

Die zentrischen Grunddiatomeen.

Beiträge zur Floristik und Ökologie einer Pflanzengesellschaft der Nordsee

Von Hans-Adolf von Stosch

Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule, Darmstadt,
und der Biologischen Anstalt Helgoland, List auf Sylt

Einleitung

Bei Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte zentrischer Meeresdiatomeen (18, 19, 21), die 1950 und 1952 in Norderney und List, im Wattenmeergebiet der ost- und nordfriesischen Inseln durchgeführt wurden¹⁾, spielten gewisse dickschalige Formen eine besondere Rolle, da sie unter bestimmten Bedingungen außerordentlich reichlich in die sexuelle Phase mit dem Resultat einer oogamen Befruchtung von Auxosporenmutterzellen durch Spermien und der schließlichen Keimung der Zygoten zu Auxosporen eintreten. Abgesehen von dieser für die damaligen Arbeitsabsichten erfreulichen Eigenschaft, die uns praktisch beliebige Mengen fruktifizierenden Materials in hoher Konzentration der Stadien in die Hand gab, sind diese Diatomeen als Repräsentanten einer gut charakterisierten, den Planktologen auch geläufigen ökologischen Gruppe, von allgemeinerem Interesse. Die Pflanzengemeinschaft hat bisher niemals eine geschlossene Beschreibung gefunden. Der Auslösungsmechanismus für die Sexualzellenbildung scheint nur eine der Anpassungen an ihre besondere Lebensweise zu sein. Die „Formation der zentrischen Grunddiatomeen“, diese Bezeichnung möchte ich wegen der sie der Masse nach kennzeichnenden Arten und dem Standort in Vorschlag bringen, ist genügend eigenartig und anscheinend quantitativ von solcher Mächtigkeit und damit Bedeutung im Stoffhaushalt der Flachsee, daß ihre nähere Schilderung angebracht sein dürfte. Da die hier vorgelegten Beobachtungen und Überlegungen im wesentlichen Nebenergebnisse anders gerichteter Untersuchungen darstellen, ist es natürlich, daß sie nur in einer Form mitgeteilt werden können, die mehr eine Kennzeichnung der Probleme als eine Wiedergabe von Fakten bedeutet. Wegen der programmatischen Natur des Berichtes wird auch darauf verzichtet, die nicht immer widerspruchsfreien Angaben der Literatur in den Einzelheiten durchzudiskutieren.

Soweit zu ersehen, wurde diese Lebensgemeinschaft nur durch BROCKMANN

¹⁾ Die Arbeiten wurden durch Reise- und Forschungsmittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft, eine Gerätespende der Gesellschaft der Freunde der Techn. Hochschule Darmstadt sowie die Gastlichkeit und Hilfe, die mir an der Forschungsstelle Norderney des Wasserbauamtes Norden und der Biologischen Anstalt Helgoland zuteil wurden, ermöglicht. Allen beteiligten Personen und Institutionen sei hier sehr herzlich gedankt.

(6) am Standort selbst erfaßt. Dieser ließ im Jadegebiet mit dem Bodengreifer Grundproben entnehmen und gewann deren oberste Schichten zur Untersuchung. Diese allerdings spielte sich wohl an präparierten Schalen ab. Er fand eine stark von Centrales-Arten bestimmte Gemeinschaft von Diatomeen, die gegenüber den Planktonten scharf abgegrenzt werden konnte. Allerdings unterschied er diese vollaquatischen Gesellschaften des Wattenmeeres nicht von den amphibischen der trockenfallenden Wattenflächen, die fast ausschließlich aus pennaten, meist raphetragenden Formen zusammengesetzt und ganz anderen Lebensbedingungen unterworfen sind. Die letzteren bezeichnet er ebenfalls als Grunddiatomeen. Er hebt hervor, daß diese Formen bei erhöhter Turbulenz gerne als Tychoplanktonten schwebend werden, und unter dem Terminus tycho-pelagische Diatomeen (daneben wird die Bezeichnung Litoral- oder auch Grundformen verwendet) finden sie sich in neueren systematischen und meeresökologischen Arbeiten beschrieben (9, 11, 12), soweit eine nähere Einordnung versucht wird. Nicht allgemein geschieht das z. B. bei HUSTEDT (14), der die vom systematischen Standpunkt aus eingehendste Bearbeitung der deutschen, speziell der ostfriesischen Wattenmeerdiatomeen unternahm. Ihm erschien eine Zuordnung wegen des Fehlens ausreichender ökologischer Untersuchungen als nicht möglich, was für die Mehrzahl der von ihm beschriebenen Arten sicher zutreffen dürfte. Lebende oder unter Erhaltung des Plasmas konservierte Grundproben aus Gebieten unterhalb der Niedrigwasserlinie scheinen bisher überhaupt kaum bearbeitet worden zu sein, solche sind aber für eine sichere Kennzeichnung der hierher gehörigen Formen unbedingt erforderlich, da nur die lebenden Zellen, nicht die leicht verdriftenden leeren Schalen für die Erforschung der Besiedlungsverhältnisse relevant sind.

Der Artenbestand

Mir wurden die zentrischen Grunddiatomeen zunächst aus Planktonfängen bekannt, in denen sie nach Stürmen vorübergehend oder an Orten sehr starker Gezeitenströme regelmäßig auftreten. Bei hoher Turbulenz können sie im küstennahen Gebiet — wenigstens während der planktonarmen Zeit im Spätsommer — die echten Planktonten an Menge weit übertreffen, während sie bei ruhiger See fehlen. Durch Vergleich der Artenlisten unter den beiden Fangbedingungen lassen sich die Grunddiatomeen, soweit sie ins Plankton eintreten, leicht ermitteln. So zeigten sich folgende Arten, ungefähr geordnet nach der Häufigkeit, als der Grundflora im Gebiete des Lister Tiefs angehörig [Benennungen nach HUSTEDT (13 u. 14)]: *Melosira sulcata*, *Biddulphia rhombus* fo. *trigona*²⁾, daneben viel seltener, wie überall in der Deutschen Bucht, die fo. *typica*, *Aulacodiscus argus*, *Actinocyclus Ehrenbergii*, *Podosira stelliger*, *Biddulphia granulata*, *Actinoptychus undulatus*, *Cerataulus Smithii*, *Actinoptychus splendens*, *Cerataulus turgidus*, *Auliscus sculptus*, *Coscinodiscus oculus iridis*³⁾, *Triceratium favus*. An pennaten Diatomeen fielen nur die epiphytischen *Raphoneis*-Arten, eine bänderbildende, nicht verkieselte Arraphidee und spärlich große Naviculaceen auf. Das Fehlen kleiner Formen erklärt sich

²⁾ *Biddulphia rhombus* wurde von WULFF (24) als Anzeiger für küstennahes Plankton angegeben.

³⁾ Nicht sicher bestimmte, im Gebiet häufige Art. Wieweit die zahlreichen derben *Coscinodiscus*-Arten dieser Gesellschaft angehören, bliebe zu untersuchen.

aus der Verwendung von Netzfängen, Schöpflankton wurde nicht untersucht. Aus diesem Grunde war aus den Planktonproben kein Bild über den wirklichen Anteil der Pennaten an der Vergesellschaftung zu erhalten. An weiteren Algen wurden lediglich *Merismopedia*-Kolonien bemerkt. Die Herkunft dieser Formen vom Grunde ist an dem häufigen Eingerolltsein in eine Schlickschicht und dem gleichzeitigen Auftreten von Schlicktrübungen und von Kotballen zu erkennen. Das trockenfallende Watt kommt wegen seiner Armut an zentrischen Formen, insbesondere des Fehlens der eben genannten Arten, nicht als Wohnort in Frage (1, 6, 8). Somit ergibt sich durch Ausschließung das nicht oder nicht normalerweise der direkten Gezeitenwirkung unterworfenen Gebiet unter der Niedrigwasserlinie als Standort für diese Organismen, soweit es genügenden Lichtgenuß bieten kann. Die relative Menge der Grunddiatomeen im Plankton ließ den Schluß zu, daß die Besiedlung am Herkunftsort dicht sein müsse.

Auf Grund dieser Überlegungen wurde im August 1953 bei einem kürzeren Aufenthalt in List versucht, den Algenverein lebend vom Standort zu gewinnen. Wegen des anhaltend schlechten Wetters gelang es nur, drei Proben, und zwar mit Hilfe eines Stechlotes von 22 mm wirksamem Durchmesser, zu entnehmen⁴⁾. Zwei von ihnen, Nr. 1 und 2, stammten aus 1,5—2 m unter Niedrigwasser von der Ostseite der vor Uthörn gelegenen Sandbank, die dritte, Nr. 5, aus dem Hanggebiet einer vertieften Wanne in dem Priel zwischen Uthörn und der gleichen Sandbank, aus 7 m Tiefe. Die natürliche Schichtung der Sedimente blieb bei der Entnahme nicht erhalten. Probe 1 bestand aus einem Gemenge von feinkörnigem Sand und Schlick etwa im Volumenverhältnis 3 : 1 und war von gelblichgrauer Farbe. Probe 2 mit einem Sand : Schlick-Verhältnis von 3 : 2 war durch Eisensulfid schwarz gefärbt und roch stark nach Schwefelwasserstoff. Probe 5 zeigte sich weniger dunkel, enthielt aber viel organischen Detritus und etwa 50% Schlick. Es ist bei ihr am wenigsten sicher, daß sie nur die autochtone Grundflora erfaßte. Man muß schon aus topographischen Gründen mit Einschwemmungen von benachbarten Grundgebieten und von den Wattten her rechnen.

