innerhalb der lebenden Zellen keine einzelnen toten Plastiden fluoreszenzmikroskopisch zu beobachten waren.

Nun wird unter den in unserem Untersuchungsgebiet herrschenden ökologischen Verhältnissen zu erwarten sein, daß eine Hypotonie-Erkrankung am ehesten mit der von uns sogenannten langfristigen Hypotonieresistenz zusammenhängt. In einem einmaligen Ausnahmefall hielt sich ein Exemplar von *Delesseria sanguinea* in 4‰ SW (mit destilliertem Wasser verdünnt) mehrere Wochen lang. Nach etwa 40 Tagen waren nur die Mittelrippen weitgehend abgestorben, die Zellen der Thallusfläche hingegen völlig intakt. Bei der fluoreszenzmikroskopischen Kontrolle waren auch hier keine Partialschäden an einzelnen Plastiden festzustellen. Die Blättchen wurden dann zum Teil in 2‰ SW und in 10 bzw. 20‰ SW übertragen. In allen Fällen starben die Algen innerhalb von 24 Stunden ab. Wir dürfen daraus schließen, daß in diesem Falle irreversible Schäden eingetreten sein mußten, ohne daß sie mit den üblichen Mitteln äußerlich sichtbar wurden.

Mit dieser Methode der Rückführungsversuche zur Feststellung irreversibler Schädigungen hat u. a. auch schon ZELLER (1931) gearbeitet. Er hat *Rhodomela subfusca* nach 90, 195, 300 und 420 Minuten aus isotonischen Lösungen von NaCl, KSW-Ca, KSW-Mg, KSW-Ca-Mg in das vollständige künstliche Seewasser zurückgeführt. Es überlebten nach seinen Angaben nur die Algen, die 90 Minuten lang KSW-Ca oder 90 Minuten KSW-Mg ausgesetzt gewesen waren. In allen anderen Fällen starben die Algen nach der Rückübertragung nach verschiedenen langen Zeiten ab. ZELLER schließt daraus: „Übereinstimmend zeigt sich also, daß in unvollständigen Salzgemischen irreversible Schädigungen an den Protoplasten sehr viel früher bewirkt werden, als der Farbaustritt den Tod direkt anzeigt“ (p. 549).

Ich will im folgenden zwei Rückführungsversuche wiedergeben, die unter nachstehenden Bedingungen durchgeführt wurden: 4—7 cm lange Blättchen eines *Delesseria sanguinea*-Exemplares, das mitsamt seiner natürlichen Unterlage in einem belüfteten Gefäß im Aquarium gehalten wurde, brachte ich im Kühlschrank bei etwa 1°C in die Salzgemische KCl/CaCl₂/NaHCO₃ und CaCl₂/MgCl₂/NaHCO₃, wobei die Konzentrationen die gleichen waren wie in den Versuchen über antagonistische Wirkungen (also CaCl₂: KCl = 1:0,65 und etwa 1‰; CaCl₂: MgCl₂ = 1:5 und etwa 3‰). Es handelte sich hier also nicht um unvollständige Salzgemische in normal-isotonischen Lösungen, sondern um hypotonische Lösungen.

Die Algen wurden, gleichfalls im Kühlschrank, in Ostseewasser von 17‰ rückgeführt nach 6, 12, 24, 33, 51 Stunden. In allen Fällen waren die Algen nach diesen Zeiten (äußerlich) völlig ungeschädigt. In allen Fällen starben, diffus über die gesamte Thallusfläche verteilt, nach der Rückführung einzelne Zellen ab, der Schädigungsgrad lag jedoch immer unter 10% und nahm auch nicht zu. Sämtliche Algen überlebten in dieser Weise 14 Tage. Dann wurde der Versuch abgebrochen, weil später eintretende Schädigungen mit den Kühlschrank-Kulturbedingungen zusammenhängen konnten.

Der zweite Versuch wurde mit Blättchen desselben *Delesseria*-Exemplars durchgeführt. Die Algen wurden unter denselben Bedingungen wie im vorstehenden Versuch in reines Leitungswasser gebracht und aus diesem in Ostseewasser von 17‰ rückgeführt nach 3, 6, 9, 12, 15, 18, 21, 24, 30, 36, 48 Stunden. Die Algen waren nach diesen Zeiten in allen Fällen (äußerlich) ungeschädigt. Es überlebten nach der Rückführung die Blättchen, die 3—15 Stunden in Leitungswasser gelegen hatten:

- 11 Tage ungeschädigt,
- 17 Tage 10% geschädigt.

