

# 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.

## Untersuchungen zur Temperaturresistenz mariner Algen der westlichen Ostsee. I:

### Das Resistenzverhalten von Tiefenrotalgen bei ökologischen und nichtökologischen Temperaturen

Von HEINZ SCHWENKE

#### Einleitung

Ökologisch orientierte Osmoresistenzversuche sind zunächst (vergl. vor allem BIEBL in verschiedenen Arbeiten) besonders hinsichtlich des unterschiedlichen Verhaltens von Oberflächen- und Tiefenformen an Meeresküsten mit merklichen Gezeitenunterschieden durchgeführt worden. Daß aber auch bei Tiefenrotalgen der westlichen Ostsee das osmotische Resistenzverhalten wegen der sich hier bis in die Tiefe erstreckenden Milieukonstanz von Interesse ist, haben wir in früheren Arbeiten zeigen können (vergl. SCHWENKE 1957, 1958a, b).

In ähnlicher Weise sind Untersuchungen über die Temperaturresistenz von Meeresalgen, oft im Zusammenhang mit Trockenresistenzversuchen, ebenfalls bevorzugt an Oberflächenalgen in Gezeitenmeeren angestellt worden. Es ist einleuchtend, daß das Freiliegen bei Ebbe, bzw. das Auftreten hoher Sommertemperaturen im flachen Wasser die Algen solcher Standorte einer ganz besonderen Belastung aussetzt.

Wie verhält es sich nun aber hinsichtlich der Temperaturresistenz mit den Tiefenrotalgen der westlichen Ostsee? Sicher treten in der Tiefe keine wesentlichen kurzfristigen Temperaturschwankungen auf, aber bei langdauernder Vegetationsperiode können langfristige Temperaturänderungen durchaus beträchtlich sein. In unserem Untersuchungsgebiet müssen wir mit einem Temperaturbereich zwischen 0° und etwa 20° C rechnen. Einmal erweist sich also die Frage nach dem Resistenzverhalten der Algen solcher Tiefenstandorte schon aus diesem Grunde als sinnvoll, andererseits sollen sich aber Resistenzuntersuchungen keinesfalls ausschließlich auf Extremlagen und Extrembelastungen beziehen, sondern ebenso sehr auf die Frage nach der Plastizität von Formen unter relativ milieukonstanten Bedingungen, also letzten Endes auf genetisch bedingte, plasmatische Resistenzunterschiede. Hier offenbart sich eine gewisse Mehrdeutigkeit des Resistenzbegriffes, die von nicht geringem theoretischen Interesse ist.

#### Material und Methodik

Die Versuchsalgen wurden von Bord des FK „Hermann Wattenberg“ in der Kieler Außenförde bei Tonne C aus etwa 8 m Wassertiefe gedredht. Im Institut haben wir die sorgfältig aussortierten und gesäuberten Algen in Glas- oder Kunststoffschalen locker ausgebreitet in temperaturkonstanten Räumen oder im Kühlschrank aufgestellt und sie entsprechend der natürlichen Tageslänge beleuchtet (Leuchtstoffröhren, etwa 500 Lux). Die Aufbewahrungstemperatur wurde nach der ursprünglichen Standorttemperatur gewählt (Kühlschrank von 1—2° C; Temperaturräume mit 5 und 10° C).

Verwendet wurden in erster Linie *Delesseria sanguinea* und *Phycodrys sinuosa*. Daß sich die flächig-einschichtigen Thalli dieser Algen für Resistenzversuche besonders eignen, haben wir bereits an früherer Stelle ausgeführt (vergl. SCHWENKE 1958a, b). Darüberhinaus bilden beide Arten den weitaus größten Bestandteil der winterlichen Tiefenvegetation. Leider läßt sich mit *Phycodrys* nicht so eindeutig experimentieren wie mit *Delesseria*; auf ihr Resistenzverhalten bezogen, ist jedoch auch dieser Umstand von

Interesse. Wir hätten auch gerne die dritte der im Gebiet vorkommenden Algen der „Delesseria-Gruppe“, *Membranoptera alata*, in größerem Maße verwendet, doch ist diese nur selten in ausreichender Menge zu finden.

Für die Versuche wurden junge Blättchen von wenigen Zentimetern Länge herangezogen. Diese erscheinen im Untersuchungsgebiet bei *Phycodrys* etwas früher (ab November/Dezember) als bei *Delesseria* (ab Januar). Nach unseren Erfahrungen befinden sich die genannten Algen zu dieser Zeit im besten und geeignetsten Entwicklungszustand. Allerdings ist zu beachten, daß der Resistenzgradient: junge/alte Blättchen bei *Phycodrys* weit schärfer hervortritt als bei *Delesseria*. Das kann u. U. zu Schwierigkeiten hinsichtlich der Vergleichbarkeit führen. Alle anderen gelegentlich verwendeten Arten sind ebenfalls für den Standort und die Vegetationszeit charakteristisch und im allgemeinen leicht zu beschaffen.

Die Versuchs- bzw. Aufbewahrungstemperaturen wurden mit den folgenden Mitteln erzielt:  $-5$  bis  $+3^{\circ}\text{C}$  in einem Kühlschrank mit eingebauter Beleuchtung,  $5$ ,  $10$ ,  $15^{\circ}\text{C}$  in den drei temperaturkonstanten Räumen des Instituts,  $20^{\circ}\text{C}$  in einem behelfsmäßig hergerichteten Temperaturraum (elektrische Beheizung mit Kontaktthermometer und Relais), Temperaturen ab  $25^{\circ}\text{C}$  in einem Brutofen und vor allem mit Hilfe eines Einhänge-Thermostaten im Wasserbad („Thermomix“ von BRAUN). Diese letztgenannte Einrichtung erwies sich als besonders zweckmäßig. Ein ähnlicher Wasserbad-Thermostat für Temperaturen von  $0^{\circ}\text{C}$  und niedriger wurde mit einem MAMMUT-Kühlaggregat betrieben.

Der Lebenszustand der Versuchsalgen, bzw. ihr Schädigungsgrad, wurde grundsätzlich fluoreszenzmikroskopisch geprüft (LEITZ-Fluoreszenzlampe HQ 42). Schon bei Lupenvergrößerung ohne Deckglas (Okular  $12\times$ , Lupenobjektiv  $3\times$ ) sind tote Zellen an der grellgelben Fluoreszenzfärbung mit großer Sicherheit zu erkennen. Dieses Verfahren ermöglicht zudem rasches Arbeiten auch bei größeren Versuchsserien (vergl. dazu HÖFLER und DÜVEL, 1954; SCHWENKE 1958b).

Unter dem Schädigungsgrad wird auch im vorliegenden Falle wie bei unseren Untersuchungen zur Osmoresistenz der prozentuale Anteil toter Zellen am Gesamthallus, bzw. am untersuchten Thallusteil verstanden. Es ist zu beachten, daß dieser so definierte Schädigungsgrad nichts über die eventuelle Schädigung noch nicht toter Zellen unter den jeweiligen Bedingungen aussagt.

Quantitativ wurde der Schädigungsgrad in 25%-Stufen geschätzt. Diese Praxis wird allgemein bei solchen Untersuchungen geübt und ist im Hinblick auf unsere Fragestellung ausreichend genau. Die Stufen 10 und 90%, bzw.  $<10$  und  $>90\%$  haben wir verwendet, um sehr geringfügige und andererseits praktisch völlige Schädigung ausdrücken zu können. Um die eventuelle Nachwirkung thermischer Belastung auf äußerlich ungeschädigte Zellen zu prüfen, haben wir im Rahmen dieser allgemeinen Verhaltensuntersuchungen die einfache Technik der Rückübertragung in das Ausgangsmedium verwendet.

Von *Delesseria* und *Phycodrys* wurden stets ganze Blättchen untersucht, von anderen Algen geeignete Thallusteile, zumeist die Spitzen.

Die Technik der Hypotonieresistenzreihen war die gleiche wie die an anderer Stelle beschriebene (vergl. SCHWENKE 1957, 1958a, b). Wo nicht anders angegeben, wurde das Seewasser mit quartzdestilliertem Wasser verdünnt.

Die Darstellung der Versuchsergebnisse erfolgt entweder in Tabellen, die ein geeignetes Versuchsbeispiel zeigen, oder in solchen, die Mittelwerte aus Versuchsreihen bieten. Eine quantitativ anspruchsvollere, auf allgemeine Regeln zielende Versuchsinterpretation erscheint mir im Hinblick auf Resistenzuntersuchungen der vorliegenden Art verfrüht.

## I. Einige Vorbemerkungen zum Begriff des Resistenzverhaltens

Eine Arbeit wie die vorliegende kann nicht der Ort für Darlegungen theoretisch-methodologischer Art sein. Aber die Tatsache, daß wir bestimmte Begriffe und Termini verwendet und andere ausdrücklich vermieden haben, bedarf zumindest des erklärenden Hinweises auf die zugrunde liegenden Absichten.

