

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.

Aus dem Institut für Meereskunde der Universität Kiel

Neuere Erkenntnisse über die Beziehungen zwischen den Lebensfunktionen mariner Pflanzen und dem Salzgehalt des Meer- und Brackwassers

Von HEINZ SCHWENKE

Zusammenfassung. Neuere Ergebnisse zu dem genannten Thema werden im Anschluß an die Arbeit von C. HOFFMANN („Der Salzgehalt des Seewassers als Lebensfaktor mariner Pflanzen“; 1943) diskutiert, insbesondere hinsichtlich Ernährung und Wachstum, Assimilation und Atmung sowie Salzgehaltsresistenz und Turgorregulation.

New recognitions on the relations between the life functions of marine plants and the salinity of marine and brackish water (Summary). New results from the quoted subject are discussed in addition to the paper of C. HOFFMANN (“Der Salzgehalt des Seewassers als Lebensfaktor mariner Pflanzen“; 1943), with special regard to nutrition and growth, assimilation and respiration as well as salinity resistance and turgor regulation.

Einleitung

In der einschlägigen Literatur finden sich verschiedentlich Hinweise darauf — ich nenne nur REINKE (1889), OLTMANN'S (1922/23) und HOFFMANN (1929, 1943) —, daß nicht alle Besonderheiten des Lebens im Brackwasser im Zusammenhang mit dem niedrigen und wechselnden Salzgehalt desselben zu deuten sind. Dennoch ist von keiner Seite bezweifelt worden, daß unter den ökologisch wichtigen Standort-Faktoren (Licht, Temperatur, Bodenbeschaffenheit, Wasserbewegungen, gegenseitige Beeinflussung der Organismen usw.) dem relativ geringen schwankenden Salzgehalt des Brackwassers wesentliche Bedeutung zukommt. Ist es doch eben dieser Faktor, der die spezifische Situation des Lebensraumes zwischen Meer und Süßwasser in ökologischer und folglich auf Seiten seiner Bewohner in physiologischer Hinsicht ausmacht. Denn ein ursprünglich an die Bedingungen des ozeanischen Salzgehaltes gewöhntes „lebendes System“ muß die ihm ungewöhnliche Situation des Brackwassers nicht nur als eine quasi-stationäre physiologisch bewältigen, es muß vielmehr auch über Einrichtungen verfügen, welche die periodische oder unperiodische Belastung durch ein osmotisch inkonstantes Milieu zu ertragen gestatten, wenn — wie speziell in der westlichen Ostsee — der Salzgehalt stärkere Schwankungen aufweist.

Natürlich liegt es im vorliegenden Fall nahe, die besonderen Verhältnisse der westlichen Ostsee als die des einheimischen Untersuchungsgebietes in den Vordergrund zu stellen. Es geht jedoch nicht allein um dieses lokale Interesse, vielmehr läßt sich der Verfasser von der Überzeugung leiten, „daß ein Organismus unter hoher Umweltbelastung wegen der damit verbundenen stärkeren Plastizität im Experiment mehr von seinen physiologischen Fähigkeiten verrät, als ein an konstante Bedingungen gewöhnter, der bei relativ geringfügigen Umweltveränderungen irreversible Schädigungen erfährt, ohne daß ersichtlich wird, über welche physiologischen Strukturen und Möglichkeiten er an sich verfügt“ (SCHWENKE, 1957).

Vergegenwärtigt man sich zudem das phylogenetische Problem des marinen Lebensraumes, das darin besteht, daß das Salzwasser des Meeres der primär besiedelte Lebensbereich ist und das weiter die schwierige Frage der Wanderungen und Rückwanderungen zwischen Meer und Süßwasser umfaßt — auch HOFFMANN (1943) hat auf diese Dinge hingewiesen —, so erkennt man, wie tiefgehend die scheinbar so spezielle Salzgehaltsfrage in der allgemein-biologischen Problematik verwurzelt ist.

Ich möchte den hier vorliegenden Versuch dem Andenken meines hochverehrten verstorbenen Lehrers widmen. Dieser, Prof. Dr. CURT HOFFMANN, hat 1943 in den „Kieler Blättern“ eine Arbeit unter dem Titel „Der Salzgehalt des Seewassers als Lebensfaktor mariner Pflanzen“ veröffentlicht, die — zeitbedingt — zu wenig bekannt geworden ist. Denn obwohl die genannte Arbeit für eine breitere Leserschaft bestimmt war — vielleicht auch gerade deswegen —, enthält sie doch vieles, das von programmatischer Relevanz geblieben ist. Ich habe mich daher bemüht, trotz einiger Umstellungen den HOFFMANNschen Themenkreis beizubehalten und an die wesentlichen Gesichtspunkte seiner Darstellung sinngemäß anzuknüpfen. Die bei HOFFMANN (1943) in Fußnoten zitierte Literatur habe ich, besonders gekennzeichnet, vollständig in mein Literaturverzeichnis aufgenommen.

II. Zu den physiologischen Wirkungen des Salzgehaltes

Wir sind weit davon entfernt zu wissen, „welche physiologischen Eigenschaften die Stenohalinität, welche die Euryhalinität der Arten bedingen, gleichgültig, ob es sich dabei um Meeres-, Brackwasser- oder Süßwasserformen handelt“ (HOFFMANN 1943).

Hinsichtlich der Beziehungen des Salzgehaltsfaktors zu Ernährung und Wachstum, zu Assimilation und Atmung, schließlich zum Resistenzverhalten und zur Turgorregulation sind gewiß Fortschritte zu verzeichnen, aber die komplexen Phänomene, wie etwa das Problem der reduzierten Formen, sind uns immer noch voller Rätsel.

Wenn der Verfasser dennoch diesen Versuch eines zusammenfassenden Überblickes wagt, so nicht allein um auch anderweitig leicht zugängliche Ergebnisse zu referieren, sondern darüber hinaus aus folgenden Gründen: HOFFMANN (1943) hat bereits auf die Schwierigkeiten hingewiesen, die der rein physiologischen Betrachtung isolierter Systeme, etwa des osmotischen, schon aus methodischen Gründen erwachsen. Heute erscheint es unausweichlich, dem Versuch der physiologischen Analyse der Salzgehaltswirkung sehr komplizierte zellphysiologische Gleichgewichtssysteme zugrunde zu legen, ohne Rücksicht auf die Erschwerung der methodischen Situation. Zu diesen Komplikationen schon in den physiologischen Mechanismen kommen die höheren Anforderungen an die Prägnanz der ökologischen und — unter Berücksichtigung des vollständigen Lebenszyklus der Meeresvegetation — auch an die der biologischen Fragestellung und Versuchsinterpretation.

Das will besagen, daß dem Verfasser die Forderung nach Neubearbeitung des methodologisch-wissenschaftstheoretischen und des methodisch-technischen Rüstzeugs meeresbiologischer Forschung zumindest ebenso wichtig erscheint wie die Sichtung experimenteller Neubefunde. Ist sich doch schon HOFFMANN, obwohl von der reinen Physiologie herkommend, ganz entschieden darüber im klaren gewesen, daß das zufällige, unsystematische Aufgreifen von Fragen und deren experimentelle Bearbeitung ohne Orientierung an der zugrundeliegenden ökologischen Situation in der meeresbiologischen Forschung überwunden werden müsse (vgl. 1943, p. 176, Schlußkapitel).

a) Ernährung und Wachstum

Wenn HOFFMANN (1943) noch mit Recht die Tatsache hervorhebt, daß über die Nährstoffansprüche der marinen Pflanzenwelt an anorganischen Salzen relativ wenig bekannt sei, so können wir heute auf eine Fülle von Untersuchungen verweisen, die sowohl für die Plankton- als auch für die Benthosvegetation eine weitgehende Aufklärung dieser Frage gebracht haben. So haben KYLIN und seine Schule eingehend die Ernährungsphysiologie von *Ulva lactuca* und *Enteromorpha*-Arten erforscht (Literatur bei ALGEUS 1946, HENKEL 1952, KINNE-DIETRICH 1955).

Aber auch einige Rot- und Braunalgen (z. B. HENKEL 1952) und einige Blaualgen (so KINNE-DIETRICH 1955) sind in dieser Hinsicht untersucht. Dabei standen im Vordergrund des Interesses die klassischen Minimumstoffe P und N, die Spurenelemente wie Fe, Cu, Ni, B, Mn, sowie organische Substanzen, ausgehend von der günstigen ernährungs-

physiologischen Wirkung zunächst undefinierter Stoffe organischer Herkunft (z. B. Erd- und Algendekokte). Auf Einzelheiten, etwa die artspezifischen Unterschiede in den Ansprüchen an einzelne Komponenten, können wir hier nicht eingehen. Prinzipielle Abweichungen von der Ernährungsphysiologie höherer Pflanzen haben sich jedenfalls nicht ergeben. Von Interesse erscheint hingegen, daß manche Stoffe wie J oder artverschieden F, As, Zn, Al in ihren natürlich vorkommenden Konzentrationen Wachstumsdepressionen als Folge eines überoptimalen Angebotes hervorrufen können (HENKEL 1952; KINNE-DIETRICH 1955, dort weitere Literatur). Das würde bedeuten, daß es für Meeressalgen nicht nur ernährungsphysiologische Probleme durch Minimumfaktoren, sondern auch solche eines Überangebotes gibt.

Wichtiger als die Frage nach den Normalansprüchen ist in unserem Zusammenhang diese, ob Minimumstoffe wie P oder N oder lebensnotwendige Spurenelemente bei starker Aussüßung des Meerwassers als limitierende Faktoren auftreten können. Hinsichtlich der Planktonproduktion gibt es sicher quantitative Abhängigkeiten, für die Existenzmöglichkeit von Benthosalgen scheint nach den bisher vorliegenden Befunden dies kaum der Fall zu sein. Was die Begründung dieser Auffassung anbelangt, so ist darauf zu verweisen, daß die (groß- oder kleinräumige) produktionsbiologische Standortanalyse zunehmend an Bedeutung gewinnt. Sie lehrt uns vermeiden, allzu einfache und einseitige Deutungen aus dem Experiment herzuleiten, denn die experimentelle Situation im Laboratorium dürfte meistens der natürlichen am Standort nur sehr ungefähr entsprechen. So werden in Sonderheit weder die langfristige Nährstofferschöpfung eines vorgegebenen, womöglich schlecht durchmischten Wasserkörpers, noch das ständige Optimalhalten der einzelnen Faktoren in den Versuchslösungen den Verhältnissen am Standort gemäß sein. Diese sind weit komplizierter: wir haben in Rechnung zu stellen die Makro- und Mikrodynamik der Wasserkörper, ganz besonders in den küstennahen Regionen (vgl. unter den besonderen Bedingungen der westlichen Ostsee z. B. KÄNDLER 1951, WÜST 1956, KRAUSS 1960). Ferner — denken wir z. B. an den Phosphor — die Komplikationen in den Kreisläufen auch innerhalb kleiner Räume, also etwa die Anteile verschieden gebundenen und damit unterschiedlich verwertbaren Phosphats, die sehr schnell verlaufenden Remineralisationsprozesse (HOFFMANN 1952, 1953, 1956), dann an den Einfluß bakterieller Abbauvorgänge, weiter das Akkumulationsvermögen der lebenden Zellen für gewisse Stoffe und schließlich die gegenseitige Beeinflussung durch bekannte oder unbekannte Stoffe bei bestandbildenden Benthosalgen, sicher auch bei dichten Planktonpopulationen (hinsichtlich dieses letzten Punktes z. B. KYLIN 1941).

Zusammenfassend darf gesagt werden, daß wir wenig Grund sehen, die bereits von HOFFMANN (1943) getroffene Feststellung zu bezweifeln, wonach im Brackwasser „die Salzabnahme hinsichtlich der Ernährung keine wesentliche¹⁾ Rolle spielt.“

Dabei soll durchaus nicht übersehen werden, daß eine solche Auffassung sich in Gegensatz setzt zu gewissen experimentellen ernährungsphysiologischen Befunden, aus denen man — weil in sehr zahlreichen Fällen Wachstumsstimulationen gefunden wurden — schließen müßte, daß beinahe alle Faktoren unter natürlichen Bedingungen im Minimum seien. Was jedoch solche Experimente anbelangt, so hat LEVRING (1958) darauf hingewiesen, daß die optimale Konzentration einer Nährlösung nicht einfach durch die Addition der Einzeloptima (bei Konstanthaltung der anderen Faktoren) zu ermitteln ist. Ein derartiges Vorgehen würde die Beziehungen der Einzelfaktoren untereinander vernachlässigen. Zudem ist die ökologisch-physiologische Standortanalyse eine durchaus andere Frage als die Ermittlung eines optimalen Kulturmediums.

