

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.

Vergleichende Resistenzuntersuchungen an marinen Rotalgen aus Nord- und Ostsee (Salzgehaltsresistenz)

Von HEINZ SCHWENKE

Zusammenfassung. Die Hypotonieresistenz mariner Rotalgen aus der Nordsee (Helgoland) und der Ostsee (Kattegat, Kieler Bucht) wird vergleichend untersucht. Dabei ergibt sich bei den vergleichbaren Delesseriaceen, daß die nach den bisherigen Literaturangaben zu erwartenden Resistenzunterschiede zwischen Nordsee- und Ostseeformen nicht vorhanden sind. Bestätigt wird die hohe Hypotonieempfindlichkeit von *Plocamium coccineum* aus der Nordsee; auffallend ist andererseits die hohe Hypotonieresistenz einiger Rotalgen aus dem südlichen Kattegat, obwohl diese Arten im Gebiet der Kieler Bucht nicht vorkommen. Abschließend werden die Ergebnisse diskutiert im Hinblick auf die Ökologie und Biologie der untersuchten Arten. Konstitutionell gegebene Salzgehaltstoleranzen scheinen bei der Besiedlung des Brackwassers eine größere Rolle zu spielen als ökologisch bedingte Modifikationen der Resistenzgrenzen. Es ist jedoch notwendig, die Resistenzuntersuchungen auf die reproduktiven Stadien auszudehnen.

Comparative investigations on the resistance of marine red algae from the North Sea and Baltic. (Summary). The hypotonic resistance of marine red algae from the North Sea (Helgoland) and the Baltic (Kattegat, Kiel Bay) is compared. Differences in the resistance of corresponding Delesseriaceae from the Baltic and North Sea as expected from former publications turned out to be not existent. The high hypotonic sensitivity of *Plocamium coccineum* from the North Sea is confirmed; striking on the other hand is the high hypotonic resistance of some red algae from the southern Kattegat, though these species do not occur in the Kiel Bay. Finally the results are discussed with regard to the ecology and biology of the investigated species. Constitutionally given tolerances to salinity seem to be of greater importance at the settlement in brackish water than ecologically conditioned modifications of the resistance limits. It is necessary, however, to extend the investigations of resistance to the reproductive stages.

Einleitung

Das Ausmaß der ökologischen Resistenz ist, wie BIEBL (1958, p. 217) sagt, bestimmend für die Lebensmöglichkeiten einer Pflanze an einem bestimmten Standort. Mögen sich auch die Plasmen verschiedener Pflanzen in ihren konstitutionell gegebenen Eigenschaften oft stark unterscheiden (vergl. dazu HÖFLERS „vergleichende Protoplasmatik“), so sind sich doch die ökologischen Resistenzen der Pflanzen eines gegebenen Standortes meist recht ähnlich.

Das zeigt sich sehr deutlich, wenn man die osmotischen Resistenzbreiten von Oberflächen- und Tiefenalgen aus Meeren mit relativ konstantem Salzgehalt und merklichem Gezeitenhub im Sinne der „protoplasmatischen Ökologie“ BIEBLs miteinander vergleicht.

Aber bei den Tiefenalgen findet man unter den genannten Bedingungen doch erhebliche Unterschiede, in denen man sicher zu Recht konstitutionelle, genetisch bedingte Toleranzen sieht, die unter den gegebenen Umständen ökologisch nicht relevant werden. Wie aber ist die Situation, wenn sich Salzgehaltsabnahme, bzw. Salzgehaltsschwankungen, auch auf die Tiefenstandorte des Sublitorals erstrecken?

Dieser Fall ist gegeben in der westlichen Ostsee als einem Übergangsgebiet zwischen zwei Meeren mit stark unterschiedlichen Salzgehalten. Dadurch ergibt sich für den Meeresbotaniker die folgende grundsätzliche Frage (hier zugeschnitten auf den Vergleich von Nord- und Ostseeformen): Ist bei vergleichbaren Arten bei abnehmendem Salzgehalt die Hypotonieresistenzgrenze im Sinne einer ökologisch bedingten Modifikation verändert, oder tritt eine Auslese der Arten

ein nach Maßgabe der konstitutionell vorhandenen Salzgehaltstoleranz? Und wie steht es mit der Bildung „physiologischer Rassen“?

Es ist leicht einzusehen, daß die Beantwortung dieser Frage nicht nur von allgemeinem Interesse im Rahmen der ökologischen Resistenzforschung ist, sondern darüber hinaus von ganz besonderer Wichtigkeit für die Klärung der arbeitshypothetischen Situation bei der Erforschung von Ökologie und Physiologie der Meeresalgen im Gebiet der westlichen Ostsee.

Als ich meine Untersuchungen über das Resistenzverhalten der Algen der Kieler Bucht begann, war keine Möglichkeit für längere Vergleichsversuche an entsprechend interessanten Orten vorhanden. Und die verhältnismäßig spärlichen Literaturstellen schienen für die Berechtigung der These von der ökologischen Modifikation zu sprechen (vergl. BIEBL 1937, 1938, 1952; HÖFLER 1931; KYLIN 1938, SCHWENKE 1958a). Immerhin war schon damals damit zu rechnen, daß diese wenigen vorliegenden Untersuchungen unvermeidbar mit Mängeln behaftet sein würden, da sie in der Regel während relativ kurzer Aufenthalte an meeresbiologischen Stationen und methodisch mit bescheidenen Mitteln durchgeführt werden mußten.