Was war für unsere Auffassung maßgebend? Bei MONTFORT, RIED und RIED (1955) findet sich einleitend ein Hinweis auf die unterschiedlichen Auffassungen hinsichtlich des Temperaturfaktors, auf die Vielschichtigkeit des Problems, aber auch auf die Verschiedenartigkeit der Lösungsansätze. Und über die Temperaturresistenzuntersuchungen BIEBLs (1939) heißt es, daß bei Verwendung „zellphysiologischer und rein statischer Kriterien“ es vom physiologisch-ökologischen Blickpunkt aus betrachtet unbefriedigend bleibe, wenn „in keinem einzigen Fall der funktionelle Grad der Überwindung eines Temperaturstoßes ermittelt wurde“.

Dieser Einwand ist zweifellos berechtigt, wenn man die physiologische Erklärung der Resistenz ins Auge faßt. Andererseits aber glauben wir, daß Resistenzuntersuchungen im Sinne HÖFLERS, BIEBLs, auch KYLINS nicht nur trotz — sondern gerade wegen ihrer einfachen methodischen Mittel Ergebnisse von eigenem, spezifischem Wert hervorzubringen vermögen. Es erscheint uns allerdings erforderlich, dieser Art der Resistenzuntersuchung eine eigene methodologische Systematik zuzubilligen und sie von der eigentlichen physiologischen Analyse der Resistenzfaktoren abzugrenzen. Während diese letztere auf exakte Quantifizierbarkeit zum Zwecke allgemeingültiger Regelerleitung abzielt, will die von uns angestrebte Verhaltensanalyse vergleichende Beschreibung sein und als Bindeglied zwischen ökologischer und physiologischer Systematik die kausale Faktorenanalyse orientierend vorbereiten.

Wir meinen, daß der bei Resistenzuntersuchungen der vorliegenden Art verwendete Kriterienkomplex: Überleben — Geschädigtwerden — Absterben als der allgemeinste im Hinblick auf ein „lebendes System“ mit dem Begriffskomplex: Resistenzverhalten — Plastizität — Belastung systematisch gut vereinbar und daß ein solcher methodologischer Ansatz in seinem Anwendungsbereich erfolgsversprechend ist.

Diese so umrissenen theoretischen Voraussetzungen werden an anderer Stelle ausführlich zu begründen sein.

## II. Beziehungen zwischen Salzgehalts- und Temperaturresistenz im Bereich ökologischer Temperaturen

Den Bereich ökologischer Temperaturen rechnen wir für unsere Versuchsalgen von etwa 0° bis (15—) 20° C. Unter den entsprechenden Standortbedingungen (Kieler Förde, Tonne C, bei 8 m Wassertiefe) kann die Wassertemperatur im Winter, also während der Hauptvegetationszeit der von uns untersuchten Algen, bis um 0° sinken, während die obere Grenze von 20° C nur bei sehr lange dauernder Vegetationsperiode in recht warmen Sommern erreicht wird. In der Regel werden bei normaler Vegetationsperiode beispielsweise für *Delesseria sanguinea* zwischen Januar und Ende Mai kaum mehr als 10° C in Rechnung zu stellen sein.

Die experimentelle Prüfung der Temperaturabhängigkeit des Resistenzverhaltens unter Laboratoriumsbedingungen trifft auf dieselbe Schwierigkeit wie alle langfristigen Resistenzuntersuchungen: eine exakte Reproduktion der natürlichen Bedingungen ist unmöglich. Daher gelten die Ergebnisse strenggenommen nur für die jeweiligen Versuchsbedingungen. Ihre Bedeutung und ihr Wert liegen jedoch in der Vergleichsmöglichkeit der Versuchsvarianten unter eben diesen Bedingungen.

Tabelle 1 zeigt nun das Ergebnis eines solchen langfristigen Versuchs mit *Delesseria sanguinea*. Die Algen wurden in viereckigen Kunststoffschalen in den drei temperaturkonstanten Räumen des Instituts aufgestellt und der natürlichen Tageslänge entsprechend mit Leuchtstoffröhren von etwa 500 Lux belichtet. Das Seewasser wurde alle 4 Wochen erneuert. (Es ist eine alte Erfahrung, daß häufiger Wasserwechsel unter Umständen schlecht vertragen wird<sup>1</sup>.)

<sup>1</sup>) Ein gewisser Verdunstungsverlust läßt sich nicht vermeiden. Die dabei auftretenden Salzgehaltserhöhungen bleiben jedoch im Bereich der Standortschwankungen bzw. im Bereich des hypertönisch Verträglichkeit und sind für den vorliegenden Versuch ohne Bedeutung.

Tabelle 1

Langfristiger Resistenzversuch mit *Delesseria sanguinea* aus 8 m Tiefe  
in Ostsee- und Nordseewasser bei 5, 10 und 15° C

ll: Algen in gutem Zustand;

+ : Auftreten schwerer Schädigungen

l: Auftreten leichter Schädigungen;

+ + : Algen sind tot.

Monate	Ostseewasser, S = 13,5‰			Nordseewasser, S = 30‰		
	5° C	10° C	15° C	5° C	10° C	15° C
1	ll	ll	ll	ll	ll	ll
2	ll	ll	+	ll	ll	ll
3	ll	l	+ +	ll	ll	l
4	ll	+ +	+ +	ll	ll	l

Gleichzeitig haben wir Parallelversuche mit Nordseewasser von 30‰ angesetzt.

In dem Versuch zeigt sich in den Ostseewasserreihen eine deutliche Abhängigkeit der Überlebensdauer von der Temperatur. Das muß jedoch nicht immer so ausgeprägt sein. Bringt man *Delesseria*-Exemplare in Ostseewasser von 15 oder gar 20° C, so pflegt ein Teil der Algen bald abzusterben. Die überlebenden aber erweisen sich meist als recht resistent und ertragen — am besten ganz ruhig stehend und ohne Wasserwechsel — die genannten Temperaturen ebenfalls monatelang. Wir werden aus diesen Versuchen also nur den Schluß ziehen dürfen, daß *Delesseria sanguinea* Temperaturen des ökologischen Bereichs zwischen fast 0° C (geprüft wurde: 1° C im beleuchteten Kühlschrank) und (15—) 20° C monatelang ertragen kann, wobei allerdings damit zu rechnen ist, daß die Belastung in der oberen Hälfte dieses Bereichs (zwischen 10 und 20° C) wesentlich größer ist als in der unteren Hälfte zwischen 0 und 10° C. In Nordseewasser von 30‰ wird diese Temperaturbelastung mindestens ebenso gut ertragen, nach der Tabelle 1 sogar mit Sicherheit besser.

Was ergibt sich nun für das Resistenzverhalten, wenn zu der thermischen eine osmotische Belastung durch hypotonische Seewasser verdünnungen hinzukommt? Die ökologischen Salzgehaltsschwankungen können im Untersuchungsgebiet beträchtlich sein. So wurden im Herbst des Jahres 1958 eine Zeitlang 23—24‰ gemessen, während im Frühjahr 1958 Monate hindurch nur 11—13‰ vorlagen. Gelegentlich kann der Salzgehalt sogar unter 10‰ sinken. Man kann nun fragen, ob es Sinn hat, im Rahmen der genannten ökologischen Bereiche von Temperatur- bzw. Salzgehaltsresistenz zu sprechen. Zweifellos ist die Plastizität der in solchen Verhältnissen lebenden Formen so groß, daß unter Laboratoriumsbedingungen das Wechselspiel der Faktorenbeziehungen innerhalb der ökologischen Bereiche gar nicht zu erfassen ist. Geht man über diese Bereiche hinaus, so ist es eine Frage des jeweiligen Gesichtspunktes, ob man von Temperaturabhängigkeit der Osmoresistenz oder von Salzgehaltsabhängigkeit der Thermoresistenz sprechen will. Den Faktor, auf den die Abhängigkeitsbeziehung zielt, wird man dann zweckmäßig als zusätzlichen Belastungsmodus auffassen. In diesem Sinne also stellen wir die oben formulierte Frage: wie verhält es sich mit der Temperaturresistenz unter zusätzlicher osmotischer Belastung?

Untersucht wurden vergleichend *Delesseria sanguinea* und *Phycodrys sinuosa* bei Temperaturen von 0—20° C und bei Salzgehalten von 1—10‰.

Die Tabelle 2 zeigt zunächst das Resistenzverhalten während der ersten 24 Stunden bei 3 Temperaturstufen (2—3°, 10°, 20° C).

(In der folgenden und allen weiteren Tabellen bedeuten: l: alle Zellen lebend, + : alle Zellen tot. Die Zahlen geben den Schädigungsgrad in Prozenten an.)