In allen anderen Fällen betrug der Schädigungsgrad nach 4—6 Tagen höchstens 10% und stieg nach 17 Tagen in einzelnen Fällen auf kaum 25%.

Die soeben beschriebenen Versuche zeigen uns, daß selbst nach mehrtägigem Aufenthalt in stark hypotonischen und unter Umständen sehr einfach zusammengesetzten Medien (gepufferte antagonistische Systeme) bei *Delesseria sanguinea* offenbar kaum irreversible Schädigungen eintreten. Wir möchten daher als Arbeitshypothese zunächst einmal annehmen, daß *Delesseria sanguinea* der westlichen Ostsee einem anderen Verhaltenstyp angehört als die gleiche Art aus der Nordsee, wenn man sich auf die fluoreszenzmikroskopischen Beobachtungen HÖFLERS (1954) bezieht.

Bei den Nordsee-Delesserien scheinen letale Schädigungen protoplasmatischer Partialsysteme, hier der Plastiden, der letalen Schädigung des Gesamtplasmas, bzw. seines Permeabilitätsmechanismus, vorauszugehen, mag dieses zeitliche Vorgehen aus einleuchtenden Gründen auch nicht allzu beträchtlich sein (Farbstoffaustritt in das Plasma). Dagegen möchten wir annehmen, daß bei der Ostsee-*Delesseria* der Hypotonietod in jedem Falle erst eine Folge des Zusammenbruches des allgemeinen Permeabilitätsmechanismus ist, so daß prämortale Partialschäden wenigstens an den Plastiden nicht eintreten.

Wir wollen nun prüfen, ob diese Annahme durch eine genauere Untersuchung des Hypotonietodes von *Delesseria sanguinea* gestützt werden kann.

Es wurden Blättchen von *Delesseria* in glasdestilliertes sowie in Kieler Leitungswasser gebracht und im Kühlschrank bei etwa 1°C aufgestellt.

Nach 30 Minuten finden sich in beiden Fällen noch keine toten Zellen, nach 90 Minuten nur ganz vereinzelte. Das cytomorphologische Bild gleicht dem bei Ca-Mangel in künstlichem Seewasser. Dabei scheinen die Plastiden in destilliertem Wasser stärker verlagert als im Leitungswasser.

Nach dreieinhalb Stunden hat sich das Aussehen der Zellen im destillierten Wasser weitgehend verändert. Der Schädigungsgrad beträgt jetzt 10—25% und schreitet offenbar rasch fort. Die Zellen sind hochturgeszent, und die Verlagerung der Plastiden aus ihrer natürlichen Lage hat einen Zustand erreicht, in dem deutlich reihige Anordnungen zu erkennen sind. Solche Bilder hat BIEBL (1936) als „Tröpfchenreihen“ an *Polysiphonia wrceolata* beschrieben. Sie traten dort in stark hypotonischem Seewasser (0,1 und 0,2 SW: Tromsø, S = 27‰) und in Verdünnungsreihen einer dem Seewasser isotonischen KCl-Lösung auf, ferner in Äthylalkohol in Seewasser und in Leitungswasser. BIEBL führt diese Erscheinung auf eine Herabminderung der Viskosität sowohl der Rhodoplasten als auch des umgebenden Plasmas zurück. Es ist deutlich zu erkennen, wie durch die starke Turgeszenzzunahme die Membranen zusammengedrückt werden. Die Membranen der toten Zellen hingegen sind stark gequollen und lassen undeutlich eine Schichtung erkennen.

Dagegen hat sich im Leitungswasser der Zustand der Zellen inzwischen nicht wesentlich geändert, der Schädigungsgrad liegt noch unter 10%. Auch die Plastidenanordnung ist weitgehend normal.

Im destillierten Wasser hat demgegenüber nach nunmehr 4 Stunden der Schädigungsgrad 50% erreicht. Der Zelltod tritt momentan mit einem jähen Überturgeszentwerden ein, worauf ruckartig die Turgeszenzerschlaffung folgt. Dann tritt der Farbstoff aus den Plastiden aus und färbt den Zellinhalt himbeerrot.