Als sich dann die Möglichkeit bot, nach Wiedereröffnung der Biologischen Anstalt Helgoland frisches Material von dort zu erhalten und außerdem bei Fahrten mit dem Forschungskutter des Kieler Instituts für Meereskunde Algen im südlichen Kattegat zu dredschen, habe ich — gestützt auf die ausgezeichneten methodischen Mittel des Kieler Instituts — solche Vergleichsuntersuchungen durchgeführt. Allerdings haben auch diese Versuche noch ihre Mängel: Zufälligkeiten in der Materialbeschaffung und -auswahl, Transport- und Aufbewahrungsschwierigkeiten, zeitliche Beschränkung usw. Daher können sie die offenen Fragen keinesfalls erschöpfend beantworten, dazu wären weit umfangreichere Untersuchungen möglichst an den entsprechenden Stationen erforderlich.

Immerhin glaube ich, daß die hier vorliegenden Ergebnisse trotz der genannten Mängel wenn auch nicht eine grundsätzliche Klärung, so doch die grundsätzliche Orientierung in der oben umrissenen Problemstellung ermöglichen.

Material und Methodik

Die für die Versuche verwendeten Rotalgen der Kieler Förde wurden bei Tonne C aus 8—10 m Tiefe gedredscht. Das Helgoland-Material wurde bei Niedrigwasser im Felswatt gesammelt¹⁾, im Kühlschrank auf etwa 5°C vorgekühlt und am folgenden Tag in Thermosgefäßen innerhalb weniger Stunden nach Kiel gebracht. Die Kattegat-Algen entstammen Dredschügen im Seegebiet nordöstlich der Insel Samsö bei 10—20 m Tiefe; diese Algen wurden an Bord des F. K. „Hermann Wattenberg“ nach Kiel gebracht. Die Aufbewahrung aller Versuchsalgen erfolgte im Kieler Institut in temperaturkonstanten Räumen bei 5°C und schwachem Licht in eckigen Kunststoffschalen (sog. Kühlschrankboxen). Unter diesen Bedingungen lassen sich Rotalgen ohne Schwierigkeiten monatelang halten.

Die Versuchsmethodik war die bereits früher (vergl. SCHWENKE 1958a) angegebene. Die Algen wurden direkt in abgestufte Seewasserverdünnungen (hergestellt mit quartzdestilliertem Wasser) übertragen und in quadratischen Kunststoffschalen von etwa 250 ml Inhalt in temperaturkonstanten Räumen bei schwacher Beleuchtung aufgestellt. Die Kontrolle des Lebenszustandes erfolgte mit dem Binokular oder unter dem Mi-

¹⁾ Für mehrfache Unterstützung bei der Materialbeschaffung bin ich meinem Freunde Dr. H. KESSELER von der Biologischen Anstalt Helgoland zu Dank verpflichtet.

kroskop; in Zweifelsfällen wurde die fluoreszenzmikroskopische Prüfung durchgeführt (grelle gelbe Primärfluoreszenz toter Zellen, vergl. SCHWENKE 1958b).

Als Kriterium für den Lebenszustand der Algen thalli diene, wie bei solchen Untersuchungen üblich, der Schädigungsgrad, ausgedrückt durch den in 25%-Stufen geschätzten prozentualen Anteil toter Zellen am Thallus oder am untersuchten Thallusteil.

Dabei ist jedoch an eine Schwierigkeit zu erinnern, auf die ich bereits an anderer Stelle aufmerksam gemacht habe (SCHWENKE 1958b). Diese in den einschlägigen Arbeiten allgemein übliche Handhabung des Begriffes „Schädigungsgrad“ ist nämlich insofern eine Art methodischer Notbehelf, als über eventuelle prä-mortale Schädigungen der Zellen nichts ausgesagt wird. Es bleibt also zu bedenken, „daß das von uns durchgängig verwendete Kriterium des Überlebens oder Absterbens der im Versuch belasteten Zellen hinsichtlich seiner Beurteilung von gewissen Voraussetzungen abhängig ist. So vor allem von der Frage, ob die experimentelle Belastung zu einer langsamen Schädigung der Zellorganisation führt oder ob der Zusammenbruch des turgorregulatorischen Systems nach Überschreiten einer gewissen Belastungsgrenze momentan erfolgt. Ein sehr großer Zeitfaktor bei langsam zunehmender Schädigung würde die Berücksichtigung unter Umständen nur schwer erfaßbarer pathologischer Zustände erforderlich machen. Eine kurzfristige Reaktion nach dem Alles- oder Nichtstyp hingegen würde die Situation in methodischer Hinsicht vereinfachen.“ (SCHWENKE 1958b, p. 141).

Ein solcher Hinweis erscheint mir an dieser Stelle angebracht, weil bei den Nordseealgen, besonders bei *Plocamium coccineum*, derartige als „Hypotonie-Erkrankung“ bezeichnete (reversible oder irreversible) pathologische Zellzustände allem Anschein nach eine größere Rolle spielen als bei den Ostseeformen. Das erschwert natürlich im oben dargestellten Sinne die Beurteilung des Lebenszustandes. Diese Dinge sollen jedoch einer besonderen Untersuchung vorbehalten bleiben.

Abschließend darf ich noch eine kurze, aber offensichtlich berechnete Anmerkung hinzufügen: Ich habe an anderer Stelle (SCHWENKE 1960) dargelegt, daß ich den besonderen Wert der Beschreibung des ökologischen Resistenzverhaltens im vergleichenden Verfahren sehe. Es ist nun durchaus nicht erforderlich, die entsprechenden Resistenztests streng zu standardisieren, aber eine hinreichende Vergleichbarkeit unter Berücksichtigung der ökologischen Ausgangssituation muß methodisch gewährleistet sein. Für erforderlich halte ich in dieser Hinsicht vor allem die einwandfreie Gewinnung und Aufbewahrung des Versuchsmaterials und — in unserem besonderen Falle — die Einhaltung ökologisch gerechtfertigter Versuchstemperaturen.

