

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 Urheberrechtlichsinhabers. 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.

Kultorexperiment und Oekologie bei Algen¹⁾

von H. A. VON STOSCH

Wenn hier zu diskutieren versucht wird, wieweit Ergebnisse der Laboratoriumskultur die Beurteilung ökologischer Fragen in der Natur ermöglichen oder erleichtern können, so sei vorangeschickt, daß unsere eigenen Arbeiten zwar gelegentlich in diese letzte Richtung reflektieren, sich aber vorwiegend mit der Kultur von Meeresalgen, per se oder mit dem Ziel einer Beherrschung des Formwechsels ihrer Objekte, beschäftigen. Was hier gegeben werden kann, sind also lediglich Überlegungen des Laboratoriumsbiologen darüber, was die Kultur seiner Meinung nach bereits für die Ökologie getan hat und was sie noch hier oder dort tun könnte. Stärker im Rahmen meiner eigentlichen Kompetenzen liegt die Umkehrung dieser Frage: Inwieweit kann die Kenntnis der Ökologie im Kultorexperiment helfen. Wäre, um die Formulierung SCHLIEPERS im vorangehenden Artikel anzuwenden, dieses letztere methodisch völlig adaequat den Verhältnissen am Standort, so handelt es sich bei dieser zweiten Frage lediglich um eine Variation des ersten Themas. Aber da hier ökologische, nicht entwicklungsphysiologische Interessen im Vordergrund stehen, kann die Nutzbarmachung der Freiland-erfahrung für das Laboratorium nur kurz berührt werden.

Die Kulturverfahren

Notwendig ist es jedoch, zunächst einige Worte über das Kulturverfahren selbst, seine Probleme und seine Problematik zu sagen, da diese in engem Zusammenhang mit der Frage nach der Übertragbarkeit der Ergebnisse treten. Kultivieren kann vielerlei

Tabelle 1
Gliederung der Kulturverfahren
Die Zahl der Kreuze bedeutet Stärke des Eingriffs

			Milieufaktoren			
			Physikalisch	Chemisch	Biotisch	
Freiland- Kultur	1. Verpflanzungsversuch		+	—	—	
	2. Düngungsversuch		—	+	—	
	3. Wiederbesiedlungsexperiment		—	—	+	
Roh- kulturen	4. ungedüngte		++	—	—	
	5. gedüngte		++	+	—	
Reine Kulturen	6.	teilsynthe- tisch	unialgal axenisch	++ (+)	+	+
	7.			++ (+)	+	++
	8.	vollsynthe- tisch	unialgal axenisch	++ (+)	++	+
	9.			++ (+)	++	++

¹⁾ Soweit über eigene Versuche berichtet wird, wurden diese mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt, der vielmals gedankt sei. Besonderer Dank gilt den Mitarbeitern, Frl. G. Theil u. Dr. G. Dersch für ihre Hilfe bei den Versuchen und ihrer Auswertung, Herrn Dr. Rozumek, welcher die Mehrzahl der Abbildungen umzeichnete. Die Niederschrift wurde gegenüber dem Vortrag um einige Punkte ergänzt und modernisiert.

bedeuten. Machen wir uns (Tab. 1) die Ausdrucksweise von Gärtner und Forstmann zu eigen, so versteht sich darunter bereits jedes Eingreifen in die natürliche Ordnung einer Vegetation, d. h. vom Organismus aus gesehen in die physikalische, biologische und chemische Umwelt, vorausgesetzt, daß unter ihm Wachstum erfolgt und beobachtet werden kann. Die ideale Steigerung wäre die Kultur ohne andere Organismen in vollsynthetischem Medium und unter kontrollierten physikalischen Bedingungen, eine Steigerung, die im übrigen bei Arten mit geringen Ansprüchen, unter den Algen etwa bei *Chlorella*, leicht zu erfüllen ist und seit langer Zeit erfüllt wird, bei weniger zur Domestikation geeigneten Wesen, wie wir jetzt wissen, der Mehrzahl der Algen aber auch heute noch ganz bedeutende Schwierigkeiten macht. Ordnen wir nach der Art und Ausmaß des Eingreifens, so könnte sich folgendes Schema der wichtigsten Kulturverfahren ergeben (Tab. 1).

Unter den Freilandkulturen gewinnt neuerdings das Verpflanzungsexperiment erhöhte Bedeutung. Wir werden noch kurz darauf einzugehen haben. Weiter sind der Düngungsversuch natürlicher Gewässer sowie Wiederbesiedlungs- bzw. Neubesiedlungsexperimente aufgeführt. Rohkulturen in Freilandbecken oder Glasgefäßen können gedüngt oder ungedüngt sein. Im übrigen werden wir naturgemäß über Reinkulturen im Laboratorium zu sprechen haben, also in Gefäßen aus Glas, Quarz, Kunststoff mit vollsynthetischen oder, was bei Meeressalgen eine besondere Rolle spielt, mit teilsynthetischen Lösungen auf der Grundlage von natürlichem Seewasser. Diese werden dann meist gedüngt, insbesondere mit Stickstoff und Phosphor, und erhalten manchmal außerdem Zusätze von Erddekokt. Die Kultur unter Ausschluß anderer Algen kann in Gegenwart von Bakterien (unialgal) oder exakter ohne diese, axenisch, stattfinden, Temperatur und Licht in beiden Fällen mehr oder weniger rigoros kontrolliert sein.

Die erwähnten Schwierigkeiten der Kultur können bedingt sein durch besondere Ansprüche einerseits, gesteigerte Empfindlichkeiten der Objekte andererseits. Nachgerade ist es eine Binsenwahrheit, daß die Lebewesen außer den Massennährstoffen noch Spurenelemente benötigen. Zum Problem für die praktische Kultur werden diese letzteren erst, wenn der Anspruch nach Quantität oder auch Qualität ungewöhnlich ist. So fällt es bei dickschaligen Diatomeen nicht leicht, die Versorgung mit Kieselsäure sicherzustellen, gibt man dies, um Alkalisierung und das Einschleppen von Verunreinigungen zu vermeiden, als kolloidales SiO_2 , so kann man Komplikationen infolge hierdurch erzeugten Eisenmangels, der auf anderem Wege übrigens nur schwer zu realisieren ist, erhalten. Oder es werden bei Rotalgen mit hohem Jodbedarf ungewöhnliche Joddosierungen notwendig (v. STOSCH, 1962). Wir haben in unseren Kulturen in Marburg sogar den Fall einer Peridinee, der wir Selenit, allerdings in geringer Menge, als Zusatz geben müssen, ohne vorerst den genauen Grund dafür zu kennen. Es ist also, ähnlich wie in manchen Tiergruppen, auch bei Pflanzen mit sehr speziellen Bau- oder Spurenstoff-Bedürfnissen zu rechnen. Gesteigerter Kalkbedarf bei Kalkflagellaten und Kalkalgen macht dagegen wegen des Calcium-Reichtums der Seewassermedien keine besonderen Schwierigkeiten. Überraschend war es, als sich nach dem Kriege herausstellte, daß der ideale autotrophe Organismus unter den Algen in der Natur nicht die Regel ist. Zahlreiche sowohl mikroskopische als auch makroskopische Formen brauchen oder lieben nach HUTNER (1936), DUSI (1936), PROVASOLI, DROOP, LEWIN, FRIES u. a. (Lit. bei LEWIN) organische Zusatzstoffe, für deren Herausstellung im eigenen Syntheseapparat der Zelle eine Lücke oder ein Engpaß besteht, in erster Linie Vitamine, und unter diesen wieder am häufigsten solche aus der Familie des kobalthaltigen Vitamin B_{12} . Solche Ansprüche haben sich bei Angehörigen aller Algengruppen feststellen lassen. Für die verhältnismäßig selten bakterienfrei kultivierten Phaeophyten, für die als einzige größere Gruppe Angaben zu einer Auxotrophie in der Literatur noch fehlen, haben

wir an allerdings bakterienhaltigen Kulturen starke Hinweise auf die Notwendigkeit von Vit. B₁₂ bei *Dictyota*.

Als Kriterium für den Bedarf einer Kultur an einem Spurenstoff oder einem Vitamin kann dienen, daß ihre Produktion nicht durch einen bekannten Nährstoff begrenzt ist, bei der Verwendung von SCHREIBER-Lösung (SCHREIBER 1927) würde das im allgemeinen der Stickstoff sein. Wird N-Mangel, der bereits morphologisch erkannt werden kann, nicht erreicht, so muß irgendein unbekannter Stoff im Minimum sein.