¹⁾ Von mir gesperrt.

Wir verweisen demgegenüber auf zwei Beispiele aus der ökologischen Forschung. So kommt KREY (1959) aufgrund langfristiger Beobachtungen in der Kieler Förde (1952—1957) zu dem Ergebnis, daß selbst in ausgesprochen P-armen Jahren (wie 1956, 1957) der vorhandene Phosphor niemals restlos aufgebraucht wird. Ähnliches gilt mit einiger Sicherheit für den N-Haushalt. Wir dürfen sogar annehmen, daß im Tiefenwasser eine beträchtliche P-Akkumulation stattfindet, deren Vorräte in Abhängigkeit von (in der Regel unperiodischen) Durchmischungsvorgängen irgendwann den produktiven Zonen wieder zugeführt werden.

Und schließlich ist auch in der Ostsee der Versuch unternommen worden (J. OVERBECK, 1955/56), ein geeignetes Meeresgebiet mit Phosphat zu düngen. An der norwegischen und englischen Küste sind solche Versuche bereits früher durchgeführt worden, auch die Düngung von Fischteichen ist seit längerem bekannt. Das oben genannte Unternehmen ist jedoch für uns insofern besonders interessant, als es in einem als planktonarm bekannten Gebiet bei einem Salzgehalt von etwa 8‰ durchgeführt wurde (Wicker Bodden, Rügen). Es wurden im Laufe des Sommers 1952 dreimal je 1 t Superphosphat eingestreut. Die Phosphat- und dann folgend die Nitratwerte waren nach den Düngungen zunächst erhöht, sanken aber nach 2—3 Wochen wieder auf den Ausgangswert. Nach der 3. Düngung blieben zwar die Phosphatwerte erhöht, aber war nach den ersten beiden Einstreuungen eine gewisse Planktonvermehrung zu verzeichnen, so trat eine solche nach dieser 3. Düngung nicht ein. Mir scheint dieser Großversuch mit seinem verhältnismäßig negativen Ausgang ein gewichtiges Argument für die oben — und auch bereits von HOFFMANN — vertretene Auffassung zu sein.

Schließlich sei noch ein anderer interessanter Ansatz erwähnt, der die physiologische Wirkung des herabgesetzten Salzgehaltes als Eingriff in das enzymatische System der Meeresalgen zu verstehen sucht.

JACOBI (1959) fand bei *Ulva lactuca* nach Übertragung aus Ostseewasser von 14,3‰ in ein Medium von 4,3‰ eine Herabsetzung der Fermentaktivitäten im getesteten System um 20—40%. Hier sind jedoch weitere Versuche abzuwarten.

Vielleicht ist abschließend und zusammenfassend diese Überlegung erlaubt: Finden wir auch — wie bereits ausgeführt — keine prinzipiellen Besonderheiten der Meeresalgen hinsichtlich der allgemeinen ernährungsphysiologischen Ansprüche, so liegen solche Unterschiede doch vor im Hinblick auf die ernährungsökologische Situation im Vergleich zur terrestrischen Vegetation.

Was nun die Abhängigkeit des Wachstums vom Salzgehaltfaktor anbelangt, so ist festzustellen, daß die schon von HOFFMANN (1943) ausführlich und mit Recht als vorbildlich gewürdigten *Fucus*-Untersuchungen von KNIEP (1907) bisher keine entsprechende Fortführung von anderer Seite gefunden haben. Unbestritten sind *Fucus*-Eier für solche Versuche ein ganz besonders geeignetes Objekt; bei anderen Arten liegen die Dinge wesentlich komplizierter, wie überhaupt die Schaffung optimaler Kulturbedingungen für derartige Versuche schwierig ist (vgl. dazu z. B. LEVRING 1958). Dennoch bleibt die Forderung bestehen, daß derartige Wachstumsuntersuchungen nicht nur die vegetative, sondern auch die reproduktive Phase einschließen müssen. Denn das Verhalten der reproduktiven Stadien als das der empfindlichsten im Lebenszyklus ist entscheidend für die Biologie einer Algenart unter den Lebensbedingungen im Brackwasser. Allerdings ist mit diesem Problem gekoppelt das der reduzierten Formen unter eben diesen Brackwasserverhältnissen.

Die Abhängigkeit der Reproduktionsrate vom Salzgehalt bei marinen Phytoplanktern (hauptsächlich Dinoflagellaten) hat BRAARUD (1951) untersucht. Von höheren vielzelligen Algen hat KAMINSKI (1958) *Urospora penicilliformis* auf die Abhängigkeit des Wachstums aus den Sporen vom Salzgehalt des Kulturmediums geprüft. Sie fand ein

Wachstumsoptimum bei 15—20‰, also bei dem für den Herkunftsort charakteristischen Salzgehalt. Aber auch bei 2‰ erwiesen sich die Keimlinge noch als lebensfähig, allerdings wurden hier bereits habituelle Abweichungen in negativer Richtung sichtbar. Daß sich im Kulturversuch sowohl die vegetative als auch die reproduktive Phase salztoleranter zeigt, als nach der natürlichen Verbreitung zu erwarten ist, verweist uns darauf, daß für diese noch andere Faktoren maßgeblich sein müssen.

Von Interesse werden in diesem Zusammenhange immer wieder angeregte Untersuchungen über die Möglichkeit der langfristigen Umgewöhnung von Algen aus verschiedenen Gebieten sein, doch stecken solche Versuche noch in den Anfängen, da zunächst die Frage optimaler und ökologisch hinreichend fundierter Kulturbedingungen zu klären ist.

b) Assimilation und Atmung

Assimilation und Atmung sind für die Pflanze so fundamentale Lebensprozesse, daß bei den Meeresalgen mit leicht erfaßbaren Wirkungen des marinen Salzgehaltes, vor allem aber seiner Veränderungen, auf diese Grundfunktionen von vornherein zu rechnen war. So führten die Untersuchungen von MONTFORT (1931, 1934, 1938) zu einer auch ökologisch gut fundierten Analyse der Beziehungen zwischen Assimilation und Salzgehalt. Sie gipfelten in der bekannten Aufstellung von Assimilationstypen¹⁾ und ermöglichten unter dem Gesichtspunkt dieses wichtigen Stoffwechselforganges ein gewisses Verständnis dessen, was wir die Steno- oder Euryhalinität eines marinen Organismus nennen. Zu einer ähnlichen Klärung hinsichtlich der Atmungsvorgänge in Abhängigkeit vom Salzgehalt war HOFFMANN aufgrund seiner Untersuchungen bereits 1929 gelangt.

Um so erstaunlicher aber ist die unbestreitbare Tatsache, daß wir bis heute über diesen Erkenntnisstand nicht wesentlich hinausgekommen sind. Die meeresbotanische Forschung hat sich bei der Assimilation in weit stärkerem Maße dem Lichtfaktor, der Wirkung der spektralen Komponenten und im Zusammenhang damit der Frage der Tiefenzonierung der Benthosvegetation zugewandt. Hinsichtlich der Untersuchung der Atmungsfunktion haben vielfach methodische Interessen im Vordergrund gestanden. Das gilt auch für die Arbeit von NATH (1955), um ein Beispiel aus der Schule HOFFMANNS zu nennen. Nun ist die methodische Schwierigkeit solcher Atmungsbestimmungen bekannt. Es hatte sich ja bereits HOFFMANN (1929) durch die mangelnde Übereinstimmung der bisherigen Ergebnisse zu seinen Untersuchungen anregen lassen. Man sollte sich jedoch klarmachen, daß hinter dem Bemühen um exakte Übereinstimmung das charakteristische Interesse des „reinen“ Physiologen an der definitiven quantitativen Größe steht, und man darf wohl argwöhnen, daß die ökologischen und biologischen Belange darüber in den Hintergrund geraten sind. Vor allem verleitet das Streben nach definitiven vergleich- und reproduzierbaren quantitativen Werten dazu, alle Schwankungen und Streuungen als methodische Fehler, jedenfalls als störende, unerwünschte Abweichungen aufzufassen, was manche Autoren sogar dazu verführt,

¹⁾ I. Depressionstypus mit irreversibler Giftwirkung des Süßwassers. Nur im Brackwasser ist noch eine kleine Stimulation feststellbar. Im Süßwasser Schädigung, welche auch bei Rückversalzung nicht zurückgeht (*Chorda tomentosa*, *Ceramium*, *Laminaria saccharina*).

II. Stimulations-Depressionstypus mit rasch eintretender irreversibler Funktionshemmung. (Im Brack- und Süßwasser anfangs Leistungssteigerung, dann Depression (stark temperaturabhängig). *Fucus serratus*).

III. Stimulations-Depressionstypus mit langsam eintretender und teilweise reversibler Funktionshemmung (*Fucus vesiculosus*).

IV. Resistenter Typus ohne ökologisch bedeutsame Depression im Süßwasser. Depression tritt — wenn überhaupt — erst sehr spät (nach mehreren Wochen) auf (*Enteromorpha*-Arten, *Chaetomorpha linum*). (zit. nach GESSNER, 1959)

von „biologischen Fehlerbreiten“ zu sprechen. Eine Normalbedingung für Assimilation und Atmung gibt es nicht. Sie wäre ebenso ein Kunstprodukt der physiologischen Methodik wie das Konstanthalten von Versuchsbedingungen. Für die Untersuchung der in unserem Zusammenhang offenstehenden vielfältigen Probleme genügt es bis zu einem gewissen Grade, Vergleichsmessungen unter Bedingungen anzustellen, die denen am natürlichen Standort möglichst weitgehend entsprechen. Es empfiehlt sich, nach der „Blatthälften-Methode“ oder mit ausgestanzten Scheiben von nicht zu weit voneinander entfernten Stellen desselben Thallus zu arbeiten. So ist NATH (1955) bei *Fucus* und *Laminaria* verfahren und hat in ausgedehnten Untersuchungen die Fragen der optimalen Wassermengen, des Randeffektes bei solchen Scheiben, der Ruhe oder Bewegung des Versuchsmediums, der Schüttelfrequenzen und -amplituden beim Warburg-Versuch, der mechanischen Reizung, der mit der etwas unglücklichen Bezeichnung „Vorwärmung“ umschriebenen Effekte usw. geprüft. Viele dieser Faktoren werden aber, mindestens in ähnlicher Weise, auch unter natürlichen Bedingungen wirksam sein. Je wahrscheinlicher solche Einwirkungen sind, desto sicherer können wir damit rechnen, daß der betreffende Organismus über eine beträchtliche Plastizität diesen Faktoren gegenüber verfügt. Und das macht die Ermittlung einer „Normal“-Größe so schwierig (wenn nicht hoffnungslos). Betrachten wir gar die nicht wenigen Versuche, die Atmungsquotienten von Meeresalgen zu bestimmen, jene Werte also, die eine stoffwechselphysiologische Beurteilung des Gashaushaltes erst sinnvoll machen (BONNIER et MANGIN 1884, LOVÉN 1891, Kylin 1911, KNIEP 1914, PANTANELLI 1914, HARDER 1915, HOFFMANN 1929), so müssen wir feststellen, daß eindeutige und allgemein anerkannte Ergebnisse bis heute nicht vorliegen.

Will man endlich aus den schier unerschöpflichen Schwierigkeiten herauskommen, so sehe ich keinen anderen Weg, als den von vergleichenden Untersuchungen unter nach ökologischen Gesichtspunkten standardisierten Bedingungen.