Die Versuche

Es wird zunächst die kurzfristige Salzgehaltsresistenz (über 24 Stunden) im hypotonischen Bereich bei Delesseriaceen aus Nord- und Ostsee verglichen. Die Hypertonieresistenz ist nicht untersucht worden, da sie für unsere Fragestellung praktisch keine Rolle spielt. Wie die folgende Tabelle 1 zeigt, ergeben sich zwischen den Helgoländer und den Kieler Algen keine wesentlichen Unterschiede.

(In der folgenden und allen weiteren Tabellen bedeuten: 1: alle Zellen lebend; +: alle Zellen tot; ±: Thallus teilweise geschädigt; die Zahlen geben den Schädigungsgrad in Prozenten an; <: weniger als ...; >: mehr als ...; SW/Ad: Seewasser mit quartzdestilliertem Wasser verdünnt).

Tabelle 1

Kurzfristige Salzgehaltsresistenz von Delesseriaceen aus Nord- und Ostsee. (Versuchsdauer: 24 Stunden)

SW/Ad	S ‰	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Temp.
A. Kiel:												5°C
<i>Delesseria sanguinea</i>	<10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Phycodrys sinuosa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Membranoptera alata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
B. Helgoland:												5°C
<i>Delesseria sanguinea</i>	75	25	10	<10	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Phycodrys sinuosa</i>	50	<25	<25	10	<10	1	1	1	1	1	1	
<i>Membranoptera alata</i>	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
A. Kiel:												15°C
<i>Delesseria sanguinea</i>	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Phycodrys sinuosa</i>	<10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Membranoptera alata</i>	75	75	<10	1	1	1	1	1	1	1	1	
B. Helgoland:												15°C
<i>Delesseria sanguinea</i>	90	<50	25	10	10	1	1	1	1	1	1	
<i>Phycodrys sinuosa</i>	+	90	<25	>10	<10	25	1	1	1	1	1	
<i>Membranoptera alata</i>	+	50	50	10	1	1	1	1	1	1	1	
A. Kiel:												25°C
<i>Delesseria sanguinea</i>	+	+	+	+	>75	>75	10	50	10	<10		
<i>Phycodrys sinuosa</i>	+	+	+	+	50	50	50	+	75	1		
<i>Membranoptera alata</i>	+	+	>75	+	75	>75	75	+	>10	>25		
B. Helgoland:												25°C
<i>Delesseria sanguinea</i>	+	90	90	90	50	+	50	10	90	50		
<i>Phycodrys sinuosa</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Membranoptera alata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	90	50		

Da wir nach solchen Unterschieden suchen, die eine Einordnung der Helgoländer Delesseriaceen in die BIEBLsche Gruppe der Tiefenalgen mit einer Hypotonieresistenzgrenze von 0,4—0,5 SW (dem entsprechen 13—16‰ S) rechtfertigen würden, wollen wir in diesem Falle die aus der Tabelle ersichtlichen geringfügigen Differenzen beiseite lassen.

Zugleich zeigt aber die Tabelle die unverkennbare Abhängigkeit der Hypotonieresistenz von der Temperatur. BIEBL hat (1938) für *Membranoptera alata* eine untere Grenze von 0,4 SW angegeben. Das kann aber, wie unsere Versuche zeigen, nur zutreffen, wenn BIEBL in Ermangelung von Kühlmöglichkeiten seine Resistenzreihen bei Temperaturen um 20°C aufgestellt hat. Nun ändern sich ja auch am Standort die Wassertemperaturen im Laufe der Vegetationsperiode, aber: will man eine Durchschnittstemperatur für Vergleichszwecke wählen, so sollte diese m. E. um 10°C liegen; 20 und mehr Grad sind dafür zu hoch, tritt doch bei den meisten Tiefenrotalgen die letale Temperaturschädigung (innerhalb von 12 Stunden) zwischen 25 und 30°C ein.

Nun hat BIEBL die Versuchsdauer von 24 Stunden für solche Resistenzprüfungen deswegen gewählt, weil die ökologisch möglichen Hypo- oder Hypertonieschädigungen der litoralen Algen infolge ihrer Abhängigkeit von durch Ebbe und Flut bedingten Salzgehaltsschwankungen sich nach dieser Zeit sicher bemerkbar machen müßten. Da jedoch unter den besonderen hydrographischen Bedingungen der westlichen Ostsee langfristige Salzgehaltsschwankungen auftreten, erschien es sinnvoll, in diesem

Gebiet auch die langfristige Salzgehaltsresistenz der dort vorkommenden Meeresalgen zu prüfen (vergl. dazu SCHWENKE 1958a, 1959). Es könnte nun sein, daß sich die nicht an derartige Schwankungen gewöhnten Helgoländer Algen in dieser langfristigen Hypotonieresistenz wesentlich von den Kieler Rotalgen unterscheiden. Tabelle 2 zeigt jedoch, daß auch das nicht der Fall ist. Daß die Versuchszeiten (bedingt durch Zeitmangel während des Sommersemesters) nicht streng vergleichbar sind, spielt dabei keine Rolle.

Tabelle 2

Langfristige Salzgehaltsresistenz von Delesseriaceen aus Nord- und Ostsee. (Temperatur: 5°C)

SW/Ad	S ‰	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Tage:
A. Kiel:												
<i>Delesseria sanguinea</i>	50	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7
	+ >75	<25	<10	1	1	1	1	1	1	1	1	16
<i>Phycodrys sinuosa</i>	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7
	50	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	16
<i>Membranoptera alata</i>	50	<10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7
	>75	<10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	16
B. Helgoland:												
<i>Delesseria sanguinea</i>	+	50	<10	<10	<10	<10	<10	<10	<10	<10	<10	4
	+	+	<25	25	10	10	10	10	10	10	10	8
	+	+	+	+	90	>75	75	>25	25	50	50	32
<i>Phycodrys sinuosa</i>	90	50	>25	25	>10	10	<10	1	1	1	1	6
<i>Membranoptera alata</i>	>75	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4
	+	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	8
	+	90	25	10	10	10	10	<10	<10	<10	<10	32

Wir dürfen also zusammenfassend feststellen, daß die vergleichbaren Delesseriaceen *Delesseria sanguinea*, *Phycodrys sinuosa* und *Membranoptera alata* in ihrer Hypotonieresistenz keine wesentlichen Unterschiede im oben erläuterten Sinne aufweisen, sofern die Versuchstemperaturen im ökologischen Rahmen bleiben.

