

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

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

German copyright law applies.

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

Über die Salzgehaltsresistenz einiger Rotalgen der Kieler Bucht¹⁾

Von Heinz Schwenke

Einleitung

Untersuchungen über die osmotische Resistenz von Meeresalgen sind in neuerer Zeit von HÖFLER (z.B. 1931), KYLIN (z.B. 1938) und besonders von BIEBL (in einer Reihe von Arbeiten) durchgeführt worden. HÖFLER und zunächst auch BIEBL orientierten ihre Versuche an der Fragestellung im Sinne einer „vergleichenden Protoplastmatik“: so gesehen erweisen sich die Meeresalgen als ein — sicher besonders geeignetes — Material zur Überprüfung und Bestätigung der HÖFLERSchen Auffassung.

BIEBL hat die hier interessierenden Untersuchungen an der englischen Südküste (1937b) und auf Helgoland (1938) ausgeführt, also in einem ökologisch praktisch konstanten Medium — zumindest was den Salzgehalt anbelangt —, wobei sich die Frage nach den Beziehungen zwischen zellphysiologisch-protoplastmatischen Eigenschaften und der salzgehaltsabhängigen Tiefenzonierung gleichsam von selbst ergab. Dabei verlagerte sich die Betrachtungsweise wesentlich zugunsten eines ökologischen Resistenzbegriffes.

Unsere Untersuchungen über die osmotische Resistenz mariner Algen wurden an Material aus der westlichen Ostsee durchgeführt. Das bedeutet aber, daß sie sich in vieler Hinsicht auch als eine Teilfrage des Brackwasserproblems erweisen. Denn in der westlichen Ostsee kann weder von einem ökologisch konstanten Medium noch von einer eigentlichen Gezeitenzone die Rede sein. Daher geht die Fragestellung nicht mehr primär auf den Zusammenhang von gruppenspezifischen protoplastmatischen Eigenschaften und vertikaler Zonierung, sondern im Vordergrund steht jetzt die Grundfrage des Brackwasserproblems: Wie vermögen Organismen unter den Bedingungen der zunehmenden Aussüßung (oder der zunehmenden Versalzung) zu leben? An die Stelle der (relativ konstanten) vertikalen Zonierung des Mediums tritt also eine horizontale, die zudem — wenigstens im Übergangsbereich der westlichen Ostsee — noch mit der zusätzlichen Schwierigkeit eines auch lokal weitgehend inkonstanten Milieus belastet ist.

Die hier vorgelegte Arbeit berichtet zunächst über Resistenzbreite und allgemeines Resistenzverhalten einiger Rotalgen der Kieler Bucht. In diesem Rahmen spielt die methodologische Problematik solcher Untersuchungen im Hinblick auf die kausalanalytische Fragestellung noch keine Rolle. Über diese Schwierigkeiten und die entsprechen den experimentellen Befunde wird später an anderer Stelle zu handeln sein.

Methodik und Material

Das technische Grundverfahren unserer Untersuchungen über die osmotische Resistenz entspricht im Prinzip demjenigen anderer Autoren (HÖFLER, BIEBL, KYLIN): Die Versuchsalgen werden in abgestufte Seewasserverdünnungen bzw. -konzentrationen

¹⁾ Die Arbeit stellt eine gekürzte Fassung des ersten Teiles einer Dissertation dar, die in der Botanischen Abteilung des Institutes für Meereskunde in den Jahren 1954-57 angefertigt wurde. Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. C. Hoffmann, schulde ich Dank für die Anregung des Themas und für stete Förderung während der Durchführung.

gebracht. Nach einer bestimmten Zeit oder in gewissen Zeitabständen wird der Lebenszustand der Algen kontrolliert.

Seewasserverdünnungen: Von in der Kieler Außenförde geschöpftem und filtriertem Seewasser wurden in runden Glasschälchen von 6—7 cm Durchmesser Verdünnungsreihen hergestellt, im allgemeinen in 1⁰/₀₀-Stufen. Einige Stunden nach der Herstellung, möglichst erst am folgenden Tage, wurden die Algenproben in die Schälchen gebracht, diese mit Deckeln oder passend zugeschnittenen Glasscheiben bedeckt und an geeigneten Orten aufgestellt, in der Regel in den Aquarien des Institutes oder in nach Norden gelegenen Kulturfenstern. Bei langfristigen Versuchen wurde für einen regelmäßigen Wechsel der Lösungen Sorge getragen. Konzentriertes Seewasser wurde durch langsames Eindunsten von Nordseewasser gewonnen. Durch Mischen bzw. Verdünnen wurden in der üblichen Weise Konzentrationsreihen hergestellt (in 5⁰/₀₀-Stufen von 30 bis 70⁰/₀₀). Zum Verdünnen wurde entweder glasdestilliertes Wasser oder Kieler Leitungswasser verwendet.

Temperatur und Licht. Besonders sorgfältig haben wir darauf geachtet, allzu große Sprünge zwischen Standort- und Versuchstemperatur zu vermeiden. Die im ersten Jahresdrittel gesammelten Algen kamen aus Wassertemperaturen zwischen etwa 0° und +5°C, die Temperatur unter den Versuchsbedingungen hat nie mehr als 5° über diesen Ausgangswerten gelegen. Nach unseren Erfahrungen erscheint es unzweckmäßig, besonders mit den empfindlichen Rotalgen aus größeren Tiefen bei Temperaturen über 10°C zu arbeiten.

Alle mikroskopischen Kontrollen der Versuchsserien wurden am Aufbewahrungsort (meist im Aquarium) vorgenommen. Die Versuchsalgen waren in gedämpftem Licht aufgestellt; wo erforderlich, wurden Pergamentblenden benutzt.

Todeskriterium und Schädigungsgrad. Zur Feststellung des eingetretenen Todes der Rotalgenzellen benutzten wir die bekannte Erscheinung, daß während des Absterbens oder bald danach der rote Farbstoff aus den Rhodoplasten austritt, wobei ein charakteristischer Farbumschlag erfolgt: bei *Delesseria* z. B. nach „mennigrot“, bei *Ceramium* mehr „himbeerrot“.

Der „Schädigungsgrad“ bezeichnet den prozentualen Anteil toter Zellen am Gesamthallus bzw. am verwendeten Thallusteil. Dieser Schädigungsgrad wurde bei 30 bis 100facher Lupen- oder Mikroskopvergrößerung roh in 25%-Stufen geschätzt. Erfahrungsgemäß reicht eine solche Schätzung aus, die genaue Auszählung ist bei den sehr kleinzelligen Formen technisch unmöglich.

Es ist zu beachten, daß dieser so definierte Schädigungsgrad nichts über die eventuelle Schädigung noch nicht abgestorbener Zellen unter den entsprechenden Bedingungen aussagt.