Die Proben wurden an Land sogleich im lebenden Zustand fraktioniert: Durch wiederholtes kräftiges Schütteln mit Seewasser und Abgießen des Überstandes nach ganz kurzem Sedimentieren wurde eine Sandfraktion c von den feinen Anteilen getrennt. Das Auswaschen wurde so lange wiederholt, bis der Überstand frei von Diatomeen blieb. Die feinen Fraktionen spalteten wir darauf durch ein Planktonsieb von 45 μ Maschenweite in die Schlickfraktion a, die anschließend durch Sedimentation gesammelt wurde, und den aus den großen Grunddiatomeen bestehenden Teil b auf. Diese letzte Fraktion sollte also die Zusammensetzung haben, die das Planktonnetz aus mit Grunddiatomeen angereichertem Wasser zurückhalten würde. Sie wurde zunächst lebend untersucht, darauf mit Alkohol-Eisessig fixiert, mit Karmin-Essigsäure gefärbt und über Phenol in Phenol-Cädax (20) eingeschlossen. Die Kernfärbung läßt den Zustand der Zelle erkennen, stört die Untersuchung der Schalenstruktur aber kaum. Tabelle 1 gibt das Ergebnis der Auszählung der b-Fraktionen aus allen drei Proben. Die Zahlen geben nur die lebenden Zellen an und sind auf den Quadratzentimeter Bodenoberfläche bezogen.

Um einen Überblick über die gesamte Lebewelt wenigstens eines

⁴⁾ Meinen Mitarbeitern, den Herren cand. rer. nat. E. GOES und H. WAHLIG, danke ich für ihre Hilfe, die die Fänge möglich machte.

Standorts zu erhalten, wurden die beiden übrigen Fraktionen der Probe 1 weiter aufgearbeitet und ebenfalls durchgezählt. Der Schlickanteil wurde dazu mit Formol fixiert und später zur Kenntlichmachung der lebenden Zellen mit Karmin-Essigsäure gefärbt und zu Präparaten verarbeitet. Die Betrachtung der lebenden Sandfraktion hatte ergeben, daß sie noch zentrische und pennate Diatomeen enthielt. Sie wurde, ebenfalls nach Fixierung in Formol, weiter aufgeteilt. Wiederholtes kräftiges Ausschütteln der fixierten Probe mit Wasser entfernte noch einen Anteil von Diatomeen, der nach dem Abgießen des Überstandes vom Abgesetzten durch Sedimentieren gesammelt wurde: Fraktion c_1 . Sie enthielt vor allem mit Raphe versehene Pennate, die sich offenbar im Leben am Substrat festgehalten hatten, nach dem Abtöten aber herausgespült werden konnten. Der Rest des Sandes wurde nun getrocknet und mit Tetrachlorkohlenstoff ausgeschwemmt, wobei vorwiegend die Foraminiferen-Schalen, und zwar die toten, entleerten, an die Oberfläche steigen und gesammelt werden können. Diese Fraktion c_2 wird jedoch in der Tabelle 2 nicht angeführt. Darauf wurde der Sand mit 1 n-Salzsäure versetzt und die plasmaerfüllten Kalkschalen der verbliebenen Foraminiferen sowie die aus feinem Muschelbruch entstandenen Kalkteilchen gelöst. Die organischen Überreste können darauf mit einer weiteren Diatomeenfraktion, offenbar Epiphyten auf diesen organogenen Kalkpartikeln, ausgeschwemmt werden: c_3 . Schließlich wurde der Sand mit Chromschwefelsäure feucht verascht und auf die Weise die ganz fest an Sandkörnern haftenden Diatomeenschalen, der Masse nach vorwiegend *Auliscus sculptus*, gewonnen: c_4 . Bei der Auswertung dieses letzten Anteils wurden alle Schalen als lebenden Zellen entstammend angenommen. Nicht erfaßt werden in c_4 die unverkieselten Formen: *Merismopedia* und die oben erwähnte Arraphidee, soweit sie noch am Sande hafteten. Die Technik der Aufarbeitung und Auswertung hat noch einen provisorischen Charakter; Einzelheiten erübrigen sich in dieser Mitteilung.

Wie aus Tabelle 2 ersichtlich, enthalten alle Fraktionen reichlich auch pennate Diatomeen, die aber massenmäßig so stark hinter den großen zentrischen Formen zurücktreten, auch nicht immer einwandfrei zu bestimmen waren, daß bei ihrer Auszählung ziemlich cursorisch verfahren wurde. Zu einer endgültigen Charakterisierung der Formation müßte aber auch ihre Bestimmung und, soweit möglich, die Auszählung genauer vorgenommen werden.

In allen drei Grundproben fanden sich vor allem *Centrales* in etwa den Arten und deren Häufigkeiten, wie sie aus den Plankton-Fängen (s. o.) ermittelt waren. Hierzu kommen 1. kleine, 2. fest am Sande haftende Formen und 3. einige Wattenmeerplanktonten, die leicht absinken und sich sowohl im Plankton wie nun auch in den Grundproben finden. *Biddulphia aurita*⁵⁾ gehört der ersten Kategorie an. Die zweite wird durch *Triceratium reticulum* und *Auliscus sculptus* vertreten. Das *Triceratium* wurde in den Plankton-Fängen überhaupt nicht gefunden; vermutlich einmal, weil es lebend leicht mit dem Planktonten

⁵⁾ *Bidd. aurita* findet sich in diesen Proben in zwei Formen, einer größeren und einer kleineren, die sich in Formmerkmalen unterscheiden und nicht in einem näheren genetischen Zusammenhang stehen dürften. Die größere bildete im Frühjahr 1953 eine Planktonblüte, ebenso im März 1955, wo eine lebende Schöpfprobe zur Verfügung stand, in der zwar auch die kleine Form auftrat, aber mengenmäßig und physiognomisch gar nicht ins Gewicht fiel. Beide Typen befinden sich jetzt bei uns in Kultur. Die große *Bidd. aurita* wurde von ALEEM (2) als Epiphyt abgebildet. Daneben kommt in den Proben spärlich die viel stärker abweichende *Bidd. rostrata* HUSTEDTS vor.

	1 b	2 b	5 b
<i>Biddulphia rhombus</i>	5 100	2 500	9 300
<i>Melosira sulcata</i>	3 300	19 700	8 500
<i>Auliscus sculptus</i>	270	33	350
<i>Aulacodiscus argus</i>	260	22	260
<i>Biddulphia granulata</i>	72	54	160
<i>Cerataulus Smithii</i>	120	22	310
<i>Triceratium reticulum</i>	80	33	14
<i>Cerataulus turgidus</i>	9	+	+
<i>Podosira stelliger</i>	+	87	120
<i>Triceratium fавus</i>	+	+	+
<i>Actinoptychus undulatus</i>	9	—	101
<i>Actinocyclus Ehrenbergii</i>	18	65	120
<i>Biddulphia aurita</i>	27	33	7 700
<i>Lithodesmium undulatum</i>	120	+	—
<i>Triceratium alternans</i>	18	33	230
<i>Biddulphia mobiliensis</i>	9	+	+
Sonstige Centrales	18	—	810
Raphoneis-Arten	3 300	880	25 400
<i>Dimerogramma minor</i>	71	5	230
<i>Opephora pacifica</i>	18	—	+
Unverkieseltes Band	770	—	5 300
<i>Navicula</i> in Kugelkolonien	89	—	125
<i>Navicula cancellata</i>	190	11	63
<i>Naviculae lyratae</i>	53	+	31
<i>Trachyneis aspera</i>	80	+	+
<i>Donkinia recta</i>	27	11	63
<i>Pleurosigma</i> -Arten (incl. <i>Gyrosigma</i> u. <i>Rhoicosigma</i>)	+	8	290
<i>Amphora</i> -Arten	36	—	+
<i>Scoliotropis latestriata</i>	—	—	63
Pennate Kleindiatomeen und sonstige Pennate	?	190	5 000
<i>Merismopedia</i> , Kolonien	134	—	157

Tabelle 1
Zellen pro Quadratcentimeter Bodenoberfläche

Triceratium alternans verwechselt wird und zum anderen, weil sie sich mit Gallertpolstern, die die Zellecken ausscheiden, sehr fest an Sandkörnchen heftet und dadurch schnell wieder absinkt. Das gilt in noch stärkerem Maße für *Auliscus sculptus*, die im Plankton nur sehr spärlich auftritt. Ihre Zellen wurden im weitaus größten Anteil erst nach dem feuchten Veraschen des Sandes mit Chromschwefelsäure frei (Fraktion c₄!). Die beiden kleinen *Coscinodiscus*-Arten (*C. granulatus* und *C. nitidus*) schließlich gehören beiden Kategorien an. Sie werden in größerer Menge erst beim Digerieren des Sandes mit Chromschwefelsäure abgelöst, in den Planktonfängen waren sie wegen der geringen Größe nicht erfaßt worden. Planktondiatomeen, die sich in einiger Anzahl am Grunde finden, sind schließlich *Lithodesmium*, *Triceratium alternans*, *Biddulphia mobiliensis* und *Coscinodiscus excentricus*. Die erstere könnte nach BROCKMANN als ausgesprochener Seichtwasser- und Wattenmeerplankton, mit einer Tendenz abzusinken und am Boden zu liegen, angesehen werden. Ähnlich möchte ich *Triceratium alternans* klassifizieren, obwohl BROCKMANN (6) sie für das Jadegebiet als Bodenform bezeichnet. *Biddulphia mobiliensis* dagegen wird meist als reiner Plankton angesehen, doch findet sich bei BERGON (3) die Bemerkung, sie bringe den Sommer auf dem Boden der flachen Bucht von Arcachon zu. Für ein zeitweiliges Leben am Grunde spricht auch die starke Neigung der Zellen, sich mit ihren Hörnern festzusetzen. Nicht in den Tabellen findet sich *Coscinodiscus*