Für das Gebiet Skagerrak — Kattegat — nördliche Beltsee liegen kaum Resistenzuntersuchungen vor. KYLIN (1938) hat für *Delesseria sanguinea* 0,4 SW (dem entsprechen etwa 11‰ S) als untere Grenze angegeben, für *Phycodrys* 0,3 SW (= etwa 8‰ S). Ich habe diese beiden Arten und *Membranoptera alata* aus dem südlichen Kattegat mehrfach untersucht und keinen Unterschied zu den Kieler Formen gefunden. Im Habitus stehen diese Kattegatalgen den Kieler Algen meist näher als den Nordseeformen, auch vegetationsphysiognomisch bestehen kaum Unterschiede zwischen den beiden Ostseegebieten. Charakteristisch für die Algenflora des südlichen Kattegats, bzw. der nördlichen Beltsee, ist dagegen das Auftreten von „Einsprengseln“ aus nördlicheren Gebieten. So findet man in den Dredschfängen zwar spärlich, aber doch relativ regelmäßig *Dilsea edulis*, *Rhodomenia palmata* und *Odonthalia dentata*. Diese genannten Arten müssen sich hier also an der Grenze ihrer Verbreitung befinden. Daher könnte man erwarten, in ihnen weniger hypotonieresistente Formen zu finden. Die Tabelle 3 zeigt jedoch, daß das für die kurzfristige Hypotonieresistenz nicht der Fall ist (die Delesseriaceen des südlichen Kattegats sind aus dem oben angegebenen Grunde nicht mit angeführt). Ganz im Gegenteil, die Temperaturbeziehung läßt erkennen, daß diese Arten eher resistenter sind als die Kieler Rotalgen (*Dilsea edulis* ist wegen Schwierigkeiten bei der Beurteilung des Lebenszustandes fortgelassen).

Tabelle 3

Kurzfristige Salzgehaltsresistenz von Rotalgen aus der Kieler Förde
und dem südlichen Kattegat. (Versuchsdauer: 24 Stunden)

SW/Ad	S‰	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Temp.
A. Kiel:												5°C
<i>Delesseria sanguinea</i>	<10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Phycodrys sinuosa</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Membranoptera alata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
B. südl. Kattegat:												15°C
<i>Odonthalia dentata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Rhodymenia palmata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
A. Kiel:												25°C
<i>Delesseria sanguinea</i>	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Phycodrys sinuosa</i>	<10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Membranoptera alata</i>	75	75	<10	1	1	1	1	1	1	1	1	
B. südl. Kattegat:												25°C
<i>Odonthalia dentata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Rhodymenia palmata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
A. Kiel:												25°C
<i>Delesseria sanguinea</i>	+	+	+	+	>75	>75	10	50	10	<10		
<i>Phycodrys sinuosa</i>	+	+	+	+	50	50	50	+	75	1		
<i>Membranoptera alata</i>	+	+	>75	+	75	>75	75	+	>10	>25		
B. südl. Kattegat:												25°C
<i>Odonthalia dentata</i>	90	25	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Rhodymenia palmata</i>	10	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

Entsprechendes gilt für die Prüfung der langfristigen Resistenz. Auch sie spricht dafür, daß es sich bei *Rhodymenia* und *Odonthalia* (wahrscheinlich auch bei *Dilsea*) um sehr salzgehaltsresistente Formen handelt (siehe Tabelle 4).

Tabelle 4

Langfristige Salzgehaltsresistenz von Rotalgen aus der Kieler Förde
und dem südlichen Kattegat

SW/Ad	S‰	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Tage:	Temp.
A. Kiel:													5°C
<i>Delesseria sanguinea</i>	50	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7	
	+	>75	<25	<10	1	1	1	1	1	1	1	16	
<i>Phycodrys sinuosa</i>	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7	
	50	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	16	
<i>Membranoptera alata</i>	50	<10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7	
	>75	<10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	16	
B. südl. Kattegat:													
<i>Odonthalia dentata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7	
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	16	
<i>Rhodymenia palmata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7	
	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	16	
15°C													
<i>Odonthalia dentata</i>	+	25	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7	
	+	+	+	90	50	90	25	25	<25	10		16	
<i>Rhodymenia palmata</i>	+	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7	
	+	+	>25	10	10	1	1	1	1	1	1	16	
25°C													
<i>Odonthalia dentata</i>	+	→									+	7	
<i>Rhodymenia palmata</i>	+	→									+	7	

Nach diesem doch etwas überraschenden Ergebnis habe ich nach einer (erreichbaren) Tiefenrotalge gesucht, die im Gebiet Kattegat — Beltsee — Kieler Bucht nicht vorkommt. Ich habe *Plocamium coccineum* gewählt, weil diese Alge bei Helgoland sehr häufig ist, für die schwedische Westküste (KYLIN 1944) nur als spärlich auftretend angegeben wird und im Gebiet südliches Kattegat — Kieler Bucht gänzlich fehlt. Außerdem finden sich für diese Art Vergleichswerte in der einschlägigen Literatur.

Für diese Alge trifft nun, wie aus der folgenden Tabelle 5 hervorgeht, tatsächlich zu, daß ihre Hypotonieresistenzgrenze sich wesentlich von der der Kieler Delesseriaceen unterscheidet, allem Anschein nach sogar ohne deutliche Abhängigkeit von der Temperatur.