Wir haben diesen 25%-Stufen, die auch von anderen Autoren verwendet wurden, noch weitere Schätzungsstufen hinzugefügt: „10% geschädigt“ meint in der Regel: bis höchstens 10% geschädigt. (In den meisten Fällen werden solche Algen den überlebenden gleichzusetzen sein.) „90% geschädigt“ meint in der Regel: mindestens 90%, meist stärker geschädigt, nur wenige überlebende Zellen. (In den meisten Fällen sind solche Algen mit toten gleichzusetzen.)

Material. Bei der Auswahl der Versuchsalgen waren folgende Gesichtspunkte maßgebend:

1. Es sollten für das Untersuchungsgebiet charakteristische Algen verwendet werden.
2. Die Algen sollten sich in technisch-methodischer Hinsicht eignen.

Schon HÖFLER (1931) hat vorgeschlagen, zarte fädige oder einschichtige flächige

Arten zu verwenden, bei denen die Versuchslösungen unmittelbar Zutritt zu den Protoplasten finden. Ferner sollte das Todeskriterium des Farbumschlages möglichst eindeutig sein.

Die Algen wurden in der Regel von Bord des FK. „Südfall“ in der Kieler Außenförde oder an anderen Standorten der Kieler Bucht gedredgt. Im Institut wurden die gesäuberten gesunden Exemplare der Arten in runden Glasschalen von etwa ca. 20 cm Durchmesser flach und locker ausgebreitet aufbewahrt. So halten sich die Algen bei nicht zu hohen Temperaturen und gedämpftem Licht wochen- und monatelang. Für die Versuche wurde jedoch nur frisches Material verwendet. Es ist allerdings zweckmäßig, wenigstens zwei bis drei Tage nach dem Einsammeln mit dem Versuchsbeginn zu warten. Während dieser Zeit pflegen die irgendwie geschädigten Exemplare abzusterben (vgl. BÜNNING 1934). Andererseits hat BÜNNING sicherlich Recht, daß längere Aufbewahrung die Algen schädigt, mag es auch äußerlich nicht bemerkbar sein.

Von den flächigen Delesserien wurden für die Versuche ganze Blättchen benutzt, von den büscheligen Formen einige Zentimeter lange Spitzenabschnitte. Die Algen wurden fast stets direkt in die Versuchslösungen gebracht.

I. Bestimmung der osmotischen Resistenzbreite

1. Resistenzbreite

Das Material für die im folgenden dargestellten Untersuchungen wurde im Frühjahr in der Kieler Förde aus 5—8 m Tiefe gedredgt. Die Wassertemperatur betrug etwa 0°C, der Salzgehalt etwa 20‰. Von den ausdauernden Formen sind zu dieser Jahreszeit die büscheligen *Polysiphonia nigrescens* GREV., *Rhodomela subfusca* (WOODW.) AG., *Ceramium rubrum* (HUDS.) AG. in gutem Entwicklungszustande. *Delesseria sanguinea* (L.) LAMOUROUX und *Phycodrys rubens* (HUDS.) BATTERS bilden zu dieser Zeit junge Triebe aus. *Membranoptera alata* (L.) STACKHOUSE mit gabelig verzweigtem Thallus ist im Untersuchungsgebiet die zarteste und verhältnismäßig seltenste Art der Delesseria-Gruppe. Deren bis auf die Mittel- bzw. Seitenrippen flächig-einschichtigen Thalli eignen sich für Resistenzversuche vorzüglich. Alle zeigen im Tode charakteristische und unverkennbare Verfärbungen nach „mennigrot“. Viele andere im Gebiet vorkommende Rotalgen sind entweder während des ersten Jahresdrittels noch zu zart oder aus anderen Gründen weniger geeignet.

Schon die ersten orientierenden Versuche über die Hypotonieresistenz ergaben, daß die von den meisten Autoren geübte Methodik, mit Seewasserverdünnungsreihen von 1,0 bis 0,1 zu arbeiten, für die in unserem Untersuchungsgebiet vorliegenden Verhältnisse unzweckmäßig ist. Von vornherein mußte mit einem Schwanken des Salzgehaltes zwischen etwa 22 und 8‰ gerechnet werden. Die Möglichkeit so beträchtlicher Schwankungen ergibt sich aus der Lage der Kieler Bucht als Übergangsgebiet zwischen zwei Meeren mit wesentlich verschiedenen Salzgehalten. Wir haben es daher vorgezogen, in unseren Versuchen die Seewasserkonzentrationen direkt in S ‰ anzugeben. Wo erforderlich, sind diese Werte leicht auf n-fache Verdünnung umzurechnen.

In der Tabelle 1 sind einige Ergebnisse der Resistenzbestimmungen — für eine Versuchsdauer von 24 Stunden — zusammengestellt.

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß die Hypotonieresistenzgrenzen der untersuchten Rotalgen im Bereich zwischen 2 und 5‰ S liegen. Allerdings kommt solchen Werten keine absolute Regelmäßigkeit zu: es treten gelegentlich Schwankungen von etwa 1‰ nach unten und 1—2‰ nach oben auf. Es darf nicht übersehen werden, daß wir die für diese Grenzen maßgeblichen verschiedenen Faktoren weder vollzählig kennen, noch sie von Fall zu Fall genau kontrollieren können (Entwicklungszustand, Vitalitätszustand in Abhängigkeit von der jeweiligen Vorgeschichte, u. a.). Besonders für *Phycodrys rubens*

Tabelle 1

Hypotonieresistenz von Rotalgen der Kieler Bucht, Februar 1954;
Wassertemperatur: Förde etwa 0°C, Aquarium 5°C

S ‰	SW/Ad	0	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Delesseria sanguinea</i>		+	25	25	1	1	1	1	1	1
<i>Phycodrys rubens</i>		+	75	75	50	1	1	1	1	1
<i>Polysiphonia nigrescens</i>		(+)	25	1	1	1	1	1	1	1
<i>Rhodomela subfusca</i>		+	25	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ceramium rubrum</i>		(+)	(1)	1	1	1	1	1	1	1
<i>Membranoptera alata</i>		+	50	(1)	1	1	1	1	1	1
<i>Phyllophora Brodiaei</i>		50	25	1	1	1	1	1	1	1
<i>Polysiphonia urceolata</i>		+	25	1	1	1	1	1	1	1
<i>Cystoclonium purpurascens</i>		+	75	50	1	1	1	1	1	1
<i>Callithamnion corymbosum</i>		+	50	50	25	25	(1)	1	1	1

(Legende zu dieser und den folgenden Tabellen: SW/Ad: Seewasser mit glasdestilliertem Wasser verdünnt; SW/LW: Seewasser mit Leitungswasser verdünnt; +: Algen völlig abgestorben; (+): nur wenige überlebende Zellen; 1: Algen völlig lebend; (1): bis auf wenige Zellen lebend; 25, 50, 75: geschätzter prozentualer Anteil an toten Zellen).

erhält man häufig höhere Werte (6—8‰), doch dürfte das nach unserer Erfahrung an einer größeren allgemeinen, nicht osmotischen Empfindlichkeit dieser Alge liegen. Schließlich bedenke man, daß die von anderen Autoren verwendeten Konzentrationsreihen in Zehntelstufen bei den Ausgangssalzgehalten der Nordsee oder des Mittelmeeres ebenfalls einen Spielraum von 3—4‰ erlauben.