Fluoreszenzmikroskopisch läßt sich zeigen, daß bei *Delesseria sanguinea* Farbstoffaustritt und Farbänderung in jedem Falle erst in der Phase der Turgeszenzerschlaffung eintreten.

Daß der Hypotonietod der Rotalgenzellen im allgemeinen sehr plötzlich eintritt, ist durch die Untersuchungen HÖFLERS (1931) bekannt. So sagt HÖFLER (1931, p. 54) über das Absterben von *Nitophyllum punctatum*-Zellen in Süßwasser, daß „bei manchen

Zellen schon nach 15 Sekunden Platzen des wandständigen Plasmaschlauches eintritt, Höhepunkt dieses Platzens nach etwa 30 Sekunden. Die Chromatophoren wirbeln durcheinander und in den Zellsaft hinein“. Ohne Deckglas konnte HÖFLER ein feines Zittern durch den Rückstoß beim Platzen beobachten. Die Zellmembranen blieben unversehrt, es scheint in den Zellen die Vakuolenwand zu reißen. Aber nicht alle Zellen verhielten sich so: „Bei anderen bleiben die Chromatophoren in ihrer wandständigen Lage und erfahren hier eine allmähliche Degeneration.“

HÖFLER schließt aus seinen Beobachtungen, daß letale Veränderungen im Süßwasser jedenfalls schon früher erfolgen als sie makroskopisch durch die Verfärbung erkennbar werden. Über die Beobachtung des Hypotonietodes in verdünntem Seewasser (0,2; 0,4 SW) sagt HÖFLER, daß in diesem Falle „die einzelnen Phasen in willkommener Weise auseinanderrücken“. Auch daß das Absterben in kaltem Süßwasser langsamer vor sich geht, hat HÖFLER bereits beobachtet. („Die Temperaturabhängigkeit bleibt zu untersuchen.“) Soweit man aus seiner Darstellung entnehmen kann, betragen die Verzögerungen aber nur Minuten.

Wir sehen also bei einer systematisch immerhin recht nahestehenden Art unter anderen ökologischen Bedingungen (Mittelmeer) ein sehr viel anderes Verhalten bei extremer Hypotonie, vor allem, was den Zeitfaktor anbelangt.

Hinsichtlich des Todeseintrittes bei *Delesseria sanguinea* können wir also von einem „Alles- oder Nichtstyp“ sprechen, und zwar in einem extremen Sinne! HÖFLER (1954) hat mit diesem Begriff bereits den Absterbetypus der Nordsee-Delesserien unter Ein-schluß prämortaler Partialschäden an einzelnen Plastiden gekennzeichnet.

Unsere anfangs geäußerte Auffassung vom Unterschied in der Art des Zusammenbruchs des turgorregulatorischen Mechanismus bei Nordsee- und Ostsee-Delesserien wird somit sowohl durch die mikroskopische als auch durch die fluoreszenzanalytische Untersuchung gestützt.

III. Beziehungen zwischen dem osmotischen Resistenzverhalten und dem Brackwasserproblem

Das von uns verwendete Medium kann insofern mit Recht als künstliches Seewasser einfachster Zusammensetzung bezeichnet werden, als gezeigt werden konnte, daß keine seiner Komponenten entbehrlich ist, falls die darin untersuchten Algen einige Zeit am Leben bleiben sollen. Die Unentbehrlichkeit des Ca erwies sich dabei als besonders augenfällig, wenn es sich auch wegen der Ersetzbarkeit durch Sr nicht um eine absolut spezifische Funktion des Ca-Ions handeln kann.

Erweist sich also das Ca sowohl für die Bewältigung des osmotischen Potentials des Seewassers — verstanden als konstantes Medium — wie auch für die osmotische Resistenz bei Milieu-Inkonstanz als entscheidender Faktor, so wird auch nach der quantitativen Seite dieses Problems zu fragen sein.