Ich möchte die Sachlage anhand eines Versuches von NATH (1955) erläutern (vgl. Tab. 1). Es wurden etwa 90 kreisförmige Stücke aus einer *Laminaria saccharina* ausgestanzt, in drei Gruppen A, B, C geteilt und nach der Winkler-Methode die Atmungs-

Tabelle 1: Die Atmung von *Laminaria saccharina* im hypo- und hypertonen Milieu (nach NATH, 1955)

Algenart	<i>Laminaria saccharina</i> , Stücke von einer Pflanze					
Datum	1. Versuchstag: Versuch Nr. 1					
Salzgehalt	20,19 ⁰ / ₀₀					
O ₂ -Verbrauch / 1 g Fg. u. 5 h (mg) . . .	A 0,212 100%		B 0,220 100%		C 0,223 100%	
Datum	1. Versuchstag: Versuch Nr. 2					
Salzgehalt	20,19 ⁰ / ₀₀		5,39 ⁰ / ₀₀		28,93 ⁰ / ₀₀	
O ₂ -Verbrauch / 1 g Fg. u. 5 h (mg) . . .	A 0,187 88,5% 0,156 73,7% 0,125 59,2%		B 0,605 275% 0,358 162% 0,298 134%		C 0,208 93% 0,170 76% 0,156 70%	
Datum	2. Versuchstag: Versuch Nr. 3					
Salzgehalt	20,19 ⁰ / ₀₀		5,39 ⁰ / ₀₀		28,93 ⁰ / ₀₀	
O ₂ -Verbrauch / 1 g Fg. u. 5 h (mg) . . .	A 0,081 38% 0,071 34%		B 0,185 84% 0,140 64%		C 0,100 45% 0,083 37%	

intensitäten (= 100%) bestimmt. Dann wurden die Stücke der Gruppe B in Brackwasser und die der Gruppe C in Nordseewasser überführt. Gruppe A blieb als Kontrolle im Versuchswasser von etwa 20‰. Es sei noch bemerkt, daß NATH sich bemüht hat, die Erfahrungen aus seinen oben erwähnten methodenkritischen Versuchen zu berücksichtigen, insbesondere achtete er darauf, daß der Sauerstoffgehalt am Ende der Versuche mindestens 2,7 mg pro Liter betrug. Dennoch sanken die Atmungswerte der Kontrollgruppe A innerhalb der beiden Versuchstage auf etwa ein Drittel des Ausgangswertes. Aufgrund der sehr beträchtlichen Atmungsstimulation der Serie B in etwa 5‰ S hat NATH *Laminaria saccharina* der stenohalinen Gruppe HOFFMANNS (*Laminaria digitata*, *Fucus serratus*) zugeordnet.

Obwohl nun ein Absinken des O₂-Verbrauches auch in den Gruppen B und C zu verzeichnen ist, blieb dennoch relativ die Atmung der Serie B auch am zweiten Versuchstag auf annähernd das Doppelte erhöht. Daß keine merklichen Unterschiede zwischen den Gruppen A und C (in Nordseewasser) zu verzeichnen sind, finde ich nicht verwunderlich. Natürlich könnten geringe Differenzen innerhalb der normalen Schwankungen untergehen; andererseits weiß ich aus Resistenzuntersuchungen an Rotalgen, daß sich Salzgehaltserhöhungen um weniger als 10‰ in diesem Bereich kaum registrierbar auswirken. Es ist zu bedenken, daß der Salzgehalt auch in der Kieler Förde, besonders im Winterhalbjahr, für längere Zeit oberhalb 20‰ liegen kann.

Aus ähnlichen Gründen vermag ich auch das rasche Absinken der Atmungswerte weder als erstaunlich noch als besonders störend zu empfinden. Ich halte ständig Algen, besonders Rotalgen (*Delesseria*, *Phycodrys*, auch Material aus dem Kattegat) bei konstanten Temperaturen (5°C und niedriger) viele Monate hindurch ohne Wasserwechsel, ohne Durchlüftung und wesentliche Durchmischung. Trotzdem sind z. B. die *Delesserien* seit dem Frühjahr — wenn auch in geringem Maße — gewachsen und sehen durchaus gesund aus.

Ich neige daher zu der Ansicht, daß Meeresalgen sehr rasch auf „Spargang“ schalten — wenn dieses Bild erlaubt ist —, aber andererseits ebenso schnell und relativ heftig auf Umweltreize durch Erhöhung der Atmungsintensität reagieren. Mit dem obigen Beispiel von NATH sollte gezeigt werden, daß man mit der vergleichenden Methodik dennoch zu brauchbaren Ergebnissen kommen kann. Unter Berücksichtigung aller bisherigen Erfahrungen sollte es darüberhinaus auch möglich sein — vielleicht unter Verzicht auf ganz definitive Zahlen —, zumindest größenordnungsmäßig quantitative Atmungswerte und -quotienten sowie Assimilationsgrößen für die wichtigsten ökologisch relevanten Situationen bei verändertem Salzgehalt zu bestimmen, ähnlich wie es die Frankfurter Schule MONTFORTS im Zusammenhang mit Temperaturresistenzuntersuchungen erfolgreich getan hat (Angabe des prozentualen Assimilationsüberschusses als Leistungskriterium, vgl. z. B. MONTFORT, RIED und RIED 1955, 1957). Wenn ich dabei die Atmungsfunktion betone, so deswegen, weil mir ein Leistungskriterium für die Auswirkung von Salinitätsschwankungen auf dieser Basis trotz der vorhandenen Schwierigkeiten sinnvoller erscheint. Für Temperaturresistenzuntersuchungen ist nach den letztgenannten Autoren die Bestimmung der Assimilationsleistung günstiger. HOFFMANN (1943) hat mit Recht betont, daß in den hier besprochenen Beziehungen zwischen Salzgehalt und Stoffwechselforgängen nur eine mittelbare Wirkung des Salz-faktors zum Ausdruck kommt, während man sich die unmittelbare Einwirkung als eine Veränderung der Quellungszustände des Plasmas vorzustellen hat. Ich möchte auf eine Diskussion dieser Dinge hier jedoch verzichten, denn einerseits darf wohl festgestellt werden, daß die angedeuteten Vorstellungen von den eigentlichen zellphysiologischen Prozessen sowohl von den Botanikern als auch von den Zoologen verhältnismäßig einmütig und verbindlich als grundhypothetischer Deutungsansatz anerkannt

werden, und andererseits läßt sich nicht leugnen, daß der praktisch arbeitende Meeresbiologe aufgrund instrumenteller und sachkompetenter Beschränkung nur noch in den wenigsten Fällen unmittelbar mitarbeiten und mitreden kann. In dieser Hinsicht, und ganz ähnlich in Fragen der enzymatischen Komponente des plasmatischen Stoffwechselmechanismus, ist er ohnehin auf die Ergebnisse der einschlägigen bio- und physikochemischen Forschung angewiesen.

c) Salzgehaltsresistenz und Turgorregulation

HOFFMANN (1943) hat die wichtigste Bedeutung der im Seewasser gelösten Salze in ihrer Wirkung als osmotische Faktoren gesehen. So zweifellos richtig diese Feststellung ist, es dokumentiert sich in einer solchen Formulierung doch die Auffassung des in erster Linie physiologisch arbeitenden Meeresbiologen. Der Autor hat denn auch die damals noch verhältnismäßig neuen Untersuchungen HÖFLERS (1931, 1932), BIEBLs (1937, 1938) und KYLINS (1938) über die osmotische Resistenz mariner Algen in seine Darstellung der Physiologie der Salzgehaltswirkung einbezogen. Doch hatte HOFFMANN bereits klar erkannt (1943, p. 170), daß der allgemeine Begriff der Resistenz einer tiefergehenden Analyse bedürfe. An diese Erkenntnis möchten wir anknüpfen mit unserer Auffassung, daß die geforderte Erweiterung in zwei Richtungen zu erfolgen habe: einmal hinsichtlich des ökologischen Resistenzverhaltens, und zum anderen im Hinblick auf die physiologischen Faktoren und Mechanismen der Osmoresistenz, wobei in erster Linie an Permeabilität und Turgorregulation zu denken ist.

Salzgehaltsresistenz

Den Anstoß zu der oben angedeuteten Explikation des Resistenzbegriffes in ökologischer Richtung verdanken wir HÖFLER (1931, 1932) und dann besonders BIEBL (ab 1937). Wenn auch HÖFLER zunächst von einer durchaus anderen Fragestellung ausging — der nach den plasmatischen Unterschieden der verschiedenen Pflanzengruppen im Sinne einer „vergleichenden Protoplasmatik“, wofür er in den Meeresalgen ein besonders geeignetes Versuchsobjekt sah —, so finden sich doch in seinen Veröffentlichungen bereits Hinweise auf die Bedeutung solcher Befunde auch für die Ökologie der Algen. Als BIEBL (1937) dann seine Studien an Rotalgen der englischen Südküste vorlegte, standen neben den zellphysiologischen Versuchen die ökologischen Prinzipien der Resistenzfrage bereits im Vordergrund. BIEBL hat diese Untersuchungen dann in verschiedener Richtung konsequent fortgesetzt (so z. B. 1938 in seiner Helgoland-Arbeit) und 1939 finden wir den ursprünglichen Gedanken der „vergleichenden Protoplasmatik“ spezifiziert zu einer „Protoplasmatischen Ökologie der Meeresalgen“. Waren damit die allgemeinen Prinzipien der neuen Auffassung festgelegt, so brachte die Arbeit von 1952 „Ecological and non-environmental constitutional resistance of the protoplasm of marine algae“ einen Fortschritt in doppelter Hinsicht. BIEBL zeigte, wie sich die benthischen Meeresalgen nach ihren Resistenzgrenzen gegenüber hypo- und hypertonischem Seewasser in drei ökologische Gruppen teilen lassen, nämlich in die Algen der Gezeitenzone, die zeitweise freiliegen und eine Resistenzbreite von 0,1 bis 3,0 SW¹⁾ besitzen, in die Algen der Ebbelinie, die ständig vom Wellenschlag erreicht werden und 0,3 bis 2,25 SW ertragen und schließlich in die der Tiefenalgen mit 0,5 bis 1,5 SW. Damit ist die Tiefenzonierung der Algen an den Küsten der Gezeitenmeere außer durch den primär wichtigen Faktor der Lichtverhältnisse mit einem weiteren zellphysiologischen Merkmal gekennzeichnet.

¹⁾ Verdünnungs- bzw. Konzentrierungsstufen eines Meerwassers von etwa 35‰. Ich ziehe die Angabe direkt in Salzgehalt in Promille vor. Für den Vergleich der Werte aus Gebieten mit sehr unterschiedlichen Salzgehalten ist das ohnehin unerlässlich.

BIEBL konnte aber auch aufweisen, daß der eben umrissenen Tiefengliederung nach der osmotischen Resistenzbreite eine solche nach der Austrocknungsresistenz in etwa parallel geht.

Der zweite Fortschritt ist allgemeiner Art und von großem theoretischen Interesse. BIEBL nämlich unterschied jetzt deutlich zwischen der ökologischen Resistenz im oben erläuterten Sinne und einer solchen nicht-umweltbedingter, konstitutioneller Art. Gemeint ist damit die Resistenz pflanzlicher Zellen gegen Metallsalz-Lösungen (H_3BO_3 , $ZnSO_4$, $MnSO_4$, $VOSO_4$). In praktischer Hinsicht könnte man von Giftresistenz sprechen, in theoretischer eben nach wie vor von „vergleichender Protoplasmatik“. Damit war ein wesentlicher Teil der bisherigen Resistenzuntersuchungen der möglichen und z. B. von BOGEN (1954) vorgebrachten Kritik entzogen, wonach solche Versuche wohl die Tatsache plasmatischer Unterschiede aufzeigen, diese aber nicht erklären könnten: die ökologische Resistenzforschung an Meeresalgen gewinnt ihren Sinngehalt jetzt auf ganz anderer Ebene und schließt die Forderung nach der physiologischen Faktorenanalyse der Resistenzmechanismen in ihr Programm ein.

Eines allerdings darf schon heute nicht übersehen werden, daß nämlich diese an sich glückliche Klärung des Resistenzbegriffes auf dem marin-ökologischen Gebiet Folgerungen nach sich zieht, an denen gemessen der Begriff „Resistenz“ auf die Dauer sich als zu eng erweist. Es ist leicht einzusehen, daß die „ökologische Resistenz“ zum Schlüsselbegriff für die Erforschung der Biologie der Meeresalgen schlechthin wird. Uns dieser Konsequenz bewußt, möchten wir „Resistenz“ innerhalb unseres Arbeitsgebietes nur als einen „arbeitshypothetischen Werkstattbegriff“ verstanden wissen.

War nun einmal die Möglichkeit erwiesen, die Algenvegetation — zunächst vertikal — nach ihrer ökologisch bedingten Abhängigkeit von Schwankungen des Salzgehaltes zu gliedern, so lag es nahe, diese Überlegungen auf solche Gebiete zu übertragen, wo infolge praktisch fehlender Gezeiten die vertikale Gliederung die geringere, aber wegen zunehmender Aussüßung des Meerwassers die Frage der horizontalen Verteilung der Algenvegetation die größere Rolle spielt: Wir sprechen also von einem Brackwassermeer, wie es die Ostsee darstellt.