Weitere Kulturschwierigkeiten rühren aus besonderen Empfindlichkeiten. So müssen wir dem Seewassermedium einen Komplexbildner wie Äthylendiamin-tetra-Essigsäure (EDTA) nach HUTNER und PROVASOLI (1951) in kleinen Mengen zusetzen, um bei manchen Algen wie bei der Diatomee *Stephanopyxis turris* überhaupt Wachstum über die erste Teilung hinaus zu erhalten. Bei anderen, wie *Acetabularia calyculus* beschleunigt die Substanz das Wachstum sehr stark. Diese Förderungseffekte wurden m. Wissens zuerst von V. HAGEN (mündlich) beobachtet. Da diese Wirkungen in Seewassermedien eintreten, und zwar bereits zu Beginn der Kultur, ist es unwahrscheinlich, daß das Komplexon als Metabolit wirkt. Auch eine Regulierung der Eisenversorgung kommt wenigstens bei *Stephanopyxis* nicht als Grund der Förderung in Frage. Da man, wie sich bei uns neuerdings herausstellte, durch Behandlung von Seewasser mit dem Chelat-Austauscher Dowex A 1 oder durch alkalische Fällung die Verwendung von EDTA bei *Stephanopyxis* einsparen kann, dürfte es sich um eine Entgiftung, wahrscheinlich eines Metalles, handeln, das im laboratoriumsmäßigen Verfahrensgang, vielleicht sogar schon aus der Natur eingeschleppt wird. Die Frage, welches Metall, ist zweifellos zu lösen, wurde aber anscheinend noch von Niemandem angefaßt.

Einen eigentümlichen Fall einer Empfindlichkeit und zwar gegen Phosphat fanden wir vor einiger Zeit bei der Rotalge *Asparagopsis*. Diese hatte einen scheinbaren Arsenatbedarf, der aber verschwand, als man die Phosphatmenge im Medium von 1 mg P pro Liter auf 0,2 mg P pro Liter, d. h. auf $\frac{1}{5}$, herabsetzte. Arsenat hatte also, möglicherweise durch Blockierung von Phosphataufnahmeorten, eine Vergiftung durch Phosphat verhindert. Phosphatschäden sind bei Meeresalgen durch BRAARUD und PAPPAS (1951) bei Süßwasser-algen durch RHODE, bei einigen von letzteren bereits unter äußerst geringen Konzentrationen des Anions beobachtet worden. Giftwirkungen unbekannter Art nehmen wir an bei den Grunddiatomeen (v. STOSCH, 1956) wie *Biddulphia rhombus* und *Aulacodiscus argus*, welche bei großen Inokula wachsen, bei kleinen aber Lag-Erscheinungen in absoluter Form zeigen; da wir mit natürlichem Seewasser als Grundlage der Versuchslösungen arbeiten, ist es wenig wahrscheinlich, daß der Masseneffekt durch Auswaschung von notwendigen Metaboliten bedingt ist. Gänzlich ungeklärt, Giftwirkungen oder andere Einflüsse der Kultur, sind Degenerationserscheinungen, welche die Wüchsigkeit und die Formbildung von centrischen Diatomeen bei länger dauernder vegetativer Vermehrung (*Lithodesmium*, *Triceratium alternans*, *Biddulphia mobiliensis* — *B. regia*) betreffen, in anderen Fällen anscheinend die ordentliche Durchführung des Sexualaktes oder vielleicht eher der ihm vorhergehenden Meiosen, und dann praktisch zu gestörten Nachkommenschaften führen. Z. B. erwiesen sich von 42 Auxosporen, d. h. Selbstungszygoten eines Klones von *Biddulphia mobiliensis* (*major*) nur 4 zu länger dauernder Vermehrung fähig, und nicht eine kam dazu noch einmal lebensfähige Zygoten zu bilden¹). Ob hier chronische Vergiftungen (Binnenlandluft, Laboratoriumsgifte) oder ganz Anderes spürbar wird, ist offen.

Seewasser ist, wie man im KALLE (1945) nachlesen kann, Aschenstoff- und Spurenelementlösung par excellence, enthält dazu Vitamine. So stellt es an sich ein geeignetes

¹) Wahrscheinlich mischen sich hier 2 Phänomene, ein genetisches, eine Selbstungsincompatibilität, und das bereits erwähnte des „vegetativen Abbauens.“

Grundmedium für die Kultur dar. Da Bakterien vielfach Vitamine ausscheiden (ROBBINS und Mitarbeiter, ERICSON und LEWIS, STARR et al. (Lit. s. LEWIN)), ist bakterienhaltiges Seewasser ergänzt mit den am häufigsten im Minimum befindlichen Nährstoffen Stickstoff und Phosphor schon eine recht gute, wenn auch nicht ganz zuverlässige Kulturflüssigkeit. Häufig setzt man dieser nach dem Vorgang von PRINGSHEIM (1912, 1943) sowie HÄMMERLING (1931) — FØYEN (1934) noch Erddekot zu, der weitere Spurenelemente, z. B. Mangan (v. STOSCH, 1942), Vitamine und Humusstoffe einbringt, welche letztere z. B. bei *Hydrodictyon* (NEEB 1952) wahrscheinlich durch Komplexbildung entgiftend wirken. In solchen Lösungen kann man die meisten Algen insbesondere dann kultivieren, wenn man für häufigen Lösungswechsel sorgt, der Mangelsituationen und evtl. Selbstvergiftungen verhindert. Schwieriger werden die Dinge in vielen Fällen, wenn man in ungewechselter Lösung bis zum N-Mangel zu kultivieren unternimmt. Versucht man dieses bei der bereits erwähnten *Dictyota*, die bei KORNMANN in Helgoland (mündlich) in häufig gewechseltem Erdschreiber ausgezeichnet gedeiht, so wird diese Alge problematisch. Wir beobachten einen Bedarf an Vit. B₁₂, müssen weitere Ansprüche annehmen und finden gesteigerte Empfindlichkeiten, darunter gegen Vitamin B₁. Die Erdlösung dürfte sich nach der Einführung des Versenats und bei Beachtung des Vitaminbedarfs allgemein ersetzen lassen. Doch treten (s. o.) nunmehr gelegentlich besondere Spurenelementansprüche in Erscheinung. In jedem Falle wird dann eine genaue Analyse des spezifischen Bedarfs notwendig. Diese Erfahrungen illustrieren die Vorteile des Lösungswechsels. Systematisiert man diesen, so lassen sich in den Verfahren der „continous culture“ für viele Fragestellungen ideale Voraussetzungen schaffen, worüber JANNASCH für Bakterien auf S. 67 ff. berichtet. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß man Anordnungen zur kontinuierlichen Kultur heute dort einsetzt, wo ein täglicher Nachschub von Algenmaterial für Futterzwecke (Austernkultur!) notwendig ist (DROOP (mündlich), WISEBY u. PURDAY 1961).

Eine weitere Verschärfung bedeutet der Übergang zu vollsynthetischen Medien einerseits und zu bakterienfreien Kulturen andererseits; welche und welche zusammen notwendig sind, wenn die wirklichen Ansprüche des kultivierten Organismus erfaßt werden sollen. Doch wurde bereits eine größere Anzahl, insbesondere von einzelligen Algen und Flagellaten unter solchen Bedingungen kultiviert (Lit. s. LEWIN). Bei anderen allerdings gelang es aus unbekanntten Gründen bisher nicht (FOGG 1953, S. 87 v. STOSCH 1942), ohne Gegenwart von Bakterien ein Wachstum zu erzielen.

Habitusbedingungen und Kulturartefakte

Hat man den Bedarf des Organismus in synthetischen Medien und Reinkultur ermittelt, so kommt es nicht nur darauf an, daß in der Kultur etwas gedeiht, sondern was dann entsteht. So wuchs bei DROOP die Diatomee *Skeletonema* in synthetischen Medien mit Vitamin B₁₂ recht gut, doch waren die Kolonien nur durchschnittlich 3-zellig (BENTLEY 1958), in der Natur sind sie 20—30-zellig, was als ziemlich schwere Abweichung anzusehen ist, da bei dieser Alge die Zellen der Kolonie gewöhnlich untrennbar miteinander verwachsen sind (HELMCKE u. KRIEGER, 1953). Außerdem ist es schwer, sie über einen Sexualakt hinweg zu halten (DROOP, 1961). PROVASOLI (1958) gelang es, bei Ausschluß von Bakterien in synthetischen Medien nicht, die gewöhnliche *Ulva lactuca* in der natürlichen blattartigen Form zu ziehen, obwohl alle erdenklichen Zusätze gegeben wurden. Nur in einer einzigen Herkunft (PROVASOLI (mündlich)) natürlichen Seewassers entstand unter diesen Bedingungen statt drehrunder Fäden auch flächenartiges Material. Diese Angaben weisen darauf hin, daß nicht immer Reinkulturen unter kontrollierten Bedingungen auch normale Gestaltbildung liefern, in anderen

Fällen ist dies jedoch auch bei höheren Algen durchaus der Fall, wie z. B. bei der Rotalge *Goniotrichum*, die Frau FRIES (1960) kultivierte. Als Beispiel für morphologische Differenzen zwischen kultiviertem und Standortmaterial kann die Rotalge *Corallina* dienen, sie stammt aus bakterienhaltigen Kulturen (Abb. 1 a, b). Wenn das künstlich aufgezogene Exemplar auch überraschend die große Rolle demonstriert, welche lithothamnoide Kriechsohle spielt, ist doch klar, daß die Sproßgestaltung ganz abnormal bleibt. Der Habitus läßt sich durch Erhöhung der Lichtintensität nicht verbessern.

