

Über den Einfluß des Salzgehaltes auf die photosynthetische Leistung verschiedener Standort- formen von *Delesseria sanguinea* und *Fucus serratus*

UTA R. NELLEN

Institut für Meereskunde der Universität Kiel (Botanische Abteilung)

ABSTRACT: On the influence of salinity on photosynthetic performance of various ecotypes of *Delesseria sanguinea* and *Fucus serratus*. The phaeophycean *F. serratus* and the rhodophycean *D. sanguinea* came from the North Sea (30 ‰ S) and the Baltic Sea (15 ‰ S). The activity of photosynthesis was taken as a criterion of algae vitality. Experiments were made in salinity concentrations of 0 ‰, 5 ‰, 10 ‰, 15 ‰, 20 ‰, 30 ‰, 40 ‰ and 50 ‰ S. Thirty-minute exposures to sub- or supranormal salinities stimulate photosynthesis. Within their physiological salinity ranges the algae assume normal photosynthetic rates within 24 hours. Extreme salinities cause a reduction in photosynthetic activity; this reduction mostly disappears, however, after re-transfer into normal salinity conditions. At 5 ‰ S all test individuals of *Delesseria* from different locations exhibit a reduction of photosynthetic rates. At 50 ‰ S *Delesseria* from the North Sea still show increased activity, while *Delesseria* from the Baltic are already severely damaged. The brackish-water form *D. sanguinea* (forma *lanceolata*) is most sensitive to salinity variations. The photosynthetic activity of *F. serratus* from Helgoland does not vary in all salinities employed. The range of test salinities corresponds to that of the habitat in the littoral zone, where high salinities occur during air exposure, and low salinities, during rainfall. By contrast, in *F. serratus* from the Baltic Sea occurring only in the sublittoral zone, photosynthetic rates are similarly affected by salinity as in *Delesseria*.

EINLEITUNG

Der Einfluß erhöhter und erniedrigter Salzgehaltskonzentrationen auf einige in der Nordsee und in der Ostsee vorkommende Standortformen der Rhodophycee *Delesseria sanguinea* (L.) LAMOUR und der Phaeophycee *Fucus serratus* L. wurde untersucht und das Verhalten der Standortformen verglichen. Als Kriterium des Lebenszustandes der Algen und damit ihrer Empfindlichkeit oder Resistenz wurde die Photosyntheseleistung gewählt, da das photosynthetische System – auch bei kurzfristigen Versuchen – am empfindlichsten auf Milieuänderungen reagiert, und „eventuelle prä-mortale Schädigungen der Zellen“ (SCHWENKE 1960) hierbei erfaßt werden können. Es wurde geprüft, in welcher Weise die photosynthetische Leistung der Algen durch kurzfristige und langfristige Salzgehaltsveränderungen beeinflusst werden kann und ob Nachwirkungen dieser Änderungen nach Rückübertragung in das Normalmedium festzustellen sind. Ferner wurde die Frage untersucht, ob verschiedene Toleranzbereiche

oder Anpassungen an die ökologischen Verhältnisse am Standort nachzuweisen sind. In diesem Zusammenhang wurde die Typeneinteilung von MONTFORT (1931) überprüft.