Ferner bestätigen unsere Versuche die bereits von BIEBL (1937b, 1938) vertretene Ansicht, daß der Hauptanteil der osmotischen Schädigung in weniger als 24 Stunden eintritt, denn die Schädigung schreitet in den folgenden Tagen nur langsam fort.

Im Sommer 1954 erhielt ich einige Rotalgenexemplare (*Polysiphonia nigrescens*, *Ceramium diaphanum*, *Rhodomela subfusca*), die vor Öland gedredgt worden waren, also aus einem Gebiet stammten, das im Durchschnitt einen Salzgehalt von nur 6—7‰ aufweist. Es zeigt sich, daß die Grenze der Hypotonieresistenz mit abnehmendem Salzgehalt in der inneren Ostsee noch weiter nach unten rückt: bei 1‰ waren nur jeweils wenige Zellen abgestorben, ab 2‰ waren nach 24 Stunden alle Algen vollkommen intakt.

Für das Resistenzverhalten bei Hypertonie gibt die folgende Tabelle 2 einige Versuchsergebnisse, ebenfalls für 24 Stunden Versuchsdauer.

Tabelle 2

Hypertonieresistenz von Rotalgen, März 1954; Wassertemperatur:
Förde 2—3°C, Aquarium 6—10°C

S ‰	30	35	40	45	50	55	60	65	70
<i>Membranoptera alata</i>	1	1	1	1	25	75	+	+	+
<i>Polysiphonia urceolata</i>	1	1	1	1	1	1	1	(1)	(1)
<i>Cystoclonium purpurascens</i>	1	1	1	1	1	1	(1)	25	+
<i>Callithamnion corymbosum</i>	1	1	1	1	1	1	1	(1)	(1)
<i>Delesseria sanguinea</i>	1	1	1	1	25	75	+	+	+
<i>Phycodrys rubens</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Polysiphonia nigrescens</i>	1	1	1	1	1	50	+	+	+
<i>Rhodomela subfusca</i>	1	1	1	50	50	50	+	+	+
<i>Ceramium rubrum</i>	1	1	1	1	1	25	25	50	50

Bei diesen Untersuchungen konnten wir regelmäßig Plasmolyse an *Polysiphonia urceolata* und *Callithamnion corymbosum* beobachten. Es trat auch nach ein bis zwei Tagen, in den höheren Konzentrationen wenigstens teilweise, natürliche Deplasmolyse ein. Gewöhnlich kommt es bei — wenn überhaupt — plasmolisierbaren Rotalgen zu einer irreversiblen Schädigung der Protoplasten. Doch sind Ausnahmen bereits von HÖFLER 1931, *Ceramium ciliatum*) und später von BIEBL (*Polysiphonia urceolata*, *Callithamnion tetragonium*), auch im Hinblick auf ihre ökologische Bedingtheit, beschrieben worden. Unsere Beobachtungen decken sich im wesentlichen mit diesen Beschreibungen, auch was das Verhalten der Plastiden von *Polysiphonia urceolata* (BIEBL 1936, Abrundung der normal „puzzleartigen“ Plastiden) anbelangt.

Wir haben ferner das Auftreten bzw. Ausbleiben einiger protoplasmatisch-anatomischer Erscheinungen protokolliert (hypotonieresistente Randzonen bei Delesseriaceen, Hypotonieempfindlichkeit der Rippenzellen von Phycodrys, Resistenzgradienten), über die BIEBL (1937a) berichtet hat, jedoch scheint diesen Phänomenen nach unserer Erfahrung keine biologische Regelmäßigkeit zuzukommen.

2. Vergleich der Resistenzbreiten

Wie verhalten sich nun die von uns ermittelten Resistenzbreiten der untersuchten Rotalgen aus der westlichen Ostsee zu den von anderen Autoren mitgeteilten Ergebnissen?

Tabelle 3

Osmotische Resistenzbreiten von Rotalgen verschiedener Gebiete, zusammengestellt nach Literaturangaben¹⁾

		S ‰	n-fach SW	
T	<i>Plocamium coccineum</i>	Neapel	24—50	0,7—1,4
T		Helgoland	17—43	0,5—1,3
		Schweden	14	0,6
T	<i>Brongniartella byss.</i>	Plymouth	14—48	0,4—1,4
		Helgoland	13—53	0,4—1,5
		Schweden	11	0,4
T	<i>Phycodrys rubens</i>	Plymouth	20—68	0,6—2,0
		Schweden	8	0,3
		Kiel	4—70	0,2—3,5
EL	<i>Polysiphonia urceolata</i>	Plymouth	10—68	0,3—2,0
EL		Helgoland	8—54	0,2—2,1
EL		Tromsö	7	0,3
		Kiel	2—60	0,1—3,0
	<i>Membranoptera alata</i>	Plymouth	14—65	0,4—1,9
		Helgoland	13—56	0,4—1,7
		Kiel	4—44	0,2—2,2
EL	<i>Polysiphonia nigrescens</i>	Helgoland	3—73	0,1—2,2
		Schweden	8	0,3
		Kiel	2—50	0,1—2,5
T	<i>Antithamnion plumula</i>	Helgoland	17—50	0,5—1,5
EL		Tromsö	14—46	0,5—1,7
		Schweden	11	0,4
	<i>Delesseria sanguinea</i>	Schweden	11	0,4
		Kiel	4—50	0,2—2,5
	<i>Ceramium rubrum</i>	Schweden	11	0,4
		Kiel	2—50	0,1—2,5

(T = Tiefenalgen, EL = Ebbelinie-Algen, nach BIEBL)

¹⁾ Wo nur eine Zahl angeführt ist, wurde nur die untere Grenze ermittelt.

Angaben liegen aus verschiedenen Meeresgebieten vor: Neapel (HÖFLER, 1931; BIEBL 1939), Plymouth (BIEBL 1937b), Tromsö (BIEBL 1936), Helgoland (BIEBL 1938a) und schwedische Westküste (KYLIN 1938). Aus den Untersuchungen dieser Autoren wurden, soweit möglich, die Werte der ermittelten Resistenzgrenzen mit den von uns für Rotalgen der westlichen Ostsee gefundenen Grenzwerten verglichen. In der Tabelle 3 sind diese Werte für die — leider nur wenigen — vergleichbaren Arten zusammengestellt. Dabei sind die folgenden Standortsalzgehalte zugrunde gelegt: Neapel S = 36⁰/₀₀; Plymouth S = 34⁰/₀₀; Helgoland S = 33⁰/₀₀; Tromsö S = 27⁰/₀₀; schwedische Westküste S = 27⁰/₀₀ (25—30⁰/₀₀); Kiel S = 20⁰/₀₀.