Tabelle 2

Resistenzverhalten während der ersten 24 Stunden bei osmotischer und thermischer Belastung (März 1958)

<i>Delesseria sanguinea</i> S ‰					Stunden	<i>Phycodrys sinuosa</i> S ‰					Temperatur
1	2	3	4	5		1	2	3	4	5	
1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	2—3° C
1	1	1	1	1	6	1	1	1	1	1	
1	1	1	1	1	12	<10	<10	<10	1	1	
1	1	1	1	1	24	10	<10	<10	<10	1	
1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	10° C
<10	1	1	1	1	6	<10	<10	1	1	1	
10	1	1	1	1	12	50	25	<10	1	1	
50	<10	1	1	1	24	90	<50	10	10	1	
1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	20° C
10	10	1	1	1	6	25	10	25	10	1	
50	10	1	1	1	12	90	50	50	25	10	
+	50	>25	10	1	24	+	90	>75	25	<25	

*Phycodrys sinuosa* erweist sich in diesem kurzfristigen Vergleichsversuch als empfindlicher; ob osmotisch oder thermisch, läßt sich so nicht entscheiden. Das ist jedoch besser möglich, wenn man die in der Abb. 1, Tafel 7, zusammengestellten Versuchsergebnisse für die ersten 8 Tage betrachtet. (Mittelwerte aus verschiedenen Versuchen).

Daß *Phycodrys sinuosa* vergleichsweise hypotonieempfindlicher ist, konnte in früheren Untersuchungen bereits gezeigt werden (vergl. SCHWENKE 1957, 1958). Die untere Grenze der kurzfristigen Hypotonieresistenz von *Delesseria sanguinea* liegt bei etwa 4‰, die von *Phycodrys sinuosa* bei 6—8‰. Die in Abb. 1 wiedergegebenen Versuchsergebnisse lassen nun deutlich erkennen, daß in der unteren Hälfte des ökologischen Temperaturbereichs vorwiegend dieser Unterschied der Osmoresistenz eine Rolle spielt; in der oberen Hälfte (10—20° C) überwiegt eindeutig die größere Temperaturempfindlichkeit von *Phycodrys*.

Für beide Versuchsalgen gilt hinsichtlich der Beziehung zwischen Temperatur- und Salzgehaltsresistenz, daß mit steigender Temperatur die Osmoresistenz abnimmt. Dieser Effekt wird mit zunehmender Versuchsdauer immer deutlicher. Das zeigt auch Abb. 2, Tafel 8, in der die Versuchsergebnisse für 20 und 30 Tage wiedergegeben sind.

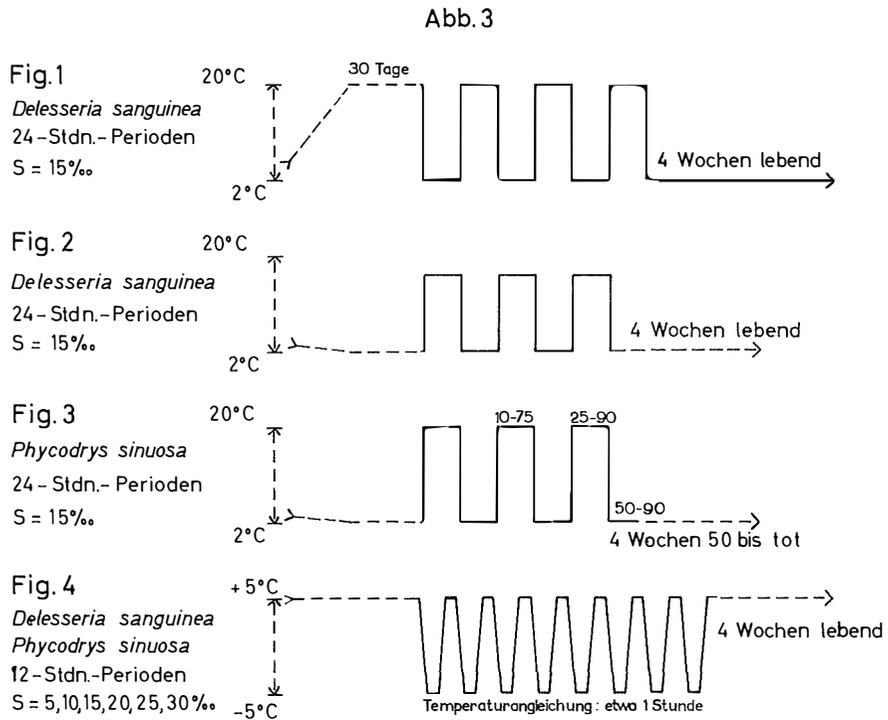
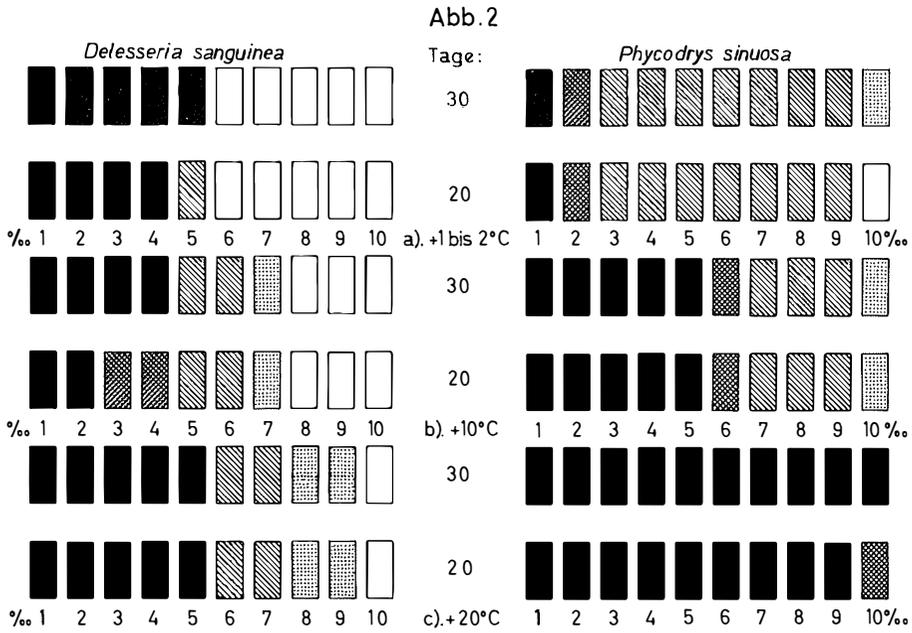
Wir haben nun bereits darauf hingewiesen, daß an der oberen Grenze des ökologischen Temperaturbereichs die physiologische Belastung des Organismus zweifellos größer ist als bei niedrigen Temperaturen. Man wird sich also fragen, ob damit die Grenze der Belastbarkeit überhaupt erreicht ist. Durch einfache Versuche läßt sich zeigen, daß das nicht der Fall ist. Wir haben *Delesseria sanguinea* in Ostseewasser 30 Tage lang bei 20° C (mit Beleuchtung) aufgestellt. Dann wurden die abgestorbenen Exemplare ausgesondert und mit den Überlebenden Hypotonieresistenzversuche (1—10‰) durchgeführt.

Ein Beispiel zeigt die Tabelle 3. Sieht man von der durchgängigen Schädigung von etwa 10% ab, so ist der Versuchsausfall durchaus nicht viel schlechter als bei entsprechenden Versuchen in niedrigen Temperaturen.

Legende zu der nebenstehenden Tafel 7

Abb. 1: Beziehungen zwischen Osmo- und Thermoresistenz von *Delesseria sanguinea* und *Phycodrys sinuosa* im Temperaturbereich von 0—20° C und bei Salzgehalten von 1—10‰ während der ersten 8 Versuchstage.





**Tafel 8**

Tabelle 3

*Delesseria sanguinea*: 30 Tage bei 20° C und beleuchtet aufgestelltes Material (S = 15‰) in Resistenzreihe von 1—10‰ (bei 20° C). (April 1958)

Tage	S ‰	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 . . . . .	90	10	25	10	10	10	10	10	10	10	10
2 . . . . .	+	50	75	10	10	10	10	10	10	10	10
3 . . . . .		90	90	25	10	10	10	10	10	10	10
4 . . . . .		+	+	25	10	10	10	10	10	10	10

Noch deutlicher wird dieses Bild, wenn man die Versuchsalgen einer rhythmischen Wechselbelastung unterwirft, die praktisch den ganzen ökologischen Temperaturbereich umspannt. Es wurde in 24-Stunden-Perioden zwischen 2° und 20° C gewechselt (bei Direktübertragung). Die Abb. 3, Fig. 1—3, Tafel 8, zeigt einige Ergebnisse dieser Versuche. Der Versuchsgang ist aus der Darstellung leicht abzulesen. *Delesseria sanguinea* erträgt diesen Belastungsmodus innerhalb unserer Versuchszeiten praktisch ungeschädigt, *Phycodrys sinuosa* erweist sich auch hier als empfindlicher. Die Schädigungen treten vorwiegend während der 20°-Periode auf.

Überblicken wir nun die Ergebnisse der bisher dargestellten Versuchsreihen, so ergibt sich, daß zwei Tiefenrotalgen, *Delesseria sanguinea* und *Phycodrys sinuosa*, die den Hauptanteil der winterlichen Vegetation in etwa 8 m Tiefe ausmachen und deren optimaler Temperaturbereich unter diesen Standortbedingungen um etwa 5° C liegt, auch Temperaturen bis 20° C, denen sie unter natürlichen Bedingungen nur selten ausgesetzt sind, im allgemeinen längere Zeit ertragen können.