Ein untypisches Material wird man aber nicht zur Grundlage von Aussagen über das Verhalten am natürlichen Standort, ja auch kaum für nur physiologische Experimente machen wollen, und deshalb ein Kriterium einführen müssen, das ich als „Habitus-Bedingung“ bezeichnen möchte, welche verlangt, daß Algenmaterial so beschaffen sein muß, daß es einem typischen Standortmaterial mindestens ähnelt.

Wenn wir uns nun unserer Fragestellung nähern, so leben Kulturalgen unter Bedingungen, die von den in der Natur vorliegenden abweichen und zwar — von Komplikationen auf Grund der Lage des Objektes im Gezeitengürtel, insbesondere dessen oberen Teil, werde abgesehen — vor allem in zwei Punkten, die fast allgemein höhere Nährstoffgabe in Kulturen und die bereits erwähnte Beeinträchtigung durch Laboratoriumsgifte, die aus der Luft oder dem Glas stammen können und die deshalb große Bedenken erregen, weil sie z. Z. nicht recht zu fassen und daher nicht zu beseitigen sind. Da außerdem nach Beobachtungen von PIRSON und KOWALLIK (1960) an *Chlorella* bereits die chemische Zusammensetzung des Algenmaterials von der Lichtqualität bei der Aufzucht abhängig ist und Beobachtungen GESSNERS dafür sprechen, daß die Lichtfarbe auch am natürlichen Standort als Differentialbedingung wirken kann, wird man auch die Frage der Lichtquellen als wichtiges Moment der Künstlichkeit der Kultur im Auge zu behalten haben.

Im Vergleich mit der freien Natur wird also das Kulturmaterial einen anderen Punkt im mehrdimensionalen Bedingungsraum einnehmen und daher grundsätzlich in seiner Reaktionsnorm verschoben sein. Der veränderte Habitus der Pflanze kann dies anzeigen. Doch kann das Habituspostulat schon deshalb nur notwendige, nicht auch hinreichende Bedingung für die Adaequanz des Materials sein, weil einfach gebaute Organismen weniger Möglichkeit haben, sich in Formmerkmalen auszudrücken. Die Frage ist dann nur, wieweit durch die Verschiebung der Reaktionsnorm die im Vergleich interessierende Reaktion oder das Reaktionssystem verändert ist. Ein allgemeines Kriterium dafür, ob und wieweit dieses in einem bestimmten Fall zutrifft, gibt es wohl nicht. Im Prinzip wird man also das Ergebnis des Kulturversuchs nur heuristisch werten dürfen. Doch sollte und kann man in Kulturexperimenten dieser Zweckbestimmung alles vermeiden, was die natürlichen und künstlichen Bedingungen zu weit von einander entfernt, insbesondere die hohen Dosierungen von Nährstoffen, die von vielen Kultivateuren eingeführt werden, um gute Ernten, — ökologisch sind diese ohnehin unrealistisch —, zu erzielen. Ebenso sollte man für diese Versuche nicht unbedingt erforderliche, unnatürliche Zusätze, wie z. B. das reine Kunstprodukt des „Tris“-Puffers (PROVASOLI et al. 1957) fortlassen, der, soweit er im von Natur gut gepufferten Seewassermedium Zwecken der Erntesteigerung dient, für unsere Fragestellungen entbehrlich ist und, soweit er das Ausfallen von Phosphaten usw. beim Sterilisieren verhindern soll, durch einfachere Maßnahmen ersetzt werden kann.

Daß auch Überdosierung von Nährstoffen zu Verstößen gegen das Habitus-Postulat führen kann, zeigt das Beispiel von *Acetabularia calyculus*, die einen absoluten oder relativen Vitamin B₁-Bedarf, kenntlich an außerordentlichen Wachstumsbeschleunigungen nach Vitamingabe, hat. Erfüllt man diesen Bedarf jedoch (Abb. 2), so ist die Form der gebildeten Hüte weit weniger der natürlichen entsprechend als bei vitaminfrei

aufgezogenen Pflanzen; diese letzteren sind dann aber gegenüber natürlich gewachsenen Pflanzen immer noch unverkalkt, was jedoch, wenigstens teilweise, durch Kultur unter Phosphor-Mangelbedingungen behoben werden kann. Dieses Element ist in den üblichen Seewassernährlösungen ohnehin gegenüber den natürlichen Vorkommen um Faktoren von 10 bis 1000 und mehr überkonzentriert. Diese Erfahrungen werfen das Problem auf, ob physiologisches und ökologisches Optimum überhaupt allgemein koinzidieren.

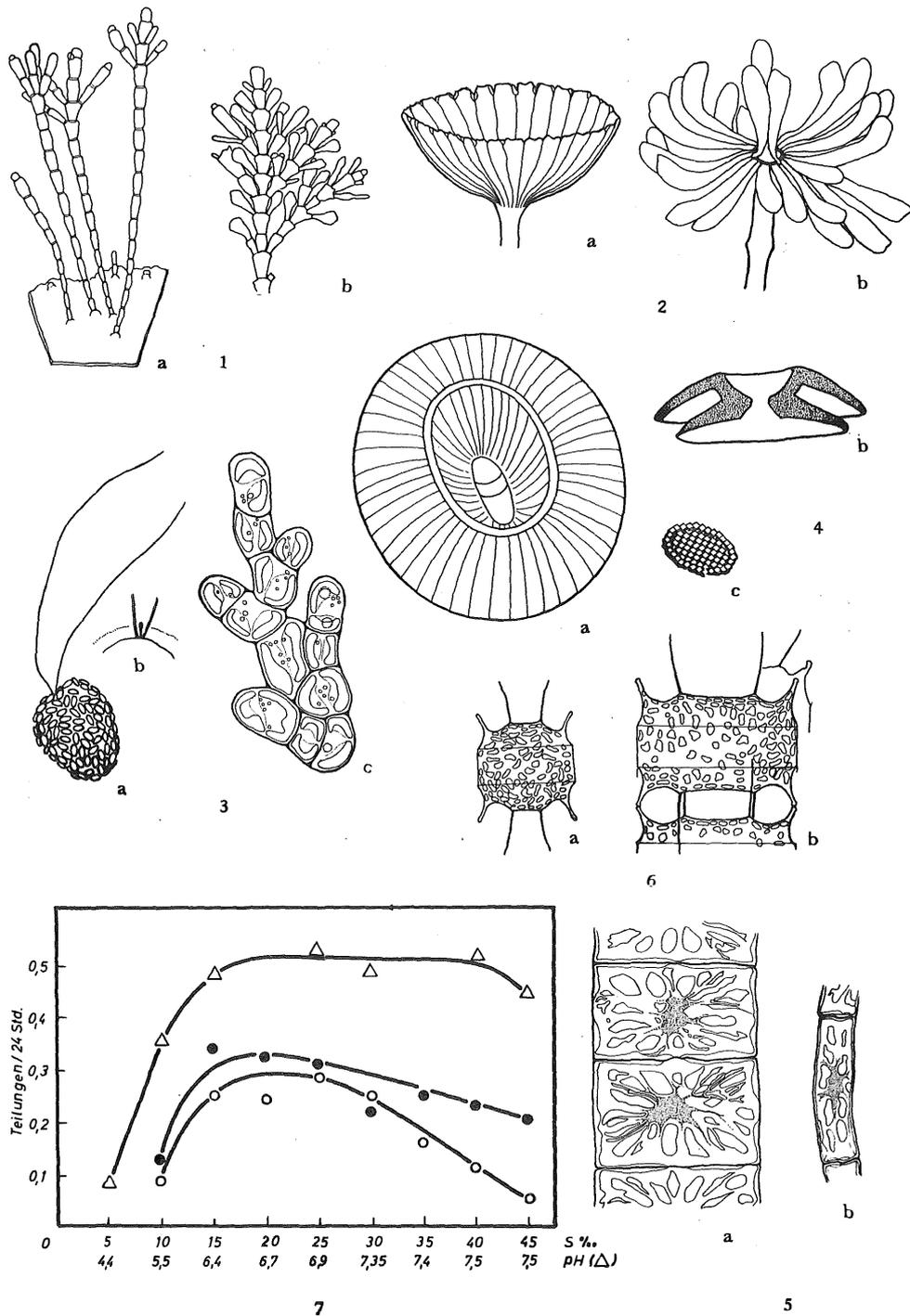
Identitätsprobleme

Wenn wir nun einige Beispiele der Nutzbarmachung von Ergebnissen der Kulturmethoden für die Ökologie bringen, so sei zunächst auf die Lösung von Identitätsproblemen hingewiesen. Die Frage, sind zwei in der Natur gefundene ähnliche Formen identisch und ihre Umkehrung, sind zwei morphologisch identische Typen physiologisch gleich, ist für die Ökologie gewiß grundlegend.