Nun muß bei solchen Zusammenstellungen stets berücksichtigt werden, daß die Werte von verschiedenen Autoren stammen und daß es ferner fraglich bleiben muß, ob die Versuchsbedingungen ohne weiteres vergleichbar waren. Aber selbst wenn man die dadurch bedingten möglichen Ungenauigkeiten in Rechnung stellt, bleibt doch die allgemeine Tendenz unverkennbar, daß die osmotische Resistenzbreite mit abnehmendem Salzgehalt zunimmt und daß sich diese Zunahme vor allem hinsichtlich der Hypotonieresistenz bemerkbar macht.

Noch deutlicher kommt diese Tendenz in der folgenden Tabelle 4 zum Ausdruck, in der ökologisch vergleichbare Tiefenformen zusammengestellt sind. Dabei wurde auf die in mancher Hinsicht abweichenden Werte für die schwedische Westküste verzichtet. Es ist auch zu bedenken, daß die Bestimmungen der oberen Resistenzgrenzen im allgemeinen ungenauer sein dürften als die der unteren.

Tabelle 4: Osmotische Resistenzbreiten von Rotalgen verschiedener Gebiete, zusammengestellt nach Literaturangaben.

		S ‰	n-fach SW
Neapel:	<i>Plocamium coccineum</i>	24—50	0,7—1,4
	<i>Nitophyllum punctatum</i>	24	0,7
	<i>Griffithsia furcellata</i>	24	0,7
Plymouth:	<i>Heterosiphonia plumosa</i>	20—44	0,6—1,3
	<i>Phycodrys rubens</i>	20—68	0,6—2,0
	<i>Membranoptera alata</i>	14—65	0,4—1,9
Helgoland:	<i>Plocamium coccineum</i>	17—43	0,5—1,3
	<i>Antithamnion plumula</i>	17—50	0,5—1,5
	<i>Brongniartella byssoides</i>	13—53	0,4—1,5
	<i>Membranoptera alata</i>	13—56	0,4—1,7
Kiel:	<i>Delesseria sanguinea</i>	4—50	0,2—2,5
	<i>Phycodrys rubens</i>	4—70	0,2—3,5
	<i>Membranoptera alata</i>	4—44	0,2—2,2
	<i>Cystoclonium purpurascens</i>	3—55	0,15—2,8
	<i>Rhodomela subfusca</i>	2—40	0,1—2,0
	<i>Polysiphonia nigrescens</i>	2—50	0,1—2,5

Einen ähnlich niedrigen Wert für die Hypotonieresistenzgrenze, wie er bei den Ostseealgen gefunden wurde, gibt nur BIEBL (1938) für *Polysiphonia nigrescens* von Helgoland an, aber es handelt sich um eine Ebbelinieform, während unsere Algen alle aus 5—8 m Tiefe stammen.

BIEBL (1939b) hat in verschiedenen Arbeiten die ökologische Komponente, die durch seine Untersuchung der Resistenzgrenzen charakterisiert wurde, als allgemeine Regel folgendermaßen formuliert:

1. Tiefenalgen: Resistenzbreite 0,5—1,5 SW

2. Ebbelinie-Algen: Resistenzbreite 0,3—2,2 SW
3. Gezeitenzone-Algen: Resistenzbreite 0,1—3,0 SW
(Ebbelinie-Algen werden ständig vom Wellenschlag erreicht, Gezeitenzone-Algen liegen zeitweise frei.)

Diese Formulierung gilt ohne Zweifel für die von BIEBL bearbeiteten Gebiete, sie gilt aber nicht mehr für die von uns untersuchten Algen der Kieler Förde. Denn nach BIEBL müßten wir dann die letzteren zu den Gezeitenzone-Algen rechnen, da die Resistenzgrenzen zwischen 0,1—2 und 2—3,5fach SW liegen. Bei der Mehrzahl unserer Algen aber handelt es sich um ausgesprochene Tiefenformen.

Die ermittelten Resistenzgrenzen können daher nur ganz allgemein ein Ausdruck für bestimmte Beziehungen der Algen der Gezeitenzone einerseits und der der Kieler Bucht andererseits zu den an den Standorten herrschenden ökologischen Bedingungen sein. Diese dürften in erster Linie in den durch die starken Salzgehaltsschwankungen gekennzeichneten osmotischen Bedingungen zu suchen sein, denen sowohl die Bewohner der Gezeitenzone, wie auch die Organismen der Kieler Bucht ausgesetzt sind. Für die Gezeitenzone sind diese durch das regelmäßige Trockenfallen des Gebietes ohne weiteres verständlich. In der westlichen Ostsee, insbesondere aber in der Kieler Bucht, gehen solche Schwankungen zwar nicht mit der gleichen Regelmäßigkeit wie in den Gezeitenzonen vorsich, aber sie gehören in Verbindung mit entsprechenden meteorologischen Bedingungen zur Charakteristik der hydrographischen Verhältnisse der Kieler Bucht. Sind doch im Untersuchungsgebiet meteorologische Bedingungen nicht selten, bei denen von der Oberfläche bis zum Boden in der gesamten Bucht ein Salzgehalt von 20⁰/₀₀ vorliegt, während bei anhaltenden Ostwinden salzarmes Wasser herangeführt wird, so daß binnen wenigen Tagen von der Tiefe bis zur Oberfläche ein Salzgehalt von nur 9—10⁰/₀₀ gefunden wird (vgl. KÄNDLER, 1951). Man hat daher für das Gebiet der westlichen Ostsee den Begriff eines „osmotisch rauhen Klimas“ geprägt, der am besten dieses besondere hydrographische Merkmal des Gebietes in Beziehung zur Organismenwelt kennzeichnet.

II. Die Hypotonieresistenz von *Delesseria sanguinea*

a). Seewasserverdünnung mit destilliertem Wasser

1. Die langfristige Salzgehaltsresistenz

Wir haben im bisherigen Verlaufe unserer Untersuchungen vornehmlich Resistenzwerte für eine Versuchsdauer von 24 Stunden bestimmt. Dieser Zeitraum erscheint zunächst willkürlich gewählt, hat aber durchaus eine praktische Berechtigung, da der Hauptanteil der osmotischen Schädigung in weniger als 24 Stunden eintritt. Das gilt für die empfindlicheren Rotalgen aus der Nordsee oder dem Mittelmeer in verstärktem Maße. Andererseits haben wir gesehen, daß die nach dem ersten Tage vorgefundenen Schädigungen im Laufe der folgenden Tage nicht wesentlich zunehmen. Wir verzeichnen also in jeder Resistenzreihe nach 24 Stunden drei Gruppen von Algen: vollkommen tote, teilweise geschädigte und vollkommen lebende.