Probe:	1 a	1 b	1 c ₁	1 c ₃	1 c ₄	Sa.
<i>Biddulphia rhombus</i>	1 650	5 140	27	—	7	6 800
<i>Melosira sulcata</i>	2 380	3 250	210	—	55	5 900
<i>Auliscus sculptus</i>	200	270	105	180	2 800	3 600
<i>Aulacodiscus argus</i>	—	260	5	—	—	270
<i>Biddulphia granulata</i>	—	73	—	—	—	72
<i>Cerataulus Smithii</i>	200	120	—	—	—	320
<i>Triceratium reticulum</i>	400	80	200	64	190	930
<i>Cerataulus turgidus</i>	80	+	5	—	—	75
<i>Coscinodiscus granulatus</i>	590	—	10	10	1 320	1 900
<i>Coscinodiscus nitidus</i>	—	—	—	—	68	68
<i>Podosira stelliger</i>	—	+	—	—	—	+
<i>Triceratium favus</i>	—	+	—	—	—	+
<i>Actinoptychus undulatus</i>	330	9	—	—	7	350
<i>Actinocyclus Ehrenbergii</i>	70	18	—	—	—	88
<i>Biddulphia aurita</i>	7 800	27	45	—	—	7 900
<i>Biddulphia mobiliensis</i>	—	9	—	—	—	9
<i>Lithodesmium undulatum</i>	—	120	—	—	—	120
<i>Triceratium alternans</i>	1 500	18	—	—	14	1 500
<i>Coscinodiscus excentricus</i>	530	18	7	—	7	550
Sonstige Centrales ¹⁾	530	18	40	—	33	620
<i>Raphoneis</i> -Arten ²⁾	15 700	3 300	410	180	300	19 800
<i>Dimerogramma minor</i>	1 260	71	190	3 900	1 580	7 000
<i>Plagiogramma staurophora</i>	260	—	95	1 300	1 150	2 800
<i>Opephora pacifica</i>	+	18	7	610	450	1 090
Unverkieseltes Band	910	770	460	2 120	—	4 300
<i>Navicula</i> in Kugelkolonien	+	89	—	—	+	89
<i>Navicula latissima</i>	+	+	+	+	82	82
<i>Naviculae lyratae</i> ³⁾	330	53	280	41	1 090	1 800
<i>Diploneis fusca</i>	530	+	36	—	+	570
<i>Amphora</i> -Arten ⁴⁾	1 100	18	260	19	450	1 800
<i>Navicula cancellata</i>	990	190	520	+	70	1 800
<i>Donkinia recta</i>	720	27	140	—	14	900
<i>Trachyneis aspera</i>	400	80	73	—	21	570
<i>Tropidoneis lepidoptera</i>	160	+	5	—	—	170
<i>Pleurosigma</i> -Arten ⁵⁾	130	+	5	—	—	140
Pennate Kleindiatomeen ⁶⁾	4 700	?	380	1 740	?	6 800
Pennate Sonstige ⁷⁾	860	90	320	35	750	1 700
<i>Merismopedia</i> -Kolonien	200	130	120	+	—	450
Foraminiferen	+	+	+	130	—	130

Tabelle 2
Zellen pro Quadratcentimeter Bodenoberfläche

¹⁾ *Thalassiosira decipiens* u. a. Coscinodiscaceen.

²⁾ *R. ampiceros* und *R. surirella*, selten *R. belgica*.

³⁾ *N. lyra* var. *Ehrenbergii* und *N. abrupta*.

⁴⁾ *A. proteus*, *A. commutata*, *A. ocellata*, *A. eunotia* u. a.

⁵⁾ *Pleurosigma* und *Gyrosigma*-Arten, *Rhoicosigma falcatum*.

⁶⁾ Neben nicht bestimmten Arten reichlich *Catenula adhaerens* und *Navicula clamans* Hust. vor allem in c₃ und c₄. In b *Schizonema*-Arten: *Navicula mollis*, *N. Grevillei*, *Amphipeura rutilans*.

⁷⁾ Hierin unter anderen: *Opephora marina*, *Eunotia* spec., *Diploneis notabilis*, *Pinnularia ambigua* [„*Amphora*-Stadium“ (Hust.)], *Navicula oblonga*, *Nitzschia granulata*, *N. hybrida*, *N. spatulata*, *Caloneis brevis*, *Tropidoneis vitrea*, *Navicula digitoradiata*, *Pinnularia ignota*.

„*oculus iridis*“, die in den Proben tatsächlich nur in Form der toten Schalen auftritt. Ich halte das Fehlen für einen Ausdruck der individuellen Schwankung unter den Einzelstandorten, von denen ja nur drei untersucht wurden.

Daneben findet sich, wie Tab. 2 das nur unvollkommen zum Ausdruck bringt, eine recht artenreiche Gemeinschaft von pennaten Diatomeen, Raphidioideen und vor allem auch Arraphideen; von den ersteren treten vor allem die Naviculaceen sehr stark hervor. Jedoch dürfen die hohen absoluten Zahlen bei einzelnen Arten (*Raphoneis*, *Plagiogramma!*) nicht darüber täuschen, daß es sich um relativ kleine Formen handelt, die an Masse hinter einer *Biddulphia rhombus*-Zelle weit zurückstehen, so daß auch unter Berücksichtigung der Pennaten die Gesellschaft durch die zentrischen Arten bestimmt wird. Die Frage, wie weit die Pennatenflora von der der Wattflächen spezifisch verschieden ist, kann nicht mit völliger Sicherheit beantwortet werden. Nahe gelegene Wattengesellschaften wurden nicht studiert. Außerdem konnten, wie erwähnt, nicht alle Arten bestimmt werden. Doch ist die Wattenflora des Gebietes kürzlich von BROCKMANN (8) beschrieben worden. Er erwähnt dabei nicht die hier massenhaft auftretenden Dimerogrammen und Plagiogrammen, ferner fehlen bei ihm und bei HUSTEDT (14) *Rhoicosigma falcatum*, die schon erwähnte unverkieselte und bänderbildende Arraphidee, und wahrscheinlich eine leicht erkennbare *Navicula* in kugelförmigen Gallertkolonien, die in unseren Proben auftritt. Das Massenvorkommen der raphelosen Formen muß zweifellos als charakteristisch für unsere Formation angesehen werden. Sie wären auf den Watten auch ökologisch schwer vorzustellen. Auch das Auftreten der selteneren Raphideen könnte ähnlich zu werten sein. Andererseits sind Arten wie *Navicula cancellata*, *Navicula abrupta* und *Donkinia recta* beiden Vergesellschaftungen gemeinsam. An weiteren Algen ist nur noch *Merismopedia* zu nennen, deren Blattkolonien kleinen Sandkörnern aufgewachsen sind und sie einhüllen. Möglicherweise kommen außerdem einige Dinophyceen hinzu. In der Mikrofauna wurden reichlich Foraminiferen mehrerer Arten sowie einige Nematoden gesehen. Größere Tiere kamen wegen der geringen Größe der Proben nicht zur Beobachtung.

Beschäftigen wir uns mit der Zusammensetzung der einzelnen Proben, so fällt auf, daß in ihnen sehr wenige Formen stark dominieren, während die anderen zurücktreten. Den Vorrang haben allgemein *Biddulphia rhombus* und *Melosira sulcata*. In den Proben 1b und 5b treten größenordnungsmäßig gleich viele Zellen von *Auliscus sculptus* auf, die nach den Erfahrungen, welche Tabelle 2 ausdrückt, in der Gesamtprobe in der etwa zehnfachen Menge vorhanden sein muß. *Aulacodiscus argus*, die in den Proben 1 und 5 zwar zahlenmäßig nicht sehr hervortritt, fällt wegen ihrer bedeutenden Zellgröße auch bei geringeren Individuenzahlen ins Gewicht. Die auch relativ hohen Werte für *Biddulphia aurita* und *Raphoneis* in Probe 5 könnten einen Hinweis für eine abweichende Zusammensetzung der Formation in größerer Tiefe (7 m) geben, andererseits aber auch durch bloße Einschwemmung lebender Zellen zustande gekommen sein. Eine Möglichkeit, die wegen des unruhigen Wetters in den Wochen vor der Probenahme besonders in Betracht kommt. Nun sind aber in Probe 5 alle Werte recht hoch. Will man das auf Einschwemmung zurückführen, so ließe sich für die besondere Anreicherung von *Bidd. aurita*, einer kleinen Form, und von *Raphoneis*, die meist in Kolonien auf schweren Teilchen epiphytisch wächst, kein Grund angeben; dieser dürften wohl die besonderen Standortbedingungen, vielleicht also die Tiefenlage, zugrunde liegen.

Probe 2 unterscheidet sich von den andern durch den erhöhten Wert für

Melosira sulcata, während andere Formen, besonders *Auliscus* und *Aulacodiscus* sehr stark zurücktreten. Der hohe Schwefelwasserstoffgehalt dieser Probe muß offenbar für die einseitige Förderung von *Melosira sulcata* und die Unterdrückung der beiden anderen verantwortlich gemacht werden. Auch die Zahlen für *Actinocyclus Ehrenbergii* und *Podosira stelliger*, Formen, die wie die eben genannte lose auf dem Substrat liegen, sind erhöht. Alle Arten, die sich festsetzen (siehe unten), bei *Bidd. rhombus* ist das in verhältnismäßig schwachem Maß der Fall, sind unterdrückt, möglicherweise, weil sie in etwas tieferen Bodenschichten leben und unter den in dieser Bodenstelle herrschenden Bedingungen dort nicht mehr existieren können. Die gesamte Besiedlung dürfte nach dem Zellinhalt gemessen unter Zugrundelegung eines Volumenverhältnisses von *Melosira sulcata* gegen *B. rhombus* von 1:4 etwa der in Probe 1 gleichkommen oder nur wenig niedriger liegen. *M. sulcata* ist eindeutig gefördert, ersetzt also die andere Art. Daß ihr der Standort paßt, ist aus dem verhältnismäßig sehr geringen Anteil an toten Schalen zu schließen.