Nur erinnert sei an SAUVAGEAUS (1915) Aufklärung des Laminarien-Cyclus, an KORNMANN'S (1938) Nachweis des Zusammenhanges zwischen *Derbesia* und *Halcytis*, bis dahin als verschiedene Gattungen angesehen, die des Ehepaares FELDMANN (1942) bei den Rotalgen *Falkenbergia* und *Asparagopsis* und schließlich einer der jüngsten PRINGHEIMS (1955, s. a. PARKE 1961), unserer (1955) und PROVASOLIS (1955 unveröff.) Beobachtungen über den Zusammenhang von Coccolithineen, also Flagellaten mit einer Alge aus der bereits (PASCHER 1925) länger bekannten Gattung *Apistonema* (Abb. 3), wobei der Flagellat (v. STOSCH u. Mitarb., unveröff.) der Diplont ist. Dem Formalisten würde dies eine Widerlegung von PASCHER'S Vorstellungen über die Phylogenie der Algen bedeuten. Für die Planktologen vielleicht noch befremdlicher ist die Zusammengehörigkeit zweier Coccolithineen mit grundverschiedenen Coccolithen; des beweglichen *Cristallolithus* und des unbeweglichen *Coccolithus* (Abb. 4), nachgewiesen durch die Damen PARKE und ADAMS in Plymouth. Die Rückwirkungen dieser Entdeckung auf das bestehende System der Coccolithineen, das auf der Morphologie der Kalkplättchen

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 1)

- Abb. 1: *Corallina officinalis* L. a. Kultiviert. Die Sprosse erheben sich zu hunderten von einer adpressen Kriechsohle, nur einige von ihnen dargestellt. Sie sind unregelmäßig und nicht genau in der Ebene verzweigt. b. Freilandmaterial n. einer Photographie von Mme P. Garyal (Algues de la Côte Atlantique Marocaine, Rabat 1958.) ca. 2×
- Abb. 2: *Acetabularia calyculus* Quoi et Gaimard Hüte. a. Vom Standort (Palma Nuova, Mallorca) b. Kultur mit Aneuringabe. ca. 8×
- Abb. 3: *Cricosphaera Carterae* (Carter) Braarud. (Stamm List) a. Monadenphase, nur Kalkplättchen der Hülle und Geißeln dargestellt. b. Geißeln und Haptonema, schematisch. Bis zur punktierten Linie würde die Coccolithen tragende Gallerte gehen. c. *Apistonema*-Phase. Die Pyrenoide nur beim unteren Seitenast rechts angegeben. 750×
- Abb. 4: *Coccolithus pelagicus* (Wallich) Schiller. a. Coccolith der unbeweglichen *Coccolithus*-Phase. b. id. Schnitt (beide n. MURRAY & BLACKMAN aus SCHILLER). c. Coccolith der beweglichen *Crystallolithus hyalinus*-Phase. (Schematisch; die Einzelkriställchen des Coccolithen sind Calzit-Spalt-Rhomboeder) nach GAARDER & MARKALI umgezeichnet. a und c ca. 5000×, Beachte Größenunterschied!
- Abb. 5: Formextreme der Diatomee *Streptothecca thamensis* Shrebs. 210×
- Abb. 6: *Biddulphia*-Arten der Nordsee. a. Die kleine Form von *Bidd. mobiliensis* (var. minor Meunier), b. Die große Form von *B. mobiliensis*. Beide etwa am gleichen Punkt im Wachstumszyklus sowie Teilungszyklus (aus Kultur). Bei b oben Teil des Umrisses von *B. regia*, Zelle etwa gleicher Breite, wie die im Hauptbild (nach natürl. Material). ca. 150×
- Abb. 7: Abhängigkeit des Wachstums von *Provocontrum micans* von der Salinität der Nährlösung. Die beiden Kurven ○ u. ● stellen 2 verschiedene Klone der Art in Schreiber-Lösung dar, einen weiteren in Miquel-Schreiber. Auf der Abscisse sind in der 2ten Zeile die pH-Werte der Miquellösungen (Schreiber: etwa pH 8,0) angegeben. Nach BRAARUD & ROSSAVIK a. a. O., umgezeichnet.



Tafel 1 (zu H. A. von Stosch)

basiert, ist naturgemäß verheerend. Bei kultivierter *Syracosphaera Carterae* (jetzt *Cricosphaera Carterae* BRAARUD) wurde auch festgestellt (v. STOSCH 1958), daß — inzwischen mehrfach bestätigt (PARKE 1961) — die Coccolithineen eine Art dritter Geißel das „Haptonema“ besitzen (Abb. 3 b), damit zu den *Prymnesiales* zu rechnen sind und aus diesem Grunde in der Nähe einer Crux der Planktonforscher, der Schleimkolonien bildenden *Phaeocystis* stehen, die nach KORNMANN (1955) ebenfalls hierher gehört. Das ist schließlich auch eine Identitätsfrage, deren Klärung zum Ordnungsprozeß im Bereich der Meeresbiologie beiträgt.

Doch lassen sich auch feinere Unterscheidungen treffen. Diatomeen sind, bedingt durch den Zellbau, einer Verringerung ihrer Breite beim vegetativen Wachstum unterworfen, die in ihrer Wirkung auf das Volumen zum Teil durch Allometrisierungen anderer Zellparameter aufgefangen wird. Ob zwei der dadurch entstehenden geometrisch unähnlichen Formen wirklich zusammengehören oder nicht, entscheidet am besten die Kultur. Die beiden Größenextreme von *Streptothecca thamensis* (Abb. 5) sind ein Beispiel, für welches das erste zutrifft, während die beiden Formen von *Biddulphia mobiliensis* (Abb. 6), beide in der Nordsee vorkommend, von manchen Systematikern, z. B. MEUNIER, unterschieden werden, von anderen wie von HUSTED¹⁾ und weiteren neueren Taxonomen nicht. Kulturell sind sie leicht zu differenzieren. Zwei ähnlich in der Größe verschiedene Formen existieren bei *Bidd. aurita*, die daneben eine sehr bemerkenswerte Zellbreiten-bedingte Formvariation besitzt. Bei Großalgen, wo die Identitätsfrage von außerordentlicher Wichtigkeit sein kann, wird man u. U. zweckmäßig statt des Kulturversuchs den Verpflanzungsversuch in seinen möglichen Varianten benutzen, wie dies zuerst — soweit ich weiß — von TANDY (1933) bei tropischen *Caulerpa* und *Halimeda*-Arten, Vertretern zweier polymorpher Grünalgen-Gattungen, getan wurde; und neuerdings von DIXON in Liverpool (mündlich) zur Klärung von kritischen Rotalgen-Gattungen, z. B. bei *Gelidium*, in den Vorarbeiten zur Herstellung einer modernen britischen Algen-Flora benutzt wird.

Und bei der Isolierung und Identifizierung der Kleinstflagellaten des Meeres spielt die Kultur heute eine ähnliche Rolle wie in der Bakteriologie (BUTCHER): sie ist *conditio sine qua non* für die Description. Wie in jener ist die letztere also an die Reichweite des Kulturverfahrens gebunden, ein Hinweis auf die Wichtigkeit methodenkritischer Arbeit.

Auch die umgekehrte Frage nach der physiologischen Identität morphologisch ähnlicher Typen muß gestellt werden. Beunruhigenderweise fand das Ehepaar LEWIN (1960) unter 10 morphologisch nicht oder nicht klar unterscheidbaren Isolierungen der litoralen Diatomee *Amphora coffeaeiformis* 7 physiologische Typen, die in ihrem Bedarf an Vitamin (B₁ u. B₁₂) sowie ihrer Fähigkeit, überhaupt heterotroph und gegebenenfalls entweder mit Glukose, mit Acetat oder mit Lactat heterotroph zu wachsen, unterschieden sind. Obwohl dieses angesichts der Erfahrungen mit Bakterien und Pilzen nicht unerwartet sein kann, hätte man geglaubt, daß bei den diploiden Diatomeen genetische Defektsituationen nicht so leicht zum Ausdruck kommen. Man ist also nicht mehr sicher, daß morphologische auch physiologische Identität bedeutet. Eine Frage bleibt natürlich, ob solche Unterschiede wie die genannten ökologisch wirksam werden, doch ist daran wohl kaum zu zweifeln.

¹⁾ HUSTEDT scheint die große *B. mobiliensis* Form teilweise mit unter *B. regia* zu führen, von der sie aber, insbesondere wenn die Zellen etwas herabgeteilt sind, leicht zu unterscheiden ist, MEUNIER dagegen subsummierte unter seiner *B. mobiliensis maior* auch *B. regia*. Jüngste Erfahrungen zeigen gegen unsere Erwartung, daß *B. mobiliensis maior* leicht und reziprok mit *B. regia* gekreuzt werden kann, nicht jedoch bisher diese beiden Formen mit *B. mobiliensis minor*. Ich werde an anderer Stelle darauf zurückkommen.