Die speziellen hydrographischen Verhältnisse der Ostsee sind oft dargestellt worden und werden zudem laufend untersucht. Wir verweisen also auf die einschlägige Literatur (SCHULZ 1932, DIETRICH 1950, WEIDEMANN 1950, KÄNDLER 1951, WÜST und BROGMUS 1954, WÜST 1957, GESSNER 1957, KRAUSS 1960) und wollen hier nur die für unser Problem wichtigen Merkmale herausstellen. Es ist ja nicht so, daß der Salzgehalt der Ostsee von ihrer Verbindung mit dem offenen Ozean bis in die äußersten östlichen und nordöstlichen Gebiete kontinuierlich im Sinne einer linearen Funktion abnehme. Wäre es so, so wäre in biologischer Hinsicht manches einfacher. Nun gilt aber dieses Modell in sehr grober Annäherung allenfalls für die Litoralregion der inneren Ostsee östlich der Darßer Schwelle. So gibt LEVRING (1940) für Blekinge einen relativ konstanten Salzgehalt von $6-7\text{‰}$ an. Dieser sinkt dann in nordöstlicher Richtung auf $3-2\text{‰}$. Für das Übergangsgebiet der westlichen Ostsee ist hingegen charakteristisch, daß die Abnahme des Salzgehaltes verbunden ist mit recht bedeutenden und im großen und ganzen unperiodischen Schwankungen in Abhängigkeit von meteorologischen Faktoren.

Der Biologe pflegt die Bewohner eines derartigen Brackwassergebietes einzuteilen in stenohaline, also solche Formen, die eine wesentliche Aussüßung des marinen Salzgehaltes nicht ertragen, und in euryhaline, die eben einer solchen Aussüßung gewachsen sind¹⁾.

¹⁾ Von der klassifikatorischen Komplikation, die dadurch entsteht, daß die entsprechende Gliederung auch für die entgegengesetzte Einwanderungsrichtung (Süßwasser → Meer) durchgeführt werden muß, habe ich im vorliegenden Zusammenhang abgesehen.

Diese Einteilung können wir für unsere speziellen Zwecke erweitern zu einer solchen, die einerseits diejenigen Formen zusammenfaßt, die sowohl unter marinen als auch unter Brackwasserbedingungen bei osmotisch stabilen oder milieukonstanten Verhältnissen leben, und andererseits solche, die wie in der westlichen Ostsee unter osmotisch labilen oder milieuinkonstanten Bedingungen leben müssen. Es kommt für die letztgenannte Gruppe zu der zunehmenden Ausübung noch die zusätzliche Belastung durch den unperiodisch schwankenden Salzgehalt hinzu. Für solche Formen muß dann der Grad ihrer strukturellen physiologischen Plastizität charakteristisch sein. Eine derartige Gliederung erweist sich schon insofern als praktisch, als die Grenzen von Steno- und Euryhalinität im Übergangsbereich ohnehin fließend sind. Man kann die einzelnen Formen im Grunde nur als mehr steno- oder mehr euryhalin relativ zu anderen bezeichnen (vgl. auch die Bemerkung von SCHLIEPER 1952 hinsichtlich der Begriffe steno- und eurytherm).

In sehr schöner Weise hat jüngst GESSNER (1959) die Wirkung der Salzgehaltsschwankungen auf die Algenvegetation gezeigt, indem er die marine Algenvegetation von Hiddensee (nach KÜNZENBACH 1956) mit jener des innersten Teiles des Hardanger Fjordes in Norwegen (nach ALSTADSAETER 1954) vergleicht. Während die Salzgehaltsschwankungen an den Küsten Hiddensees relativ gering sind und sich im Mittel zwischen 7 und 10‰ bewegen, fällt im Hardanger Fjord der im Winter hohe Salzgehalt von etwa 30‰ mit dem Süßwasserzstrom nach der Schneeschmelze innerhalb kurzer Zeit auf Werte von 10—5‰. Es liegt nahe, einen Zusammenhang zu sehen zwischen diesen enormen Schwankungen und der extremen Artenarmut des inneren Hardanger Fjords, wie das die folgende Tabelle deutlich macht.

Tabelle 2. Artenzahlen der marinen Algenvegetation von Hiddensee (KÜNZENBACH 1956) und dem inneren Hardanger Fjord (ALSTADSAETER 1954) (nach GESSNER 1959)

	Hiddensee	Innerer Hardanger Fjord
Grünalgen	34	1
Braunalgen	28	7
Rotalgen	18	1
Blualgen	17	1

Es konnte nun an einigen charakteristischen Tiefenrotalgen der westlichen Ostsee gezeigt werden (SCHWENKE 1958, 1958a), daß deren Hypotonieresistenzgrenze wesentlich niedriger liegt — nämlich bei 2—5‰ S nach 24 Stunden — als die der vergleichbaren Arten aus dem Mittelmeer oder aus der Nordsee (bei 0,5 SW oder ungefähr 15‰)¹⁾. Hinsichtlich der Hypertonieresistenzgrenze machen sich keine großen Unterschiede bemerkbar. Das leuchtet ein, wenn man bedenkt, daß diese Grenze unter den Lebensbedingungen der westlichen Ostsee ökologisch praktisch keine Rolle spielt.

Dafür aber erwies sich die folgende Erweiterung des Resistenzbegriffes als zweckmäßig. Die von BIEBL durchgeführte ökologische Gruppeneinteilung wird bestimmt durch die relativ kurzfristigen Milieuschwankungen, wie sie durch Ebbe und Flut bedingt sind. Bei den ganz anderen Verhältnissen in der westlichen Ostsee handelt es sich dagegen um relativ langfristige und dazu unperiodische Schwankungen des Salzgehaltes, die sich infolge der besonderen hydrographischen Situation auch auf die Tiefe

¹⁾ Anmerkung während der Korrektur:
Daß diese Auffassung nach neueren Untersuchungen nur mit Einschränkungen aufrechterhalten werden kann, wird in einer demnächst erscheinenden Arbeit des Verf. gezeigt werden (im Druck für Bd. XVI, H. 2 dieser Zeitschrift).

erstrecken. Daher erschien es mir sinnvoll, neben der kurzfristigen auch die langfristige Salzgehaltsresistenz zu untersuchen, zumal diese im Untersuchungsgebiet selbst für die Tiefenalgen ökologisch relevant ist. Ich habe mit Versuchszeiten von 2—3 Monaten gearbeitet und gefunden, daß sich bei *Delesseria sanguinea* und nahestehenden Arten die untere Grenze der Salzgehaltsresistenz von 4—5‰ (kurzfristig) auf 8—10‰ (langfristig) verschiebt, wie das auf Tafel 1, Abb. 1 a, für *Delesseria sanguinea* dargestellt ist. Abb. 1 b zeigt die gleiche Situation bei Leitungswasserverdünnung und die durch dessen Ca-Gehalt bedingte Resistenzerhöhung in den ersten Tagen. Später machen sich sekundäre Schädigungen bemerkbar.

Mit diesen Beispielen sollte gezeigt werden, zu welcher Art von Erkenntnissen die oben angedeutete Ausarbeitung des Resistenzbegriffes in ökologischer Richtung führen kann. Es empfiehlt sich — allein um Mißverständnisse zu vermeiden —, diese Art der Untersuchungen von den eigentlich physiologischen oder zellphysiologischen deutlich zu unterscheiden. Ihre Einfachheit ist nicht zufällig, sondern methodisch gefordert. Man sieht leicht, daß die in Rede stehenden Untersuchungen ihre Ergebnisse vornehmlich vom vergleichenden Gesichtspunkt gewinnen. Will man den methodologischen Standpunkt dieser Arbeitsrichtung kennzeichnen, so kann man sprechen von der Analyse der vergleichenden Beschreibung des ökologischen Resistenzverhaltens. Es ist zu beachten, daß das dabei verwendete Begriffsgefüge (Verhalten, Plastizität, Belastung usw.) ausdrücklich auf „lebende Systeme“ im ganzheitlichen Sinne abgestimmt ist. Die in diesem Verfahren enthaltenen experimentellen Möglichkeiten sind noch längst nicht ausgeschöpft, wir stehen im Gegenteil ganz am Anfang.

Turgorregulation

Demgegenüber zielt die physiologische Faktorenanalyse auf die Klärung von Struktur und Funktion hinreichend genau umschriebener Partialsysteme. Unter diesen stehen hinsichtlich des Salzgehaltsfaktors im Vordergrund Permeabilitätsmechanismus und Turgorregulationssystem, wobei einerseits zu bedenken ist, daß beide wiederum unter sich zusammenhängen, und andererseits, daß wir uns mit den speziellen Ausprägungen dieser physiologischen Grundmechanismen für den besonderen Fall zu beschäftigen haben, in dem ein relativ hochkonzentriertes Außenmedium die in ihm lebenden Pflanzen zwingt, ein außerordentlich hohes osmotisches Potential des Zellsaftes aufrechtzuerhalten und dieses im Falle größerer Schwankungen des Außenmediums durch einen besonders leistungsfähigen selektiven Permeabilitätsmechanismus entsprechend zu regulieren.

Wir wenden uns also nunmehr den Versuchen zu, die sich um die kausalanalytische Klärung dieser Probleme bemüht haben.

Es darf als bekannt vorausgesetzt werden, daß die Messung osmotischer Kräfte, die bei Pflanzenzellen an sich keine besonderen Schwierigkeiten bietet, bei den Meeresalgen leider außerordentlich problematisch ist. Turgordehnung, Membranquellung und hohe Plasmadurchlässigkeit machen plasmolytische Messungen schwierig. Kleinheit der Zellen, Imbibitionswasser der meist sehr quellbaren Membran lassen entweder krysoskopische Messungen am Vakuoleninhalt nicht zu oder machen solche an Preßsäften mehr oder weniger fehlerhaft. So ist es nicht verwunderlich, daß an zoologischen Objekten, da bei ihnen die Gewinnung ausreichender Mengen des Innenmediums nicht schwierig ist, bereits viele Fragen der Resistenzmechanismen mariner Organismen geklärt werden konnten (Literatur vgl. REMANE und SCHLIEPER 1958), während auf botanischer Seite bisher nur wenige ältere Arbeiten vorlagen (Literatur vgl. HOFFMANN 1943 und später sehr ausführlich sein Schüler KESSELER 1957, 1958, 1959), die zudem durch die oben angedeuteten Schwierigkeiten belastet sind.

Wenn wir uns nun heute in der Meeresbotanik bemühen, mit verbesserter Methodik diesen Rückstand aufzuholen und damit eine einheitliche aktuelle Front meeresbiologischer Fragestellung zu gewährleisten, so darf nicht übersehen werden, daß neue Schwierigkeiten insofern aufgetreten sind, als sich die alten einfachen physikalischen Modellvorstellungen zur Turgorregulation prinzipiell als unzulänglich erwiesen haben und daß als wesentliches Glied dieser alten Modelle das Permeabilitätssystem der Plasmagrenzschichten nicht länger als quasi semipermeable Membran im statisch-mechanischen Sinne aufgefaßt werden darf, sondern als ein hochkompliziertes Gefüge, das eine gesonderte strukturelle und energetische Betrachtung erfordert. GESSNER (1957) hat am Beispiel der Referate von SCHLIEPER (1932 u. 1956) zur Osmoregulation der Tiere darauf hingewiesen, wie deutlich sich die Aufmerksamkeit der Forschung von der Betrachtung des Gesamtsalzgehaltsfaktors zu der der einzelnen Ionenkomponenten verschoben hat. Dasselbe gilt auch für die einschlägige botanische Forschung und darf als Kennzeichnung der heutigen Problematik der Permeabilitätsforschung verstanden werden.

Es konnte aufgrund einfacher Versuche mit künstlichen Medien an Rotalgen gezeigt werden (SCHWENKE 1957, 1958 a), daß für deren Lebensfähigkeit im Meerwasser und seinen hypo- und hypertonen Varianten unbedingt Ca^{++} erforderlich ist, wenn auch nicht absolut spezifisch, da ein weitgehender Ersatz durch Sr^{++} möglich ist.