Tabelle 5
Salzgehaltsresistenz von *Plocamium coccineum* (Helgoland)

SW/Ad S ⁰ / ₀₀	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	14	16	18	20	Tage:	
A. 5°C	+	+	+	+	+	+	+	+	50	50	75	75	25	10	<10	1	1
	+	+	+	+	+	+	+	+	75	75	75	50	25	10	10	4	
B. 20°C	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	50	>10	10	10	<10	1	1
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	75	50	25	25	4		

Wir haben hier also einen Vertreter jener relativ stenohalinen Tiefenrotalgen vor uns, deren Hypotonieresistenzgrenze bei etwa 0,5 SW (bzw. um 15⁰/₀₀ S) liegt. Auch KYLIN (1938) hat für *Plocamium* einen entsprechenden Wert angegeben.

Vergleichen wir einmal zusammenfassend die kurzfristige Hypotonieresistenz typischer Vertreter der drei Gebiete, wie sie in der Tabelle 6 für tiefe und hohe Temperaturen dargestellt ist.

Tabelle 6
Vergleich der kurzfristigen Salzgehaltsresistenz von Rotalgen aus Nordsee, südlichem Kattegat und Kieler Förde bei tiefen und hohen Temperaturen. (Versuchsdauer: 24 Stunden)

SW/Ad	S ‰	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Temp.
A. Helgoland:												5°C
<i>Delesseria sanguinea</i>		75	25	10	<10	1	1	1	1	1	1	
<i>Membranoptera alata</i>		<10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Plocamium coccineum</i>		+	+	+	+	+	+	+	50	50	75	
B. südl. Kattegat:												25°C
<i>Odonthalia dentata</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Rhodymenia palmata</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
C. Kieler Förde:												25°C
<i>Delesseria sanguinea</i>		<10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Membranoptera alata</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
A. Helgoland:												25°C
<i>Delesseria sanguinea</i>		+	90	90	90	50	+	50	10	90	50	
<i>Membranoptera alata</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	90	<50	
<i>Plocamium coccineum</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
B. südl. Kattegat:												25°C
<i>Odonthalia dentata</i>		90	25	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Rhodymenia palmata</i>		10	10	1	1	1	1	1	1	1	1	
C. Kieler Förde:												25°C
<i>Delesseria sanguinea</i>		+	+	+	+	>75	>75	10	50	10	<10	
<i>Membranoptera alata</i>		+	+	>75	+	75	>75	75	+	>10	>25	

Es ergibt sich also, daß sich die Delesseriaceen aus Nord- und Ostsee in ihrer Hypotonieresistenzgrenze nicht wesentlich unterscheiden, daß zwei charakteristische Tiefenrotalgen des südlichen Kattegats, *Odonthalia dentata* und *Rhodymenia palmata*, auffallend hypotonieresistent sind, obwohl sie in der Kieler Bucht nicht mehr vorkommen, und daß schließlich *Plocamium coccineum* von Helgoland den Typ der „echten“ Tiefenrotalge im Sinne BIEBLs repräsentiert.

Nun ist es aber bekanntlich so, daß die ökologische Situation hinsichtlich des Salzgehaltes im Übergangsbereich zwischen Nordsee und eigentlicher (innerer) Ostsee mehr noch als durch dessen Abnahme durch Salzgehaltsschwankungen bestimmt wird. Wir werden bei der Besprechung der Versuche darauf noch einzugehen haben. Jedenfalls lag es nahe, wenigstens in erster Orientierung den Einfluß stärkerer kurzfristiger Salzgehaltsschwankungen auf unsere Versuchsalgen zu prüfen.

Aus der Tabelle 7 ist zu entnehmen, wie das innerhalb von 24 Stunden zwischen 5 und 30‰ durchgeführt wurde. Der Versuch zeigt zweierlei: erstens ist zumindest bei der tieferen Temperatur von 2—3°C keine der Versuchsalgen auffallend stark durch

Tabelle 7

Resistenz von Rotalgen aus Nord- und Ostsee gegen kurzfristige Salzgehaltsschwankungen

Temp.		nach 3 Std. in 5‰	nach 3 Std. in 30‰	nach 3 Std. in 5‰	nach 3 Std. in 30‰	nach 12 Std. in 5‰					
2—3°C	A. Kieler Förde:	keine Schäden makroskop. sichtbar	keine Schäden makroskop. sichtbar	nicht kontrolliert	nicht kontrolliert						
	<i>Delesseria sanguinea</i>						1	<10			
	<i>D. sang. f. lanceolata</i>						1	<10			
	<i>Phycodrys sinuosa</i>						1	1			
	<i>Phyllophora brodiaei</i>						1	1			
	B. südl. Kattegat:										
	<i>Membranoptera alata</i>						1	1			
	<i>Odonthalia dentata</i>						1	1			
	<i>Rhodymenia palmata</i>						1	1			
	C. Helgoland:										
	<i>Delesseria sanguinea</i>						1	1			
	<i>Phycodrys sinuosa</i>						1	1			
	<i>Membranoptera alata</i>						1	1			
	<i>Plocamium coccineum</i>						1	25			
18—20°C	A. Kieler Förde:	keine Schäden makroskop. sichtbar	keine Schäden makroskop. sichtbar	nicht kontrolliert	nicht kontrolliert						
	<i>Delesseria sanguinea</i>						1	<10			
	<i>D. sang. f. lanceolata</i>						<50	+			
	<i>Phycodrys sinuosa</i>						<10	<10			
	<i>Phyllophora brodiaei</i>						1	1			
	B. südl. Kattegat:										
	<i>Membranoptera alata</i>						1	1			
	<i>Odonthalia dentata</i>						1	1			
	<i>Rhodymenia palmata</i>						1	1			
	C. Helgoland:										
	<i>Delesseria sanguinea</i>						<10	>25			
	<i>Phycodrys sinuosa</i>						1	1			
	<i>Membranoptera alata</i>						1	1			
	<i>Plocamium coccineum</i>						1	>25			

den Salzgehaltswechsel geschädigt worden und zweitens: auch die Helgoländer Rotalgen, zu deren normaler Ökologie Salzgehaltsschwankungen dieses Ausmaßes nicht gehören, sind nicht wesentlich geschädigt worden, selbst *Plocamium* nicht.