Trophische Faktoren

Weiter scheint uns der Kulturversuch wesentliche Aussagen zu erlauben in Fragen, die sich um das Produktionsproblem ranken, wozu letzteres in seinen quantitativen Aspekten heute eines der Lieblingskinder ozeanographischer Arbeit ist, wenn es seine Bedeutung auch mehr aus geochemischer als aus ökologischer Problematik gewinnt. Unter Hinweis auf die Versuche von JENKIN (1937) oder neuerdings von TALLING (1960), die mit Kulturdiatomeen ganz ähnliche Abhängigkeiten der Photosynthese von der Wassertiefe finden, wie sie die C_{14} -Methode der Photosynthesenmessung am natürlichen Plankton in STEEMANN NIELSEN's und anderen Händen (s. z. B. STEEMANN NIELSEN & JENSEN 1959) erzielte, sei nur auf die bislang mit der gleichen Methode oder anderen Verfahren ermittelten Werte des ökologischen Kompensationspunktes hingewiesen, der Wassertiefe (bzw. Lichtintensität), in der die 24-stündige O_2 - bzw. CO_2 -Bilanz gleich 0 wird, Photosynthese und Atmung sich also aufheben. Er charakterisiert die untere Grenze der euphotischen Zone und ist zwar für die Produktion des Meeres insgesamt von quantitativ geringer, für die Frage aber, ob eine bestimmte Tiefenzone noch Primär-Produktion hat oder nicht, von ganz entscheidender Bedeutung. Viel zuverlässiger — in der Tat allein entscheidend — als der sehr störungsanfällige 24-stündige Bilanzversuch, dessen prinzipieller Nachteil für unsere Frage es ist, daß er an einer Population erfolgt, scheint mir das einfache Wachstumsexperiment zu sein. Macht man es, so kommt man mit der benthischen Diatomee *Rhabdonema adriaticum* (Mat. Banyuls) bei 15° zu 10fach niederen Werten, nämlich 20—30 Lux, als die Planktologen (200—450 Lux) nach STEEMANN NIELSEN und HANSEN (1959). An diesem Quotienten würde nach unserer Kenntnis über das Photosynthesewirkungsspektrum von Diatomeen auch die Berücksichtigung der sehr verschiedenen Lichtqualitäten, wir verwenden Leuchtstoffröhren Bellalux von Osram zur Beleuchtung, nicht sehr viel ändern. Allerdings besteht die Möglichkeit, daß bei dem relativen N- und P-Überschuß in Kulturen die Photosyntheseenergie ökonomischer genutzt werden könnte, was in diesem in unserem Arbeitsprogramm am Rande liegenden Experiment nicht weiter verfolgt wurde. Jedenfalls wären derartige Versuche auch mit anderen Algen zu empfehlen.

Die physiologische Grundlage der Kenntnisse über die in der Natur wirksamen Minimum-Faktoren chemischer Art, das Wissen über den Nährstoffbedarf der Algen verdanken wir ausschließlich dem Kulturversuch. So ist für Meeresalgen außer gebundenem Stickstoff und Phosphor sowie SiO_2 für Diatomeen — welche Kieselsäure übrigens nicht in erster Linie zum Schalenbau sondern für die Zellteilung benötigen (v. STOSCH 1942) — Eisen, Mangan (HARVEY 1939) und ganz kürzlich Jod (v. STOSCH 1962) für einige Rot- und Braunalgen als unbedingt notwendig nachgewiesen worden. Der direkte Beweis für die Essentiellität der Elemente Bor, Kupfer, Zink und Molybdän dagegen ist m. W. in Seewasserkulturen nicht erbracht worden. Auf die Besprechung von Natrium und Chlorid, Sulfat, Kalium und Magnesium können wir hier verzichten, wenn wir über Meeresalgen sprechen und Ökologie, nicht Physiologie im Auge haben.

Daß N und P im Meerwasser im allgemeinen die vegetationsbegrenzenden Faktoren darstellen, ist seit BRANDT vermutet und mit der Parallelitätsmethode seitdem mehrfach, z. B. von ATKINS (1932), im Kanal wahrscheinlich gemacht worden. Aber erst durch Schreiber (1927) wurde ihre Rolle mit Hilfe von Kulturen in der frühen Anwendung eines „Biologischen Assay“ wirklich bewiesen. Fälle von Produktionsbegrenzung im Meere sind für Mangan, Kieselsäure noch nicht sicher bekannt, wenn auch für Mangan nach Erfahrungen mit Wasser von Plymouth (HARVEY) und aus Helgoland (v. STOSCH 1942) mindestens für bestimmte Arten und für Kieselsäure nach ARMSTRONGS Analysen im Kanal nicht unwahrscheinlich. Im Süßwasser wurde SiO_2 von LUND in der eng-

lischen Seenplatte als Minimum-Stoff für Kieselalgen mit der Parallelitätsmethode festgestellt. Für den Ökologen günstiger, weil an Bord zu benutzen und gleichzeitig eine nützliche Anwendung von Rohkulturen, ist der Düngungsversuch an natürlichen Wässern mit ihrem Inhalt an Phytoplankton. Mit ihrer Hilfe wurde kürzlich (MENZEL u. RYTHER 1961) in der Sargasso See Eisen vor N und P als produktionsbegrenzend festgestellt. Ähnlich fand GOLDSTEIN (1960) Molybdän fast das Jahr hindurch in einem kalifornischen See als die Photosynthese des Phytoplankton limitierend.

Kulturversuche unter Mangelbedingungen lehren uns die Reaktion der Zellen auf solche Ernährungslagen kennen, wie z. B. das Ausbleichen von Grünalgen, Diatomeen und Rotalgen auf N-Mangel. Mit diesem Wissen ist es möglich, auch an Freilandmaterial aus Habitusbeobachtungen die Ernährungslage zu beurteilen, wie dies ein kompetenter Pflanzenbauer bei Betrachtung eines Feldes kann. So sind die Bilder von Plankton-Diatomeen, die ich im Spätsommer-Minimum in der Nordsee gesehen habe, nur mit N-, P-, Fe- nicht mit SiO_2 oder Mn-Mangellagen, das letzte Element wäre nach dem gerade Gesagtem nicht a priori auszuschließen, verträglich. Und man kann weiter wohl, wenn man von den Erfahrungen mit einer oder zwei Arten auf andere transponieren darf, annehmen, daß das vollständige Ausbleichen der Rotalgen im Herbst ebenfalls in erster Linie auf N- oder P-Mangel oder die Kombination beider zurückzuführen ist, nicht jedoch auf Eisen- oder Manganmangel und nicht oder nicht in erster Linie auf Lichtüberschuß, denn Licht scheint in vollständigen Nährlösungen bei Rotalgen sogar farbvertiefend zu wirken. Damit soll jedoch weder geleugnet werden, daß Licht den Motor des Ausbleichens bei N-Mangel darstellt, noch, daß vor einer Anwendung hier weitere Beobachtungen notwendig sind (s. dazu JONES). Solche Beobachtungen des Farbwechsels werden zur Beurteilung der jahreszeitlichen Aufeinanderfolge der Arten in natürlichen Gesellschaften beitragen können.

Da sich ein großer Teil des Lebens in natürlichen Gewässern hart am Rande von Mangelsituationen abspielt, wäre es zur Beurteilung der Dynamik der Populationsentwicklung wichtig, über das Wachstumsverhalten der einzelnen Produzenten-Gruppen unter solchen Umständen unterrichtet zu sein. Wir hatten schon kurz nach dem Einfluß der N- und P-Konzentration auf die Lage des Kompensationspunktes gefragt. Wie ist es mit der Nährstoffaufnahme selbst, den Größen von Photosynthese und Atmung, der Wachstumsgeschwindigkeit, der Abhängigkeit dieser Daten von der Temperatur? Über all dieses sind wir ziemlich unbefriedigend unterrichtet. Die Methodik für solche Arbeiten kann dabei trotz der geringen Nährstoffkonzentration einfach sein, wenn man mit großen Einzellern arbeitet, die sich auch in größeren Gefäßen wiederfinden und im Wachstumsversuch wiederholt zählen lassen. Allerdings wird man mit JANNASCH (1957) bei derartigen Untersuchungen für eine von Ammoniak- und NO_2 -Spuren gereinigte Atmosphäre sorgen müssen.

Fragen der Standortwahl

Von großem Interesse für die Ökologie der Vergesellschaftung schien zunächst die bereits erwähnte, der klassischen Konzeption über die autotrophe Pflanze zuwiderlaufende Feststellung (HUTNER (1937), PROVASOLI, DROOP u. a. (Lit. s. LEWIN 1961) zu sein, daß von Photosynthese treibenden Algen außer den Anorganika noch häufig organische Hilfsstoffe gebraucht werden, daß jene also nicht im strengsten Sinne autotroph sind. Die Erscheinung ist verbreitet. Die Hälfte oder wahrscheinlich mehr der marinen Kleinalgen sind auxotroph (vgl. Tabellen bei PROVASOLI 1958 a sowie LEWIN 1961). Werden organische Stoffe gebraucht, so müssen sie von irgend woher angeliefert werden, und es schien ein aufregender Aspekt, natürliche Algenvergesellschaftungen in Anlehnung an LUCAS (1947) auf Grundlage des give and take in Hilfsstoffen zu erklären.

Der Enthusiasmus ist inzwischen dadurch etwas abgeklungen, daß die festgestellten Bedürfnisse recht monoton sind. Meist handelt es sich, ob bei Diatomeen, Flagellaten, Rotalgen oder Grünalgen um die Familie der B₁₂-Vitamine, weniger häufig um Vitamin B₁, noch seltener um andere Vitamine, Aminosäuren und Nukleinsäure-Bausteine. Gegenüber der Fülle natürlicher Gesellschaften gäbe es also nur wenige gesellschaftsbildende Faktoren. Etwas größer wird die Mannigfaltigkeit der Ansprüche bei Berücksichtigung der Vit. B₁₂-Analoge, d. h. in ihrem Nukleotidanteil veränderten Kobalamine, deren Verwendbarkeitsmuster bei den einzelnen Organismen in der Tat weit differieren (Lit. bei LEWIN 1961). Gesellschaftsbildungen auf der Grundlage von Symbiosen dieser Art wurden bisher nicht sicher festgestellt, aber in einem Falle (*Spongomorpha* + *Licmophora*, LEWIN) vermutet. Eine auf „Zentrische Grunddiatomeen“ bezogene Annahme dieser Art (v. STOSCH 1954) hat sich, soweit jetzt zu erkennen, nicht bestätigt, es handelt sich wahrscheinlich um synergistische Wirkungen negativer Art.