Die Dichte der Besiedlung mit lebenden Zellen entspricht für Probe 1 unter Zugrundelegung einer mittleren Fläche der Gürtelansicht von *B. rhombus* von $62 \times 44 \mu$ und abschätzender Umrechnung aller übrigen gefundenen Arten auf *B. rhombus*-Volumen etwa einer Bedeckung von $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{2}$ der Probenfläche mit solchen (etwa 10 000) *Biddulphia*-Einheiten in Gürtellage. Dieser Wert würde für Probe 5 noch fast verdoppelt werden. Vergleicht man mit den Angaben BROCKMANN'S (6, S. 61) für Besiedlung eines Watten-Standorts im Jadegebiet, so wurde dort in einer recht reinen *Pleurosigma*-Vegetation eine Dichte von 500 000 Individuen pro Quadratzentimeter gefunden. Bei den von BROCKMANN angenommenen Maßen der Zelle, $75 \times 18 \mu$, würden diese dort drei Zelllagen hoch liegen. Da *B. rhombus* von der angegebenen Größe etwa den 15- bis 20fachen Inhalt besitzt, würde das lebende Volumen pro Flächeneinheit für die Grunddiatomeen der Probe 1 etwa ein Drittel dessen für die Wattbesiedlung betragen, bei Probe 5 sogar in der gleichen Größenordnung liegen. Doch scheint der Wert für die Watten nach den Angaben LINKES (15) extrem starken Bevölkerungen zu entsprechen, während die Proben vom Meeresgrund natürlich zufällig entnommen wurden.

Insgesamt hat die Untersuchung der Grundproben also die Vermutungen über den Standort der Formation bestätigt. Sie läßt außerdem erkennen, daß die Pennaten zwar nicht nach Zahl der Arten und Individuen, aber massenmäßig stark zurücktreten und im Stoffwechsel der Gesellschaft nur eine untergeordnete Rolle spielen werden. Die Bezeichnung *Zentrische* Grunddiatomeen ist damit wohl gerechtfertigt.

Über Ökologie, Vermehrung und Soziologie dieser Gruppe lassen sich zur Zeit nur einzelne Angaben machen.

Physiologie und Ökologie

Versucht man, sich ein Bild von den Lebensbedingungen in der Formation zu verschaffen und aus ihnen dann die zu ihrer Bewältigung notwendigen Eigenschaften der Arten abzuleiten, so soll zunächst an eine eben gemachte Bemerkung angeknüpft werden. Nicht nur in Probe 2, sondern auch in den anderen stellt man einen überraschend niedrigen Anteil toter Schalen fest, die an Zahl denen der lebenden Zellen nur etwa gleichkommen, obwohl man erwarten

sollte, daß bei der Höhe der Proben von 5 cm die ersteren weit überwiegen müßten. Dieses Verhältnis beträgt für *B. rhombus*-Zellen in

Probe	1b	2b	5b
tote / lebende Schalen / Zellen	0,73	0,83	1,62

Da die kräftigen Schalen dieser Art erwiesenermaßen (5) dauerhaft sind, kann die Erklärung nur darin liegen, daß die toten Schalen ausgeschwemmt und in ruhigeren, tieferen Gründen abgesetzt werden; das gleiche muß aber auch mindestens recht weitgehend für die lebenden Zellen gelten, die ja nachweislich bei Stürmen aufgewirbelt werden. Nur die verhältnismäßig wenigen Zellen, die nach einem Sturm am Standort bleiben, vermehrt um die, welche auf ihn zurück-„regnen“, werden die Vegetation fortsetzen. Wie die Dinge in tieferen, nicht mehr der Wogenbewegung ausgesetzten Bereichen liegen, ist nicht bekannt. Hier wäre es möglich, daß die Grunddiatomeen in Analogie zur Moorbildung auf selbsterzeugten Sedimenten leben. Charakteristischerweise ist die relative Anzahl toter Schalen in Probe 5 am höchsten, was durch die Herkunft aus etwas größerer Tiefe verständlich wird.

Jedenfalls muß man für die Grunddiatomeen die Fähigkeit, Umlagerungen zu ertragen, voraussetzen, und das dürfte die Tatsache der für die Gruppe charakteristischen, äußerst kräftigen Schalenkonstruktion verständlich machen. Manche Arten, wie *Melosira sulcata* und *Auliscus sculptus*, sind so stabil, daß sie wie Sandkörnchen unter der Präpariernadel springen und mit ihr nur schwer zu zerstören sind. Allerdings steht die Robustheit der Schalen in einem gewissen funktionellen Widerspruch zu der Notwendigkeit, bei Umlagerungen oben zu bleiben, also spezifisch leicht zu sein. Im Zusammenhang mit dieser Diskrepanz können gewisse Material und damit Gewicht sparende Konstruktionsmerkmale der Schalen, wie die Kannelierungen von *Melosira sulcata*, die Kammerung von *Coscinodiscus oculus iridis* oder *Cerataulus Smithii* sowie eine Gruppe von bisher anscheinend in ihrem Wesen nicht erkannten Besonderheiten der Struktur verstanden werden. Es handelt sich um drei in der systematischen Literatur beschriebene, im Aspekt recht unterschiedliche Schalen-„Färbungen“ in Präparaten üblicher Herstellung (22): Das „dunkle Pigment“ der Valven von *Aulacodiscus*, der Umbilicus, das „anders gefärbte“ Valvenzentrum von *Podosira* und das Phänomen der Irideszens bei *Actinocyclus*. Alle drei Erscheinungen fehlen im Leben und sind dadurch verursacht, daß normalerweise wassererfüllte, allseitig geschlossene Hohlräume oder Hohlraumssysteme innerhalb der Valvarflächen der Kieselschalen in Harzpräparaten ganz regelmäßig mit Luft erfüllt sind. Die Begründung dieses Sachverhaltes soll an anderer Stelle gegeben werden. Hier interessiert nur das Prinzip. Bei dem auffälligsten Beispiel *Aulacodiscus* sind auf die Grundmembran der Schale ungewöhnlich kräftige, maschenförmig vernetzte Rippen aufgesetzt, die diesem großen Gebilde die Stabilität geben. Diese Rippen sind nun nicht massiv, sondern schaumartig durch außerordentlich zahlreiche, mikroskopisch gerade noch nachweisbare, bläschenförmige Hohlräume aufgelockert. Füllen sich diese Räume mit Luft, was wegen einer idealen oder nahezu idealen Semipermeabilität des Kieselsäurematerials der Bläschenwände in allen nicht wäßrigen und den konzentrierteren wäßrigen Medien geschieht, so erscheinen die Schalen in Durchsicht schwarz, in Aufsicht dagegen weiß. Diese Schaumbauweise dürfte bedeutende Gewichtser-

sparsnis bei guten Stabilitätseigenschaften bedeuten. Das Resultat ist eine gute Schwebefähigkeit, die die Zellen häufig im Plankton erscheinen läßt. Ob der Umbilicus von *Podosira* allerdings zu einer selektionsgeförderten Verringerung des spezifischen Gewichtes der Schalen beiträgt, sei dahingestellt. Bei dem ausgedehnteren lamellären System von *Actinocyclus Ehrenbergii* könnte das jedoch der Fall sein.

Über die mechanische Stabilität hinaus kann eine vermutlich plasmatisch bedingte „Zählebigkeit“ und Resistenz gegen chemische Einwirkungen angenommen werden. Wahrscheinlich vertragen diese Arten längeres Vergraben-sein. Einige Widerstandsfähigkeit müssen sie (Probe 2!) gegen Schwefelwasserstoff besitzen, und sie können ganz sicher in vielen Fällen das Gefressenwerden überdauern. Sowohl von *Melosira sulcata* wie auch von *Biddulphia rhombus* beobachtet man häufig in Kotballen eingebackene Zellen, die von der Tatsache der Passage eines Tierkörpers unberührt erscheinen. Ein Teil dieser Widerstandsfähigkeit mag jedoch auf Eigenschaften der Membran beruhen, die z. B. für das Eindringen histologischer Farbstoffe ein sehr starkes Hindernis sein kann, etwa bei *Melosira sulcata* und *Auliscus sculptus*.