Einen ersten Anhalt bietet der in Tabelle 3 dargestellte Versuch. Daraus geht hervor, daß bei Hypotonieresistenzreihen der Ca-Gehalt im Bereich der eigentlichen osmotischen „Kampfzone“ um 4‰ offenbar nicht wesentlich unter den rechnerischen Wert dieser Verdünnungsstufe absinken darf (ausgehend von den Werten für ozeanisches Seewasser nach KALLE). Eine Verminderung des Ca-Gehaltes auf etwa die Hälfte des 4—5‰ entsprechenden Wertes ist zumindest für die Algen der *Delesseria*-Gruppe schon nicht mehr tragbar, für Ceramien scheinen die Verhältnisse etwas günstiger zu liegen. Wir haben diese Auffassung in weiteren Versuchen bestätigen können und dabei gefunden, daß für *Delesseria sanguinea* etwa 60 mg/L Ca⁺⁺ erforderlich sind, um eine kurzfristige Hypotonieresistenz zu ermöglichen.

Nun liegt aber am Standort der von uns untersuchten Algen kein verdünntes Ozeanwasser vor, sondern Ostseewasser einer bestimmten Salinität, das wir mehr oder weniger als Brackwasser ansprechen müssen. In einem Brackwasser mit stark Ca-haltigem Süßwasserzustrom muß sich aber die normale Relation Ca/Cl (Ozean = 0,0216) zwangsläufig nach oben zugunsten des Ca verschieben. Nach WITTIG (1940) beträgt diese positive Ca-Anomalie für die Kieler Bucht im Durchschnitt 11—12,5 mg/L. Die Analysenwerte umfassen allerdings auch das im Meerwasser vorhandene Sr, was wegen der Ersetzbarkeit physiologisch jedoch kein wesentlicher Fehler ist.

Man könnte nun den Gedanken erwägen, diese positive Ca-Anomalie mit der Hypotonieresistenz in Zusammenhang zu bringen.

Aus den Angaben von WITTIG habe ich für die Kieler Förde, also für das Haupt-sammelgebiet unserer Versuchsalgen errechnet:

$M_O = 210,5 \text{ mg/L Ca}^{++}$ (streut von 153,1 bis 253 mg/L) bei einem mittleren Salzgehalt an der Oberfläche von etwa 16‰ ,

$M_T = 227,76 \text{ mg/L Ca}^{++}$ (streut von 180,6 bis 286,5 mg/L) bei einem mittleren Salzgehalt in der Tiefe (7—20 m) von etwa 18‰ .

Für ein verdünntes Ozeanwasser von $S = 17,5\text{‰}$ beträgt der Normalwert 206,5 mg Ca^{++}/L .

Wir sehen also, daß ein Ostseewasser schlechthin weder seinem Salzgehalt noch seiner Ionen-Konzentration, besonders aber seinem Ca-Gehalt nach zu definieren ist. Es erscheint nun aus diesem Grunde als unwahrscheinlich, daß unter solchen Bedingungen lebende Organismen auf gewissermaßen im Bereiche des Üblichen liegende Schwankungen des Ca-Angebotes kurzfristig mit äußerlich wahrnehmbaren Veränderungen reagieren. Ob sich die positive Ca-Anomalie langfristig auswirkt, können wir im Rahmen unserer Methoden nicht entscheiden. Für sehr wahrscheinlich halte ich eine solche Auswirkung kaum, wenigstens nicht innerhalb unseres Untersuchungsgebietes.

Auf die Beziehungen zwischen Na, Mg und Ca hat nun unlängst DROOP (1956) hingewiesen.

Vier euryhaline supralitorale einzellige Algen (*Hemiselmis virescens*, *Monochrysis lutheri*, *Phaeodactylum tricornutum*, *Nannochloris oculata*) und eine pelagische marine Diatomee (*Skeletonema costatum*) wurden in einem synthetischen Medium „with wide ranges in Na, Mg and Ca concentrations“ kultiviert. „The range of Na and Ca tolerated was relatively much smaller than that of Mg, there were definite Na and Ca optima, but no indication of either critical total monovalent/divalent ion of the Mg/Ca ratios. Generally, when two ions were optimal the tolerance to the third was increased. It appears that in nature the lower salinity limit would generally be set by Na, but exceptions exist.“

Soweit man aus einer so kurzen Zusammenfassung ersehen kann, lassen sich diese Feststellungen durchaus mit den unseren vereinbaren. Sehr konkrete Zahlenverhältnisse hinsichtlich der antagonistischen Systeme scheinen auch hier für euryhaline Organismen nicht auffindbar zu sein. Nun sind Rotalgen der westlichen Ostsee vom *Delesseria*-Typ entschieden weniger euryhalin als eigentliche Brackwasserformen, doch können sie auch nicht schlechthin als stenohalin bezeichnet werden. Es wird also mit einer entsprechenden turgorregulatorischen Verhaltensweise durchaus zu rechnen sein.