Wir können daher den überlebenden Algen eine kurzfristige Resistenz (eben für mindestens 24 Stunden) gegen eine bestimmte Erniedrigung oder Erhöhung des Salzgehaltes zuschreiben. In der Tat sind auch die ökologisch orientierten Gruppeneinteilungen, wie sie von BIEBL getroffen wurden, gerade von solchen kurzfristigen Milieuschwankungen abhängig, wie sie durch Ebbe und Flut bedingt sind. Wie wir sahen, liegen aber in der westlichen Ostsee die Verhältnisse ganz anders. Dort handelt es sich für die Algen vielfach um verhältnismäßig langfristige Schwankungen des Salzgehaltes. Es erscheint also berechtigt, die Frage nach einer langfristigen Salzgehaltsresistenz zu stellen.

Wir sind bei der Untersuchung dieser Frage folgendermaßen vorgegangen: Es zeigte sich in den Versuchen, daß die Algen von bestimmten Konzentrationen ab keinerlei Schädigungen aufweisen, während in den Seewasserkonzentrationen darunter (bzw. darüber) die Algen zunächst teilweise geschädigt werden und mit zunehmender Versuchsdauer schließlich vollkommen absterben. Das heißt also, die Gruppe der teilweise geschädigten Algen schrumpft mit der Zeit mehr und mehr zusammen, bis sich schließlich tote und lebende Algen übergangslos gegenüberstehen. Auf diesen Zeitraum, der in der Regel 2—3 Monate umfaßt, beschränken wir die langfristige Salzgehaltsresistenz als Höchstmaß.

In der Tafel 5a) sind solche Versuche für *Delesseria sanguinea* und *Membranoptera alata* wiedergegeben. Auch Versuche mit *Phycodrys rubens* erbrachten ein im Prinzip gleiches Ergebnis. Es kommt bei *Delesseria sanguinea* sehr klar zum Ausdruck, daß die nach 24 Stunden ermittelte Resistenzgrenze von 4 ‰ nur für kurze Zeit aufrecht erhalten werden kann. Nach 14 Tagen hat sie sich in diesem Falle auf 8 ‰ verschoben, und nach etwa 18 Tagen ist dann mit 10 ‰ der Wert erreicht, bei dem die Algen über einen Zeitraum von zwei Monaten keine weitere Schädigung erfahren. Ähnlich verhält sich *Delesseria* auch unter hypertonischen Bedingungen. So sank in einem über 14 Tage durchgeführten Versuch die Hypertonieresistenzgrenze von 45 ‰ (nach 24 Stunden) allmählich auf 40 ‰. In Nordseewasser von 30 ‰ hält sich die Alge monatelang.

Bei allen uns bekannten und auch bei den bisher von uns dargestellten Resistenzversuchen ist methodisch so verfahren worden, daß die Versuchsalgen aus dem natürlichen Milieu direkt in die verschiedenen Konzentrationsstufen übertragen wurden. Anders liegen die Verhältnisse aber, wenn sich der Salzgehalt bei langfristiger osmotischer Belastung nur langsam verändert. Um diese Frage zu prüfen, brachten wir Algen (*Delesseria sanguinea*) beispielsweise für je vier Tage von 20 ‰ Ausgangswasser in 15 und 10 ‰ und für jeweils weitere drei Tage in 8 und 6 ‰. Führt man mit diesen angepaßten Algen in gewohnter Weise einen Resistenzversuch durch, so zeigte sich, daß jetzt die Resistenzgrenze gegenüber der nicht angepaßten Kontrolle nach 24 Stunden von 3—4 ‰ auf 2 ‰ herabgesetzt war. Diese Überlegenheit der angepaßten Pflanzen war nach 14 Tagen noch deutlich erkennbar, dann vermischte sich der Unterschied. Ähnlich war das Ergebnis bei langsamer Anpassung an hypertonische Konzentrationen.

2. Temperatur und Licht

Es ging uns bei den einschlägigen Versuchen nicht darum, einen Beitrag zur Temperatur- bzw. Lichtresistenz mariner Algen zu liefern. Solche Untersuchungen sind z. B. von BIEBL (1939a) und (1956) durchgeführt worden. Wir wollten lediglich ermitteln, in welchem Maße sich der von vornherein wahrscheinliche Einfluß so wichtiger Faktoren wie Temperatur und Licht auf osmotische Resistenzversuche bemerkbar macht und inwieweit dieser Einfluß besonders bei langfristigen Versuchen zu berücksichtigen ist. Die Untersuchung beschränkte sich daher auf „normale“ Größen beider Faktoren, d. h. auf Zimmertemperaturen und Tageslicht (sowie Dauerverdunkelung).

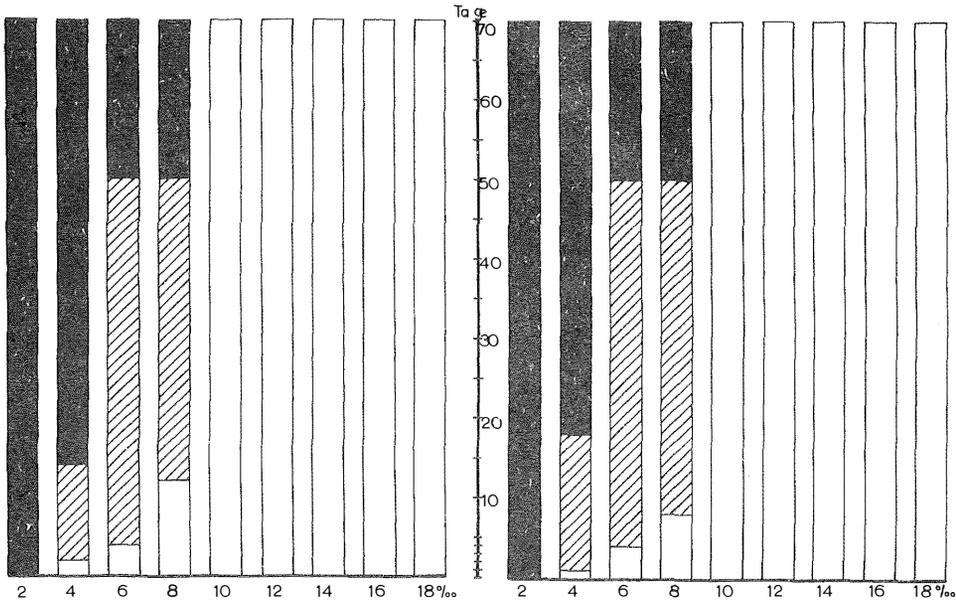
Legende zu der nebenstehenden Tafel 5

Langfristige Hypotonieresistenz in Seewasserverdünnungen mit *aqua dest.* und Leitungswasser bei *Delesseria sanguinea* und *Membranoptera alata*. Die Diagramme 5a) dürfen als charakteristisch gelten, wenn auch die Werte individuell schwanken können (vgl. p. 11). Die nach etwa 50 Tagen erreichten Endzustände blieben in den Versuchen weitere 2-3 Wochen erhalten. Zu den Diagrammen 5b) vergl. p. 18.