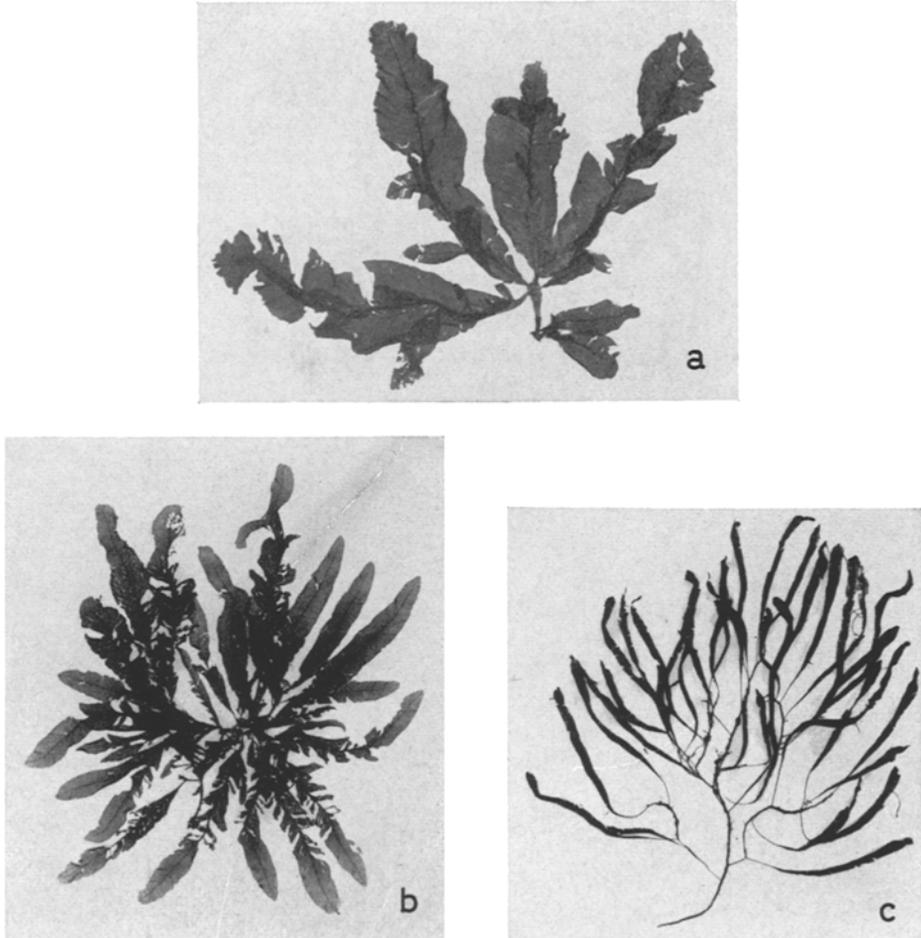


Abb. 1: *Delesseria sanguinea* (a) Nordseeform, (b) Ostseeform, (c) forma *lanceolata*

MATERIAL UND METHODE

Untersuchte Algen und deren Herkunft

Es wurden verschiedene Standortformen von *Delesseria sanguinea* und *Fucus serratus* untersucht, wobei von allen Algen ausschließlich Frühjahrs- und Sommerpflanzen zur Untersuchung gelangten. *Delesseria sanguinea* ist eine Sublitoralalge, deren Standortformen sich im Habitus in charakteristischer Weise unterscheiden: die Nordseeform

hat einen kräftig braun-rot gefärbten Thallus mit Prolifikationen von etwa 13 cm Länge und 4 cm Breite, die Ostseeform ist zarter und heller rot gefärbt, die Prolifikationen sind kürzer und nur 1 bis 2 cm breit. Die Wuchsform des südlichen Kattegat steht zwischen beiden, ähnelt aber mehr der Nordseeform (Abb. 1). Diese Unterschiede der drei Formen zeigen sich auch deutlich in den Relationen zwischen Fläche und