Vor allem aber ist interessant, daß hier von DROOP das Na als möglicher begrenzender Faktor für die Hypotoniegrenze genannt wird. Auch unsere eigenen Versuche lassen sich so deuten, daß ein bestimmter NaCl-Gehalt nicht unterschritten werden kann.

Andererseits haben wir aber gezeigt, daß *Delesseria sanguinea* in reinem Leitungswasser 2—3 Tage lang am Leben gehalten werden kann. Dabei sind jedoch einerseits die günstigen Bedingungen — etwa 0°C und Dunkelheit — zu berücksichtigen und zum

anderen die Tatsache, daß in reinem Kieler Leitungswasser das Ca-Angebot weit höher ist als in Seewasserverdünnungen unter 5‰. Der Analysenwert gibt 144 mg CaO/L an, dem entsprechen etwa 103 mg Ca⁺⁺/L, also Mengen, wie sie in einem verdünnten Ozeanwasser von rund 4‰ vorhanden sind. Das hat zur Folge, daß sowohl in reinem Leitungswasser als auch in leitungswasserverdünnten Seewasserstufen unter 5‰ der rechnerische und wohl auch der standortbedingte Ca-Wert entsprechend 4—5‰ immer erreicht bzw. überschritten wird. Bei günstigen Verhältnissen erweisen sich Rotalgen beider Typen dann kurzfristig auch gegen Salzgehalte unter 4—5‰ (*Delesseria*) und 3—4‰ (Ceramien) als osmotisch resistent, bis schließlich das fehlende NaCl als begrenzender Faktor wirkt.

Man kann die Frage aufwerfen, ob die ihrem Verhalten gegenüber dem Fehlen bestimmter Ionen nach untersuchten Algentypen — *Delesseria sanguinea* zeigte sich empfindlicher gegen den Entzug von Mg, *Ceramium* gegen den von K — auch bestimmten ökologischen Charakteristika entsprechen. Nun gehören *Ceramium rubrum* und *C. diaphanum* in der Tat zu den wenigen Rotalgen, die im östlichen Teil der Ostsee bis zu einem Salzgehalt von etwa 3‰ vorkommen, *Delesseria sanguinea* hingegen bleibt im wesentlichen auf die westliche Ostsee beschränkt. Zwar ist die Alge auch noch an der Küste von Blekinge/Südschweden bei einem relativ konstanten Salzgehalt von 6—7‰ zu finden, aber nur ziemlich selten und ausschließlich in den stark reduzierten Formen *lanceolata* und *filiformis*. LEVRING (1940) gibt eine gewöhnliche Höhe von 4 cm an und eine Thallusbreite von selten mehr als 1 mm, f. *filiformis* ist sogar nur noch 60—300 µ breit. Auch *Phycodrys sinuosa* und *Membranoptera alata* kommen noch etwa bis Bornholm in ebenfalls stark reduzierten Formen vor. Alle Arten sind in diesen Gebieten mit Sicherheit nur anatomisch zu unterscheiden.

In die Schlei dringt *Delesseria sanguinea* nach HOFFMANN (1937) höchstens bis Kappeln vor, also einem Gebiet mit etwa 11‰ Salzgehalt. *Polysiphonia* und *Ceramium* finden sich in wesentlich salzärmeren Gebieten der Schlei. So ist *Ceramium diaphanum* früher noch in der kleinen Breite und in der Schleswiger Bucht bei einem Salzgehalt von etwa 3‰ beobachtet worden. Heute ist die Alge dort infolge von Abwässern verschwunden.

Wir sehen also ein gewisses Übereinstimmen der natürlichen Verbreitungsgebiete mit den von uns aufgestellten Gruppen. Schwierig zu beantworten bleibt naturgemäß die Frage nach den kausalen Beziehungen. Daß — physiologisch betrachtet — das Ca trotz seiner großen Bedeutung in jedem Falle als begrenzender Faktor wirkt, halten wir — wie schon gesagt — für unwahrscheinlich, zumal für die östlichen Gebiete der Ostsee eine positive Wirkung der Ca-Anomalie nicht auszuschließen ist. Da nun aber die beiden Typen von der Rolle des K-Ions bestimmt werden, erhebt sich die Frage nach der Bedeutung dieses Ions im Zellgeschehen, insbesondere aber nach dem Mechanismus der K-Akkumulation bei Rotalgen. Leider ist darüber aber praktisch gar nichts bekannt.