Sicherlich bedingt diese Situation eine stärkere physiologische Beanspruchung, aber es ergibt sich weiter, daß die Grenze der Belastbarkeit bei diesen Temperaturen noch nicht erreicht ist. Wie Hypotonieresistenzversuche und rhythmische Wechselbelastungen zeigen, bleiben die Algen auffallend reaktions- und anpassungsfähig.

In jeder Hinsicht treten aber deutliche Verhaltensunterschiede zwischen den beiden untersuchten Algenarten zutage, obwohl sie zur selben Zeit unter denselben Standortbedingungen vorkommen und sich systematisch immerhin so nahe stehen, daß sie früher zur einen Gattung *Delesseria* gestellt wurden. *Phycodrys sinuosa* ist deutlich salzgehalts-, aber auch wärmeempfindlicher als *Delesseria sanguinea*. Fragt man nach der Möglichkeit einer näheren Begründung solcher genetisch fixierten Resistenzunterschiede, so wäre daran zu denken, daß *Phycodrys* pflanzengeographisch als subarktisch, *Delesseria* aber als kaltboreal eingeordnet wird (vergl. LEVRING 1940).

### III. Das Thermoresistenzverhalten im Bereich nichtökologischer Temperaturen

Läßt sich experimentell zeigen, daß an den Grenzen des von uns als ökologisch bezeichneten Temperaturbereichs keineswegs auch die Grenzen der physiologischen Belastbarkeit erreicht sind, so wird man nach dem Resistenzverhalten unter solchen Temperaturen fragen, die unter natürlichen Bedingungen nicht auf unsere Versuchs-

#### Legende zu der nebenstehenden Tafel 8

Abb. 2: Beziehungen zwischen Osmo- und Thermoresistenz von *Delesseria sanguinea* und *Phycodrys sinuosa* im Temperaturbereich von 0—20° C und bei Salzgehalten von 1—10‰ nach 20 und 30 Versuchstagen.

Abb. 3: Periodisch wechselnde Temperaturbelastung von *Delesseria sanguinea* und *Phycodrys sinuosa*. Gestrichelte Linien: Vorleben (oder in Fig. 1 Anpassung) und Nachkontrollen. Ausgezogene Linien: Belastungsversuch. Senkrechte Verbindung der Perioden: Direktüberführung; schräge Verbindung bezeichnet Temperaturangleichung innerhalb der angegebenen Zeit. Zahlenangaben bei einzelnen Perioden: Schädigungsgrad in Prozenten; keine Zahlenangaben: Versuchsalgen überlebten ungeschädigt.

algen einwirken. Es handelt sich also um eine ähnliche Fragestellung wie bei Osmoresistenzuntersuchungen im hypo- bzw. hypertonischen, aber nichtökologischen Salzgehaltsbereich.

Die Versuche dieses Abschnittes wurden mit Herbstmaterial durchgeführt. Wegen der niedrigen Frühjahrs- und Sommertemperaturen war das Jahr 1958 für die Rotalgenvegetation besonders günstig. Im Vergleich zu den Vorversuchen im Frühjahr erwies sich das Herbstmaterial als etwas resistenter. Für die Ergebnisse aber bleibt dieser Unterschied ohne große Bedeutung.

#### a) Thermoresistenz bei Temperaturen unter 0° C

Über diesen „nichtökologischen“ Temperaturbereich ist hinsichtlich der von uns untersuchten Tiefenrotalgen nur wenig zu sagen. Denn sowohl für *Delesseria sanguinea* als auch für *Phycodrys sinuosa* (und sicherlich auch für die weiteren Tiefenformen der charakteristischen Wintervegetation) liegt der optimale Temperaturbereich zwischen 0 und etwa 5°, allenfalls 10° C, und bei Salzgehalten unseres Untersuchungsgebietes bleibt somit unter 0° bis zum Einsetzen der Eisbildung nur noch ein Temperaturspielraum von 1—2°. In orientierenden Versuchen haben wir keine Anhaltspunkte für eine schädigende Wirkung solcher Temperaturen gefunden. Es war uns darüber hinaus möglich, die Versuchsalgen bei behutsamer Behandlung im Kühlschrank bei verschiedenen Salzgehalten ohne Eisbildung bis auf —5° C zu unterkühlen. Auch unter diesen ungewöhnlichen Bedingungen traten innerhalb einer Woche keine Schädigungen auf. Hingegen starben die Versuchsalgen immer dann ab, wenn doch eine Eisbildung eingetreten war, und zwar wurden die Algen nicht erst beim Wiederauftauen getötet, sondern nach einigen Stunden bereits während des Einfrierens.

Um auch in diesem Falle einen Test für die Belastungsfähigkeit und damit für den Vitalitätsgrad (oder die Aktivität) zu haben, wurden Exemplare von *Delesseria* und *Phycodrys* einer rhythmischen Wechselbelastung zwischen —5 und +5° in 12-Stunden-Perioden bei Salzgehalten von 5, 10, 15, 20, 25, 30‰ unterworfen. Der Versuchsverlauf ist in Abb. 3, Fig. 4, Tafel 8, wiedergegeben. Beide Versuchsalgen ertrugen diesen Belastungsmodus über 16 Perioden, also 8 Tage, ungeschädigt. Hinsichtlich des Salzgehalts ergaben sich während dieser Versuchszeit keine Unterschiede.

Unsere Befunde stimmen also vollkommen mit den Ergebnissen der Untersuchungen KYLINS (1917) zur Kälteresistenz von Meeresalgen überein. Der Kältetod tritt aus physikochemischen Gründen nur bei Eisbildung ein (bei *Delesseria sanguinea* z. B. nach KYLIN bei —3,9° C), dagegen konnten wir bei —5° C ohne Eisbildung weder eine Schädigung noch eine merkliche Vitalitätsminderung feststellen. KYLIN hat ferner eine geringere Kälteempfindlichkeit für *Phycodrys* (= *Delesseria*) *sinuosa* gefunden, erklärt diese jedoch damit, daß von *Delesseria* junge, von *Phycodrys* alte Thalli geprüft wurden. Zweifellos gibt es bei *Phycodrys* einen deutlich stärkeren Resistenzgradienten als bei *Delesseria*, alte *Phycodrys*-Blättchen sind resistenter als sehr junge. Dennoch habe ich bei besser vergleichbarem Material den Eindruck einer größeren Kälteresistenz von *Phycodrys* gewonnen.

#### b) Thermoresistenz bei Temperaturen über 20° C

Ungleich größer als unterhalb 0° C ist jedoch der Temperaturspielraum jenseits der oberen Grenze des ökologischen Temperaturbereichs. Werden nun unter günstigen Bedingungen 20° C wochenlang ertragen, wo liegt dann eine obere Temperaturgrenze?

##### 1. Zur Frage der oberen Temperaturgrenze

Die Festsetzung einer oberen Temperaturgrenze ist abhängig von der Zeit, die mindestens überlebt werden soll. BIEBL (1939) ist bei seinen Temperaturresistenzuntersuchungen an Mittelmeeralgen von der Überlegung ausgegangen, daß unter natürlichen Bedingungen hohe Temperaturen (infolge der Sonneneinstrahlung) höchstens 12 Stunden einwirken könnten. Dieser ökologisch orientierten Begrenzung schließen wir uns an.

BIEBL (1939) hat gefunden, daß Tiefenalgen aus dem Golf von Neapel für diesen Zeitraum von 12 Stunden Temperaturen bis 27° C überleben. Zwischen 27 und 30° C werden solche Algen stark geschädigt oder getötet, nur Algen der Ebbelinie und der Gezeitenzone sind gegen Temperaturen bis etwa 35° C und gelegentlich höher resistent.

Die Tabelle 4 zeigt nun einen entsprechenden Versuch mit Tiefenrotalgen aus der Kieler Förde. Die Algen wurden aus 5° C direkt in Seewasser von 15‰ bei 26,5, 28 und 30° C übertragen. Die 10 untersuchten Rotalgenarten sind in vier Gruppen unterteilt: Die Delesseria-Gruppe mit *Delesseria sanguinea*, *Phycodrys sinuosa* und *Membranoptera alata* ist die temperaturempfindlichste. Ihre obere Temperaturgrenze deckt sich vollkommen mit der von BIEBL für Mittelmeer-Tiefenalgen ermittelten. In der zweiten Gruppe stehen drei Vertreter der winterlichen Tiefenvegetation vom büscheligen Formtyp. Sie sind etwas temperaturresistenter als die flächig-einschichtigen Algen der ersten Gruppe. Dann folgen zwei derbere Tiefenrotalgen, *Phyllophora membranifolia* und *Furcellaria fastigiata*, die auch 30° C noch ungeschädigt oder nur wenig geschädigt überleben. Schließlich sind zum Vergleich zwei Vertreter der winterlichen Oberflächenflora aufgenommen, *Dumontia incrassata* und *Ceramium spec.*<sup>1)</sup>, die zumindest temperaturresistenter sind als die Tiefenformen der Delesseria-Gruppe.