Tabelle 3. Beziehungen zwischen Hypotonieresistenz und Ca-Gehalt; *Delesseria sanguinea* (Jan. 1955; $t = 7-8^{\circ} \text{C}$; künstliches Seewasser)

mg/L	Ca-Gehalt entsprechend der Verdünnung von Ozeanwasser in ‰	Prozentualer Anteil toter Zellen nach 24 Stunden bei einem Salzgehalt von		
		1‰	5‰	10‰
0	0	100	100	90
6	0.5	90	75	25
12	1.0	50	30	10
60	5.0	25	10	0
120	10.0	20	10	0
180	15.0	10	0	0
420	35.0	10	0	0

Ferner sind besonders wichtig antagonistische Systeme der Art $\text{Ca}^{++}/\text{Mg}^{++}$ und $\text{K}^{+}/\text{Ca}^{++}$. Während das Fehlen von Ca^{++} sehr schnell zu katastrophalen Folgen führt, wird das Fehlen des wichtigen K^{+} -Ions im iso- und hypotonischen Milieu länger ertragen. Wahrscheinlich spielt dabei der hohe K-Gehalt der Versuchspflanzen als Folge einer leistungsfähigen K^{+} -Akkumulation im Normalmilieu die Hauptrolle.

Zu entsprechenden Ergebnissen ist man auch von zoologischer Seite gekommen (vgl. SCHMITT 1954, SCHLIEPER 1956). So bescheiden sich diese Ansätze zunächst ausnehmen mögen, sie bestätigen dennoch, was MOTHES (1957) über den Wert der vergleichenden biochemischen Methode gesagt hat, daß nämlich trotz aller augenfälligen Unterschiede zwischen Tieren und Pflanzen eine einheitliche zellphysiologische Grundlage sich anbahnt.

Wie sich die oben dargestellten Ansätze physiologisch vertiefen lassen, werden wir bei der Besprechung der Untersuchungen von KESSELER (1957, 1958, 1959) zur Turgorregulation mariner Algen noch zeigen können.

Vorerst jedoch eine Bemerkung zum Begrifflichen. Ich schließe mich dem Sprachgebrauch KESSELERs an und bezeichne wie er solche Regulationsvorgänge, die bei Pflanzenzellen parallelgehend mit den Schwankungen des Außenmediums im Innern

einen relativen hydrostatischen Überdruck erzeugen, als Turgorregulation. Unter Osmoregulation wird demgegenüber die Funktion solcher Mechanismen verstanden, die unabhängig von Schwankungen des Außenmediums einen bestimmten osmotischen Wert annähernd konstant halten, wobei allerdings vorausgesetzt wird, daß — auf Tiere bezogen — die Entwicklung von der passiv poikilosmotischen zur aktiv homoiosmotischen Verhaltensweise tendiert. Will man in dieser Hinsicht keine prinzipiellen Unterschiede zwischen Tieren und Pflanzen zugrunde legen, so kann man den Begriff „Osmoregulation“ folglich als Oberbegriff relativ zur „Turgorregulation“ auffassen.

KESSELER hat nun (vgl. die oben genannten Arbeiten) ausgehend von den Erfahrungen anderer Autoren eine mikrokryoskopische Methode ausgearbeitet, die es ihm gestattet, die Gefrierpunktserniedrigung des Vakuoleninhaltes von einzelnen Zellen geeigneter Arten (*Chaetomorpha linum*, *Bryopsis plumosa*, *Chara baltica*) zu bestimmen. Selbstverständlich hat auch diese Methode noch Fehlermöglichkeiten, einmal auf der Geräteseite (darüber hat KESSELER jedoch sehr eingehende methodenkritische Überlegungen angestellt), und zum anderen auf Seiten der Versuchsobjekte insofern, als bei den Zellsäften das Ideal reiner Kristalloidlösungen nicht verwirklicht sein dürfte. Dennoch stellt das Verfahren einen ganz entscheidenden Fortschritt dar, der auch durch die unvermeidliche Beschränkung auf geeignete Arten nicht geschmälert wird. Zudem wird es im Laufe der Zeit möglich sein, die Messungen auf weitere Formen auszudehnen, so unter den Rotalgen z. B. auf *Griffithsia*.

In welcher Weise wir unsere bisherigen Vorstellungen von den osmotischen Verhältnissen mariner Algen werden ändern müssen, hat KESSELER (1958) durch die folgende Rechnung deutlich gemacht: KYLIN (1938) hat an *Bryopsis plumosa* einen osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse von 44 Atm bestimmt. Nach Abzug des osmotischen Potentials des betreffenden Standortwassers der Pflanzen (23 Atm) müßten demnach 21 Atm als Turgor realisiert sein. KESSELER hat jedoch als Durchschnittsturgor (14 Bestimmungen aus verschiedenen Jahreszeiten 1954/55) nur einen Wert von $2,2 \pm 0,225$ Atm gefunden.

Über diese Tatsache hinaus, eine relativ zuverlässige Methode für die quantitative Erfassung der osmotischen Verhältnisse gefunden zu haben, hat sich KESSELER um den Versuch verdient gemacht, eine brauchbare moderne Terminologie der osmotischen Zustandsgrößen der pflanzlichen Zelle zu entwickeln. Beachtenswert ist sein Bemühen, physikalisch beschreibbare Zustände, Vorgänge und Kräfte mit den entsprechenden eindeutigen physikalischen Termini zu belegen. Je konsequenter das durchgeführt wird, desto leichter ist es möglich, die spezifisch biologischen Systeme und Funktionen als solche zu kennzeichnen und sie begrifflich von den physikochemischen zu unterscheiden. Auch das wird zur erstrebenswerten Klärung der methodologischen Beziehungen zwischen Ökologie und Physiologie beitragen.

So definiert KESSELER (1957, p. 35/36): „Der Turgor einer Zelle ist diejenige Druckdifferenz, die zwischen dem hydrostatischen Binnendruck des flüssigen Zellinhaltes und dem hydro- bzw. aerostatischen Druck des flüssigen oder gasförmigen Außenmediums infolge der Membranspannung besteht.“

Ferner unterscheidet KESSELER zwischen realen und potentiellen Drucken (unter Verwendung der physikalischen Atmosphäre als Maßeinheit) und kommt so in Anlehnung an LEVITT (1951) zu einer einfachen und der physikalischen Situation adäquaten

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 1)

Abb. 1: Langfristige Hypotonieresistenz in Seewasserverdünnungen mit aqua dest. und Leitungswasser bei *Delesseria sanguinea* (vgl. dazu p. 37).

Delesseria sanguinea

a) Seewasserverdünnung mit destilliertem Wasser b) Seewasserverdünnung mit Leitungswasser

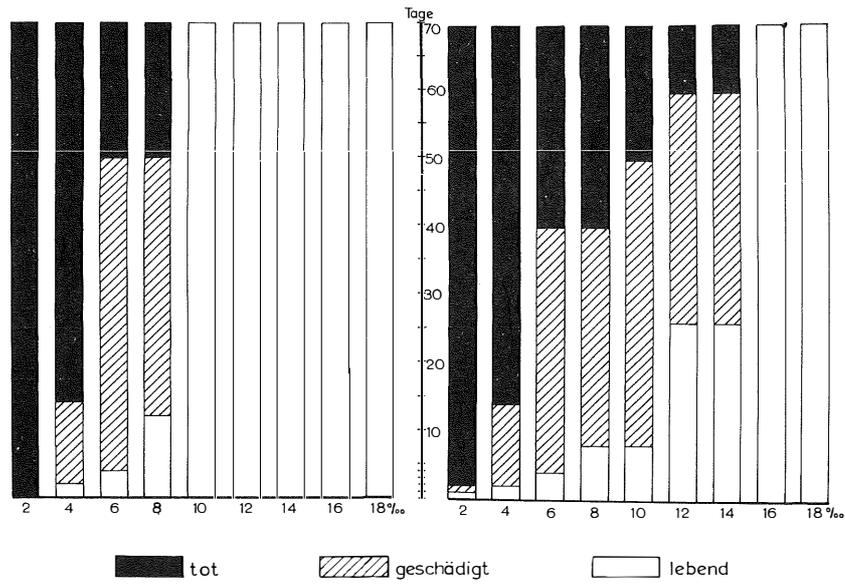


Abb. 1

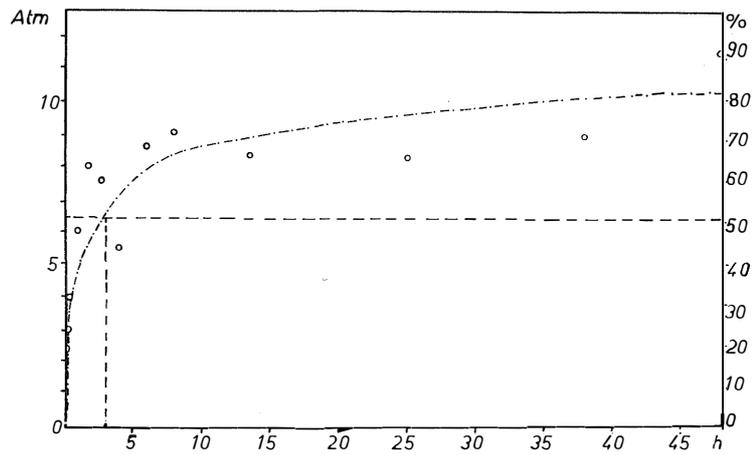
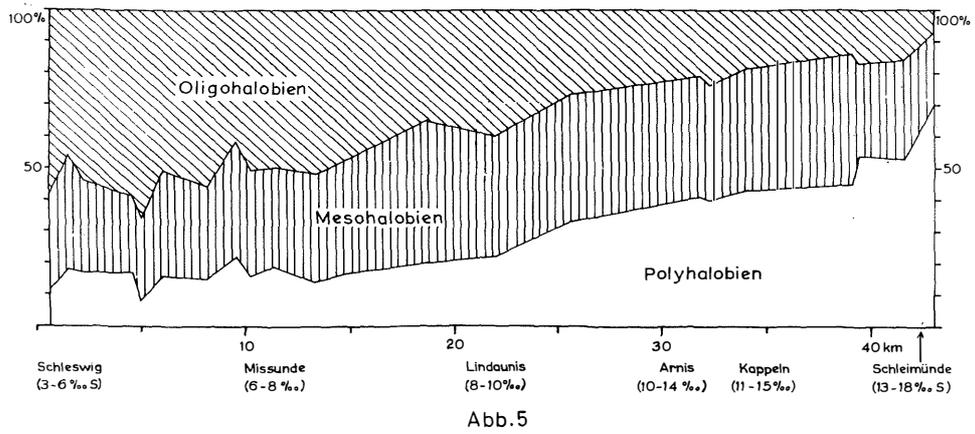
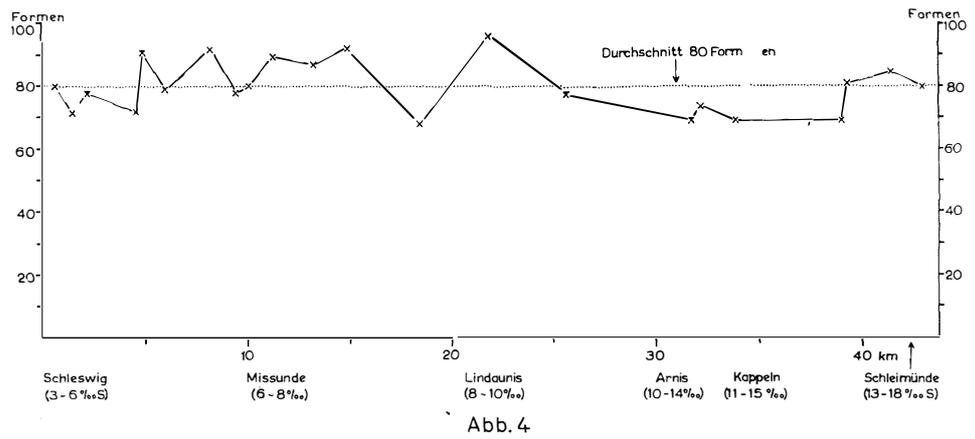
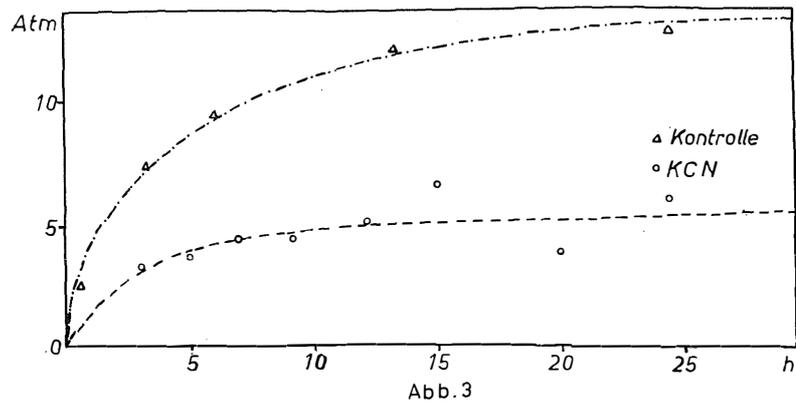


Abb. 2

Tafel 1 (zu H. Schwenke)



Tafel 2 (zu H. Schwenke)

Nomenklatur. So wird der „osmotische Wert“ ersetzt durch den begriffsrichtigen Terminus „osmotisches Potential“ (des Innen- und Außenmediums) und KESSELER (1957, p. 44) sagt: „Das osmotische Potential einer Lösung ist hinsichtlich seiner Größe charakterisiert durch denjenigen hydrostatischen Maximaldruck, den man messen würde, wenn man ein mit der betreffenden Flüssigkeit gefülltes Osmometer mit ideal semipermeabler Membran in destilliertes Wasser vom osmotischen Potential 0 tauchte. Dieser Druck ist der Gefrierpunktserniedrigung der Lösung proportional.“ Es leuchtet unschwer ein, daß der Begriff des Potentials der dynamisch-energetischen Situation viel eher gerecht wird als der statische Begriff „Wert“.