Hinsichtlich der energetischen Seite des Problems können wir nur Vermutungen äußern und theoretische Vergleiche anstellen. Aber vielleicht trägt selbst das zu einer Abrundung des Fragenkomplexes bei.

Bei den von BIEBL aufgestellten Typengruppen werden die Tiefenformen am wenigsten von einer osmotischen Belastung betroffen, denn ihr Lebensraum bleibt in dieser Hinsicht praktisch konstant. Der ökologische, also der auf die natürlichen Verhältnisse bezogene Resistenzbegriff betrifft vornehmlich die Algen der Gezeitenzone. Die Algen dieses Lebensraumes müssen eine periodisch schwankende Milieu-Inkonstanz bewältigen. Da aber diese Schwankungen infolge der Gezeitenabhängigkeit relativ kurzfristig sind, bezieht sich der Resistenzbegriff BIEBLs in ökologischer Hinsicht in erster Linie auf das, was wir als kurzfristige Resistenz bezeichnet haben.

In der westlichen Ostsee hingegen werden auch die Tiefenformen von einer zudem langfristigen und unperiodischen Milieu-Inkonstanz betroffen. Daher bezieht sich in diesem Untersuchungsgebiet der ökologische Resistenzbegriff vornehmlich auf das, was wir als langfristige Resistenz bezeichnet haben. Vielleicht darf man schon auf Grund dieser Tatsache damit rechnen, daß die Tiefenalgen der westlichen Ostsee über eine größere Plastizität auch ihres energetischen Haushaltes verfügen müssen als die vergleichbaren Formen der Nordsee.

C. HOFFMANN (1929) hat Grün- und Braunalgen auf die Beziehungen zwischen Atmung und Salzgehalt hin untersucht. Bei *Enteromorpha*, *Fucus vesiculosus*, *Porphyra* bleibt die Atmung bei Aussüßung etwa gleich, bei *Fucus serratus* und *Laminaria digitata* hingegen steigt sie in Brack- und Süßwasser stark an. Auch für diese beiden scharf unterschiedenen Gruppen ergeben sich nun hinsichtlich ihres ökologischen Verhaltens sehr interessante Beziehungen.

„*Fucus vesiculosus* und *Porphyra*, beides Vertreter der typischen Gezeitenzone, sind durch Ebbe und Flut wiederholt starken Konzentrationsänderungen ausgesetzt. Es wird also auch hier verständlich, wenn sich die Atmung ziemlich unabhängig von der Konzentration des Außenmilieus erweist.“ (HOFFMANN 1929, p. 261). *Fucus serratus* und *Laminaria* sind zunächst in der Ostsee auf die tieferen Standorte beschränkt und erreichen bei 8—9‰ ihre Verbreitungsgrenze.

Wir können also unsere Einteilung auch zu den Atmungstypen HOFFMANNS in eine gewisse Beziehung setzen. Während unser *Delesseria*-Typ zumindest in ökologischer Hinsicht ungefähr dem *Fucus serratus*-Typ HOFFMANNS entspricht, steht *Ceramium* dem euryhalinen Verhalten von *Enteromorpha* näher. (Rotalgen sind wegen ihrer Empfindlichkeit von HOFFMANN nicht auf ihr Atmungsverhalten untersucht worden.)

Nun würden hinsichtlich der Assimilation nach MONTFORT unsere Rotalgen und *Laminaria* dem Depressionstypus mit irreversibler Giftwirkung des Süßwassers angehören, *Fucus serratus* dem Stimulations-Depressionstypus mit rasch eintretender irreversibler Funktionshemmung, *Fucus vesiculosus* dem entsprechenden Typ mit langsam eintretender und teilweise reversibler Funktionshemmung und *Enteromorpha* schließlich dem resistenten Typ ohne ökologisch bedeutende Depression.

Ein solcher Vergleich von Typengruppen hat aber seine Schwierigkeit in der Tatsache, daß die verschiedenen Gruppenbildungen zu wenig aufeinander abgestimmt sind.