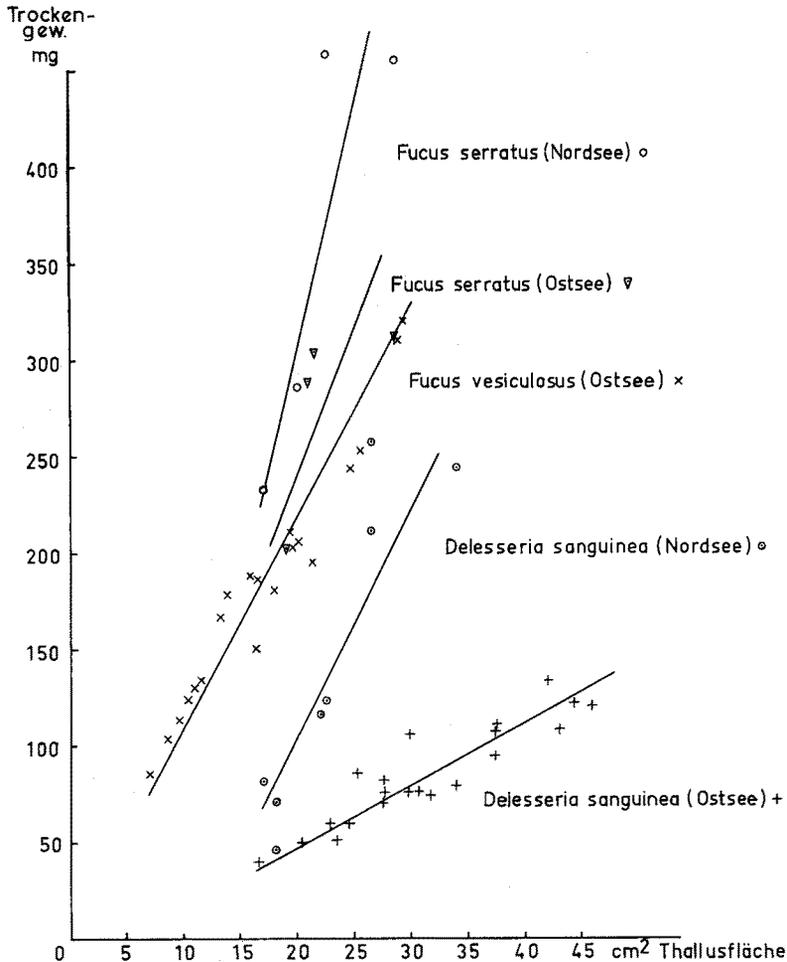


Abb. 2: Verhältnis von Thallusfläche zu Trockengewicht bei verschiedenen Algen.

Trockengewicht (Abb. 2). In Blekinge (Südschweden), an der Verbreitungsgrenze der *Delesseria*, findet sich eine stark reduzierte Form mit millimeterdünnen Prolifikationen, die forma *lanceolata* (LEVRING 1940). Diese Form ist auch an einigen Stellen der Kieler Bucht zu finden; von dort stammte das untersuchte Material. *Fucus serratus* gehört in Helgoland zu den Besiedlern des Litorals und fällt bei Ebbe trocken. In der Ostsee ist er ein Vertreter des oberen Sublitorals und kommt – stets submers lebend – in etwa

2 bis 3 m Tiefe vor. Im Habitus unterscheiden sich die beiden Formen kaum voneinander, die Nordseeform ist etwas stärker gesägt. Aus den gesammelten Algen wurden kräftige, unverletzte, epiphyten- und epizooenfreie und nicht fruktifizierende Stücke ausgesucht und in Stücke geteilt, die sich für die Versuche eigneten. Die Thallusstücke wurden in weißen Kunststoffschalen in temperaturkonstanten Räumen bei 10° und 15° C gehalten und in einem 12stündigen Licht-Dunkel-Wechsel durch Leuchtstoffröhren belichtet. Zur Hälterung wurde filtriertes Standortwasser verwendet, das alle zwei bis drei Wochen erneuert wurde. Bei *Fucus serratus* war eine ständige Belüftung notwendig, *Delesseria* hielt sich besser unbelüftet. Die Algen wurden nach mindestens drei Tagen Anpassungszeit an die veränderten Bedingungen für die Versuche verwendet.

Methodik

Die Photosyntheseversuche wurden in einem temperaturregelbaren Inkubator durchgeführt. Die Assimilationsgefäße waren auf einer Drehscheibe befestigt, die auf 9 Umdrehungen pro min eingestellt war. Die Belichtung erfolgte durch Leuchtstoffröhren HNI de Luxe (Osram) mit einer Lichtstärke von 7000 Lux. Die flachen Assi-

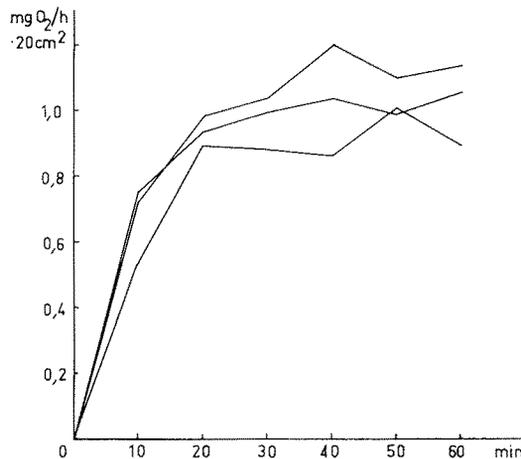


Abb. 3: Photosynthese bei drei Thallusstücken von *Fucus vesiculosus* in aufeinander folgenden 10-min-Versuchen (Ostseematerial, 15 ‰ S, 15° C, 7000 Lux)

milationsgefäße hatten ein Volumen von 170 bis 200 ml; die Algen waren ständig mit der größten Fläche dem Licht zugekehrt. Die Größe der verwendeten Thallusstücke betrug durchschnittlich 20 cm²; sie wurden mit einer scharfen Schere von der Pflanze abgetrennt und erst drei Tage später im Versuch verwendet, damit der Wundreiz abklingen konnte (PRINTZ 1942). Alle Versuche wurden mit Sommermaterial bei einer konstanten Temperatur von 15° C durchgeführt, an welche die Algen mehrere Tage lang adaptiert worden waren.