Außer durch diese mehr passiven Eigenschaften nehmen die Grunddiatomeen aber auch in aktiver Form Einfluß auf ihre Umwelt. Setzt man einen Planktonfang mit reichlichem Gehalt an Grunddiatomeen nach Abdekantieren der echten Planktonen und Waschung mit physiologisch einwandfreiem Seewasser in einer Petrischale an, so ist das zunächst lose Sediment nach 1—2 Tagen zu einer zusammenhängenden Schicht verklebt. Nähere Untersuchung zeigt, daß die mit Hörnern, Augen oder Gallertporen ausgerüsteten Arten sich mit deren Hilfe aneinander oder an Bodenteilchen angeheftet haben und so eine Verkitung der ganzen Schicht bewirken. Daneben mögen Schleimausscheidungen wirksam sein, wie sie für die pennaten Diatomeen der Watten beschrieben sind (15, S. 170). Ob das Festsetzen von aktiven Bewegungen der Diatomeen eingeleitet wird, ist nicht bekannt; notwendig erscheint das wegen der unvermeidlichen Erschütterungen in den geschilderten Versuchen oder wegen der Wasserbewegungen am Standort, die die nötigen Kontakte herbeiführen können, nicht. Doch ist das Anheften selbst sicher ein vitaler Vorgang. Tote Algen besitzen die Klebrigkeit der Hörner nicht mehr. Darüber hinaus können unter Umständen schon eingegangene Verbindungen wieder gelöst werden. Erfahrungen darüber liegen bei *Biddulphia mobiliensis* vor, die sich mit den Hörnern anheften kann. In Kulturen tendieren die Zellen, sich auf diese Weise am Boden der Kulturschale festzusetzen, außerdem bleiben sie durch die Hörner mit den Nachbarzellen vereinigt. Man findet daher am Boden der Kulturschale angeheftete Ketten aus 4—8 Individuen. Beide Arten der Bindung werden aber im Verlauf der Mikrosporen- und Oogonentstehung aufgegeben, vermutlich dann, wenn sich das Plasma während der Gametenbildung aus den Hörnern zurückzuziehen beginnt. Es scheint also, als sei die Herstellung wie auch die Lösung der Bindungen von der Aktivität der Zellen abhängig. Das gleiche braucht nicht für ihre Aufrechterhaltung zu gelten. Die Fähigkeit, sich festzusetzen, kommt der Mehrzahl der Grunddiatomeen in mehr oder minder großem Maße zu. Besonders stark entwickelt ist sie bei *Auliscus sculptus*, der mit den großen Augen der normalerweise niedrigen Schalen *Cocconeis*-ähnlich an Sandkörnchen haftet. Ähnlich fest sitzt oder kann sitzen die Arraphidee *Raphoneis* sowie *Triceratium reticulum*. Aber auch die *Biddulphia*- und *Cerataulus*-Arten sowie *Aulacodiscus argus* verfügen über diese Fähigkeit, dazu wahrscheinlich noch *Actinoptychus*.

Opephora, *Dimerogramma* und *Plagiogramma* sitzen mit kurzen Gallertstielchen fest, doch dürften nur die beiden letzten nicht polar gebauten Typen „vernetzend“ und damit festigend auf das Substrat wirken können, was in einem Falle auch im Leben gesehen wurde. Ob diese Arten, wie es nach ihrem Freiwerden durch HCl-Behandlung (bevorzugtes Auftreten in Probe c₃) den Anschein hat, wirklich Kalksubstrate bevorzugen oder ob die Salzsäure doch auch an Quarzteilchen haftende Zellen ablöst, müßten genauere Untersuchungen zeigen. Eigentümlich ist auch das seitliche Aufwachsen der Bänder der oben erwähnten unverkieselten Arraphidee auf Sandkörnern, das an das Verhalten von *Catenula* (8, Fig. 9) und von *Merismopedia* erinnert. Bei den raphetragenden Arten findet sich das Haften am Substrat als Folge des Bewegungsmodus. Bei der Schilderung der Aufarbeitung von Probe 1 wurde erwähnt, daß diese Bindung beim Abtöten der Zellen gelöst wird. Doch werden nicht alle verbliebenen raphetragenden Formen in Fraktion c₁ gefunden. Einige Arten, besonders *Navicula latissima* und *N. lyra* sowie *N. abrupta*, finden sich in erhöhter Zahl erst in c₄, also nach Veraschen der Probe, so daß mit der Anheftung durch Gallertausscheidungen auch bei ihnen zu rechnen ist. Aus diesen Aktivitäten resultiert die beschriebene Verklebung von Grunddiatomeen und Substratteilchen zu einer lose zusammenhängenden Schicht, die für die Gesellschaft die Bedeutung haben mag, wenigstens in Zeiten normaler Wasserbewegungen eine Stabilität der Lage am Licht zu gewährleisten. Auch aus ernährungsphysiologischen Gründen könnte die Deckenbildung vielleicht von Vorteil sein, was noch erörtert werden soll. Welche Wirkung dieser biotische Faktor durch die Verfestigung der Grenze Wasser—Boden auf die geologischen Vorgänge der Sedimentbildung besitzt, ist zur Zeit noch nicht abzuschätzen.

Unter Umständen starker Wasserbewegung ist die so erreichte Festigkeit der Vegetationsschicht offensichtlich nicht mehr ausreichend, und die Diatomeen gelangen ins Plankton, was unsere Schilderung schließlich veranlaßt hat. Das bedeutet für die eigentlichen Grunddiatomeen die Auslösung der sexuellen Entwicklung und die Auxosporenbildung.

Das Leben am Grunde ist mit relativ geringem Lichtgenuß verbunden. Tatsächlich zeigt die Erfahrung, daß die Grunddiatomeen — soweit überhaupt kultivierbar — Schattenpflanzen sind. Bei zu hohem Lichtgenuß zeigen sie Wachstumsstockung und Leucosinanhäufung. Präzise Experimente fehlen zwar vorläufig, doch hat die Planktondiatomee *Stephanopyxis* mit 2000 Lux bei 14 Stunden täglicher Beleuchtung und 15° das Maximum der Vermehrungsgeschwindigkeit noch nicht erreicht, während etwa *Triceratium reticulum* nur bei etwa $\frac{1}{10}$ dieser Beleuchtungsstärke normal wächst.

Sehr auffallend ist es, daß die „echten“ Grunddiatomeen, die Einschränkung wird sogleich erläutert, mit den normalen Methoden überhaupt nicht kultiviert werden können, d. h., daß sie unter Bedingungen des Mediums, unter denen alle zur gleichen Zeit geprüften Planktondiatomeen (etwa 20 Arten) zu halten waren, nicht zur Teilung schreiten. Ziemlich ausgedehnte Versuche in dieser Richtung wurden 1952 in List durchgeführt. Das Medium, mit Kieselsäure versetzter Erdschreiber, in einigen Fällen auch Schreiberlösung ohne Erdzusatz, ließ bei den Planktonformen normales Wachstum zu, 6 Arten bildeten unter diesen Bedingungen Geschlechtszellen, 4 davon auch Auxosporen. Doch führten die Grunddiatomeen *Biddulphia rhombus*, *B. granulata*, *Melosira sulcata*, *Auliscus sculptus*, *Triceratium favus*, *Cerataulus turgidus*, *Podosira stelliger* niemals eine Teilung durch. Einige wenige Teilungen machten ledig-

lich *Aulacodiscus argus* und *Cerataulus Smithii*, die letztere in Gegenwart überwuchernder pennater Kleindiatomeen. Die Zellen aller Arten starben dabei nicht ab, sondern bestätigten auch in den Kulturschalen den habituellen Eindruck großer konstitutioneller Stabilität. Sie blieben ausnahmslos wochenlang am Leben. Dagegen waren die „zeitweiligen“ Grundbewohner (für den Ausdruck s. u.) *Actinoptychus undulatus*, *Actinocyclus Ehrenbergii*, *Coscinodiscus oculus iridis* und *Biddulphia aurita* leicht beliebig zu vermehren. 1953 wurde dann *Triceratium reticulum* aufgefunden, die vermutlich zu den permanenten Grundbewohnern gehört, was ihre geringe Vermehrungsrate, die Empfindlichkeit gegen zu hohen Lichtgenuß und ihre sehr entwickelte Fähigkeit zum Anheften nahelegt. Sie war ebenfalls gut in Kultur zu halten. Zur Abrundung des Bildes sei erwähnt, daß die Grunddiatomeen zwar im Plankton in allen Phasen der Meiosis und vereinzelt auch in den diploiden Vermehrungsteilungen der Spermatogonien, aber nicht sicher in einer großen Zahl von Präparaten in vegetativer Teilung gefunden wurden. Bei den planktonischen Zentrales bedeutet aber die Erreichung des für die sexuelle Entwicklung geeigneten Zustandes der Kultur keine sichtbare Beeinträchtigung der vegetativen Teilungstätigkeit. So scheint das Kulturexperiment einen Hinweis auf das Verhalten im schwebenden Zustand zu geben und die direkten Beobachtungen zu bestätigen: die dauernd grundbewohnenden Arten sind im allgemeinen zur Vermehrung im Plankton nicht befähigt. OSTENFELD (16) gibt zwar für *Melosira sulcata* an, sie sei im Winter im Plankton in geringer Vermehrung, doch ist es nicht ausgeschlossen, daß hier eine Verwechslung von Teilungsstadien mit Auxosporenmutterzellen vorliegt, welche letztere die Zellen, worüber gleich berichtet wird, im Plankton produzieren. Vereinzelt Teilungen, wie sie GRØNTVED (12) an anderen Grunddiatomeen beobachtet, würden auch nicht gegen die hier vorgetragene Auffassung sprechen, da angefangene Teilungen zweifellos auch im Plankton zu Ende geführt werden.