Tabelle 4

Zur Frage der oberen Temperaturgrenze für 12 Stunden (S = 15‰)

	26,5° C	28° C	30° C
<i>Delesseria sanguinea</i> . . . . . T	1	90— +	+
<i>Phycodrys sinuosa</i> . . . . . T	75— +	+	+
<i>Membranoptera alata</i> . . . . . T	<10	50	+
<i>Ceramium rubrum</i> . . . . . T	1	1	75
<i>Polysiphonia nigrescens</i> . . . . . T	1	1	25
<i>Rhodomela subfusca</i> . . . . . T	1	25	75
<i>Phyllophora membranifolia</i> . . . . . T	1	10	25
<i>Furcellaria fastigiata</i> . . . . . T	1	1	1
<i>Ceramium strictum</i> . . . . . O	1	1	<10
<i>Dumontia incrassata</i> . . . . . O	1	1	>50

Wir haben dann weiter untersucht, wie sich Tiefenrotalgen unter hypotonischen Bedingungen bei höheren nichtökologischen Temperaturen verhalten. In der Tabelle 5 ist ein solcher Versuch für *Delesseria sanguinea*, *Phycodrys sinuosa* und *Ceramium rubrum* bei 20, 25 und 30° C für 24 Stunden wiedergegeben. Zugleich sollte geprüft werden, ob bei Leitungswasserverdünnung der Hypotonierreihe ein ähnlicher resistanzerhöhender Effekt auftritt (als Folge des höheren Ca-Gehaltes, vergl. SCHWENKE 1958a, b) wie im Falle der hypotonischen Osmoresistenz. Wir sehen jedoch, daß das nicht der Fall ist. Allerdings ist daran zu denken, daß sekundäre Giftwirkungen des Leistungswassers, die sich auch bei langfristigen Osmoresistenzversuchen bemerkbar machen, durch die höhere Temperatur verstärkt werden könnten. Im übrigen ergibt sich wieder die größere Empfindlichkeit von *Phycodrys sinuosa*. Nimmt man 8—10‰ als noch hinreichend „normalen“ Salzgehalt an (bei *Phycodrys* ist das jedoch kaum möglich), so ergibt sich in Übereinstimmung mit dem oben dargestellten Versuch, daß — in diesem Falle — nach 24 Stunden in 20° keine oder nur geringe Schädigungen eintreten, in 25° C nur *Ceramium* praktisch ungeschädigt überlebt, und 30° C in keinem Falle ertragen werden.

<sup>1)</sup> Eine Art vom *diaphanum*-Typ, am ehesten *C. strictum*. Diese Art ist jedoch keine ausgesprochene Oberflächenform.

Tabelle 5

Thermoresistenz bei Temperaturen über 20° C für 24 Stunden in Hypotonie-  
reihen von 1—10‰, Aqua dest.- und Leitungswasserverdünnung

S ‰/100	Aqua dest.							Leitungswasser							Temp.
	1	2	3	4	6	8	10	1	2	3	4	6	8	10	
<i>Delesseria sanguinea</i> . .	50	50	50	25	10	1	1	75	50	50	25	1	1	1	20°
	90	50	50	50	50	50	25	+	75	75	75	50	50	25	25°
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	30°
<i>Phycodrys sinuosa</i> . . .	50	50	50	50	50	25	25	75	75	50	25	25	25	10	20°
	+	+	+	+	+	+	75	+	+	+	+	+	+	+	25°
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	30°
<i>Ceramium rubrum</i> . .	50	25	25	10	10	1	1	+	75	75	50	25	1	1	20°
	75	50	50	25	25	10	1	+	90	75	50	10	10	1	25°
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	30°

Oberhalb 30° C fällt bei *Delesseria sanguinea* die Temperaturresistenz dann schnell ab, wie aus der folgenden Tabelle 6 hervorgeht.

Tabelle 6

Temperaturresistenz von *Delesseria sanguinea* bei Übertragung aus 5° C in  
35 und 40° C bei S = 15‰

Minuten	15	30	45	60	75	90	Temp.
Schädigungsgrad . .	1 um 50	1—50 +	50 +	50	+	+	35° C 40° C

## 2. Zur Frage der Anpassung an höhere Temperaturen

Das Vorhandensein temperaturkonstanter Räume ermöglichte es, die Versuchsalgen längere Zeit bei den ursprünglichen Standorttemperaturen aufzubewahren und sie für die jeweiligen Resistenzversuche aus dieser Ausgangstemperatur — in der Regel 5° C — direkt in die höheren Temperaturstufen zu übertragen. Das ist bei ähnlichen Versuchen — vorwiegend aus technischen Gründen — bisher kaum möglich gewesen. Werden Tiefenrotalgen etwa bei 14—15° C aufbewahrt (z. B. MONTFORT und RIED, 1955, 1957), so muß mit der Möglichkeit eines Adaptationseffektes, bzw. mit einer höheren Stoffwechselbelastung mindestens gerechnet werden. Bei den BIEBLschen Versuchen mit Mittelmeeralgen betrug die Ausgangstemperatur sogar 17° C.

Orientierende Vorversuche zeigten nun, daß längere Zeit an 20° angepaßte Algen bei Übertragung in Temperaturen zwischen 25 und 30° C eine etwas bessere Temperaturresistenz aufwiesen als solche, die direkt aus 3° C übertragen wurden.

In der Tabelle 7 wird ein entsprechender Versuch mit *Delesseria sanguinea* und *Phycodrys sinuosa* bei 30° C in verschiedenen Salzgehalten dargestellt.

In beiden Fällen sind Unterschiede nicht zu verkennen: ein gewisser Anpassungseffekt liegt vor, aber wir möchten ihn als auffallend geringfügig bezeichnen. Die größere Empfindlichkeit von *Phycodrys* tritt auch hier in Erscheinung. Andererseits scheint die Temperaturresistenz dieser Alge stärker vom Salzgehalt abzuhängen als die von *Delesseria*. Daß die Resistenz in beiden Fällen bei 5‰ am geringsten ist, war zu erwarten, aber *Phycodrys* zeigt bei 30‰ eine deutliche Resistenzhöhung gegenüber 15‰.

Tabelle 7  
Anpassungsversuch bei 30° C

Zeit S ‰	1 Stunde			2 Stunden			3 Stunden			4 Stunden			
	5	15	30	5	15	30	5	15	30	5	15	30	
<i>Delesseria sang.</i> <i>Phycodrys sin.</i>	10 25-50	1 1	1 1	25-50 +	1 50	1 50	50 +	10 +	10 75	50-75 +	10-25 +	10-50 75	1. aus 5° C (15 ‰)
<i>Delesseria sang.</i> <i>Phycodrys sin.</i>	1 1	1 1	1 1	25 +	1 1	1 1	50-75 +	1 10-25	1 10	90 +	25-50 75	10 50	2. aus 15° C (15 ‰) Anpassung 4 Wochen
<i>Delesseria sang.</i> <i>Phycodrys sin.</i>	1 1	1 1	1 1	10-25 +	1 25	1 10	25 +	1 25	10 25	25-50 +	1 90	50 50	3. aus 20° C (15 ‰) Anpassung 2 Wochen

Die Tabelle 8 zeigt einen Parallelversuch bei 35° C.

Tabelle 8  
Anpassungsversuch bei 35° C

Zeit S ‰	1 Stunde			2 Stunden			
	5	15	30	5	15	30	
<i>Delesseria sanguinea</i> . . . . . <i>Phycodrys sinuosa</i> . . . . .	+	50	90		+	+	1. aus 5° C (15 ‰)
<i>Delesseria sanguinea</i> . . . . . <i>Phycodrys sinuosa</i> . . . . .	+	+	+		+	+	2. aus 15° C (15 ‰) Anpassung: 4 Wochen
<i>Delesseria sanguinea</i> . . . . . <i>Phycodrys sinuosa</i> . . . . .	<50	<25	90	+	50	+	3. aus 20° C (15 ‰) Anpassung: 2 Wochen

In Analogie zu Osmoresistenzuntersuchungen drängt sich in solchem Zusammenhang immer wieder die Frage auf, ob auch hinsichtlich der Temperaturreistenz ein höheres Ca-Angebot resistenzfördernd sein könnte. Wir haben daher für einen orientierenden Versuch Nordseewasser von 30 ‰ einmal mit aqua destillata und einmal mit Kieler Leitungswasser (etwa 16 DH°; rund 100 mg Ca/l) auf 5 und 15 ‰ verdünnt. Ein solcher Versuch bei 30° C ist in Tabelle 9 dargestellt.