Doch darf man wohl annehmen, daß solche in der Kultur gefundenen Vitaminansprüche auch in der freien Natur befriedigt werden müssen. Mit Hilfe von biologischem Assay, ähnlich wie ihn SCHREIBER (1927) für N und P benutzte, aber unter Verwendung von Vitamin-Auxotrophen als Indikatororganismen, wurden nun wirklich im Seewasser Vitamine (B₁₂ und B₁) gefunden und quantitativ bestimmt. Die Vitamin B₁₂-Aktivität zeigt in küstennahen Gewässern starken jahreszeitlichen Gang (COWEY, zit. PROVASOLI S. 58 b), VISHNIAC u. RILEY dort weitere Lit.), der in deutlicher Korrelation zum Planktonzyklus steht. Dieses Vitamin muß als „external Metabolite“ (LUCAS) aus anderen Organismen stammen, ob aus Bakterien oder Vit. B₁₂-autotrophen Algen, ist nicht sicher bekannt. Im Falle der küstennahe auftretenden „red tides“, den durch den Cobalamin bedürftigen Dinoflagellaten (*Gymnodinium breve*) erzeugten Wasserblüten der Florida-Küsten, besteht eine Reihe von Hinweisen (Diskussion s. PROVASOLI 1958 b) darauf, daß sie durch vom Land ausgewaschenes Vitamin B₁₂ gesteuert werden könnten.

Kulturen sind wohl auch das einzige Mittel, antibiotische Effekte nachzuweisen, die nach LUCAS ebenfalls als gesellschaftsregulierende Faktoren in Frage kommen, das sei unter Hinweis auf eine Arbeit von PROCTOR (1956) für Grünalgen noch angemerkt.

Sehr schwer sind alle Fragen der Standortwahl, d. h. des Zusammenhangs zwischen experimentell feststellbaren physiologischen Eigenschaften des Organismus und denen seines natürlichen Milieus, zu beantworten. Warum etwa ist ein Plankton litoral, neritisch oder ozeanisch? Die deskriptive Ökologie kommt zu Hypothesen, die sich in den Begriffen „Halinie“ und „Halobie“ ausdrücken, also einmal Toleranzbreiten und zum anderen Optimalwerte der Salinität als Kausale in Betracht ziehen. Die Antwort des Kulturversuchs an Flagellaten und Diatomeen in den Händen von BRAARUD und PAPPAS, BRAARUD und ROSSAVICK, NORLID, PROVASOLI et al. (1954), DROOP (1958) ist merkwürdig. Tatsächlich scheint in der Richtung Küste — Ozean eine Einengung der Toleranzbreiten zu erfolgen, wenn diese auch immer noch unerwartet hoch bleiben. Das beherrschende Ion scheint dabei das des Natrium zu sein. Auffallend ist aber, daß mit der Ausnahme einer sehr eury-hyalinen Coccolithophoride das Salinitätsoptimum auch der neritischen Arten für Wachstum oder Produktion in Kultur sehr niedrig bei 15‰ bis höchstens 25‰ liegt, halb so hoch oder etwas mehr, als es der Salinität im offenen Meere entspricht. Das würde bedeuten, daß Salinität nicht der ausschlaggebende Faktor sei. Wir werden noch kurz darauf zurückzukommen haben.

Auch Versuche von BURROWS, zwei deskriptiv in ihren Salinitätsansprüchen und Toleranzen klar differenzierte *Fucus*-arten *F. serratus* und *F. ceranioides* im Kulturexperiment zu unterscheiden, verliefen nur teilweise erfolgreich. Zweifellos sind aber mehrjährige Arten, bei deren Verbreitungsökologie die Komplizierungen durch päne-

periodische stress-Situationen verschiedenster Art hinzutreten, schwierige Objekte für die experimentelle Analyse.

Um das Problem der Differenzierung nereitisch-ozeanisch zurückzukommen, war es CURL und Mc LEOD zwar möglich, ihre Kulturerfahrungen an der nereitischen Diatomee *Skeletonema costatum* mit den natürlichen Standortfaktoren in Übereinstimmung zu bringen. Jene Versuche gaben aber keinen Anhalt für die Frage, warum die Art nicht über das Schelfgebiet hinausgeht. Vermutungsweise ziehen die Autoren hierfür besondere in Küstennähe vorhandene Nährstoffe in Betracht. In diesem Zusammenhang ist vielleicht relevant, daß weitere Kulturerfahrungen amerikanischer Autoren bei nereitischen Arten einen höheren Eisenbedarf als bei ozeanischen feststellen (KRAMER and RYTHER, Biol. Bull. 113, 324 (1960)).

Sehr viel ließe sich über die in Kulturversuchen gewonnenen Erkenntnisse bezüglich der Modalitäten sagen, unter denen Außenfaktoren, insbesondere Licht, Temperatur und Ernährung, den Phasenwechsel der Algen steuern, es handelt sich um das alte Thema von KLEBS (1896). Um der Verbreitungsökologie einen Trost zu spenden, sei daran erinnert, daß nach SCHREIBER (1930) Laminaria-Gametophyten unterhalb einer bestimmten, übrigens niemals genau festgelegten Temperatur, wahrscheinlich unter 10° fruchten, bei höheren Temperaturen aber nur vegetativ wachsen, und daß dieses vermutlich das differenzierende Kausale für das Fehlen der Gattung in warmen Meeren ist.

Und genannt seien noch, weniger als ein Erfolg des Kulturexperimentes, es sind nur Versuche, die kultiviertes Material verwenden, als weil sie ein sehr schöner und allgemein meeresbiologisch bedeutsamer Fortschritt sind, die Untersuchungen von BÜNNING und MÜLLER über die Verursachung der Gametenentlassung von *Dictyota* durch die Gezeitenrhythmik in der Form der durch Nipp- und Springtiden-Wechsel ausgedrückten Schwebung. Herauszufinden, daß diese Entleerung in enger Beziehung zu den Springtiden erfolgt, war eine der frühen Glanzleistungen konsequenter Naturbeobachtung. Sie knüpft sich an den Namen von J. L. WILLIAMS (1905). Der ökologische Vorteil der Entleerung beider Gametensorten in einem engen Zeitraum leuchtet ein; unbekannt jedoch war die Art ihrer Steuerung. Auch die auf der Basis weltweiter Freilandbeobachtungen ruhenden Untersuchungen von HOYT und LEWIS (ältere Lit. bei LEWIS 1910) hatten ihn nicht angeben können. Jetzt scheint es klar geworden zu sein, daß *Dictyota* zwei innere Uhren, eine mit 24 Stunden „Umlaufzeit“ und eine 14,4-stündige Monduhr besitzt, zwei Oscillatoren, die beide durch Lichtreize verstellt bzw. an Lichtrhythmen angekoppelt werden können, und die beim Koinzidieren bestimmter Phasenlagen die zur Ausschüttung der Sexualorgane führenden Vorgänge betätigen.

Was nun die Umkehrung unserer bisherigen Frage betrifft, nämlich diejenige, ob die Kenntnis der Ökologie dem Wunsch des Experimentators dienen kann, sein Objekt in Kultur zu beherrschen, so sollte sie dann einfach mit einem Ja zu beantworten sein, wenn natürliches und künstliches Milieu ideal miteinander vergleichbar wären. Aus der praktischen Erfahrung können wir in Marburg dieses Ja im allgemeinen bestätigen. Dafür ein Beispiel: Von der entwicklungsgeschichtlich als vermutliches „missing link“ zwischen zentrischen und pennaten Diatomeen wichtigen Gattung *Rhabdonema* ließen sich 2 der 3 europäischen Arten relativ leicht zur sexuellen Vermehrung zu bringen, während dies mit der dritten bei unserer Normaltemperatur von 15° lange Zeit nicht gelang. Die beiden uns über die Zeit der Auxosporenbildung in der Natur bekannten Angaben sagten März (Südengland, BUFFHAM) und Mai (Kiel, KARSTEN). Man mußte also mit tiefen Temperaturen experimentieren. Tatsächlich tritt nach einigen Wochen der Kultur bei 6° die Auxosporenbildung ein.