Der Grund der Nichtkultivierbarkeit der meisten „obligaten Grunddiatomeen“ könnte nach zwei Richtungen gesucht werden. 1. Nichterfüllung der besonderen physikalischen und allgemein chemischen Standortbedingungen durch das Experiment. Zu denken wäre, ohne nähere Erörterung aller Möglichkeiten, vor allem an die Notwendigkeit eines Schwefelwasserstoffgehalts im Medium. Versuche in dieser Richtung wurden bisher nicht unternommen. 2. die Biozönose ist durch Beziehungen auxotropher Natur, die sich bei der Dichte der Besiedlung des Standorts phylogenetisch entwickeln konnten, ineinandergeknüpft. Daß Einrichtungen vorhanden sind, die eine dichte Lagerung der Zellen fördern, wurde bereits angegeben. Auf diese Möglichkeit deutet die Erfahrung, daß *Cerataulus Smithii*, für sich allein nicht kultivierbar (siehe oben), in Gegenwart des unter den Bedingungen „vollautotrophen“⁶⁾ *Triceratium reticulum* (das eine vergleichbare maximale Wachstumsgeschwindigkeit besitzt) gehalten werden kann. Sollte sich die Annahme, es handle sich hier um die Lieferung einer vitaminähnlichen Substanz von *Triceratium* an *Cerataulus* bewahrheiten, so wäre damit möglicherweise der Eingang in die noch rätselhafte Ernährungsphysiologie der ganzen Gruppe gewonnen. Es ist beabsichtigt, in dieser Richtung weiterzuarbeiten. Die Frage ist ja von einiger Bedeutung. Wäre unsere Annahme richtig, so würde sich hier eine nichtsymbiotische Vergesell-

⁶⁾ Ob wirklich völlige Autotrophie vorliegt, ist durchaus zweifelhaft, da die Kulturen nicht bakterienfrei waren und natürliches Seewasser verwendet wurde.

schaftung von Pflanzen finden, deren Mechanismus nicht ein ähnliches Niveau der Toleranzen, wie er bei den Kormophyten doch mehr oder weniger allein vorzukommen scheint oder bisher allein nachgewiesen wurde, sondern die Verknüpfung durch ein obligates System chemischer Abhängigkeiten darstellte⁷⁾. Damit würde sich hier eine sehr fortgeschrittene Stufe der Gesellschaftsbildung finden.

Hier ist der Ort, die weiter oben gemachte Unterscheidung zwischen dauernden und zeitweiligen oder obligaten und fakultativen Grundbewohnern näher zu erläutern. Die ersteren lassen sich als Formen charakterisieren, die — offenbar aus ernährungsphysiologischen Gründen — nur am Meeresboden vermehrungsfähig und mit den geschilderten Anpassungen in erster Linie ausgestattet sind. Dagegen ist eine andere Gruppe vorwiegend am Grunde lebender Arten zu echtem planktonischen Wachstum befähigt. So bildet *Biddulphia aurita* im frühen Frühjahr im Plankton Massenvegetationen (11, 12, 16). Sie ist auch die einzige mir bekannte Grunddiatomee, die außerdem noch als litoraler Epiphyt auftreten kann [ALEEM (2) u. BROCKMANN (6)]. Auch *Actinocyclus Ehrenbergii*, *Actinoptychus undulatus* und *Coscinodiscus „oculus iridis“* scheinen im Plankton vermehrungsfähig zu sein und sich hier begrenzte Zeit halten zu können. Diese Diatomeen sind also nicht mehr fest an den Bodenstandort gebunden und als fakultative Grundbewohner abseits zu stellen; daß sie kultivierbar sind, wurde schon erwähnt. Wie weit umgekehrt von den im Sommer und Spätsommer vorhandenen planktonischen Formen zu anderen Jahreszeiten auf dem Grunde leben, müßte eine Überwachung solcher Standorte über einen Jahreszyklus lehren. Einigermaßen wahrscheinlich ist das, mindestens für die französische Atlantikküste, bei *B. mobiliensis*, wie schon angegeben. Diese ist anders als *B. aurita*, doch offenbar vorwiegend im Plankton zu finden, daher wird sie z. B. von OSTENFELD (16) als neritischer Planktont angesehen. Vielleicht gehört auch *Coscinodiscus excentricus* hierher. Ich fand beide Arten häufig im Plankton, dagegen in nur geringer Menge am Grunde. Jedenfalls vermehren sie sich sicher im Plankton, vielleicht auch am Grunde. Es ist dabei möglich, daß der Übergang vom Grund ins freie Wasser bis zu einem gewissen Grade von der Zelle beeinflußt werden kann. So berichtet OSTENFELD (16), daß *Actinocyclus Ehrenbergii* im Plankton eine Schleimhülle besitze, auf dem Grunde dagegen nicht. Auch Änderungen des spezifischen Gewichtes der Zellen durch Fettproduktion oder Verschiebung des Ionenverhältnisses nach der einen und durch Leucosinspeicherung nach der anderen Richtung wären denkbare Mechanismen für einen Standortwechsel⁸⁾.

Die Zellverkleinerung als Folge vegetativer Vermehrung, die im Teilungsmechanismus der Diatomeen in der Art begründet ist, daß eine Population pro Teilungsschritt um die einfache Schalendicke an durchschnittlicher Apikallänge abnimmt, muß bei diesen grobschaligen Formen ein besonderes Maß er-

⁷⁾ Hierzu sei auf E. KNAPP, Experimentelle Soziologie der höheren Pflanzen, Stuttgart 1954, verwiesen.

⁸⁾ Flottieren, hervorgerufen durch sehr reiche Fettbildung, wurde von GRØNTVED (Medd. Kommiss. Danmarks Fiskerie og Havundersogelser, Ser. Plankton 5, Nr. 5 [1952], S. 29) für *Cosc. concinnus* beschrieben. Der Freundlichkeit von Herrn Dr. AURICH, List, verdanke ich eine Probe der gleichen Alge, die dieses Phänomen ebenfalls zeigte. In Kulturen wurde echtes Schwimmen von Kieselalgen niemals sicher beobachtet. Auch für *Ditylum* kann ich in meinen Kulturen die entsprechende Angabe von GROSS & ZEUTHEN (Proc. Roy. Soc. London 135, 382, 1948) nicht bestätigen, doch mag das an verschiedenen Kulturbedingungen liegen.

reichen. Die Schalendicke im Gürtel liegt bei *B. rhombus* in der Größenordnung von 1 μ , bei *Actinocyclus*, *Aulacodiscus* und *Auliscus* noch beträchtlich darüber. Schnelles Herabteilen setzt aber notwendigerweise eine besondere Häufigkeit des Sexualaktes mit seiner Folge der Zellvergrößerung durch die Auxosporenbildung, also eine erhöhte Disposition zum Eintritt in die geschlechtliche Phase der Entwicklung voraus. Allerdings scheinen diese Arten eine wesentlich höhere Generationsdauer der vegetativen Vermehrung als die Planktonen aufzuweisen. Doch dürfte die bessere Nährstoffversorgung am Grunde, zusammen mit der Anpassung an Schwachlicht, eine längere Vegetationsperiode gewährleisten, so daß praktisch doch viel häufiger als bei Planktonen die Notwendigkeit zur Zellvergrößerung besteht. Die Neigung zur Auxosporenbildung manifestiert sich tatsächlich in einzigartiger und auffälliger Weise. Als auslösendes Moment wirkt das gleiche, das die Grundbewohner der normalen Beobachtung zugänglich macht: der Übergang vom Grunde ins Plankton infolge von Stürmen und starken Gezeitenbewegungen. So herrschte zur Zeit der Springflut vom 29. 8. 1950 nach einer langen Schönwetterperiode Sturm, der die Grunddiatomeen massenhaft aufwirbelte. Am nächsten Tage und den weiteren wurden in den Planktonfängen Sexualstadien in großen Mengen gefunden. Von *B. rhombus* blieben fast keine Zellen geeigneter Größe vegetativ. Auch *B. granulata*, *Cerataulus Smithii*, *Melosira sulcata*, *Actinocyclus*⁹⁾ und *Podosira* produzierten mehr oder weniger stark männliche und weibliche Geschlechtszellen. Nach drei Tagen bestand das Plankton dann fast ausschließlich aus den keimenden Zygoten, oder, in der speziellen Terminologie der Diatomeen, jungen Auxosporen von *B. rhombus*, die wegen ihrer Größe und der noch schwachen Schalen bessere Schwebefähigkeit besitzen als die vegetativen Zellen und sich wohl dadurch im Plankton halten können. Nachträglich wurden Sexualstadien von *B. rhombus* auch in Fängen aus der Nähe des Hafens von Norderney, die einige Wochen früher gewonnen waren, festgestellt. Hier enthält das Plankton wegen des sehr starken, an der Südküste der Insel vorbeiführenden Gezeitenstroms fast immer reichlich Grundformen. Jedoch scheint nicht jeder Übergang von Grunddiatomeen ins Plankton in gleichem Maße auslösend zu wirken. Während des allgemein unruhigen Wetters im Spätsommer 1952 enthielten die Netzfänge von List laufend einen mehr oder weniger großen Anteil von Grunddiatomeen, doch waren die Zellen in Fortpflanzung, gemessen an dem explosiven Ereignis von 1950, verhältnismäßig selten. Auch in den beiden Sturmtagen dieser Beobachtungsperiode (21. und 29. 8. 1952) wurden zwar erhebliche aber nicht mit denen von 1950 vergleichbare Mengen von Fortpflanzungsstadien gefunden. Das mag z. T. daran gelegen haben, daß der Vorrat an Zellen, die sich ihrer Größe nach in der „sexuellen Phase“ [v. STOSCH (19)] befanden, in den vergangenen Wochen stark verringert worden war. Für das spärliche Auftreten von Auxosporen in der Zeit davor ist dies aber nicht als Erklärung ausreichend.

Es ist offenbar möglich, die Umstimmung bei einigen Arten künstlich herbeizuführen. Die lebend ausgeschwemmten Zellen von Fraktion 1 b (s. o.) standen über Nacht in einer Petrischale von 10 cm Durchmesser verteilt. Schon am nächsten Morgen war *Biddulphia granulata* in Bildung von Spermatogonien und Oogonien. *Auliscus* lieferte einige Tage später Auxosporen, und von *Aulacodiscus* wurden nachher im fixierten Material Stadien der männlichen Ent-

⁹⁾ Mindestens eine der „fakultativen Grunddiatomeen“ verhält sich hierin also wie die obligaten.

wicklung aufgefunden. Doch fehlen systematische Versuche, so daß die eigentlich auslösend wirkenden physikalischen oder chemischen Faktoren nicht näher analysiert sind.