HOFFMANN (1929) hat nun, ausgehend von der Tatsache, daß mit sinkendem Salzgehalt das Verhältnis von Assimilation zu Dissimilation immer ungünstiger wird, in der Abhängigkeit der Algen vom Salzgehalt in erster Linie ein Ernährungsproblem gesehen. Wenn das für den Stoffgewinn und auf lange Sicht, also in Bezug auf die Verbreitungsgrenzen zutrifft, so ist damit das Resistenzverhalten im engeren Sinne als ein energetisches Problem gekennzeichnet.

Einen gewissen, sicher mit Vorsicht zu benutzenden Anhalt bietet vielleicht die Tatsache, daß Nordseealgen gegen Dunkelstellen im allgemeinen empfindlicher zu sein scheinen als Ostseealgen. Wir haben an *Delesseria sanguinea* zeigen können, daß diese Alge nicht nur u. U. wochenlanges Dunkelstellen erträgt, sondern auch in ihrer Hypotonieresistenz nicht durch Verdunkelung leidet, anscheinend sogar begünstigt wird.

Wir können zwar über die näheren Zusammenhänge nichts aussagen, aber vielleicht ist der vorsichtige Schluß auf eine größere energetische Plastizität der Ostseealgen gegenüber den Nordseeformen doch erlaubt. Nach allgemeiner Auffassung ändert sich mit dem Salzgehalt des Milieus der Wassergehalt des Protoplasmas, von dem Quellungs-zustand des Plasmas wiederum ist die Intensität der Atmung abhängig. Es scheint als ob Ostseeformen in der extremen osmotischen Belastungssituation ihren gesamten

Energiehaushalt auf die Bewältigung dieser Belastung einzustellen vermögen, wobei u. U. sogar die für die Assimilation aufzuwendende Energie eingespart wird. Eine solche „Notschaltung“ ist dann natürlich von den Nährstoffvorräten abhängig. Und es wäre schließlich zu fragen, ob unter Milieu-Inkonstanz lebende Algen nicht eine ganz andere Vorratswirtschaft betreiben müssen als solche Formen, die keiner Belastungssituation ausgesetzt werden. Auch BIEBL hat vom Eindruck des Hungertodes gewisser dunkelgestellter Algen aus konstantem Milieu gesprochen, und im Sinne HOFFMANNS wäre dann die Frage der Salzgehaltsabhängigkeit bei gewissen Ostseealgen ein Ernährungsproblem gleichsam doppelter Art.

Zusammenfassung

1. In einem künstlichen Seewasser einfachster Zusammensetzung wird die Abhängigkeit der Hypotonieresistenz einiger Rotalgen von den einzelnen Ionenkomponenten untersucht.

2. Der völlige Entzug des Ca schädigt die untersuchten Algen entscheidend: die Algen der Delesseria-Gruppe sind nach 24 Stunden in der Regel völlig tot, die Ceramien ertragen den Entzug des Ca etwas besser, werden innerhalb dieser Zeit aber ebenfalls weitgehend geschädigt.

3. Entzug von K und Mg wird in der Regel mehrere Tage ertragen. Die Algen der Delesseria-Gruppe sind dabei empfindlicher gegen das Fehlen von Mg, die Ceramien gegen den Entzug von K.

4. Der NaCl-Gehalt des Seewassers kann in beträchtlichem Maße variiert werden.

5. In unserem Versuchsmedium ist Ca durch Sr ersetzbar. Die vom Ca⁺⁺-Ion abhängigen Funktionen können also für dieses nicht absolut spezifisch sein.

6. Die Aufrechterhaltung des turgorregulatorischen Systems scheint vom antagonistischen Zusammenwirken der Ionen Ca⁺⁺, Mg⁺⁺ und K⁺ abzuhängen.

7. Für die Hypotonieresistenz scheint ferner die ausreichende Pufferung des jeweiligen Systems wichtiger zu sein als der absolute pH-Wert.

8. Die Ergebnisse werden mit den entsprechenden Versuchen von ZELLER (1931) verglichen.

9. Cytomorphologisch drücken sich anormale Zellzustände unter Hypotoniebelastung aus durch Turgeszenzerhöhung, Plastidenverformung und -verlagerung.

10. Rückübertragungsversuche mit gesunden Exemplaren von *Delesseria sanguinea* zeigen, daß durch stark hypotonische und u. U. sehr einfach zusammengesetzte Medien innerhalb kürzerer Zeiten offenbar keine irreversiblen Schäden erzeugt werden.