Die Tabelle 8 schließlich gibt ein Beispiel für einen „unökologischen“ Resistenztest, nämlich gegen destilliertes Wasser einerseits und Kieler Leitungswasser andererseits.

Bei tiefen Temperaturen um 0°C können die Delesseriaceen der Kieler Förde in Leitungswasser ungeschädigt vier Tage überleben. Daß sie unter diesen extremen Hypotoniebedingungen unter Umständen länger überleben als in 1–2‰-Seewasserverdünnungen, dürfte daran liegen, daß im Leitungswasser pH und Alkalinität annähernd „normal“ bleiben, ferner am hohen Ca-Gehalt (vergl. dazu SCHWENKE 1958b).

Tabelle 8

Resistenz von Rotalgen aus Nord- und Ostsee gegen destilliertes Wasser und Kieler Leitungswasser bei tiefen und hohen Temperaturen

Temp.		destilliertes Wasser			Leitungswasser			
		Std. 3	6; Tage 1	4	Std. 3	6; Tage 1	4	
2–3°C	A. Helgoland:							
	<i>Delesseria sanguinea</i>	1	10	75 +	1	1	1 10	
	<i>Membranoptera alata</i>	1	1	50 +	1	1	1 <10	
	<i>Plocamium coccineum</i>	1	+		1	1	+	
	B. südl. Kattegat:							
	<i>Membranoptera alata</i>	1	>10	50 +	1	1	1 25	
	<i>Rhodymenia palmata</i>	1	1	<10 25	1	1	1 1	
	C. Kieler Förde:							
	<i>Delesseria sanguinea</i>	1	10	75 +	1	1	1 50	
	<i>Phyllophora brodiaei</i>	1	1	<10 10	1	1	1 1	
	18–20°C	A. Helgoland:						
		<i>Delesseria sanguinea</i>	10	>75	+	1	50	+
<i>Membranoptera alata</i>		1	<50	+	1	<10	+	
<i>Plocamium coccineum</i>		+			1	10	+	
B. südl. Kattegat:								
<i>Membranoptera alata</i>		10	>25	+	1	1	+	
<i>Rhodymenia palmata</i>		1	1	+	1	1	10 +	
C. Kieler Förde:								
<i>Delesseria sanguinea</i>		1	<50	+	1	<50	+	
<i>Phyllophora brodiaei</i>		1	>25	+	1	1	10 +	

Das verweist uns zugleich darauf, daß bei den untersten Stufen von mit destilliertem Wasser hergestellten Hypotonierelien nicht nur mit einer osmotischen Schädigung zu rechnen ist, sondern auch mit den Auswirkungen der pH- und Alkalinitätsverschiebung. In unseren hier vorliegenden Versuchen wurde darauf jedoch keine Rücksicht genommen, weil erstens geringe Unterschiede in den untersten Verdünnungsstufen in diesem Falle keine Rolle spielen und zweitens die zum Vergleich herangezogenen anderen Autoren ebenfalls mit destilliertem Wasser gearbeitet haben.

Die Tabelle zeigt, daß auch hier keine wesentlichen Unterschiede bei den vergleichbaren Delesseriaceen vorliegen, während *Plocamium* erwartungsgemäß die empfindlichste Alge ist. Andererseits macht sich auch in diesem Falle die besonders hohe Hypotonieresistenz von *Rhodymenia* bemerkbar, und es ist interessant, daß sich ähnlich resistent eine morphologisch-anatomisch in etwa vergleichbare Rotalge der Kieler Förde zeigt, nämlich *Phyllophora brodiaei*.

Es ist in der einschlägigen Literatur oft die Frage nach dem Parallelgehen verschiedener Resistenzen aufgeworfen worden. Um wenigstens einen ersten Eindruck von der Temperaturresistenz unserer Versuchsalgen zu geben, ist ein derartiger Versuch in der Tabelle 9 dargestellt.

Tabelle 9
Temperaturresistenz von Rotalgen aus Nord- und Ostsee
(Versuchstemperatur: 30°C)

		Stunden: 3	6	12	24
A. in 15 ⁰ / ₀₀ SW	Kieler Förde:				
	<i>Delesseria sanguinea</i>	1	10	+	
	<i>D. sang. f. lanceolata</i>	75	+		
	<i>Phycodrys sinuosa</i>	>25	+		
	<i>Membranoptera alata</i>	1	25	+	
B. in 30 ⁰ / ₀₀ SW	südl. Kattegat:				
	<i>Membranoptera alata</i>	1	10	25	+
	<i>Odonthalia dentata</i>	1	1	1	1
	<i>Rhodymenia palmata</i>	1	1	1	1
	Helgoland:				
	<i>Delesseria sanguinea</i>	<50	+		
	<i>Membranoptera alata</i>	1	90	+	

Auch hier ist die hohe Resistenz von *Odonthalia* und *Rhodymenia* aus dem südlichen Kattegat auffallend. Die Helgoländer Algen scheinen etwas empfindlicher zu sein als die Kieler, die Frage bleibt aber näher zu untersuchen.

Was nun die Bedeutung der beschriebenen Versuche für das eingangs formulierte Problem anbelangt, so sei zunächst daran erinnert, daß die vorliegenden Werte aus der einschlägigen Literatur für die Berechtigung der Hypothese von der ökologisch bedingten Modifikation der Hypotonieresistenzgrenze mit abnehmendem Salzgehalt zu sprechen scheinen. In der folgenden Tabelle 10 sind diese Literatur-Werte zusammengefaßt.