Tabelle 9  
Zur Beziehung zwischen Ca-Angebot und Temperaturreistenz

Zeit S ‰	1 Stunde		2 Stunden		3 Stunden		4 Stunden		
	5	15	5	15	5	15	5	15	
<i>Delesseria sang.</i> <i>Phycodrys sin.</i>	25 50	1 1	50 +	1 50	>50 +	10 +	75 25	25	1. aus 5° C (15 ‰) bei Verdünnung von 30 ‰ auf 5 u. 15 ‰ mit aqua destillata
<i>Delesseria sang.</i> <i>Phycodrys sin.</i>	1 10	1 1	1 +	1 50	10 +	1 +	25 1	1	2. aus 5° C (15 ‰) bei Verdünnung von 30 ‰ auf 5 u. 15 ‰ m. Kieler Leitungswasser

Ein etwas günstigerer Versuchsausfall bei Leitungswasserverdünnung macht sich bemerkbar, besonders bei 5 ‰. Wir werden diese Frage in einer Untersuchung zur Physiologie der Temperaturreistenz wieder aufgreifen und wenden uns nun der Frage zu, ob sich mit einfachen Mitteln etwas über die Nachwirkung des Aufenthaltes in höheren Temperaturen auf unsere Versuchsalgen feststellen läßt.

### 3. Zur Frage der Nachwirkung thermischer Belastung

Eine einfache Methode zur Feststellung eventueller Nachwirkungen der thermischen Belastung besteht darin, die Versuchsalgen nach gewissen Zeiten in die Ausgangstemperatur zurückzubringen. Bleiben die Algen nach dieser Rückübertragung hinreichend lange — mindestens 24 Stunden, am besten mehrere Tage — am Leben, so darf mit einiger Berechtigung geschlossen werden, daß sie die thermische Belastung ohne Nachwirkung überstanden haben. Allerdings ist zu diesem Belastungsmodus neben der Zeitdauer des Aufenthaltes in der Versuchstemperatur auch die zweimalige Bewältigung der Differenz Ausgangstemperatur—Versuchstemperatur zu rechnen.

In der folgenden Tabelle 10 sehen wir zwei Parallelversuche dieser Art dargestellt. Die Ausgangstemperatur betrug 5° C, der Salzgehalt 15‰. Die Rückübertragungsversuche nach dem Aufenthalt in Seewasser von 30° C wurden nach einem, nach zwei und nach sechs Tagen kontrolliert.

Tabelle 10

*Delesseria sanguinea*: Temperaturbelastung bei 30° C (15‰) und Rückübertragung in 5° C (15‰)

In 30° C		Kontrolle nach der Rückübertragung in 5° C		In 30° C		Kontrolle nach der Rückübertragung in 5° C	
Min.	Schäd.-Grad	nach 24 Stdn.	nach 48 Stdn.	Min.	Schäd.-Grad	nach 24 Stdn.	nach 6 Tagen
15	1	10	10	15	1	25	75
30	1	10	25	30	1	25	75
45	1	75	90	45	1	50	75
60	10	90	+	60	1	50	75
75	10	+		90	10	+	
90	10	+		120	10	+	
120	25	+		150	25	+	
180	50	+		180	50	+	

Auf Grund des Versuchsverlaufes müssen wir schließen, daß *Delesseria sanguinea* selbst eine kurzfristige Temperaturbelastung von 30° C nicht ohne Nachwirkungen übersteht. 45—60 Minuten bei 30° werden zunächst ungeschädigt ertragen, 24 Stunden nach der Rückübertragung in 5° C bei 15‰ sind jedoch deutliche Schädigungen zu verzeichnen, die sich in den folgenden Tagen noch verstärken. Nach 1—3 Stunden in 30° C betragen die Schädigungsgrade zunächst < 10—50%. Die Nachwirkung dieser Belastungszeit ist jedoch so stark, daß die Rückübertragung in 5° C nicht überlebt wird, die Versuchsalgen sind nach 24 Stunden tot. Vielleicht kann man sagen, daß 15—30 Minuten in 30° C einigermassen unschädlich sind.

Wir haben dann diesen Versuch wiederholt bei 30° C in Nordseewasser von 30‰ mit *Delesseria*-Exemplaren, die 3 Wochen lang an diesen Salzgehalt angepaßt waren. In diesem Falle war der leitende Gedanke, daß das höhere Ca-Angebot resistenzerhöhend wirken könnte. Aus der Tabelle 11 geht jedoch hervor, daß sich diese Erwartung nicht bestätigte, es ist praktisch kein Unterschied gegenüber den vorhergehenden Versuchen zu verzeichnen.

Aber nicht nur bei erhöhtem, sondern auch bei herabgesetztem Salzgehalt ergab sich kein wesentlicher Unterschied (S = 5‰, allerdings ohne vorherige Anpassung). Bei Leitungswasserverdünnung war der Versuchsausfall nach der Rückübertragung etwas günstiger als bei Verdünnung mit destilliertem Wasser.

Tabelle 11

*Delesseria sanguinea*: Temperaturbelastung bei 30° C (30‰) nach 3 Wochen Anpassung an Nordseewasser (30‰) und Rückübertragung in Nordseewasser von 5° C

In 30° C		Kontrolle nach der Rückübertragung in 5° C (30‰) nach 24 Stunden
Minuten	Schäd.-Grad	
30	1	
60	1	50
90	1	+
120	10	+
150	10	+
180	50	+
210	50	+
240	50	+

Recht eindrucksvoll ist schließlich der in Tabelle 12 dargestellte Versuch bei 35° C. 30 Minuten wurden zunächst ungeschädigt überstanden, 60 Minuten bei nur geringfügigen Schäden. Eine Rückübertragungskontrolle nach 3 Tagen zeigt jedoch, daß nur die ersten 10 Minuten ohne wesentliche Nachwirkung geblieben sind. Jeder längere Aufenthalt in 35° C hat tödlich wirkende Schädigungen hinterlassen.

Tabelle 12

*Delesseria sanguinea*: Temperaturbelastung bei 35° C (15‰) und Rückübertragung in 5° C

In 35° C		Kontrolle nach der Rückübertragung in 5° C nach 3 Tagen
Minuten	Schäd.-Grad	
10	1	1
20	1	+
30	1	+
40	10	+
50	10	+
60	10	+
75	10	+
90	50	+

#### IV. Diskussion der Ergebnisse

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Untersuchung des allgemeinen Thermoresistenzverhaltens von Tiefenrotalgen der westlichen Ostsee. Mit *Delesseria sanguinea* und *Phycodrys sinuosa* standen uns zwei Vertreter der charakteristischen winterlichen Tiefenvegetation zur Verfügung, die deren weitaus größten Anteil ausmachen. Es handelt sich ferner um Algen des gleichen flächig-einschichtigen Bautyps, die sich zudem systematisch recht nahe stehen und unter praktisch gleichen Standortbedingungen wachsen, unter Bedingungen allerdings, die in unserem Untersuchungsgebiet selbst in der Tiefe mehr der milieukonstanten Art als der mil'eu-konstanten zuzurechnen sind.

Fragen wir zunächst vergleichend nach dem Temperaturresistenzverhalten der beiden oben genannten Arten, so ergeben sich recht charakteristische Unterschiede. Wie besonders aus den Abb. 1 und 2 hervorging, ist *Phycodrys* sowohl in osmotischer als auch in thermischer Hinsicht empfindlicher als *Delesseria*. Aber auch die Belastungsversuche

aus Abb. 3 bestätigten diese Tatsache, und die Tabelle 7 (vergl. p. . . .) ließ deutlich erkennen, daß die Thermoresistenz von *Phycodrys* weit salzgehaltsabhängiger ist als die von *Delesseria*: zeigten sich doch in diesem Falle bemerkenswerte Unterschiede zwischen 15 und 30‰ S. Ich halte es auch für wahrscheinlich, daß *Phycodrys* etwas kälteresistenter ist als *Delesseria* (vergl. dazu KYLIN 1917).

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß diese Erscheinung, zumindest was die Temperaturresistenz betrifft, in Zusammenhang stehen könnte mit der verschiedenen pflanzengeographischen Einordnung beider Algen (*Phycodrys*: subarktisch; *Delesseria*: kaltboreal), letztlich also mit der unterschiedlichen Herkunft. Insofern verweisen uns diese Ergebnisse auf den ursprünglichen Gedanken HÖFLERS (1931, 1932), in der Resistenzforschung plasmatische Unterschiede der verschiedenen Pflanzengruppen aufzuzeigen. Daß solche Unterschiede ohne Zweifel vorhanden sind, selbst herab bis zu Gattungen und Arten, zeigen auch die vorliegenden Untersuchungen.

Hinsichtlich der beiden in Rede stehenden Arten dürfen wir vielleicht sagen, daß *Delesseria* den mehr resistenzstabilen, *Phycodrys* einen mehr resistenzlabilen Typ repräsentiert, was letztlich besagen soll, daß sich *Delesseria* den milieuinkonstanten, osmotisch und in gewissem Maße auch thermisch „rauh“ Bedingungen der westlichen Ostsee besser angepaßt hat als *Phycodrys*. Zu einer solchen Charakterisierung läßt sich auch die Tatsache des steileren ontogenetischen Resistenzgradienten von *Phycodrys* heranziehen.