Von den experimentellen Befunden KESSELERS und seinen Deutungsversuchen sei hier nur die Tatsache hervorgehoben, daß die Turgordrucke der marinen Algen doch wohl nicht so hoch sind, wie man sich das früher aufgrund unzureichender Methodik vorgestellt hat (vgl. auch GESSNER, 1959).

Ein Beispiel für den Verlauf der (positiven) Turgorregulation in den ersten Stunden nach Erhöhung des osmotischen Potentials gibt die folgende Tabelle 4. Der Gesamtverlauf innerhalb von 2 Tagen ist graphisch dargestellt auf Tafel 1, Abb. 2.

Tabelle 4. Zeitliche Änderung des Zellsaftpotentials nach plötzlicher Erhöhung des osmotischen Potentials der Außenlösung bei *Chaetomorpha linum*; Übertragung aus 15‰ in 35‰, Gleichgewichtsturgor bei Versuchsbeginn 13—15 Atm (nach KESSELER, 1959)

Zeit	π_Z Atm	π_A Atm	$\pi_Z - \pi_A$ Atm
0.0 min	23.1	22.9	0.2
15.0 min	25.9	22.9	3.0
30.0 min	26.9	22.9	4.0
1.0 h	28.8	22.9	6.0
2.0 h	30.7	22.9	8.0
4.0 h	28.5	22.9	5.6
8.0 h	31.9	22.9	9.0

π_Z = osmotisches Potential des Zellsaftes

π_A = osmotisches Potential des Außenmediums

$P_T = \pi_Z - \pi_A$ = Turgor des Materials

(wobei die letzte Beziehung nur gilt, wenn sich das Versuchsmaterial im osmotischen Gleichgewicht mit dem Außenmedium befindet; vgl. KESSELER, 1957).

Ferner hat der Autor zeigen können, daß die Regulationsvorgänge bei seinen Versuchsalgen in relativ einfach zusammengesetzten künstlichen Medien durchaus normal, d. h. wie im natürlichen Milieu entsprechender Konzentration, verlaufen. Das hat ihm die Möglichkeit gegeben, sich der Frage nach der Bedeutung einzelner ionaler Komponenten des Meerwassers zuzuwenden. Von entscheidender Wichtigkeit sind Kalzium und Kalium.

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 2)

Abb. 2: Zeitlicher Verlauf der Turgorregulation von *Chaetomorpha linum* in hypertonischem künstlichen Seewasser, dessen osmotisches Potential dem des Zellsaftes zur Zeit $t = 0$ entspricht; nach KESSELER, 1959.

Abb. 3: Verlauf der Turgorregulation von *Chaetomorpha linum* in künstlichem Seewasser mit und ohne Cyanidzusatz; nach KESSELER, 1959.

Abb. 4: Die Formenzahl der Bodendiatomeen in der Schlei; nach SIMONSEN, 1959.

Abb. 5: Anteil der benthischen Süßwasser-, Brackwasser- und Meeresdiatomeen in der Schlei; nach SIMONSEN, 1959 (vgl. dazu p. 43).

Tabelle 5. Zeitliche Änderung des Turgors im kalium- bzw. kalziumfreien künstlichen Seewasser bei *Chaetomorpha linum* nach Übertragung aus 10⁰/₀₀ in 35⁰/₀₀; Gleichgewichtsturgor bei Versuchsbeginn etwa 16 Atm (nach KESSELER, 1959)

Medium	Zeit	π_Z Atm	π_A Atm	$\pi_Z - \pi_A$ Atm
K-frei	18 h	29.4	23.0	6.4
Ca-frei	18 h	29.4	22.5	6.9
Kontrolle	18 h	31.8	22.9	8.9
K-frei	45 h	28.2	23.0	5.2
Ca-frei	45 h	23.7	22.5	1.2
Kontrolle	45 h	37.2	22.9	14.3

Hinsichtlich des letztgenannten Ions erscheinen auch in diesem Falle Akkumulationsvorgänge von besonderem Interesse.

Prinzipiell wichtig ist schließlich der Befund, daß die positive Turgorregulation (d. h. die Regulation nach Erhöhung des osmotischen Außenpotentials) durch KCN weitgehend hemmbar ist. Es muß sich also um einen aktiven Vorgang handeln, offenbar unter Beteiligung eisenhaltiger Atmungsfermente (vgl. dazu Tafel 2, Abb. 3). Die negative Regulation (d. h. die Regulation nach Erniedrigung des osmotischen Außenpotentials) ist hingegen nicht merklich hemmbar. Ebensovienig ist die bloße Aufrechterhaltung des normalen Turgors durch CN' merkbar zu beeinträchtigen. KESSELER ist daher der Ansicht, daß an diesen Vorgängen eisenhaltige Atmungsfermente nicht in nennenswertem Umfange beteiligt sind.

Immerhin wird man sagen dürfen, daß auch diese Untersuchungen die neuere Auffassung stützen, wonach für solche Regulationsvorgänge eher komplizierte aktive Prozesse als einfache mechanische anzunehmen sind, so verlockend auch diese einfachen physikalischen Modelle der kausalanalytischen Fragestellung erscheinen mögen.

III. Das Brackwasserproblem in meeresbotanischer Sicht

HOFFMANN (1943) hat seiner zusammenfassenden Betrachtung des hier in Rede stehenden Problemkreises ein Kapitel vorangestellt, das sich mit den sogenannten Brackwasserregeln befaßt. Also jenen vor allem auf REMANE (1940) zurückgehenden allgemeinen Gesichtspunkten, unter denen das Leben von Tieren und Pflanzen unter der Bedingung zunehmender Aussüßung und im Hinblick auf beide Einwanderungsrichtungen, nämlich vom ozeanischen Wasser und vom Süßwasser her, zu betrachten ist. Für unsere allgemeinen Zwecke soll unter Brackwasser ganz allgemein verdünntes Ozeanwasser verstanden werden, wenn auch dabei zu bedenken ist, daß sich innerhalb der Ostsee, zumindest in den Bereichen mineralreichen Süßwasserzuströms, Abweichungen von den konstanten Ionen-Relationen des ozeanischen Wassers einstellen, so z. B. — wie WITTIG (1940) gezeigt hat — als positive Kalzium-Anomalie. Von der schwierigen und bis heute kaum endgültig entschiedenen Frage der Einteilung und Abgrenzung der Brackwassergebiete sei hier abgesehen (vgl. dazu das Venedig-Symposium über die Brackwasser-Klassifikation von 1958). Wir meinen also jene Regeln, die sich beziehen auf die Erscheinung der Artenabnahme im Brackwasser, auf die Größenreduktion und schließlich auf die sogenannte Brackwasser-Submergenz. Es dürfte sich an dieser Stelle erübrigen, sie im einzelnen zu erläutern (vgl. dazu GESSNER 1957, REMANE und

Tabelle 6. Abnahme der marinen Arten der Rot-, Braun- und Grünalgen von der Nordsee zur Ostsee (nach HOFFMANN 1943), (in Klammern die Prozentzahlen)

	Nordsee	Ostsee			
		Teil I Beltsee	Teil II Arkonasee, Bornholmsee, südl. Gotland- see bis Got- land	Teil III nördl. Got- landsee mit Ålandsee und Schärenmeer, Finnischer Meerbusen	Teil IV Bottensee, Bottenwiek
Salzgehalt	33‰	20—10‰	10—7‰	7—5‰	5—3‰
Rotalgen	181 (100)	94 (51.9)	43 (23.7)	18 (10.0)	8 (4.4)
Braunalgen	124 (100)	75 (60.4)	48 (38.7)	23 (18.5)	10 (8.1)
Grünalgen	101 (100)	76 (75.2)	68 (67.3)	45 (44.5)	28 (27.7)
Insgesamt	406 (100)	245 (60.2)	159 (39.1)	86 (21.2)	46 (11.3)

SCHLIEPER 1958). Wir wollen vielmehr fragen, wie sich ihre Gültigkeit für die Meeresbotanik in heutiger Sicht darstellt. Daß sich mit der zunehmenden Aussüßung eine rasche Artenabnahme bei Tieren und Pflanzen ergibt, und daß diese Abnahme keineswegs durch eine gegenläufige Einwanderung vom Süßwasser her kompensiert wird — wodurch sich die bekannte eigenartige Lage des Artenminimums bei 5—3‰ einstellt (REMANE 1940) — darf als gesichert gelten (vgl. Tab. 6), zumindest insoweit, wie von meeresbotanischer Seite die Großalgen betrachtet werden.

HOFFMANN (1943) hat nicht bezweifelt, daß diese Regel auch auf die Flagellaten und Diatomeen anzuwenden sei. Nach den neuesten Untersuchungen seines Schülers SIMONSEN (1959) erscheint das jedoch nicht mehr so sicher. Der genannte Autor hat im Rahmen seiner Untersuchungen zur Systematik und Ökologie der Bodendiatomeen der westlichen Ostsee zeigen können, daß die Verhältnisse wenigstens innerhalb der Schlei, insofern man dieses fördeartige Gewässer mit seinem kontinuierlich abnehmenden Salzgehalt als Modell für ein entsprechend ausgesüßtes Brackwassermeer verstehen will, ganz anders liegen. SIMONSEN fand, daß die Artenzahl der Diatomeen von Schleimünde (13—18‰) bis Schleswig (3—6‰) praktisch konstant bleibt, nämlich bei etwa 80 Arten. Dabei geht der Abnahme der Polyhalobien eine Zunahme der Oligohalobien fast genau parallel, während die Gruppe der Mesohalobien annähernd gleichmäßig verteilt ist (vgl. Tafel 2, Abb. 4 und 5).

Was die zweite der eben genannten Regeln anbelangt, so ist das Faktum der Größenreduktion wie bei den Tieren so auch bei den Großalgen ganz eindeutig aufzuzeigen (vgl. z. B. HOFFMANN 1929, 1943; LEVRING 1952). Allerdings muß auch hier vor einer prinzipiellen Verallgemeinerung gewarnt werden. So ist z. B. bei *Delesseria sanguinea* neben der Größenabnahme die habituelle Abwandlung von der stumpfen randgewellten Nordseeform zur spitzlancettlichen nichtgewellten Ostseeform ausgezeichnet zu verfolgen. An der Küste von Blekinge (Südschweden) schließlich kommt die Art bei 6—7‰ nur noch in einer kleinen, wenige Millimeter breiten Variante vor (LEVRING 1940). Aber eine sehr schmalblättrige Form (forma *lanceolata* J. Ag.) gibt es auch schon in der Kieler Bucht bei wesentlich höheren Salzgehalten neben dem Normaltyp dieses Gebietes. Und für *Fucus vesiculosus* hat BAUCH (1954) im Rahmen seiner *Fucus*-Studien zeigen können, daß die Zwergpflanzen dieser Art im Hiddensee-Gebiet durch Regenerationen an abgerissenen Migrationsformen entstehen. Diese Regenerate lösen sich leicht von der Mutterpflanze und führen dann ein selbständiges Leben.