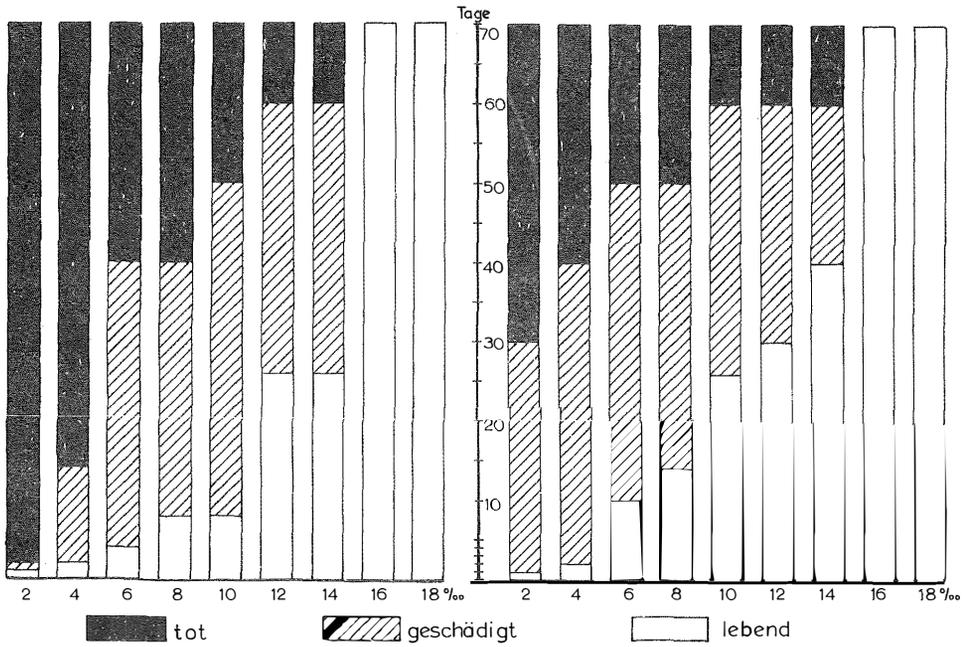
Delesseria sanguinea

Membranoptera alata

a) Seewasserverdünnung mit destilliertem Wasser



b) Seewasserverdünnung mit Leitungswasser



tot

geschädigt

lebend

Tafel 5

In mehrfach wiederholten Versuchen wurden Exemplare von *Delesseria sanguinea* in einer Konzentrationsreihe (4, 6, 8, 10, 15, 20⁰/₀₀ S) in gedämpften Licht bei Zimmertemperatur (20—23°C) aufgestellt. Bereits nach 24 Stunden waren alle Algen in 4 bis 10⁰/₀₀ mehr oder weniger stark geschädigt, ab 15⁰/₀₀ blieben die Algen 3—7 Tage intakt, in 20⁰/₀₀ aber hielten sie sich überraschend 50—80 und mehr Tage am Leben. Osmotische Schwankungen (etwa auf 4 oder 30⁰/₀₀) wurden von diesen Algen jedoch nicht mehr ertragen, sie starben bei solchen Versuchen schnell ab. So bestätigt sich unsere Auffassung, bei Resistenzversuchen die Ausgangstemperatur des Standortes nur möglichst wenig zu überschreiten, auf keinen Fall aber mit Algen aus unserem Untersuchungsgebiet bei Temperaturen über etwa 10° C zu arbeiten.

Hinsichtlich des Lichtfaktors haben wir untersucht: den Einfluß von Tageslicht, den Einfluß von Dauerbelichtung geringer Intensität und die Wirkung von Dauerverdunklung.

Bei der Untersuchung der Tageslichtwirkung sind wir folgendermaßen vorgegangen: Zunächst im Aquarium bei geringer Lichtstärke aufbewahrte Algen (*Delesseria sanguinea*) wurden in zwei Serien in abgestufte Seewasserlösungen gebracht, wobei Serie A in einem nach Norden gelegenen Kulturfenster bei im Durchschnitt etwas 6000 Lux aufgestellt wurde, während Serie B bei etwa 200 Lux im Aquarium verblieb. Die Temperatur betrug in beiden Fällen etwa 10, gelegentlich 13°C. In der Kontrollserie B verschob sich die Resistenzgrenze wie bei den früheren Versuchen innerhalb von 8 Tagen von 4 auf 8⁰/₀₀ und blieb dann für weitere 3 Wochen konstant. In der Tageslichtserie A hingegen waren nach drei Wochen sogar bei 12⁰/₀₀ fast alle Pflänzchen tot oder die wenigen überlebenden doch stark geschädigt. Innerhalb der ersten zwei Tage war der Unterschied zwischen beiden Serien unerheblich. Aus diesen Ergebnissen folgt, daß zumindest bei langfristigen Resistenzversuchen auf eine von den Standortbedingungen nicht wesentlich abweichende Beleuchtungsstärke zu achten ist.

Einige Versuche über die Wirkung von Dauerbelichtung wurden in einem Lichtkasten des Aquariums durchgeführt (Leuchtstoffröhren, etwa 3000 Lux).

Bei Dauerbelichtung traten in 20⁰/₀₀ SW Schädigungsgrade von 50—75% bereits nach zwei Tagen auf, nach drei Wochen war die Hälfte der Versuchsalgen (30 Exemplare von *Delesseria sanguinea*) zu 90—100% geschädigt. In allen Fällen zeigte sich die für reichliches Lichtangebot charakteristische Verfärbung nach braunrot, nach drei Wochen waren viele der Algen völlig ausgebleichen. Im Hypotonieversuch schnitten zwei Tage ununterbrochen vorbelichtete Algen schlechter ab als im natürlichen Rhythmus schwach belichtete oder sogar längere Zeit dunkelgestellte.