Schlußbetrachtung

An einer — gewiß subjektiven — Auswahl von meeresbiologischen Problemen haben wir zu verdeutlichen versucht, wie man sich Ansätze zu ihrer Lösung mit Hilfe von Kulturen überlegen und zur Entscheidung bringen kann oder dies bereits getan hat. Die Methode erscheint darum wichtig, weil sie ihre Antworten denjenigen der marinen Freilandökologie gegenüber mit sehr geringem Aufwand zu geben vermag, Antworten, die andererseits, wir erinnern an die Beispiele zu Formwechsel und Ernährung, vielfach überhaupt nur auf diesem Wege erhalten werden können. Die Frage ist nur: sind diese Antworten der vergleichbaren Situation in der Natur angemessen. Wir hatten Fälle besprochen, wo dieses wie bei den Formwechselproblemen bejaht werden kann, wenn man nicht reine Kunstprodukte der Kultur beschreibt (wofür allerdings Beispiele in der Literatur existieren)¹⁾. Aber bei physiologischen Fragestellungen bin ich nicht in der Lage, ein theoretisch fundiertes Kriterium für die Adäquanz der Kulturanordnung anzugeben; die Habitusbedingung reicht wie wir sahen, nicht aus. Streng genommen ist die Übertragbarkeit selbst bei ermittelten Ernährungsansprüchen zweifelhaft, nachdem HUTNER et al. (1957) zeigten, daß der Metall- wie Vitaminbedarf der Chrysomonade *Ochromonas* an der oberen Temperaturgrenze für das Wachstum sprunghaft d. h. auch qualitativ ansteigen. Auch genügt es noch nicht, die auf S. 17 angeführten Empfehlungen zu beachten.

Daher kann man nur versuchen, auf empirischem Wege weiter zu kommen, das heißt aber, man muß bestehende Diskordanzen zwischen Kulturversuch und natürlichem Verhalten feststellen und ihre Ursachen ergründen. Ist die Aufklärung erfolgt, so kann man den Fehler ausschalten und derart, nötigenfalls in mehreren Schritten, approximativ die Wirklichkeitstreue des Kulturexperimentes zu verbessern suchen. Wir hätten dann, um eine früher (S. 17) gegebene Formulierung wiederaufzugreifen, diejenigen Parameter im mehrdimensionalen Bedingungsraume verstellt, welche die Reaktionsnorm des Organismus in Bezug auf ihr Vorbild in der Natur am stärksten verschoben haben.

Zur Erläuterung darf auf die Salinitätsfunktion des Wachstums des Flagellaten *Prorocentrum* nach BRAARUD u. ROSSAVIK verwiesen werden; wir hatten bereits gesehen, daß das Maximum dieser Funktion bei nereitischen Algen unerwartet niedrig liegen kann. Das galt im vorliegenden Falle für Versuche in Schreiberlösung, also gedüngtem Seewasser. Hatte man aber in dem Seewasser zuerst nach der Vorschrift von ALLEN einen Eisenphosphatniederschlag erzeugt — die häufig günstigen Wirkungen dieser Behandlung werden einer Entgiftung zugeschrieben — so wird der Charakter der Funktion euryhaliner und euhalober; das Optimum (Abb. 7) würde zu 25—27‰ Salzgehalt symmetrisch liegen. An erster Stelle von Interesse erscheint daran, daß die Behandlung der Lösung die Salinitätsfunktion überhaupt und in so starkem Maße modifiziert, an zweiter der Wirkungsmodus. Die Autoren nehmen hierfür eine mit der ALLEN-Behandlung verknüpfte pH-Verschiebung an. Deren Wirkung ist aber, wie Abb. 7 zeigt, gerade dort gering, nämlich bei niedriger Salinität, wo sie selbst groß war. Daher müßte die Ursache für die Kurvenänderung in einem anderen Effekt der Behandlung liegen, manches spricht dafür, daß es der entgiftende war, welcher die Salinitätsfunktion „verbesserte“. Es ist also möglicherweise in diesem Falle gerade das geschehen, was wir oben zu tun vorschlugen.

Von weiteren Diskordanzen, deren Aufklärung im Zuge einer Kritik der Kulturmethode wichtig erscheint, sei die bereits erwähnte vegetative Degeneration gewisser

¹⁾ Die Beurteilung auch solcher einfacher Fragen, wie übrigens die praktische Handhabung des Habituspostulus, setzt also Einsicht und Erfahrung voraus. Da die letztere nur vermittels der ersteren wächst, sind beide Erfordernisse nicht voll rationalisierbar.

Planktondiatomeen genannt, die wir trotz zahlreicher Versuche nie revertieren konnten und die alle Kennzeichen eines Artifizialitätsphänomens trägt. Weiter kann man darauf hinweisen, daß manche Algen in Kultur ein anderes Lichtoptimum besitzen als im Freien, wie *Hydrodictyon* (NEEB 1952), das im ersten Falle für gesunde Entwicklung (nicht maximale Wachstumsgeschwindigkeit) 250—500 Lux, im zweiten aber volles Tageslicht verträgt. Schließlich gebe ich eine häufig gestellte Frage weiter, warum sind die anspruchslosen, harten und auch schnellen Laboratoriumsunkräuter, Arten wie *Chlorella* und *Chlamydomonas*, nicht stärker an den Vegetationsausbrüchen in der Natur beteiligt.

Das wären einige Probleme, die von den Standpunkten eigener Erfahrung aus gesehen besonders der Aufklärung bedürfen. Die Antworten werden zweifellos die Abbildungstreue des Kulturversuchs als Modell ökologischer Systeme zu erhöhen erlauben.

Wie ich hoffe gezeigt zu haben, kann die Kulturmethode mit ihren Varianten und Verfeinerungen von der Meeresbiologie kaum mehr entbehrt werden, auch dort, wo sich diese nur als Zweig der Ökologie begreift. Denn sie liefert ihr auf Fragen, welche die Naturbeobachtung stellte, im ungünstigen Falle nützliche Hinweise, in günstigen aber verbindliche Auskünfte, darunter solche, die auf anderen Wegen nicht gewonnen werden können. Doch scheint mir sicher, daß sich ihre Rolle nicht damit erschöpft, in dieser Weise Hilfsmittel der Freilandökologie zu sein. Da sie in neuerer Zeit selbst beginnt, Probleme zweifellos ökologischer Natur aufzuwerfen, man denke an die Entdeckung der Auxotrophien und an die Spurenstoff-Fragen, bei deren Behandlung die Ökologie im Meer sich in die Rolle der Hilfsmethode geschoben sieht oder bald sehen könnte, wird sie unausweichlich Disziplin der Meeresbiologie aus eigenem Recht, und man darf wohl voraussagen, daß ihre Bedeutung hier nur steigen kann.

Literaturverzeichnis

- ATKINS, W. R. G.: The chemistry of sea water in relation to the productivity of the sea. *Sci. Progr.* 27, 298—312 (1932). — ARMSTRONG, F. A. J.: Phosphorus and silicon in sea water off Plymouth during the years 1950 to 1953. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 33, 382—391 (1954). — BENTLEY, I. A.: Role of plant hormones in algal metabolism and ecology. *Nature* 181, 1499—1502 (1958). — BRAARUD, T.: Salinity as an ecological factor in marine phytoplankton. *Physiol. plant.* 4, 28—34 (1951). — BRAARUD, T. u. I. PAPPAS: Experimental studies on the dinoflagellate *Peridinium triquetrum* (Ehrb.) Lebour. *Avh. Norske Vidensk. Akad. Oslo I Mat.-Nat. Kl.* 1951 No 2, 2—23. — BRAARUD, T. and E. ROSSAVIK: Observations on the marine dinoflagellate *Prorocentrum micans* in culture. *Avh. Norske Vidensk. Akad. Oslo. I Math.-Nat. Kl.* 1951, No 1, 1—18. — BRANDT, K.: Über den Stoffwechsel im Meere. *Wiss. Meeresunters. Kiel.* 4, 213 (1899). — BUFFHAM, T. H.: Newly observed phenomena in the conjugation of the diatom *Rhabdonema arcuatum*. *J. Quekett Micr. Club, Ser. 2* 2, 131—137 (1885). — BÜNNING, E. u. P. MÜLLER: Wie messen Organismen lunare Zyklen. *Z. Naturforsch.* 16b, 391—95 (1961). — BURROWS E. M.: Ecological experiments with species of the genus *Fucus*. IV^e Congrès International sur les Algues Marines. *Résumés des Communications* (1961) S. 5. — BUTCHER, R. W.: An introductory account of the smaller algae of British coastal waters I. *Fishery invest. Ser.* 4, 1—74 (1959). — CURL, H. and G. C. McLEOD: The physiological ecology of a marine diatom *Skeletonema costatum* (Grev.). *Cleve. J. mar. Res.* 19, 70—88 (1961). — DROOP, M. R.: Optimum, relative and actual ionic concentrations for growth of some euryhaline algae. *Verh. internat. Ver. Limn.* 13, 722—730 (1958). — DROOP, M. R.: On cultivating *Skeletonema costatum*, some problems. *Arbeitstagung Dtsch. Bot. Ges. Physiol. Morphol. Algen. Göttingen 1961. Zusammenfassungen.* — FELDMANN, J. u. G. FELDMANN: Rech. sur les Bonnemaisoniacées et leur alternance des générations. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 11^e Ser. 3, 75—175 (1942). — FOGG, G. E.: The metabolism of algae. London: Methuen & Co. 1953. — FØYEN, B.: Lebenszyklus, Cytologie und Sexualität der Chlorophyceen *Cladophora Suhriana* Kützing. *Arch. Protokde.* 83, 1—56 (1934). — FRIES, L.: The influence of different Vitamin B₁₂ analogues on *Goniotrichum elegans*. *Physiol. Plant.* 13, 264—274 (1960). — GESSNER, F.: Hydrobotanik, Bd. 1. Berlin. V. E. B. Deutscher Verlag d. Wiss. 1955. — GOLDMAN, C. R.: Molybdenum as a factor limiting primary productivity in Castle Lake, California. *Science* 132, 1016—1017 (1960). — HÄM-