Auch für die Regel der Brackwasser-Submergenz gibt es auf meeresbotanischem Gebiet augenfällige Beispiele. Es ließen sich hier ebenfalls *Delesseria sanguinea* und die nahestehenden Arten *Phycodrys rubens* und *Membranoptera alata* nennen. Besonders deutlich aber ist die Situation bei *Fucus serratus*. Während diese Art noch im Kattegat neben *Fucus vesiculosus* mindestens gleich stark im oberen Litoral wächst, ist sie am Eingang zur Kieler Förde nur noch in etwa 5 m Tiefe zu finden. Andererseits aber taucht *Chondrus crispus* in manchen Jahren selbst in der Kieler Förde eigentlich etwas wider Erwarten im oberen Litoral auf. Solche Fälle verweisen auf das, was schon HOFFMANN (1943) zu dieser Frage angemerkt hat, daß nämlich in diesem Punkte schwer von den übrigen ökologischen Faktoren neben dem Salzgehalt abzusehen ist, von denen das allgemeinere Problem der vertikalen Zonierung der Algen abhängt. SIMONSEN (1959) kommt hinsichtlich des Verhaltens der Diatomeen gegenüber der Submergenzregel zu keinen ganz eindeutigen Ergebnissen. Die Zonierung der marinen Bodendiatomeen scheint allgemein weniger scharf zu sein als die der benthischen Großalgen.

Die naheliegende und auch von HOFFMANN (1943) aufgeworfene Frage nach der kausalen Erklärung der oben umrissenen Regeln wird man heute zweckmäßig in die nach der allgemeinen Problematik des Lebens im Brackwasser eingliedern. Und zwar in jenem umfassenden und vorausschauenden Sinne, wie ihn MONTFORT verstanden hat, als er (1938, p. 35) sagte, es handele „sich hier letzten Endes weder um Algologie noch um spezielle Fragen der Pflanzengeographie oder der Physiologie. Es geht vielmehr um das Verhältnis von Umwelt und Erbgut und ihre Auswirkung auf die innere physiologische Gestalt der Organismen. Dies aber ist eine biologische Kernfrage, da sie das Wesen der Konstitution in ihrem Verhältnis zum Lebensraum betrifft.“

Welche Bausteine liegen nun vor für den meeresbotanischen Beitrag zum Brackwasserproblem in dieser Sicht? Zunächst die heute fast schon klassisch zu nennenden Arbeiten einerseits HOFFMANNS über die Atmung der Meeresalgen in Abhängigkeit vom Salzgehalt und andererseits die MONTFORTS über die Assimilation der Algen unter entsprechenden Bedingungen. So bedeutsam diese Untersuchungen sind, die Zusammenschau beider Lebensfunktionen in moderner Betrachtungsweise steht noch aus. Und damit fehlt bis heute der Schlußstein zu HOFFMANNS Auffassung von 1929, wonach Artverbreitung und Habitusreduktion im Brackwasser als ein spezielles Ernährungsproblem zu verstehen sind: es fehlen nämlich die notwendigen spezifisch geplanten Untersuchungen über die Stoffwechselbilanz der verschiedenen Arten im Gebiet. Erst dann könnte wirklich entschieden werden, was unter diesem Gesichtspunkt als Steno- oder Euryhalinität zu betrachten ist.

Darüber hinaus besteht heute die methodologisch hinreichend genau umschreibbare und — so hoffen wir — weiterführende Möglichkeit, mit Hilfe der ökologisch-physiologischen Resistenzforschung in vergleichender Methodik der Klärung des hier betrachteten Problems näherzukommen. Neben der Charakterisierung des Resistenzverhaltens der jeweiligen Arten und ihrer Lokalformen durch die Bestimmung der Resistenzgrenzen läßt sich in manchen Fällen auch bereits die Trennung der genotypisch fixierten Resistenzkomponente von der ökologisch-phänotypisch modifizierten aufzeigen (so z. B. SCHWENKE 1959 bei *Delesseria sanguinea* und *Phycodrys rubens*; vgl. aber auch MONTFORT, RIED und RIED 1957). Aber es wäre zu einseitig, wollte man die Möglichkeiten dieser Art von Resistenzforschung nur als ausschließlich deskriptive betrachten. Es lassen sich vielmehr, ebenfalls auf vergleichend-zellphysiologischer Grundlage, auch Ergebnisse erzielen, die als ökologisch orientierte Vorbefunde für die erklärende physiologische Faktorenanalyse verstanden werden können. Ich nenne hier nur die Frage der Ca-Wirkung im Resistenzmechanismus. Es hat sich zeigen

lassen, daß dieses Problem mit einfachen Mitteln bis in quantitative Beziehungen zu verfolgen ist (z. B. KESSELER 1957, 1959; SCHWENKE 1958a) und ferner im Vergleich mit entsprechenden zoologischen Untersuchungen (vgl. z. B. SCHLIEPER 1956), daß hier ein Phänomen von allgemeiner biologischer Bedeutung erfaßt ist, so relativ wenig wir auch bisher über die eigentlichen zellphysiologischen Zusammenhänge biochemischer und physikochemischer Art wissen.

Berücksichtigt man schließlich die von KESSELER (l. c.) aufgezeigte Möglichkeit, auch quantitativ die physikalischen Zustandsgrößen der Algenzellen unter osmotischer Belastung wenigstens in einigen Fällen befriedigend genau erfassen zu können, so wird vielleicht einleuchten, warum wir hinsichtlich der Klärung des Brackwasserproblems auch von meeresbotanischer Seite einigen Optimismus hegen. Zumal die Hoffnung berechtigt erscheint, neben der Lösung spezieller Fragen auch Einsichten von allgemeinem Wert für das Verständnis des Lebens und seiner Funktionen zu gewinnen.

IV. Schluß

Die hier vorliegende Arbeit kann und soll nicht mehr sein als der Versuch eines Zwischenberichtes über die Situation und die Fortschritte in der Erforschung eines der zentralsten Probleme der marinen Botanik. Sie ist zudem geschrieben in der erklärten Absicht, die Grenzen der Betrachtungsweise der klassischen Physiologie deutlich zu machen und darüber hinausgehend aufzuzeigen, daß die unvermeidliche Ausweitung und Vertiefung des Problemgehaltes neue theoretische und praktische Mittel erfordert. Wenn dabei so relativ viel von Ökologie und Physiologie und ihrem Verhältnis zueinander gesprochen wird, so nicht, um auf Kosten der eigentlichen Frage allgemeine theoretische Dinge zu diskutieren, sondern nur deshalb, weil wir meinen, daß die unbedingt erforderliche Ordnung des systematischen Fragens und Deutens im vorliegenden Falle nur eine solche sein kann, die sich primär an der vorgefundenen ökologischen Situation orientiert.

HOFFMANN (1943) hat — wie bereits an anderer Stelle gesagt — dieses Problem ebenfalls gesehen und die klärende Weiterführung gefordert. Die Themenstellung seiner letzten Arbeit (1958) läßt das deutlich erkennen.

Literaturverzeichnis

(Die bei HOFFMANN 1943 in Fußnoten zitierte Literatur ist im folgenden Verzeichnis durch * gekennzeichnet.)

- ALGÉUS, S., 1946: Untersuchungen über die Ernährungsphysiologie der Chlorophyceen. Bot. Not. 1946, I. — ALSTADSAETER, I., 1954: Algological Observations in the Hardanger Fjord. Nytt. Magasin f. Botanikk 2, 101—116. — BARNES, H., 1957: Nutrient Elements; in: Treatise on Marine Ecology and Paleoecology, Vol. 1, Geol. Soc. America, Memoir 67. — BAUCH, R., 1955/56: Biologisch-ökologische Studien an der Gattung *Fucus*. Wiss. Z. d. Univ. Greifswald (Festjahr. z. 500-Jahrfeier). — BAUMEISTER, W., 1952: Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. Jena. — BLINKS, L. R., 1951: Physiology and Biochemistry of Algae; in: Manual of Phycology. Waltham, Mass., U.S.A. — *BIEBL, R., 1937: Ökologische und zellphysiologische Studien an Rotalgen der englischen Südküste. Beih. Bot. Centr. Bl., Abt. A, Bd. 57, 382—424. — *BIEBL, R., 1938: Trockenresistenz und osmotische Empfindlichkeit der Meeresalgen verschieden tiefer Standorte. Jhrb. f. wiss. Bot., Bd. 86, 350—386. — *BIEBL, R., 1938: Zur Frage der Salzpermeabilität bei Braunalgen. Protoplasma, Bd. 31, 518—523. — *BIEBL, R., 1939: Protoplasmatische Oekologie der Meeresalgen. Ber. d. Dt. Bot. Ges., Bd. 57, 78—90. — BIEBL, R., 1952: Ecological and non-environmental constitutional resistance of the protoplasm of marine algae. Journ. Biol. Mar. Assoc. Plymouth, Bd. 31, 307—315. — BIEBL, R., 1956: Zellphysiologisch-ökologische Untersuchungen an *Enteromorpha clathrata* (RÖTH) Greville. Ber. d. Dt. Bot. Ges., Bd. 69, 75—86. — BIEBL, R., 1958: Temperatur- und osmotische Resistenz von Meeresalgen der bretonischen Küste. Protoplasma Bd. 50, 217—242. — BOGEN, H. J., 1954: Resistenz; Ref. in: Fortschritte d. Botanik, XVI. — BRAARUD, T., 1951: Salinity as an ecological factor in marine phytoplankton. Physiol. Plantarum, Vol. 4, 28—34. — *BUCH, K., 1932: Untersuchungen über gelöste Phosphate und Stickstoff-Verbindungen in den nordbaltischen Meeresgebieten. Havsforsknings-