Tabelle 10

		n-SW	S ‰	Autor
<i>Delesseria sanguinea</i>	Roscoff	0,2	7	BIEBL 1958
<i>Delesseria sanguinea</i>	Kristineberg	0,4	11	KYLIN 1938
<i>Phycodrys sinuosa</i>	Plymouth	0,6	20	BIEBL 1937
<i>Phycodrys sinuosa</i>	Roscoff	0,4	14	BIEBL 1958
<i>Phycodrys sinuosa</i>	Kristineberg	0,3	8	KYLIN 1938
<i>Membranoptera alata</i>	Roscoff	0,4	14	BIEBL 1958
<i>Membranoptera alata</i>	Plymouth	0,4	14	BIEBL 1937
<i>Membranoptera alata</i>	Helgoland	0,4	13	BIEBL 1938

Standortsalzgehalte: Plymouth 34⁰/₀₀, Roscoff 35⁰/₀₀, Helgoland 33⁰/₀₀, Kristineberg 27⁰/₀₀.

Mit Ausnahme der Werte für *Delesseria sanguinea* von Roscoff (BIEBL 1958) und *Phycodrys sinuosa* von Kristineberg (KYLIN 1938) liegt die Grenze der Hypotonieresistenz oberhalb von 10⁰/₀₀ S (bzw. bei 0,4—0,6 SW).

Ein zweites kommt hinzu: nämlich das Phänomen der morphologischen Modifikation der Rotalgen der Kieler Bucht (auch des Kattegats) im Vergleich zu den entsprechenden Nordseeformen, das nicht nur die bekannte Größenreduktion der Ostseealgen umfaßt, sondern auch z. T. wesentliche Habitusveränderungen.

Beide Modifikationen zusammengefaßt können durchaus als Argument dafür verstanden werden, daß es sich bei den vergleichbaren Ostseeformen um einen anderen, den besonderen hydrographischen Bedingungen angepaßten ökologisch-physiologischen Verhaltenstyp (um die schwierige Frage der „physiologischen Rassen“ hier zu umgehen) handelt. Außerdem ist in theoretischer Hinsicht die Annahme einer „ökologischen Modifikation“ unter den gegebenen Umständen die einfachste arbeits-hypothetische Konstruktion.

Nun sprechen aber unsere hier vorgelegten Ergebnisse eher dafür, daß die Besiedlung von Brackwasser-Lebensräumen durch marine Arten aufgrund konstitutionell gegebener Salzgehaltstoleranzen erfolgt. Diese Auffassung ergäbe zudem einen neuen Gesichtspunkt für die Beurteilung der Streuungen in der Hypotonieresistenzgrenze mariner Tiefenalgen, die unter „normalen“ ozeanischen Salzgehaltsbedingungen keine ökologische Bedeutung haben (BIEBL setzt diese Grenze bei 0,5 SW an, die Werte können jedoch, wie seine Roscoff-Arbeit zeigt, zwischen 0,2 und 0,8 SW liegen).

Aber es bleibt eine Reihe von Schwierigkeiten zu bedenken:

1. Wollte man, was aus hydrographisch-ökologischen Gründen naheliegt, besonderes Gewicht legen auf die Auswirkungen von Salzgehaltsschwankungen, so zeigen unsere Versuche — wenn auch nur in erster Orientierung —, daß die Nordseeformen, in deren Lebensraum solche Schwankungen nicht auftreten, gegen diese durchaus nicht auffallend empfindlich sind.

Das gilt für die erwachsenen vegetativen Stadien. Daß den starken Salzgehaltsschwankungen in ökologisch-physiologischer Hinsicht eine unter Umständen wesentliche Bedeutung zukommt, soll damit nicht bestritten werden. Ich behalte einen solchen Einfluß für durchaus wahrscheinlich. Das mögliche Ausmaß der Salzgehaltsschwankungen kann man aus den graphischen Darstellungen von KÄNDLER (1951) entnehmen. Um wenigstens die Größenordnung anzugeben: im uns interessierenden Gebiet südliches Kattgat (Feuerschiff „Schultz's Grund“) — nördliche Beltsee (Feuerschiff „Halsskov Rev“) kann der Salzgehalt in 10 m Tiefe je nach den meteorologischen Bedingungen und nach Lage der Schichtung zwischen 10—14 und 28—32‰ liegen.

2. Das Problem der oben umrissenen morphologischen Modifikation bleibt auf jeden Fall bestehen und damit auch die Reihe der bis heute ungeklärten Konsequenzen in systematischer, genetischer und ökologisch-physiologischer Hinsicht.

3. Das Beispiel der hohen Hypotonie- (und Temperatur-)resistenz von *Rhodymenia* und *Odonthalia* aus dem südlichen Kattgat verweist auf eine weitere Komplikation: wenn diese Arten trotz ihrer hohen Resistenz im Gebiet der Kieler Bucht nicht mehr vorkommen, kann die Verbreitungsökologie solcher Arten in ihrer Beziehung zum Salzgehalt und dessen möglichen Veränderungen nicht allein nach dem Resistenzverhalten der erwachsenen vegetativen Stadien beurteilt werden.

Daraus folgt, daß die Anwendung der ökologischen Resistenzuntersuchung auf derartige Probleme allgemein-biologischer Bedeutung (für die Biologie der Arten) die Einbeziehung der Prüfung des Resistenzverhaltens auch der reproduktiven und der sehr jungen Stadien erfordert, so schwierig die Durchführung dieser Untersuchung im Falle der marinen Algen (besonders der Rhodophyten) auch sein mag.

Ich habe diese Dinge, eben wegen ihrer Schwierigkeit, bisher nicht systematisch untersucht. In allen Fällen aber, in denen ich Fortpflanzungsstadien bei meinen Versuchen angetroffen habe, zeigten sich diese deutlich hypotonieempfindlicher als die vegetativen Zellen.