Die Versuchszeit betrug 30 min. Nach STEEMANN NIELSEN (1942) brauchen Meeresalgen höchstens 10 min Aktivierungszeit, um beim Übergang von schwächerem (hier bei der Vorbereitung des Versuches) in stärkeres Licht die volle Photosynthese bei der neu gebotenen Lichtintensität zu erreichen. In Vorversuchen betrug die O_2 -Abgabe von *Fucus serratus* nach 10 min 40 bis 60 % des Wertes nach 30 min (Abb. 3).

Im folgenden wird zwischen kurzfristiger und langfristiger Einwirkung des Salzgehaltes unterschieden. Hier bedeutet „kurzfristig“ einen direkten Übergang in das neue Medium bei Beginn des Versuches und dessen Einwirkung nur während der Versuchsdauer von 30 min. „Langfristig“ nenne ich einen längeren, meist 24stündigen Aufenthalt in der geänderten Konzentration. Die Wirkung der Rückübertragung in das Normalmedium wird als „Nachversuch“ bezeichnet und wurde im allgemeinen nach 30 min (direkt) gemessen und diese Messung nach 2 Tagen wiederholt.

Für die Versuche wurde doppelt filtriertes Seewasser verwendet. Das Wasser stammte aus der Kieler Bucht (12–15 ‰ S), aus dem südlichen Kattegat (28–32 ‰ S) und aus der Nordsee bei Helgoland (30 ‰ S). Es wurde nur mit frischem Versuchswasser gearbeitet. Die verwendeten Salzgehaltsstufen hatten folgende Konzentrationen: 0 ‰, 5 ‰, 10 ‰, 15 ‰, 20 ‰, 30 ‰, 40 ‰, 50 ‰ S. Die Konzentrationen von 0 bis 10 ‰ S erhielt ich aus Ostseewasser, vermischt mit entsprechenden Mengen Süßwasser. Als Süßwasseranteil diente eine Mischung aus einem Teil Kieler Leitungswasser und einem Teil glasdestilliertem Wasser, die gegenüber dem unvermischten destillierten Wasser den Vorzug hat, daß ihr p_H -Wert und ihr Kalziumgehalt dem Seewasser entsprechen (SCHWENKE 1958a, b). Konzentrationen von 15 bis 30 ‰ S konnten durch Mischen von Ostsee- und Nordseewasser hergestellt werden. 40 ‰ und 50 ‰ S wurden durch Zugabe von Büsumer Salz zu Nordseewasser erhalten.

Da nach GESSNER & PANNIER (1958a, b) und NATH (1966) die Atmung der Meeresalgen vom Sauerstoffgehalt des Wassers abhängig ist und dadurch eine indirekte Beeinflussung der Photosynthese möglich wäre, wurde in allen Konzentrationen bei Sauerstoffsättigung gearbeitet und so die Abweichung der Atmung verringert. Die Angaben in der Literatur über die Sauerstoff-Sättigungswerte bei verschiedenen Salzgehalten sind unterschiedlich; ich beziehe mich auf die von GREEN & GRASSHOFF (unpubliziert) ermittelten Werte. Berücksichtigt man die abnehmende Sauerstofflöslichkeit bei zunehmendem Salzgehalt, so ergeben sich Differenzen des O_2 -Gehaltes bei Sättigung in den verwendeten Salzkonzentrationen von maximal 30 %. Das würde bei linearer Abhängigkeit der Atmung Abweichungen der Sauerstoffaufnahme um 30 % bedeuten. Bei Atmungswerten von durchschnittlich 0,5 mg O_2 /1 g Trockengewicht in 1 Std. wären das 0,15 mg maximale Abweichung. Die absoluten Werte für die apparente Photosynthese betragen aber 3 bis 4 mg O_2 /1 g Trockengewicht/Std. Hierbei fällt die Abweichung der Atmung kaum ins Gewicht, so daß die in den Versuchen gemessenen Differenzen der O_2 -Abgabe, die über 10 % der Normalleistung betragen, ein Ausdruck für die Abhängigkeit der Photosyntheseleistung vom Salzgehalt sind.