11. Es wird die Arbeitshypothese aufgestellt, daß die Ostsee-Delesserien einem anderen turgorregulatorischen Verhaltenstyp angehören als entsprechende Nordseealgen. Während bei diesen unter Hypotoniebelastung prämortale Partialschäden an den Plastiden auftreten (HÖFLER et. al. 1954), scheint das bei Ostsee-Delesserien nicht der Fall zu sein. Diese Annahme wird durch Untersuchung des Hypotonietodes von *Delesseria sanguinea* überprüft.

12. Die experimentellen Ergebnisse werden im Hinblick auf ihre ökologische Bedeutung im Rahmen des Brackwasserproblems diskutiert.

Literaturverzeichnis

- BIEBL, R., 1936: Untersuchungen an Rotalgenplastiden. *Protoplasma* 26, 386—412. — BIEBL, R., 1937: Ökologische und zellphysiologische Studien an Rotalgen der englischen Südküste. *Beih.z. bot. Centralblatt*, Bd. LVII, Abt. A. — BIEBL, R., 1938: Trockenresistenz und osmotische Empfindlichkeit der Meeresalgen verschieden tiefer Standorte. *Jhrb. f. wiss. Bot.* Bd. LXXXVI, H. 3. — BIEBL, R., 1952: Ecological and non-environmental constitutional resistance of the protoplasm

of marin algae. Journ. Biol. Mar. Assoc. Plymouth, Bd. 31, 307—315. — DROOP, M. R., 1956: Optimumrelative and actual ionic concentrations for growth of some euryhaline algae. Limnologorum conventus XIII, p. 4, Krzref. — HOFFMANN, C., 1929: Die Atmung der Meeresalgen und ihre Beziehung zum Salzgehalt. Habilit. Kiel. — HOFFMANN, C., 1937: Die Schlei und ihre Fischwirtschaft. 9. Die Pflanzenwelt. Schr. d. Naturw. Vereins f. Schleswig-Holstein, Bd. XXII. — HÖFLER, K., 1930: Das Plasmolyseverhalten der Rotalgen. Ztschr. f. Bot. 23, p. 570. — HÖFLER, K., 1931: Hypotonietod und osmotische Resistenz einiger Rotalgen. Österr. Bot. Ztschr. 80, p. 52. — HÖFLER, K., 1932: Vergleichende Protoplasmatik. Ber. d. Dt. Bot. Ges. 50, 55. — HÖFLER, K. und D. DÜVEL, 1954: Helgoländer Algen im Fluoreszenzmikroskop. Ber. d. Dt. Bot. Ges., Bd. LXXVI, 1. — KALLE, K., 1943: Der Stoffhaushalt des Meeres. Leipzig. — KESSELER, H., 1957: Mikrokryoskopische Untersuchungen an Meeresalgen mit besonderer Berücksichtigung der Turgorregulationsvorgänge bei *Chaetomorpha linum*. Diss. Kiel. — KESSELER, H., 1958: Eine mikrokryoskopische Methode zur Bestimmung des Turgors von Meeresalgen. Kieler Meeresforschungen, Bd. XIV, H. 1. — KYLIN, H., 1927: Über den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf einige Meeresalgen. Botanischer Notiser, Lund, 243. — LEVRING, T., 1940: Studien über die Algenvegetation von Blekinge, Schweden. Diss. Lund. — MONTFORT, C., 1935: Assimilation und Stoffgewinn der Meeresalgen bei Aussüßung und Rückversalzung. Ber. d. Dt. Bot. Ges., Bd. 53, 651. — OLTMANN, F., 1922/23: Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl. Jena. — SCHWENKE, H., 1957: Resistenzuntersuchungen an Rotalgen der Kieler Bucht. Diss. Kiel. — SCHWENKE, H., 1958: Über die Salzgehaltsresistenz einiger Rotalgen der Kieler Bucht. Kieler Meeresforschungen, Bd. XIV, H. 1. — WITTIG, H., 1940: Über die Verteilung des Kalziums und der Alkalinität in der Ostsee. Kieler Meeresforschungen, Bd. III. — ZELLER, A., 1931: Resistenzversuche an Rotalgen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Klasse, Abt. I, 140, H. 7.