Eine Reihe von Versuchen mit dauerverdunkelten Algen haben wir u. a. deswegen durchgeführt, weil — wie an anderer Stelle zu zeigen sein wird — das Verhalten von Rotalgen unter solchen Bedingungen gewisse vorsichtige und kausalanalytisch vielleicht verwertbare Schlüsse auf den energetischen Mechanismus dieser Algen in Abhängigkeit von den Außenbedingungen zu erlauben scheint. Bereits BIEBL (1939c) fand in *Anti-thamnion plumula* eine Rotalge, die auf Verdunkelung außerordentlich empfindlich reagierte. Lichtabschluß während etwa 48 Stunden (bei 21°C) führte schon „zu einem deutlichen Glattrandig- und Tropfigwerden der im Normalzustand verschnörkelten und ausgezackten Plastiden. Nach drei Tagen kommt es bereits häufig zu einem tropfigen Zerfall und damit zu einem Absterben der betreffenden Zellen. Nach spätestens fünf Tagen sind meist sämtliche Zellen tot“ (p. 449). Bei niedrigeren Temperaturen geht der Zerfall langsamer vonstatten. „Es hat fast den Anschein“, sagt BIEBL p. 449 weiter, „als wären diese Algen nicht imstande, größere Nährstoffvorräte anzusammeln, so daß

sie schon bei relativ kurzem Aussetzen der Assimilation einfach verhungern.“ Dagegen war *Trailliella intricata* auch nach sechstägiger Verdunkelung noch frisch und lebend.

In unseren eigenen Versuchen zeigte sich nun, daß die im Gebiet vorkommenden Delesserien (also *D. sanguinea*, *Membranoptera* und *Phycodrys rubens*) die Verdunkelung zunächst über vier Tage schadlos ertrugen. Bei einem anschließenden Hypotonieresistenzversuch, ebenfalls im Dunkeln, schnitten diese Algen keineswegs schlechter ab als die der normalen Kontrolle, fast schienen sie sogar resistenter. Plastidenverformungen waren bei den dunkelgestellten Algen nicht zu beobachten. In weiteren Versuchen konnte dann gezeigt werden, daß im Januar gesammelte Exemplare von *D. sanguinea* die Dauerverdunkelung gut vier Wochen lang ertrugen. Erstaunlich ist, daß bei einem Resistenzversuch nach 17tägiger Verdunkelung die Algen drei Tage lang bei 2⁰/₁₀₀ ungeschädigt überlebten, sich also resistenter als im normalen Durchschnitt erwiesen. Vom vierten Tag an gingen sie dann allerdings rasch zugrunde. Im März gesammelte Delesserien schienen etwas weniger resistent gegen den Lichtabschluß zu sein.

b. Seewasserverdünnung mit Leitungswasser

Gelegentlich eines Versuches ganz anderer Fragestellung war aufgefallen, daß Rotalgen in Kieler Leitungswasser wesentlich resistenter blieben als in destilliertem Wasser, ja sogar widerstandsfähiger als in einer Seewasserverdünnung von 1⁰/₁₀₀, die mit destilliertem Wasser hergestellt war. Diese überraschende Feststellung wurde weiter verfolgt. So zeigt Tabelle 5 einen Versuch, bei dem die Resistenzgrenzen vergleichend in Seewasserverdünnungen mit destilliertem Wasser einerseits und mit Leitungswasser andererseits ermittelt wurden.

Tabelle 5
März 1954; t = 10°C; 24 Stunden

S ⁰ / ₁₀₀	0	1	2	3	4	5	6
A. SW/A _d							
<i>Delesseria sanguinea</i>	+	25	(1)	1	1	1	1
<i>Membranoptera alata</i>	+	50	25	25	(1)	1	1
<i>Phycodrys rubens</i>	+	50	25	25	25	(1)	1
B. SW/LW							
<i>Delesseria sanguinea</i>	(1)	(1)	1	1	1	1	1
<i>Membranoptera alata</i>	25	(1)	(1)	(1)	1	1	1
<i>Phycodrys rubens</i>	(1)	(1)	(1)	1	1	1	1

Die wesentlich günstigere Wirkung der mit Leitungswasser hergestellten Seewasserverdünnungen ist offensichtlich. Es war daher zu erwarten, daß auch bei langfristiger Resistenz bessere Erfolge in solchen Lösungen zu erzielen sind. Aus Tafel 5b) geht hervor, daß das in der Tat der Fall ist. Doch sehen wir, daß die günstige Wirkung der Leitungswasserverdünnung vornehmlich die unteren Konzentrationsstufen bis 4⁰/₁₀₀ für etwa die ersten vier Tage betrifft. Im Bereich von 4—10⁰/₁₀₀ kann für die folgenden Tage kaum noch von einem besseren Versuchsausfall gegenüber der Verdünnung mit destilliertem Wasser gesprochen werden. In den Konzentrationen ab 10⁰/₁₀₀ aufwärts schließlich fallen die Ergebnisse bei längerer Versuchsdauer sogar deutlich schlechter aus als bei der Verdünnung mit destilliertem Wasser. Diese Erscheinung ist von anderen Autoren im Untersuchungsgebiet ebenfalls beobachtet worden (z.B. HENKEL 1952), ohne daß ein bestimmter Grund dafür angegeben werden konnte. Vielleicht ist er in auf die Dauer schädlichen Beimengungen des Leitungswassers zu suchen.

Bei niedrigen Temperaturen und Dunkelstellen, also bei nach unseren Erfahrungen optimalen Bedingungen, gelingt es sogar, die Algen mehrere Tage lang in reinem Leitungswasser lebend zu erhalten, wie aus der Tabelle 6 hervorgeht.

Tabelle 6

Delessaria sanguinea: Hypotonieresistenz bei 0—1°C und Dunkelheit
(Kühlschrank), Februar 1956

Tage:	S ‰	0	1	2	3	4	5
1	1	1	1	1	1	1
2	1	1	1	1	1	1
3	1	1	1	1	1	1
4	(1)	25	25	1	1	1
5	(1)	50	25	1	1	1
6						
7						
8	(+)	(+)	75	50	50	25
10	+	+	+	+	+	+

Bei höheren Temperaturen (bis etwa 10°C) und normaler rhythmischer Beleuchtung hingegen pflegen die Algen mehr als 24 Stunden erst ab 3—4‰ zu überleben.

Es erhebt sich nun die Frage, worauf die auffallend günstige Wirkung der Leitungswasserverdünnung im Hypotonieresistenzversuch beruht. In der mir zugänglichen Literatur, soweit sie unser engeres Thema betrifft, habe ich ähnliche Beobachtungen nicht gefunden. Wenn — wie z.B. in den BIEBL'Schen Arbeiten — über die Art der Verdünnung der Konzentrationsreihen gesprochen wird, ist eine solche mit destilliertem Wasser angegeben. Und wenn das Verhalten der Versuchsalgen in reinem destilliertem Wasser bzw. in reinem Leitungswasser untersucht worden ist, sind keine bemerkenswerten Unterschiede registriert worden. Das mag seinen Grund einmal in der weit größeren Hypotonieempfindlichkeit der Mittelmeer- oder Nordseerotalgen haben, zum andern aber könnte er auch in der Beschaffenheit des verwendeten Leitungswassers liegen. Mit einer Karbonathärte von rund 16 DH° ist das Kieler Leitungswasser als relativ hart zu bezeichnen. Man darf annehmen, daß sich in der Karbonathärte in erster Linie der Gehalt des betreffenden Wasser an Ca- und Mg-Salzen ausdrückt. Nun kann man aus den Analysen der Städtischen Wasserwerke entnehmen, daß das Kieler Leitungswasser etwa 144 mg/L CaO und 20,0 mg/L MgO enthält. Da nach KAYSER-BRINKMANN für Quellwasser mit einem durchschnittlichen Gehalt an CaO von 50 mg/L zu rechnen ist, muß das Kieler Leitungswasser als sehr Ca-reich angesehen werden. Es lag deshalb die Vermutung nahe, daß die besondere Wirkung des Leitungswassers in erster Linie in seinem Ca-Gehalt zu suchen ist.