institutets Skrift 86, Helsingfors. — *BUCH, K., 1933: On boric acid in the sea and its influence on the carbonic acid equilibrium. Journ. du Cons Internat. p. l'Expl. de la Mer, Bd. 8. — *BUCH, K., 1943: Über den biochemischen Stoffwechsel der Ostsee. Kieler Meeresf., Bd. V. — *BÜNNING, E., 1934/35: Zellphysiologische Studien an Meeresalgen. Protoplasma, Bd. 22, 444—456. — *CHALAUPKA, I., 1939: Permeabilitätsstudien an Meeresalgen, vornehmlich an Braunalgen. Thalassia, Bd. 3. — *COLLANDER, R., 1936: Der Zellsaft der Characeen. Protoplasma, Bd. 25, 201—210. — *COLLANDER, R., 1939: Permeabilitätsstudien an Characeen. Die Aufnahme und Abgabe der Kationen. Protoplasma, Bd. 33, 215—257. — *DREVS, P., 1896: Über die Regulation der osmotischen Druckes in Meeresalgen bei Schwankungen des Salzgehaltes im Außenmedium. Arch. d. Vereins d. Freunde d. Naturgesch. in Mecklbg., Güstrow, Jahr 49, 91—135. — FOGG, G. E., 1953: The Metabolism of Algae. London/New York. — *GESSNER, FR., 1940: Untersuchungen über die Osmoregulation von Wasserpflanzen. Protoplasma, Bd. 34, 593. — GESSNER, FR., 1957: Meer und Strand. 2. Aufl., Berlin. — GESSNER, FR., 1959: Hydrobotanik II: Stoffhaushalt. Berlin. — HAAS, J., 1955: Physiologie der Zelle. Berlin. — *HARDER, R., 1915: Beiträge zur Kenntnis des Gaswechsels der Meeresalgen. Jhrb. f. wiss. Bot., Bd. 56, 254—298. — HARVEY, H. W., 1955: The Chemistry and Fertility of Sea Waters. Cambridge. — HENKEL, R., 1952: Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Meeresalgen, insbesondere an *Bangia pumila*. Kieler Meeresf. VIII, 192—211. — *HOFFMANN, C., 1929: Die Atmung der Meeresalgen und ihre Beziehung zum Salzgehalt. Jhrb. f. wiss. Bot., Bd. 71, 214—268. — *HOFFMANN, C., 1932: Zur Bestimmung des osmotischen Druckes an Meeresalgen. Planta, Bd. 16, 413—432. — *HOFFMANN, C., 1932: Zur Frage der osmotischen Zustandsgrößen bei Meeresalgen. Planta, Bd. 17, 805—809. — *HOFFMANN, C., 1933: Die Vegetation der Nord- und Ostsee; in: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Teil Ic. — *HOFFMANN, C., 1933/34: Beiträge zur Algenflora der westlichen Ostsee. Schr. d. nat. wiss. Vereins Schleswig-Holstein, Bd. 20, 106—115. — HOFFMANN C., 1943: Der Salzgehalt des Seewassers als Lebensfaktor mariner Pflanzen. Kieler Blätter 3, 60—76. — HOFFMANN, C. u. M. REINHARDT, 1952: Zur Frage der Remineralisation des Phosphors bei Benthosalgen. Kieler Meeresf. VIII, 135—144. — HOFFMANN, C., 1953: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Remineralisation des Phosphors bei Meeresalgen. Planta, Bd. 42. — HOFFMANN, C., 1956: Untersuchungen über die Remineralisation des Phosphors im Plankton. Kieler Meeresf. XII, 25—36. — HOFFMANN, C., 1959: études écologiques et Physiologiques de quelques Algues de la Mer Baltique. Colloques Internat. du Centre Nat. de la Recherche Scientif., LXXXI, Ecologie des Algues marines, Dinard 1957, 205—218. — *HÖFLER, K., 1931: Hypotonietod und osmotische Resistenz einiger Rotalgen. Österr. Bot. Ztschr., Bd. 80, 52—71. — *HÖFLER, K., 1932: Vergleichende Protoplasmatik. Ber. d. Dt. Bot. Ges., Bd. 50, 55. — JACOBI, G., 1957: Vergleichend enzymatische Untersuchungen an marinen Grün- und Rotalgen. Kieler Meeresf. XIII, 212—219. — JACOBI, G., 1959: Salinitätswirkung des Seewassers auf die Enzymaktivität von *Ulva lactuca*. Kieler Meeresf. XV, H. 2. — KAMINSKI, E., 1958: Untersuchungen über den Einfluß des Salzgehaltes des Seewassers auf *Ulopsora penicilliformis* (Roth) Aresch. Diplomarbeit, Kiel. — KÄNDLER, R., 1951: Der Einfluß der Wetterlage auf die Salzgehaltsschichtung im Übergangsbereich zwischen Nord- und Ostsee. Dt. Hydrgr. Ztschr., Bd. 4. — KESSELER, H., 1957: Mikrokryoskopische Untersuchungen an Meeresalgen mit besonderer Berücksichtigung der Turgorregulationsvorgänge von *Chaetomorpha linum*. Diss. Kiel. — KESSELER, H., 1958: Eine mikrokryoskopische Methode zur Bestimmung des Turgors von Meeresalgen. Kieler Meeresf. XIV, 23—41. — KESSELER, H., 1959: Mikrokryoskopische Untersuchungen zur Turgorregulation von *Chaetomorpha linum*. Kieler Meeresf. XV, 51—73. — KINNE-DIETRICH, E., 1955: Beiträge zur Kenntnis der Ernährungsphysiologie mariner Blaualgen. Kieler Meeresf. XI, 34—47. — *KNIEP, H., 1907: Beiträge zur Keimungsphysiologie und -biologie von *Fucus*. Jhrb. f. wiss. Bot., Bd. 44, 635—725. — KNIEP, H., 1914: Über die Assimilation und Atmung der Meeresalgen. Int. Rev. d. ges. Hydrobiologie u. Hydrographie, Bd. 7, 1—38. *KOTTE, H., 1914: Turgor und Membranquellung bei Meeresalgen. Wiss. Meeresunters. N.F. Abt. Kiel, Bd. 17, 119—167. — KRAUSS, W., 1960: Hydrographische Messungen mit einem Beobachtungsmast in der Ostsee. Kieler Meeresf. XVI, H. 1. — KREY, J., 1956: Die Trophie küstennaher Meeresgebiete. Kieler Meeresf. XII, 46—64. — KREY, J., 1959: Über den Gehalt an gelöstem anorganischem Phosphor in der Kieler Förde 1952—1957. Kieler Meeresf. XV, 17—28. — KÜNZENBACH, R., 1956: Über die Algenvegetation der Ostsee und der Boddengewässer um Hiddensee. Wiss. Z. d. Univ. Greifswald (Festjahr. z. 500-Jahrfeier). — *KÜSTER, E., 1937: Pathologie der Pflanzenzelle, T. 2: Pathologie der Plastiden. Protoplasma-Monographien, Bd. 13. — KYLIN, H., 1911: Einige Versuche über die Atmung der Meeresalgen. Arkiv för Botanik, Bd. 11, Nr. 2, 1—14. — *KYLIN, H., 1938: Über den osmotischen Druck und die osmotische Resistenz einiger Meeresalgen. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 32, 238—248. — KYLIN, H., 1941: Biologische Analyse des Meerwassers. Kungl. Fysiograf. Sällsk. i Lund Förh., Bd. 11, Nr. 21. — *LEVRING, T., 1940: Studien über die Algenvegetation von Blekinge, Südschweden. Diss. Lund. — LEVRING, T., 1952/53: Reduced forms in the swedish marine flora. Proceedings of the First Int. Seaweed Symp., 20—22. — LEVRING, T., 1958: Some modern aspects of growth and reproduction in marine algae in different regions. Int. Union of Biol. Sciences, Serie B, Nr. 24. — *MONTFORT, C., 1931: Assimilation und Stoffgewinn der Meeresalgen bei Aussüßung und Rückversalzung. I. Phasen

der Giftwirkung und die Frage der Reversibilität. II. Typen der funktionellen Salzeinstellung. Ber. d. Dt. Bot. Ges., Bd. 49. — MONTFORT, C., 1934: Farbe und Stoffgewinn im Meer. Jhrb. f. wiss. Bot., Bd. 79. — MONTFORT, C., 1938: Funktionstypen des Assimilationsapparates. I. Aufdeckung und vergleichende Analyse der Carotinoidwirkungen. Kieler Meeresf. III. — *MONTFORT, C., 1938: Funktionstypen des Assimilationsapparates und das Problem der gelben Blattfarbstoffe. 2. Die Bedeutung der meereskundlichen Forschung für Grundfragen der Pflanzenphysiologie und Vegetationskunde. Kieler Meeresf. III. — MONTFORT, C., RIED u. RIED, 1955: Die Wirkung kurzfristiger warmer Bäder auf Atmung und Photosynthese im Vergleich von eurythermen und kaltenothermen Meeresalgen. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 31, 349—375. — MONTFORT, C., RIED u. RIED, 1957: Abstufungen der funktionellen Wärmeresistenz bei Meeresalgen in ihren Beziehungen zu Umwelt und Erbgut. Biol. Zbl., Bd. 76, 257—289. — *MOSEBACH, G., 1936: Kryoskopisch ermittelte osmotische Werte bei Meeresalgen. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 24, 113—137. — MOTHEs, K., 1957: Die vergleichend biochemische Methode. Forschungen u. Fortschritte, 31. Jhrg., H. 3, 70—76. — NATH, H., 1955: Der Gashaushalt der Meeresalgen in Abhängigkeit vom Salzgehalt des Seewassers. Staatsexamensarbeit, Kiel. — *OLTMANNs, FR., 1923: Morphologie und Biologie der Algen, 2. Aufl., Bd. III. Jena. — OVerBECK, J., 1955/56: Meeresdüngungsversuche in einem Boddengewässer Rügens. Wiss. Z. d. Univ. Greifswald (Festjahrg. z. 500-Jahrfeier). — *REMANE, A., 1934: Die Brackwasserfauna. Verh. d. Dt. Zool. Ges., 34—77. — *REMANE, A., 1940: Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee; in: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, I a. — REMANE, A. und SCHLIEPER, C., 1958: Die Biologie des Brackwassers. Die Binnengewässer, Bd. XXII, Stuttgart. — *RENNER, O., 1932: Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes javanischer Kleinepiphyten. Planta, Bd. 18. — *RESÜHR, B., 1935: Hydrations- und Permeabilitätsstudien an unbefruchteten Fucus-Eiern (*Fucus vesiculosus* L.). Diss. Kiel; Protoplasma Bd. 24, 531—586. — *SAGATZ, K., 1931: Vergleichende Untersuchungen der Assimilationsleistungen bei Süßwasser- und *Vaucheria* aus einer Solquelle in abgestuften Salzlösungen. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 19, 67—138. — *SCHLIEPER, C., 1936: Die Abhängigkeit der Atmungsintensität der Organismen vom Wassergehalt und dem kolloidalen Zustand des Protoplasmas. Biol. Zbl., Bd. 56. — SCHLIEPER, C., 1952: Versuch einer physiologischen Analyse der besonderen Eigenschaften einiger eurythermer Wassertiere. Biol. Zbl., Bd. 71, 449. — SCHLIEPER, C. und KOWALSKI, R., 1956: Über den Einfluß des Mediums auf die thermische und osmotische Resistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresf. XII, 37—45. — SCHMITT, E., 1955: Über das Verhalten von Süßwasserplanarien (*Planaria gonocephala* DUGÈs und *Pl. lugubris* O. SCHMIDT) in Brackwasser. Kieler Meeresf. XI, 48—58. — *SCHREIBER, E., 1927: Die Reinkultur von marinem Phytoplankton und deren Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meerwassers. Wiss. Meeresunters. N.F. Abt. Helgoland, Bd. 16. — *SCHREIBER, E., 1931: Über Reinkulturversuche und experimentelle Auxosporenbildung bei *Melosira nummuloides*. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 73, 331—345. — *SCHULZ, B., 1930: Die Beziehungen zwischen Jod- und Salzgehalt des Meerwassers. Ann. d. Hydrographie u. marit. Meteorologie, Jhrg. 58, 2—16. — SCHULZ, B., 1932: Einführung in die Hydrographie der Nord- und Ostsee; in: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. — SCHWENKE, H., 1957: Resistenzuntersuchungen an Rotalgen der Kieler Bucht. Diss., Kiel. — SCHWENKE, H., 1958: Über die Salzgehaltsresistenz einiger Rotalgen der Kieler Bucht. Kieler Meeresf. XIV, 11—22. — SCHWENKE, H., 1958a: Über einige zellphysiologische Faktoren der Hypotonieresistenz mariner Rotalgen. Kieler Meeresf. XIV, 130—150. — SCHWENKE, H., 1959: Untersuchungen zur Temperaturresistenz mariner Algen der westlichen Ostsee. I. Das Resistenzverhalten von Tiefenrotalgen bei ökologischen und nichtökologischen Temperaturen. Kieler Meeresf. XV, 34—50. — SEGERSTRÅLE, S. G., 1957: Baltic Sea; in: Treatise on Marine Ecology and Paleocology, Vol. 1, Geol. Soc. America, Memoir 67. — SIMONSEN, R., 1959: Untersuchungen zur Systematik und Ökologie der Bodendiatomeen der westlichen Ostsee. Diss. Kiel. — SMITH, G. M. edit., 1951: Manual of Phycology. Waltham, Mass. — *STEWART, F. C. and I. C. MARTIN, 1937: The distribution and physiology of *Valonia* at the dry Tortugas, with special reference to the problem of salt accumulation in plants. Papers from Tortugas Laboratory, Bd. 31. — *STOSCH, H. A. von, 1942: Form und Formwechsel der Diatomee *Achnanthes longipes* in Abhängigkeit von der Ernährung. Mit besonderer Berücksichtigung der Spurenstoffe. Ber. d. Dt. Bot. Ges., Bd. 60, 2—10. — *WALTER, H., 1923: Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse. Jhrb. f. wiss. Bot., Bd. 62, 145—213. — *WALTER, H., 1929: Plasmaquellung und Assimilation. Protoplasma, Bd. 6, 107—113. — *WATTENBERG, H., 1938: Zur Chemie des Meerwassers. Zeitschr. f. anorg. und allgem. Chemie, Bd. 236, 339—360. — WITTIG, H., 1940: Über die Verteilung des Calciums und der Alkalinität in der Ostsee. Kieler Meeresf. III. — WÜST, G., 1957: Ergebnisse eines hydrographisch-produktionsbiologischen Längsschnitts durch die Ostsee im Sommer 1956. I. Die Verteilung von Temperatur, Salzgehalt und Dichte. Kieler Meeresf. XIII, 163—185.