Es leuchtet aufgrund dieser Überlegungen ohne weiteres ein, daß das eingangs dargelegte Problem nicht anhand der zunächst wenigen hier vorgelegten Untersuchungen geklärt werden kann. Die Auswertung kann sich nur auf die tatsächlich von uns untersuchten Arten und Meeresgebiete erstrecken. Wie es sich mit den z. T. abweichenden Werten für andere, rein marine Meeresgebiete verhält, muß offen gelassen werden. In

der folgenden Tabelle 11 sind noch einmal die besonders interessierenden Werte für die Delesseriaceen und *Plocamium* im Vergleich zu den neuesten Untersuchungen BIEBLs in Roscoff zusammengestellt. Dabei ist zu beachten, daß *Delesseria* von Roscoff auch empfindlicher sein kann (lebend ab 0,3 SW = 10—11‰) und daß BIEBL für *Rhodymenia palmata* in Roscoff als Hypotonieresistenzgrenze 0,4 SW = 14‰ gefunden hat!¹⁾

Tabelle 11

Hypotonieresistenz vergleichbarer Tiefenrotalgen der bretonischen Küste (nach BIEBL, 1958)

Versuchsdauer: 24 Stunden, Standortsalzgehalt: etwa 35‰; Standorttemperatur: 14—16°C (Juli/August), B und C: Vergleichswerte aus eigenen Untersuchungen

SW	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
A. bretonische Küste:										
<i>Plocamium coccineum</i>	+	+	+	±	±	1	1	1	1	1
<i>Delesseria sanguinea</i>	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Phycodrys sinuosa</i>	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1
<i>Membranoptera alata</i>	+	+	±	1	1	1	1	1	1	1
entspr. S ‰	3,5	7,0	10,5	14,0	17,5	21,0	24,5	28,0	31,5	35,0
B. Helgoland:										
<i>Plocamium coccineum</i> 20°C	+	+	+	10	10	1	1	1	1	1
<i>Delesseria sanguinea</i> 15°C	25	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Phycodrys sinuosa</i>	25	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Membranoptera alata</i>	50	1	1	1	1	1	1	1	1	1
C. Kieler Förde:										
<i>Delesseria sanguinea</i> 15°C	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Phycodrys sinuosa</i> 15°C	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Membranoptera alata</i> 15°C	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Somit ist es selbstverständlich, daß die vorliegenden Ergebnisse nur ein Beitrag sein können zur Lösung des hier behandelten meeresbotanischen Problems, das sich bei näherer Betrachtung als relativ kompliziert erweist. Mit der Einsicht in den höheren Komplikationsgrad verlieren wir aber auch das Recht, die zunächst — auch theoretisch — gerechtfertigte einfache Hypothese von der ökologischen Modifikation durch eine andere einfache Hypothese, etwa von der konstitutionell bedingten Auslese, zu ersetzen. Es kann nur die arbeitshypothetische Orientierung erreicht werden, wonach eine Lösung eher in der letztgenannten Richtung anzunehmen ist als im Sinne einer einfachen ökologischen Modifikation.

¹⁾ Herrn Prof. Dr. R. BIEBL, Wien, habe ich d. für, daß er mir die entsprechenden Werte brieflich mitgeteilt hat, herzlich zu danken.

Literaturverzeichnis:

- BIEBL, R. (1937): Ökologische und zellphysiologische Studien an Rotalgen der englischen Südküste. Beih. Bot. Centralbl. Abt. A, 57, (382—424). — BIEBL, R. (1938): Trockenresistenz und osmotische Empfindlichkeit der Meeresalgen verschieden tiefer Standorte. Jahrb. f. wiss. Bot., 86 (350—386). — BIEBL, R. (1939): Protoplasmatische Ökologie der Meeresalgen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 57, (78—90). — BIEBL, R. (1952): Ecological and non—environmental constitutional resistance of the protoplasm of marine algae. Journ. Biol. Mar. Assoc. Plymouth, 31, (307—315). — BIEBL, R. (1958): Temperatur- und osmotische Resistenz von Meeresalgen der bretonischen Küste. Protoplasma, 50, (217—242). — HÖFLER, K. (1931): Hypotonietod und osmotische Resistenz einiger Rotalgen. Österr. Bot. Ztschr., 80, (52—71). — KÄNDLER, R. (1951): Der Einfluß der Wetterlage auf die Salzgehaltsschichtung im Übergangsbereich zwischen Nord- und Ostsee. Dt. Hydrogr. Ztschr., 4, (150—160). — KYLIN, H. (1938): Über den osmotischen Druck und die osmotische Resistenz einiger Meeresalgen. Svensk Botanisk Tidskrift, 32, (238—248). — KYLIN, H. (1944): Die Rhodophyceen der schwedischen Westküste. Lunds Univ. Arskr., 40. — SCHWENKE, H. (1958): Über die Salzgehaltsresistenz einiger Rotalgen der Kieler Bucht. Kieler Meeresforsch., XIV, H. 1, (11—22). — SCHWENKE, H. (1958): Über einige zellphysiologische Faktoren der Hypotonieresistenz mariner Rotalgen. Kieler Meeresforsch., XIV, H. 2, (130—150). — SCHWENKE, H. (1959): Untersuchungen zur Temperaturresistenz mariner Algen der westlichen Ostsee. I.: Das Resistenzverhalten von Tiefenrotalgen bei ökologischen und nichtökologischen Temperaturen. Kieler Meeresforsch., XV, H. 1, (34—50). — SCHWENKE, H. (1960): Neuere Erkenntnisse über die Beziehungen zwischen den Lebensfunktionen mariner Pflanzen und dem Salzgehalt des Meer- und Brackwassers. Kieler Meeresforsch., XVI, H. 1.