Wir zogen daher ein weiches, kalkarmes Leitungswasser zum Vergleich heran (aus Westerland/Sylt). Die Karbonathärte wurde durch Titration mit n/10 HCl bestimmt, wobei sich nur etwa 1 DH° ergab. In den Versuchen wurden nicht nur die reinen Leitungswässer geprüft, sondern auch Gemische mit glasdestilliertem Wasser. Das aufschlußreiche Ergebnis zeigt Tabelle 7 für die ersten drei Tage. Dabei geben die Dezimalzahlen den Gehalt der Gemische an Leitungswasser an.

Tabelle 7

Delessaria sanguinea, März 1956, Kühlschrank, 0—1°C

Tage: LW:	A. Kieler Leitungswasser				B. Westerbänder Leitungswasser			
	1,0	0,75	0,50	0,25	LW: 1,0	0,75	0,50	0,25
1	1	1	1	1	1	(1)—25	75—90	+
2	1	1	1	1				
3	1	1—(1)		(1)	25—50	+	+	+

Die Kontrollen in destilliertem Wasser waren nach 24 Stunden tot.

Mit diesem Versuch erfährt unsere Vermutung, daß bei der resistenzerhöhenden Wirkung des Leitungswassers in Seewasserverdünnungen dem Ca eine bedeutsame Rolle zukommt, eine wesentliche Stütze. Wir sind im Verlaufe unserer Untersuchungen dieser Frage weiter nachgegangen und werden an anderer Stelle darüber berichten.

Abschließend kommen wir im Hinblick auf den Vergleich mit den Resistenzuntersuchungen BIEBLs zu folgender Ansicht:

Die ökologischen Typen nach BIEBL sind speziell auf die osmotischen Verhältnisse in der Nordsee bzw. auf die von Gezeitenmeeren mit relativ konstantem Salzgehalt in der Tiefe zugeschnitten. Die zahlenmäßig festgelegten Resistenzgrenzen der einzelnen Typen sind jedoch nicht ohne weiteres zu verallgemeinern. Die Tiefenformen der westlichen Ostsee leben wie die Gezeitenformen der Nordsee unter inkonstanten osmotischen Milieubedingungen. Daher scheinen für die Beurteilung der Algen der Ostsee hinsichtlich des ökologischen Resistenzverhaltens Kriterien für die Belastungsfähigkeit durch osmotische Milieukonstanz wesentlicher zu sein als Typenbildungen nach der Standorttiefe. Die plasmatischen Eigenschaften ursprünglicher Tiefenformen sind unter dem Einfluß der Lebensbedingungen in der Ostsee offenbar so modifiziert worden, daß ihre zahlenmäßig ausgedrückte osmotische Resistenzbreite den entsprechenden Werten nach BIEBL für Algen der Gezeitenzone nähersteht als den für Tiefenalgen.

Es erscheint lohnend, diese Fragen weiter zu verfolgen.

Zusammenfassung

1. Es werden an einigen charakteristischen Rotalgen der westlichen Ostsee (Kieler Bucht) die Grenzen der osmotischen Resistenz bestimmt. Als Grad der Schädigung wird der prozentuale Anteil toter Zellen am untersuchten Thallusteil nach 24 Stunden ermittelt.

2. Die Hypotonieresistenzgrenze der von uns untersuchten Ostsee-Rotalgen liegt zwischen 2 und 5‰ (nach 24 Stunden) und damit im Durchschnitt niedriger als in den vergleichbaren Beobachtungen, die sich auf die Rotalgen des Mittelmeeres oder der Nordsee beziehen.

3. In natürlichem Seewasser, das mit destilliertem Wasser verdünnt wurde, wird die langfristige Hypotonieresistenz untersucht. Darunter wird das Resistenzverhalten in dem Zeitraum zwischen mehr als 24 Stunden und bis zu 2—3 Monaten verstanden. Bei den Delesseria-Arten liegt die Lebensgrenze der langfristigen Hypotonieresistenz bei 8—10‰. Eine gewisse Anpassung bei stufenweiser Übertragung findet statt.

4. Die Temperatur hat einen starken Einfluß auf die Hypotonieresistenz, ebenfalls die Beleuchtungsstärke.

5. Es wird der Unterschied im Resistenzverhalten bei Verdünnung mit destilliertem Wasser und mit Kieler Leitungswasser behandelt. Dabei kann wahrscheinlich gemacht werden, daß die günstige Wirkung der Leitungswasserverdünnung vor allem mit dem Ca-Gehalt des Leitungswassers zusammenhängt.

Literaturverzeichnis

- BIEBL, R. 1936: Protoplasma 26, 386—412. — BIEBL, R. 1937a: Protoplasma 28, 4. — BIEBL, R. 1937b: Beih. z. bot. Centralblatt, Bd. LVII, Abt. A. — BIEBL, R. 1938: Jhrb. f. wiss. Bot. Bd. LXXXVI H. 3. — BIEBL, R. 1939a: Ebd., Bd. LXXXVIII, 389—420. — BIEBL, R. 1939b: Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 57, (78)—(90). — BIEBL, R. 1939c: Protoplasma 32, H. 3. — BIEBL, R. 1952: Journ. Biol. Mar. Assoc. Plymouth, Bd. 31, 307—315. — BIEBL, R. 1956: Protoplasma 46, H. 1—4. — BÜNNING, — E. 1934: Protoplasma 22, 444. — HENKEL, R. 1952: Kieler Meeresforschungen, Bd. VIII, H. 2. HÖFLER, K. 1930: Zeitschr. f. Bot. 23, p. 570. HÖFLER, K. 1931: Österr. Bot. Zeitschr. 80, p. 52. — HÖFLER, K. 1932: Ber. d. D. Bot. Ges. 50. — KÄNDLER, R. 1951: Dt. Hydrogr. Zeitschr., Bd. 4. KYLIN, H. 1938: Svensk Bot. Tidskr., Bd. 32, 3.