Wie verhält es sich nun aber mit der Temperaturresistenz von Algen aus verschiedenen Meeren, besonders aus verschiedenen Klimazonen? BIEBL (1937) stieß bei seinen Algenstudien an der englischen Südküste auf eine Rotalge südlicher Herkunft, *Sphondylothamnium multifidum* Naeg., die bereits in Seewasser von +2—3° C innerhalb einer halben Stunde getötet wurde. Bei seinen Untersuchungen im Golf von Neapel fand BIEBL (1939) dann seine Erwartung, eine größere Anzahl derart kälteempfindlicher Algen aufzufinden, zwar nicht bestätigt, aber eine ganze Reihe von Arten hatte doch bei +2 bis —2° C (ohne Eisbildung) ihre kritische Temperaturgrenze erreicht. (*Griffithsia furcellata*, *Gr. setacea*, *Callithamnium scopulorum*, *Pleonosporium Borreri*, *Ceramium Berneri*, *Nitophyllum punctatum*, *Acrosorium uncinatum*). Die von uns untersuchten Arten *Delesseria sanguinea* und *Phycodrys sinuosa* wurden bei niedrigen Temperaturen (bis —5° C) nur nach vorheriger Eisbildung getötet, wie es nach den Befunden von KYLIN (1917) zu erwarten ist.

Auffallend ist nun hinsichtlich der oberen Temperaturgrenze für 12 Stunden, daß diese bei den von uns untersuchten typischen Tiefenrotalgen (außer den oben genannten Arten noch *Membranoptera alata*, vergl. Tabelle 4) praktisch genau mit der von BIEBL (1939) gefundenen von 27—30° C für Tiefenformen zusammenfällt. Wir kommen daher mit BIEBL zu dem Schluß, daß wohl eine Beziehung besteht zwischen Thermoresistenz und Standort (BIEBL hat diese Frage eingehender untersucht, wir haben sie bisher nur orientierend geprüft), daß aber keine solche auffallende Beziehung festzustellen ist zwischen Thermoresistenz und Klimazonen.

Im Zusammenhang mit dieser steht die andere, oft diskutierte Frage nach der Abhängigkeit der Osmoresistenz von der Temperatur. BIEBL (1939) hat im Golf von Neapel diese Frage an 5 Rotalgen untersucht (*Griffithsia furcellata*, *Gr. setacea*, *Pleonosporium Borreri*, *Nitophyllum punctatum*, *Plocanium coccineum* bei +17 und +2° C) und bei +2° C eine herabgesetzte osmotische Resistenz gefunden. Nun sind dies Arten, die (vergl. oben) in diesem Bereich ihre kritische Temperaturgrenze erreichen, zudem liegt die Versuchstemperatur außerhalb des ökologischen Temperaturbereiches dieser Formen. In unseren Versuchen haben wir bei Arten, deren ökologisches Temperaturoptimum um 5° C liegt, in diesem Bereich auch stets die optimale Osmoresistenz gefunden; mit steigender Temperatur ergab sich eine deutliche Resistenzminderung.

Wir haben ferner zu fragen, ob mit der für unsere Versuchsalgen nachgewiesenen größeren osmotischen Plastizität (vergl. SCHWENKE 1957, 1958a, b) eine entsprechende größere thermische Plastizität parallel geht. Auch diese Frage steht im Zusammenhang mit dem eben Dargestellten. Sie ist nicht ganz einfach zu klären. Bezüglich der Abhängigkeit von der Tiefenzonierung der Standorte besteht zweifellos eine Parallelität zwischen Osmo- und Thermoresistenz, ebenso hinsichtlich der Trockenresistenz (vergl. dazu besonders die betreffenden Arbeiten von BIEBL). Vergleicht man jedoch die winterlichen bzw. überdauernden Algen nördlicher Meere untereinander in ihren mittleren Standorttemperaturen, so liegen diese so niedrig, daß innerhalb des Bereiches weniger Grade bis zum Einsetzen der Eisbildung ein viel zu geringer Spielraum bleibt, um deutliche Plastizitätsunterschiede zu zeigen. Will man Vergleiche anstellen mit Algen anderer Klimazonen, so sind die entsprechenden osmotischen und thermischen Verhältnisse gerade entgegengesetzt: Nimmt man die BIEBLschen Mittelmeeruntersuchungen, so liegen die jeweiligen Standorttemperaturen um gut  $10^{\circ}\text{C}$  höher als die der nördlichen Algen, diese letzteren aber liegen wie gesagt so niedrig, daß aus physikochemischen Gründen für die untere Temperaturgrenze kein Plastizitätsspielraum bleibt. Betrachtet man dagegen die obere Temperaturgrenze, so wäre bei Mittelmeer-algen eher eine größere Plastizität zu erwarten. Diese ist jedoch — wie von BIEBL gezeigt nicht vorhanden. Aus den Standortsmittel- und Grenzwerten ist also wenig zu folgern. Anders ist die Situation, wenn man beim Vergleich von Standortsmittel- und Grenzwerten den Belastungsmodus betrachtet, der sich aus dem im Experiment verlangten Temperatursprung ergibt. Unsere Versuchsalgen wurden aus  $+5^{\circ}\text{C}$  in Temperaturen ab  $27^{\circ}\text{C}$  gebracht. Sie hatten also mit  $22^{\circ}$  das doppelte zu bewältigen wie die Versuchsalgen BIEBLs bei einer Ausgangstemperatur von  $17^{\circ}\text{C}$ . Andererseits bedeuten Kälteresistenzversuche für die Algen unseres Untersuchungsgebietes im technisch möglichen Bereich (Eisbildung!) keine wesentliche Belastung, wohl aber für die Mittelmeer-algen bei ihrer hohen Ausgangstemperatur.

Es hat demnach den Anschein, als ob Unterschiede in der Thermoplastizität im obigen Sinne nicht aufzufinden sind; die ökologischen Bedingungen des Osmo- und Thermoresistenz sind nicht ohne weiteres vergleichbar. Vielmehr gewinnt man aus der vergleichenden Analyse des Resistenzverhaltens den Eindruck, daß für Rotalgen unter vergleichbaren Standortbedingungen (z. B. Tiefenformen) selbst bei Algen verschiedener Klimazonen ein hinsichtlich seines Umfangs — vielleicht auch seiner physiologischen Struktur nach — erstaunlich einheitlicher Resistenzspielraum zur Verfügung steht.

Wenn das der Fall ist, so ist auch die Frage nach der Wirkung thermischer Adaptation von besonderem Interesse. Unsere Untersuchungen von Temperatur- (und auch von Salzgehalts-) anpassungen bei Zeiten bis zu mehreren Wochen zeigen, daß zwar gewisse Anpassungseffekte vorhanden, daß diese aber in ihrem Ausmaß auffallend geringfügig sind. Experimentelle Anpassungen, die auf eine merkliche Erweiterung der oben diskutierten Grenzen des Resistenzspielraumes abzielen, scheinen mir nur in sehr geringem Maße möglich.

Stufenweise durchgeführten kurzfristigen Anpassungsschritten kann jedoch insofern einige Bedeutung zukommen, als der bei sehr steilen Temperaturübergängen mögliche Schock gemildert wird. Auf Grund meiner bisherigen Erfahrungen glaube ich allerdings kaum, daß Direktüberführungen in den experimentell geprüften Bereichen (z. B. zwischen  $2$  und  $20^{\circ}\text{C}$ ) Schockwirkungen mit irreversiblen Folgen hervorrufen. Unter anderen scheint mir auch diese Möglichkeit für eine vergleichsweise einheitliche physiologische Struktur innerhalb der Grenzen des Resistenzspielraumes zu sprechen.

Orientierende Schlüsse dieser Art erscheinen uns wichtig als Vorbereitung für eine anzuschließende Analyse der physiologischen Faktoren der Thermoresistenz (vergl. unsere einleitenden Ausführungen p. . .). Es ist einleuchtend, daß die Möglichkeiten der kausalen, physiologischen Untersuchung günstiger liegen, wenn ein Organismus im Experiment hohe „Reaktionsfreudigkeit“ und als deren Folge deutliche Reaktionsindikationen zeigt. Wir dürfen ferner annehmen, daß diese Momente in beträchtlichem Maße von der Entwicklungshöhe und damit von der physiologischen Kompliziertheit des Organismus abhängen.