Für die Frage, ob in der Natur nur der Übergang in den anderen Lebensbereich als auslösendes Ereignis wirksam sei, oder ob auch am Grunde selbst Auxosporenbildung vorkommen könne, gibt es keine direkten Argumente, doch scheint das Verhalten von *B. rhombus* im Herbst 1950, als neben einer großen Zahl herabgeteilter nur sehr wenige große Zellen im Plankton erschienen, dafür zu sprechen, daß in den vorausgegangenen relativ ruhigen Wochen keine nennenswerte Auxosporenbildung stattfand. Vermutlich wird also der Auslösung durch Stürme in der Natur die größere Bedeutung zukommen¹⁰⁾. Die obligaten Grunddiatomeen wären also insofern mit Recht als Tychoplanktonten zu bezeichnen, als sie eine bestimmte Phase ihrer Entwicklung — Gametenbildung, Sexualprozeß und Zygotenkeimung — im Plankton durchführen, sonst aber am Grunde leben.

Soziologische Stellung

Nach diesem Überblick über den Artbestand und die morphologischen und physiologischen Charakteristika der zentrischen Grunddiatomeen soll versucht werden, sie als soziologisches Gebilde einzuordnen. Aus dem früher Gesagten geht hervor, daß sich die Algen der Lebensgemeinschaft einmal nach ihrem Verhalten zum Plankton, zum anderen dem zum Substrat in eine Reihe von Typen aufgliedern lassen. Im ersteren Falle handelt es sich zweifellos nicht um Eigenschaften, die der Standortstreue der Pflanzensoziologen entsprechen, sondern welche Lebensformen charakterisieren. Im einzelnen kann man — wir lehnen uns an Angaben und Vorstellungen von OSTENFELD (16), BROCKMANN (6), GRØNTVED (11, 12) u. a. an — die Formen mit Beziehungen zum Grunde so klassifizieren, daß an erster Stelle Arten stehen, welche sich nur am Grunde vegetativ vermehren und lediglich die sexuelle Fortpflanzung im freien Wasser erledigen (Beisp. *B. rhombus*, *Mel. sulcata*, *Aul. argus*). 2. Grundbewohner, die jedoch auch im Schwebestadium teilungsfähig sind (*B. aurita*, *Act. Ehrenbergii*, *Actinopt. undulatus*). 3. Die Wattenmeerplanktonten [BROCKMANN (6)], wie *Bellerrochea* und *Lithodesmium*, die bald am Grunde liegen, bald schwebend angetroffen werden und charakteristischerweise keine Dauersporen bilden. Geschlechtsorgane werden bei ihnen durch andere Momente als bei den Grunddiatomeen ausgelöst. 4. Planktonten, die sich (vermutlich) zeitweilig am Grunde vermehren (*Bidd. mobiliensis*, ev. auch *Cosc. excentricus*). Schließlich 5. neritische Diatomeen, die nur gewisse Ruhezustände am Grunde durchmachen. Hierher die Diatomeen mit Dauersporen. Da eine terminologische Festlegung notwendig ist, möchte ich umseitiges Schema vorschlagen.

Nach dem Verhalten zum Substrat aber kann man in Substrathafter (wahrscheinlich weiter zu unterteilen), hierher die Menge der Centrales und die Arraphideen, ferner die kriechbeweglichen Pennaten und schließlich die lose auf dem Substrat liegenden Formen, wie *Melosira sulcata*

¹⁰⁾ Bei Formen wie *Auliscus*, die sowohl dickschalig sind als auch wegen ihrer großen Haftfestigkeit an Sandkörnern schwer aufgewirbelt werden, muß man jedoch damit rechnen, daß der eigentliche, vielleicht durch die Umlagerungen und zeitweiliges Auftreiben im Gefolge von starken Wasserbewegungen ausgelöste Sexualvorgang dann erst am Grunde stattfindet.

1. Obligate Grundbewohner	} Tychoplanktonen	} Grundformen	
2. Fakultative Grundbewohner			
3. Wattenmeerplanktonen	} Plankton-		
4. Fakultative Planktonen			} formen
5. Neritische Planktonen (bilden einen Teil der obligaten Planktonen)			

oder *Podosira stelliger* — auch die nichtobligaten Grundbewohner *Actinocyclus Ehrenbergii* und *Coscinodiscus „oculus iridis“* gehören hierher — unterscheiden, Eigenschaften, die entsprechende Lebensformen definieren.

Insgesamt handelt es sich also um einen aus mehreren Lebensformen zusammengesetzten Komplex „mit ökologisch-physiognomischer Einheitlichkeit“, also nach dem Sprachgebrauch der Pflanzensoziologie (4) eine Formation. Für sie scheint der Name „Zentrische Grunddiatomeen (des Wattenmeeres)“ angebracht. Taxonomische Bezeichnungen sind auch zur Benennung anderer Formationen gebräuchlich. Begrifflich abzugrenzen wäre sie gegen die „Pennaten Watt-Diatomeen“, beheimatet auf den trockenfallenden Wattflächen, die anderen Bedingungen ausgesetzt sind, und in der centrische Diatomeen nahezu oder ganz fehlen oder, positiv formuliert, in der raphetragende Formen stark dominieren. Schließlich ist auch an die Abgrenzung gegen das Plankton zu denken, die oben schon zur Sprache kam. Von obligaten Grunddiatomeen mit lediglich sexueller Vermehrung im Plankton existieren Zwischenformen zu reinen und obligaten Planktonen. In diesen Zwischenbereich zu klassifizierende Organismen gehören also — potentiell wenigstens — als Individuen zwei Formationen, der des Grundes und der des Planktons, an. Ein Sachverhalt, der in der Soziologie der Landpflanzen nicht bekannt ist.

Es ist a priori nicht zweifelhaft, daß diese Formation mit dem Wechsel der Bodenbeschaffenheit, der Wassertiefe und des Salzgehaltes Veränderungen ihres Artbestandes und der Siedlungsdichte erfährt. Für den ersten dieser Faktoren, dessen Abwandlungen bei den Wattdiatomeen unterscheidbare Assoziationen entsprechen (8), liegen zwei Hinweise in dieser Richtung vor: BROCKMANN'S (6) Feststellung, daß auf Sand die Besiedelung des Meeresgrundes sehr zurücktritt, und die Unterschiede zwischen unseren Proben 1 und 2. Ganz offen ist die Frage, ob die Formation auch in irgendeiner Form auf nackten Felsgrund übergreift.

Leider sind wir ähnlich unvollkommen darüber unterrichtet, in welchem Tiefengürtel diese Diatomeen beheimatet sind. Man kann nur annehmen, daß sie nach oben bis nahe an die mittlere Niedrigwasserlinie gehen. Nach der Tiefe hin werden sie vermutlich durch den Lichtfaktor begrenzt sein. Für tiefere Lagen haben wir nur die Angaben BROCKMANN'S (7), der in Proben aus 50 m Wassertiefe (Dogger Bank) nur noch Pennate lebend auffand. Auch in einer Reihe von Proben, die aus Gebieten unter der 10-m-Linie aus dem südlichen Teil der schleswig-holsteinischen Westküste stammen, scheinen die zentrischen Formen zu fehlen oder nicht auffällig vorzuherrschen¹¹⁾. So bleibt als Punkt größter Tiefe nur der, von dem unsere 7-m-Probe stammte. Sollten nur die flacheren Gründe von diesen zentrischen Diatomeen besiedelt sein? Hier sind noch alle Fragen offen. Das ist um so mehr der Fall, wenn man nach Veränderungen in

¹¹⁾ Seine alten Angaben für das Jade-Gebiet (6) sind nicht mit Tiefenangaben versehen und beziehen sich nicht auf lebende Zellen.

der Artenzusammensetzung mit der Tiefe fragt. Selbst unsere Probe 5 aus 7 m Tiefe (s. S. 275) kann nicht sicher als typisch gelten, weil in ihrem Algengehalt vermutlich nicht völlig autochton.

Weiterhin ist es sehr wahrscheinlich, daß sich die Formation — wie einzelne der sie charakterisierenden Arten — an entsprechenden Standorten anderer Küsten- und Klimagebiete weltweit verbreitet findet und entsprechende regionale Abwandlungen ihrer Zusammensetzung entwickelt.

Ob solche durch Ökologie des Standortes und geographische Lage bedingte Varianten zur Abgrenzung von Assoziationen innerhalb der Formation führen werden, bleibt abzuwarten. Es ist ja noch nicht sicher, ob der vor allem an Landpflanzen-Vereinen Mittel-Europas entwickelte Begriff diesen Vergesellschaftungen des Meeresgrundes gemäß ist, deren Glieder sich in einem sehr wesentlichen Punkt unterscheiden: Sie sind zum Ortswechsel befähigt oder können ihm jederzeit unterworfen werden.