MERLING, J.: Entwicklung und Formbildungsvermögen von *Acetabularia mediterranea*. I Die normale Entwicklung. Biol. Zentralbl. 51, 633—52 (1931). — HARVEY, H. W.: Manganese and the growth of phytoplankton. J. Mar. Biol. Ass. 26, 562—579 (1947). — HELMCKE, H. J. und W. KRIEGER: Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen Bild I. Berlin-Wilmersdorf. Transmare-Photo G.m.b.H. 1953. — HUSTEDT, F.: Die Kieselalgen. In Rabenhorsts Kryptogamenflora. Bd. VII/1 Leipzig: Akadem. Verlagsges. (1930). — HUTNER, S. H., H. BAKER, S. AARONSON, H. A. NATHAN, E. RODRIGUEZ, S. LOCKWOOD, M. SANDERS und R. PETERSON. Growing *Ochromonas malhamensis* above 35° C. J. Protozool. 4, 259—69 (1957). — HUTNER, S. H. u. PROVASOLI: The phytoflagellates. In A. Lwoff: Biochemistry and Physiology of Protozoa. Vol. I, New York: Academic Press Inc. 1951. — JANASCH, W.: Schwellenkonzentrationen verschiedener Stickstoffquellen für die Vermehrung einiger Bakterien aus nährstoffarmen Gewässern. Arch. Mikrobiol. 31, 114—24 (1958). — JENKIN, P. M.: Oxygen production by the diatom *Coscinodiscus excentricus* in relation to submarine illumination in the English Channel. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 22, 301—343 (1937). — JONES, W. E.: The growth and fruiting of *Gracillaria verrucosa*. J. mar. Biol. Ass. U. K. 38, 153—167 (1959). — KALLE, K.: Der Stoffhaushalt des Meeres. Leipzig: Akadem. Verlagsges. 1945. — KARSTEN, G.: Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wiss. Meeresforsch. Kiel. N. F. 4, 1899. — KLEBS, G.: Die Bedingung der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena: Fischer, 1896. — KORNMANN, P.: Zur Entwicklungsgeschichte von *Derbesia* und *Halicystis*. Planta 28, 464—470 (1938). — KORNMANN, P.: Beobachtungen an *Phaeocystis*-Kulturen. Helgoländer wiss. Meeresuntersuch. 5, 218—31 (1955). — LEWIN, R. A.: Phytoflagellates and Algae. Handbuch der Pflanzenphysiol. Bd. 14, 400—417 (1961) Berlin: Springer-Verl. — LEWIN, J. C. & R. A. LEWIN: Auxotrophy and Heterotrophy in marine littoral diatoms. Canad. J. Microbiol. 6, 127—34 (1960). — LEWIS, I. F.: Periodicity in *Dictyota* at Naples. Bot. Gaz. 50, 59—64 (1910). — LUCAS, C. E.: The ecological effects of external metabolites. Biol. Revs. Cambridge Phil. Soc. 22, 270—295 (1947). — LUND, J. W. G.: Studies on *Asterionella formosa* Hass. II Nutrient depletion and the spring maximum. Journ. Ecol. 38, 1—14 (1950). — MENZEL, D. W. und J. H. RYTHER.: Nutrients limiting the production of phytoplankton in the Sargasso-Sea, with special reference to iron. Deep Sea Res. 7, 276—281 (1961). — MEUNIER, A.: Microplankton de la Mer Flamande. II. Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique. 7 (3), 1—118 (1915). — NEEB, O.: *Hydrodictyon* als Objekt einer vergleichenden Untersuchung physiologischer Größen. Flora 139, 39—95 (1952). — NORLDI, E.: Experimental studies on the ecology of *Ceratia*. Oikos 8, 201—265 (1957). — PARKE, M.: Some remarks concerning the class *Chrysophyceae*. British Phycol. Bull. 2, 47—54 (1961). — PARKE, M. und J. ADAMS: The motile (*Cryptolithus hyalinus* GAARDER & MARKALI) and non-motile phases in the life history of *Coccolithus pelagicus* (Wallich) Schiller. J. mar. biol. Ass. U. K. 39, 263—274 (1960). — PASCHER, A.: Die braune Algenreihe der Chrysophyceen. Arch. Protistenkde. 52, 489—564 (1925). — PIRSON, A. und W. KOWALLIK: Die Wirkung des blauen und roten Spectralbereiches auf die Zusammensetzung von *Chlorella* bei Anzucht im Licht-Dunkel-Wechsel. Naturwiss. 47, 476—77 (1960). — KRAMER, D. D. und J. H. RYTHER.: The iron requirement of some marine plankton algae. Biol. Bull. 119, 324 (1960). — PRINGSHEIM, E. G.: Die Kultur von Algen in Agar. Beitr. Biol. Pflanzen. 11, 305—333 (1912). — PRINGSHEIM, E. G.: Pure cultures of algae. Cambridge: University Press (1949). — PRINGSHEIM, E. G.: Kleine Mitteilungen über Flagellaten und Algen I. Algenartige Chrysophyceen in Reinkultur. Arch. Mikrobiol. 21, 401—410 (1935). — PROVASOLI, L.: Effect of Plant hormones on *Ulva*. Biol. Bull. 114, 375—384 (1958a). — PROVASOLI, L.: Growth factors in unicellular algae. In Buzzati-Traverso: Perspectives in marine biology. Berkeley: Univ. of Calif. Press. 1958. — PROVASOLI, L.: Nutrition and ecology of protozoa and algae. Ann. Rev. Microbiol. 12, 279—308 (1958c). — PROVASOLI, L., J. J. A. MC LAUGHLIN und M. R. DROOP: The development of artificial media for marine algae. Arch. Microbiol. 25, 392—428 (1957). — PROVASOLI, L., J. A. MC LAUGHLIN und I. J. PINTER: Relative and limiting concentrations of major mineral constituents for the growth of algal flagellates. New York Acad. Sci. Ser. II 16, 412—417 (1954). — PROCTOR, V. W.: Studies of algal antibiosis using *Haematococcus* and *Chlamydomonas*. Limnol. and Oceanography. 2, 125—139 (1956). — RHODE, W.: Environmental requirements of fresh water plankton algae. Symb. Bot. Upsalensis. 10 Nr. 1 S. 1—149 (1948). — SAUVAGEAU, C.: Sur le développement et la biologie d'une Laminaire. C. r. Acad. sci. Paris 160, 445—48 (1915). — SCHREIBER, E.: Die Reinkultur von marinem Phytoplankton. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland N. F. 16/10, 1—34 (1927). — SCHREIBER, E.: Untersuchungen über Parthenogenesis, Geschlechtsbestimmung und Bastardierungsvermögen bei Laminarien. Planta 12, 331—353 (1930). — STEEMANN NIELSEN, E. u. V. K. HANSEN: Light adaptation in marine phytoplankton populations and its interactions with temperature. Physiol. Plant. 12, 352—370 (1959). — STEEMANN NIELSEN, E. u. E. A. JENSEN: Primary oceanic production. Galathea Rept. 1, 49—136 (1957—1959). — v. STOSCH, H. A.: Form und Formwechsel der Diatomee *Achnantes longipes* in Abhängigkeit von der Ernährung. Mit besonderer Berücksichtigung der Spurenstoffe. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 60, 2—15 (1942). — v. STOSCH, H. A.: Ein morphologischer Phasenwechsel bei einer Coccolithophoride. Naturwiss. 42, 423 (1955). — v. STOSCH, H. A.: Die zentrischen Grunddiatomeen. Beiträge zur Floristik und Ökologie einer Pflanzengesellschaft der Nordsee. Helgoländer wiss. Meeresunters. 5, 273—91 (1956). — v. STOSCH, H. A.: Der Geißelapparat einer Coccolithophoride. Naturwissenschaften 45, 140—41,

(1958). — v. STOSCH, H. A.: Jodbedarf bei Meeresalgen. *Naturwiss.* **49**, 42—43 (1962). — TALLING, J. F.: Comparative Laboratory and field studies on Photosynthesis. *Limn. and Oceanogr.* **5**, 62—77 (1960). — TANDY, G.: Transplantation and succession studies on marine algae esp. *Caulerpa* and *Halimeda*. *Carnegie Inst. Yearbook* **32**, 283—284 (1933). — VISHNIAC, H. S. and G. A. RILEY: Cobalamin and thiamin in Long Island Sound: Patterns of distribution and ecological significance. *Limnol. Oceanogr.* **6**, 36—41 (1961). — WISEBY, B. and C. PURDAY. An algal mass culture unit for feeding marine invertebrate larvae. *Australian Commonwealth Sc. Industr. Res. Organ. Divis. Fisher. Oceanogr. Techn. Paper* **12**, 2—12 (1962).