Das wird besonders deutlich, wenn wir unsere Ergebnisse in Beziehung setzen zu solchen von zoologischer Seite, die in biologischer und ökologischer Hinsicht demselben Problembereich angehören. So hat SCHLIEPER (1956) gefunden, daß die Thermoresistenz des Kiemengewebes von *Mytilus edulis* aus der Ostsee in Nordseewasser von 30<sup>0/00</sup> gegenüber der in Ostseewasser von 15<sup>0/00</sup> ganz wesentlich erhöht ist (gemessen an der Schlagdauer der terminalen Kiemencilien bei 35° C). Entsprechend fallen solche Versuche auch bei der physiologischen Faktorenanalyse in Abhängigkeit etwa vom Ca-Gehalt des (Innen-) Mediums aus. Ebenso ist umgekehrt die Thermoresistenz von Nordsee-Mytilus in Ostseewasser von 15<sup>0/00</sup> sehr deutlich herabgesetzt. Der Zoologe verfügt also bei geeigneten Versuchstieren über Leistungskriterien, die bei Salzgehaltsdifferenzen solchen Ausmaßes, wie sie für das Untersuchungsgebiet besonders interessant sind (man beachte den Salzgehaltsunterschied zwischen Nord- und Ostsee mit 30 und 15<sup>0/00</sup>!) gut quantifizierbare Reaktionen anzeigen. Das wiegt sicher den Nachteil auf, daß auf die zellphysiologischen Grundvorgänge nur indirekt geschlossen werden kann. Obwohl wir also bei unseren Versuchsorganismen die Zellen direkt beobachten können, vermissen wir vorläufig einfache, aber eindeutige Kriterien, die auf den physiologischen Mechanismus der Thermo- und Osmoregulation zu schließen gestatten.

Was nun die Reaktion der Zellfunktionen auf thermische Belastung anbelangt, so haben MONTFORT, RIED und RIED (1955, 1957) ihre Nachwirkung auf Atmung und Assimilation ausführlich untersucht. Bei unseren eigenen Experimenten haben wir versucht, einen Eindruck von der Nachwirkung thermischer Belastung durch die einfache Methode der Rückübertragung zu erlangen. Die Ergebnisse zeigen, daß solche Versuche immerhin zweierlei aussagen: die Versuchsorganismen können durch Thermobelastung weitgehend geschädigt sein, auch wenn solche Schädigungen zunächst äußerlich nicht zu erkennen sind; und zweitens: es ergeben sich wiederum Verhaltensunterschiede zwischen verschiedenen Arten gleicher ökologischer Herkunft. Der Belastungsmodus ist im übrigen bei MONTFORT, RIED und RIED der gleiche wie in unseren Versuchen, auch diese Autoren haben die Nachwirkung nach der Rückübertragung in das Ausgangsmedium untersucht.

Wir werden auf die oben angeführten Arbeiten bei der Untersuchung der physiologischen Resistenzfaktoren ausführlich einzugehen haben; hier seien zunächst die allgemeinen Übereinstimmungen angedeutet. So ergaben sich zunächst „unverkennbare Parallelen zwischen Resistenz und Standortansprüchen der einzelnen Arten“ (MONTFORT, RIED und RIED, 1957, p. 285). Ferner — und das interessiert hier ganz besonders — zeigten sich keine völlig einheitlichen Reaktionsweisen bei Besiedlern eines bestimmten Fundortes. „Überall ließen sich offensichtlich genotypische Resistenzabstufungen nachweisen. Diese Resistenzunterschiede sind besonders groß bei Bewohnern von Tiefenstandorten, wo der Temperaturresistenz keine ökologische Bedeutung als Auslesefaktor zukommen kann.“ (a. a. O., p. 286). Schließlich kommen die genannten Autoren zu dem Ergebnis, daß ein ins Gewicht fallender modifikativer Einfluß des Vorlebens kaum zu verzeichnen ist.

Fassen wir abschließend diese Gesichtspunkte mit Bezug auf unsere Frage nach den Folgerungen für die vorgesehene Prüfung der physiologischen Resistenzfaktoren zu-

sammen, so scheint alles dafür zu sprechen, daß bei unseren Versuchsobjekten die Struktur des Resistenzmechanismus eine andere ist als etwa bei komplizierteren tierischen Objekten. Sie ist wahrscheinlich durch große Reaktionsträgheit und damit bezüglich der experimentellen Möglichkeiten schwächere Reaktionsindikationen gekennzeichnet. Die charakteristischen Plastizitätsverhältnisse lassen daher im Bereich standortgemäßer Temperaturen kaum gut faßbare physiologische Reaktionen erwarten.

Andererseits glauben wir, daß gerade unter solchen Umständen der Analyse des allgemeinen Resistenzverhaltens eine Bedeutung zukommen kann, die über die reine vergleichende Beschreibung hinausgeht. Wir hoffen, daß der Erfolg die einleitend umrissene theoretische Auffassung rechtfertigt.

### Zusammenfassung

An zwei charakteristischen winterlichen Tiefenrotalgen der Kieler Förde, *Delesseria sanguinea* und *Phycodrys sinuosa*, werden Untersuchungen über ihr Temperaturreistenzverhalten angestellt.

Im Bereich umweltgemäßer Temperaturen zwischen 0 und etwa 20° C werden die Beziehungen zwischen Osmo- und Thermoresistenz untersucht.

Dabei ergeben sich

1. eine Abhängigkeit der Osmoresistenz von der Temperatur: im vorliegenden Falle ist die Osmoresistenz bei 0—5° C am größten, und
2. deutliche Unterschiede im Resistenzverhalten beider Arten: *Phycodrys* ist sowohl osmotisch als auch thermisch empfindlicher.

Bei der Prüfung des Resistenzverhaltens in den Bereichen nicht umweltgewohnter Temperaturen ergibt sich:

1. die Befunde zur Kälteresistenz stimmen mit denen KYLINS (1917) überein: eine zum Tode führende Schädigung tritt nur bei Eisbildung ein.
2. Die obere Temperaturgrenze stimmt praktisch vollständig mit der von BIEBL (1939) für Mittelmeer-Tiefenalgen gefundenen überein (27—30° C für 12 Stunden).
3. Anpassung an höhere Temperaturen ist nur in auffallend geringem Maße möglich. Die Bereiche der Temperaturtoleranz scheinen bei Tiefenformen von klimatischen Zonen weitgehend unabhängig zu sein.
4. Die Nachwirkung thermischer Belastung wird durch Rückübertragungsversuche geprüft.

Abschließend werden die Ergebnisse diskutiert, vor allem im Hinblick auf eine anzuschließende Analyse der physiologischen Resistenzfaktoren.

### Literaturverzeichnis

BIEBL, R., 1937: Ökologische und zellphysiologische Studien an Rotalgen der englischen Südküste. Beih. z. bot. Centralbl., 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., 1939a: Temperaturreistenz von Meeresalgen verschiedener Klimazonen und verschieden tiefer Standorte. Jhrb. f. wiss. Bot., Bd. LXXXVIII. — BIEBL, R., 1939b: Protoplasmatische Oekologie der Meeresalgen. Ber. d. Dt. Bot. Ges., Bd. 57. — HÖFLER, K., 1931: Hypotonietod und osmotische Resistenz einiger Rotalgen. Österr. Bot. Zeitschr., Bd. 80. — HÖFLER, K., 1932: Vergleichende Protoplasmatik. Ber. d. Dt. Bot. Ges., Bd. 50. — HÖFLER, K. und WIMMER, 1953: Über die Eigenfluoreszenz lebender, absterbender und toter Florideenzellen. Sitzungsber. d. Österr. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl. Abt. I, Bd. 162, H. 7/8. — HÖFLER, K. und D. DÜVEL, 1954: Helgoländer Algen im Fluoreszenzmikroskop. Ber. d. Dt. Bot. Ges., Bd. LXVII. — KYLIN, H., 1917:

Über die Kälteresistenz der Meeresalgen. Ber. d. Dt. Bot. Ges., Bd. 35. — KYLIN, H., 1944: Die Rhodophyceen der schwedischen Westküste. Lunds Univ. Årskr., Bd. 40. — LAKOWITZ, K., 1929: Die Algenflora der gesamten Ostsee. Danzig. — LEVRING, T., 1940: Studien über die Algenvegetation von Blekinge, Südschweden. Diss. Lund. — MONTFORT, C., RIED und RIED, 1955: Die Wirkung kurzfristiger warmer Bäder auf Atmung und Photosynthese im Vergleich von eurythermen und kaltstenothermen Meeresalgen. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 31. — MONTFORT, C., RIED und RIED, 1957: Abstufungen der funktionellen Wärmeresistenz bei Meeresalgen in ihren Beziehungen zu Umwelt und Erbgut. Biol. Zbl. 76, H. 3. — OLTMANN, FR., 1895: Notizen über die Kultur und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Flora, Bd. 80. — SCHLIEPER, C. und R. KOWALSKI, 1956: Über den Einfluß des Mediums auf die thermische und osmotische Resistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresforschungen XII, H. 1. — SCHWENKE, H., 1957: Resistenzuntersuchungen an Rotalgen der Kieler Bucht. Diss. Kiel. — SCHWENKE, H., 1958a: Über die Salzgehaltsresistenz einiger Rotalgen der Kieler Bucht. Kieler Meeresforschungen XIV, H. 1. — SCHWENKE, H., 1958b: Über einige tellphysiologische Faktoren der Hypotonieresistenz mariner Rotalgen. Kieler Meeresforschungen XIV, H. 2.