Bemerkungen über Produktivität und Sedimentbildung

Über den Anteil der Grunddiatomeen an der Produktion des Wattenmeeres, in die sie sich nur noch mit dem Plankton teilen, sind genaue Angaben nicht möglich, da wir zwar einen Wert für die Dichte der Besiedlung an einer Stelle, aber weder deren Schwankung im Jahresablauf kennen, noch, wie eben besprochen, über das Areal der Formation, etwa innerhalb der Wattenmeergebiete der Friesischen Inseln oder nur eines Ausschnittes aus ihnen, unterrichtet sind. Die Beobachtung des Planktons während der Monate August bis Oktober 1952 liefert zwar nicht in Zahlen erfaßte, aber doch anschauliche Daten indirekter Art zur Produktionsfrage. In dieser Zeit war im Plankton der Lister Bucht wegen des fast dauernd unruhigen Wetters immer ein hoher Prozentsatz lebender Grunddiatomeen zu finden. Nun ist dieser Meeresteil durch den Hindenburg-Damm im Süden und durch die neue Verbindung der Insel Röm mit dem Festlande im Norden ein abgeschlossenes, nur durch das Lister Tief mit der Nordsee verbundenes Becken. Durch diese Öffnung ergießt sich der Gezeitenstrom zweimal in 24 Stunden und befördert dabei einen erheblichen Teil der eingeschlossenen Wassermassen nach außen. Einiges davon dürfte bei wieder auflaufender Ebbe zurückgezogen werden. Ein anderer Teil und mit ihm die suspendierten Grunddiatomeen geht aber jedesmal verloren. Der dadurch verursachte Verlust ist auch im langjährigen Mittel über normale Jahre so beträchtlich, daß es nicht zu nennenswerten Anhäufungen von Sedimenten toter Schalen am Standort kommt. Außerdem wird ein Anteil der Grunddiatomeen den Planktonfressern zum Opfer fallen. Trotzdem wurde in der genannten Periode der Gehalt des Planktons an diesen Formen auch gegen den Herbst hin nicht merklich geringer. Die Verluste, unter denen die am Standort selbst nicht vergessen werden dürfen, müssen also durch die laufende Produktion etwa ausgeglichen werden, und diese muß der an Planktonen in der betreffenden Zeit — sie ist im Spätsommer freilich relativ gering — kommensurabel sein. Man kann daher wohl mit einem beträchtlichen Massenzuwachs an organischer Substanz und einer diesem entsprechenden trophischen Valenz der Formation im Stoffhaushalt der Flachsee rechnen.

Schließlich sei noch die Frage der geologischen Erhaltung kurz gestreift. Im Meere trifft man zentrische Diatomeen als Bewohner dreier Stand-

ortstypen: des Planktons, des Grundes und als Epiphyten. Wie vor allem wieder BROCKMANN (5, 6, 7) gezeigt hat, sind die zarten Planktonen schlechte Sedimentbildner. In unserem Gebiet werden nur die gröberen Stacheln und die Dauersporen erhalten. Es wird sich also bei Sedimentation und Fossilierung mindestens eine starke Auslese zugunsten der dickschaligen Formen vollziehen. Da die Epiphytenflora wenigstens in heutiger Zeit nur zu geringem Teil aus derberen Zentrales besteht, wird den Grundformen die Hauptrolle am Aufbau mariner Diatomeenerden zukommen. Das scheint mindestens für die quartären Ablagerungen, die BROCKMANN (5) studierte, überzeugend der Fall zu sein. Unsere Formenkenntnis aus früheren Perioden mag sich daher vorwiegend auf Angehörige dieser einen Lebensgemeinschaft beziehen. Es braucht nicht daran erinnert zu werden, daß auch die Landpflanzen bestimmter Formationen bevorzugt erhalten werden.

Schlufwort

Die vorausgehende Darstellung konnte nur zeigen, wie außerordentlich wenig wir über eine gerade in der Nordsee nicht unwichtige Pflanzengesellschaft wissen. Ihr Studium hätte zu beginnen mit der Untersuchung der Verbreitung und der Zusammensetzung, mit ihren Abwandlungen durch den Standort¹²⁾. Es müßte ferner den Massenwechsel innerhalb der Flora einiger Standorte über den Lauf eines Jahres hin verfolgen. Weiterhin wäre die Ausbildung der Gesellschaft und ihre Verbreitung in Meeren von Interesse, die nicht der Gezeitenwirkung unterworfen sind, sowie andererseits rein regional bedingte Abwandlungen. Es erscheint schließlich notwendig — hier ist die botanische Erforschung des Wattenmeeres stark im Hintertreffen —, den Anschluß an die Zoosoziologie des Meeresgrundes zu finden.

Daß diese Veröffentlichung erscheint, bevor auch nur die Grundlagen einer Beschreibung der Formation genügend gesichert sind, hat zwei Gründe. Als Binnenlandbewohner weiß der Verfasser nicht, ob er besonders die feldökologischen Arbeiten jemals wird weiterführen können; er glaubte daher, diese interessante Gruppe der Aufmerksamkeit der Meeresforscher empfehlen zu sollen. Andererseits sollte diese Darstellung den breiteren Hintergrund für eine Beschreibung der Entwicklungsgeschichte der Sexualvorgänge einiger Grunddiatomeen liefern (21).

Zusammenfassung

Die Formation der „Zentrischen Grunddiatomeen“ scheint im Wattenmeer Gebiete unterhalb der Niedrigwasserlinie zu bewohnen, die vom Licht genügend erreicht werden. Sie zeichnet sich durch massenmäßiges Überwiegen großer zentrischer Arten aus. Bau, Physiologie der Ernährung und Fortpflanzung und die Ökologie dieser Formen werden besprochen, soweit es die derzeitige Kenntnis ermöglicht. Es wird versucht, den soziologischen Ort der Vergesellschaftung festzulegen und Angaben über ihre Valenz im Meereshaushalt und ihre Rolle in der paläontologischen Überlieferung zu machen.

¹²⁾ Sollten sich solche in gesetzmäßigem Zusammenhang ergeben, dann könnten die Grunddiatomeen als Indikatoren für die Umlagerungen künstennaher Sedimente dienen, von denen Gelingen oder Mißerfolg wasserbaulicher Maßnahmen in hohem Grade abhängt.

Literaturverzeichnis

- 1 Aleem, A. A., 1950: The Diatom community inhabiting the mud flats at Whitstabel. *New Phytologist* **49**.
- 2 Aleem, A. A., 1950: Distribution and ecology of British marine littoral Diatoms. *J. Ecol.* **38**.
- 3 Bergon, P., 1907: Les processus de division, de rajeunissement de la cellule et de sporulation chez le *Biddulphia mobiliensis* Bailey. *Bull. Soc. Bot. France* **54**.
- 4 Braun-Blanquet, J., 1951: Pflanzensoziologie. 2. Aufl., Wien.
- 5 Brockmann, C., 1928: Die Diatomeen im marinen Quartär Hollands. *Abhandl. Senckenb. naturf. Ges.* **41**.
- 6 Brockmann, C., 1935: Diatomeen und Schlick im Jadegebiet. *Ebenda* **430**.
- 7 Brockmann, C., 1937: Küstenferne und küstennahe Sedimente in der Nordsee. *Abh. nat. Ver. Bremen* **30**.
- 8 Brockmann, C., 1950: Die Watt-Diatomeen der schleswig-holsteinischen Westküste. *Abh. Senckenb. naturf. Ges.* **478**.
- 9 Cleve-Euler, A., 1951: Die Diatomeen von Schweden und Finnland. *Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. (Ser. 4)* **2**, Nr. 1.
- 10 Geitler, L., 1932: Der Formwechsel der pennäten Diatomeen. *Arch. Protistenk.* **78**.
- 11 Grøntved, J., 1940: Das Wattenmeer bei Skallingen. Nr. 2. Quantitative und qualitative Untersuchung des Mikroplanktons während der Gezeiten. *Folia Geogr. Danica* **2**, 2.
- 12 Grøntved, J., 1949: Investigations on the phytoplankton in the Danish Waddensea in July 1941. *Medd. Komm. Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser. Ser. Plankton* **5**, Nr. 2.
- 13 Hustedt, F., 1927—37: Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz mit Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete. In: Rabenhorst *Krypt. Flora* **7**, Leipzig.
- 14 Hustedt, F., 1939: Die Diatomeenflora des Küstengebietes der Nordsee vom Dollart bis zur Elbemündung I. *Abh. nat. Ver. Bremen* **31**.
- 15 Linke, O., 1939: Die Biota des Jadebusens. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **1**, 3.
- 16 Ostefeld, C. H., 1913: De Danskes Farvandes Plankton i Aarene 1898—1901. *Phytoplankton og Protozoer. 1. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter* **7**. R. Naturv. og Mathem. **9**, 2.
- 17 v. Stosch, H. A., 1951: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen I. Die Auxosporenbildung von *Melosira varians*. *Arch. Mikrobiol.* **16**.
- 18 v. Stosch, H. A., 1951: Zur Entwicklungsgeschichte zentrischer Meeresdiatomeen. *Naturwissenschaften* **38**.
- 19 v. Stosch, H. A., 1954: Die Oogamie von *Biddulphia mobiliensis* und die bisher bekannten Auxosporenbildungen bei den Centrales. VIII^e Congr. Internat. Bot., Rap. et Com. Sect. **17**.
- 20 v. Stosch, H. A., 1952: Die Verwendung von Chloralhydrat oder Phenol zur Aufhellung und von Phenol-Balsam als Einschlußmittel für Essigkarminpräparate. *Züchter* **22**.
- 21 v. Stosch, H. A., 1956: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. II. Geschlechtszellenreife, Befruchtung und Auxosporenbildung einiger grundbewohnender Diatomeen der Nordsee. *Arch. Mikrobiol.* **23**.
- 22 v. Stosch, H. A., 1956: Abgeschlossene Hohlraumssysteme mit semipermeablen Wänden als Strukturelemente von Diatomeenschalen. *Ber. dtsh. Bot. Ges.* **69**.
- 23 Wohlenberg, E., 1937: Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **1**, 1.
- 24 Wulff, A., 1935: Hydrographie und Oberflächenplankton nebst Verteilung von *Phaeocystis* in der Deutschen Bucht im Mai 1933. *Ber. dtsh. wiss. Komm. Meeresforsch. N.F.* **7**.