Als Maß für die Photosynthese wird der während des Versuches von den Algen abgegebene Sauerstoff nach WINKLER bestimmt. Hierbei wurde nach der von GRASSHOFF (1962) ausgearbeiteten Methode verfahren. Durch Bestimmungen der Sauerstoffzehrung, die parallel zu den Photosyntheseversuchen durchgeführt wurden, konnte nachgewiesen werden, daß in dem Versuchswasser keine Zehrung stattfand.

Als Bezugsgrößen dienten Fläche, Trockengewicht und Frischgewicht der Algenstücke. Die Relationen zwischen Fläche und Trockengewicht (Abb. 2) zeigen deutlich den morphologischen Unterschied zwischen *Delesseria* aus der Ostsee einerseits und von Helgoland andererseits. Die Wuchsform der Ostseealge ist zarter und dünnlaubiger als die der Nordseealge; dementsprechend verläuft die Relationsgerade viel flacher. Bei den *Fucus*-Arten besteht kein so deutlicher Unterschied zwischen den Standortformen; der Helgoländer *Fucus serratus* ist offensichtlich etwas derber als die Ostseeform.

Die apparente Photosynthese wird in mg produziertem O_2 /Std angegeben, bezogen (1) auf 1 g Trockengewicht des Algenstückes und (2) auf 20 cm² Thallusfläche. Um eine bessere Vergleichsmöglichkeit zu haben, wird die Photosyntheseleistung in Relativwerten angegeben. Die vor dem Versuch in der Normalkonzentration festgestellte apparente Photosynthese wird gleich 100 gesetzt und als „Normalleistung“ bezeichnet. Die in den Versuchen erhaltenen Werte werden darauf bezogen. Es zeigte sich, daß Schwankungen der relativen Photosynthese von 90 bis 110 % häufig vorkommen und als normal anzusehen sind. Erst darüber hinausgehende Änderungen geben den Einfluß des Salzgehaltes wieder. Ein Absinken der relativen Photosyntheseleistung unter 50 % des Normalwertes ist meist Ausdruck einer irreversiblen Schädigung der Algen.

ERGEBNISSE

Allgemeiner Teil

Vergleich der Photosynthese von *Fucus serratus* und *Delesseria sanguinea*

Ein Vergleich der absoluten Werte, bezogen auf 20 cm² Fläche, läßt deutliche Artunterschiede hinsichtlich der photosynthetischen Leistung erkennen. In Abbildung 4 sind die individuellen Werte und die durchschnittliche photosynthetische Leistung für jede Art bei normalem Salzgehalt dargestellt. Die höchste Photosynthese haben die beiden *Fucus*-Arten: *Fucus vesiculosus* mit 0,91 mg O_2 /20 cm²/Std und *Fucus serratus* mit 0,81 mg beziehungsweise 0,67 mg O_2 /20 cm²/Std. Darauf folgt *Laminaria saccharina* mit 0,63 mg O_2 /20 cm²/Std. *Delesseria sanguinea* hat eine erheblich geringere Photosynthese, die Werte liegen bei 0,17 mg und 0,13 mg O_2 /20 cm²/Std. Interessanterweise haben die Atmungswerte nach den Untersuchungen HARDERS (1915) genau die umgekehrte Reihenfolge: in ml O_2 /1 g Trockengewicht/min betragen die Werte für die Atmung von *Delesseria sanguinea* 0,018, von *Laminaria saccharina* 0,013, von *Fucus serratus* 0,006 und von *Fucus vesiculosus* 0,006.

Ein Vergleich der Algen verschiedener Standorte zeigt, daß die durchschnittliche photosynthetische Leistung der Nordseeformen von *Fucus serratus* und *Delesseria sanguinea* höher ist als die der Ostseeformen. Da die apparente Photosynthese, das heißt der Photosynthesüberschuß, bestimmt wurde, können diese Unterschiede durch die höhere Atmung der Ostseeformen mit bedingt sein, die HARDER (1915) und HOFFMANN (1929) nachgewiesen haben. STEEMANN NIELSEN (1942), der mit vergleich-

barer Methodik und ebenfalls mit Sommermaterial arbeitete, fand für *Fucus serratus* aus dem Isefjord (20 ‰ S) bei 7000 Lux und 6° C eine Photosyntheseleistung von 0,84 mg O₂/20 cm²/Std. Der Temperaturquotient Q₁₀ ist bei dieser Lichtintensität

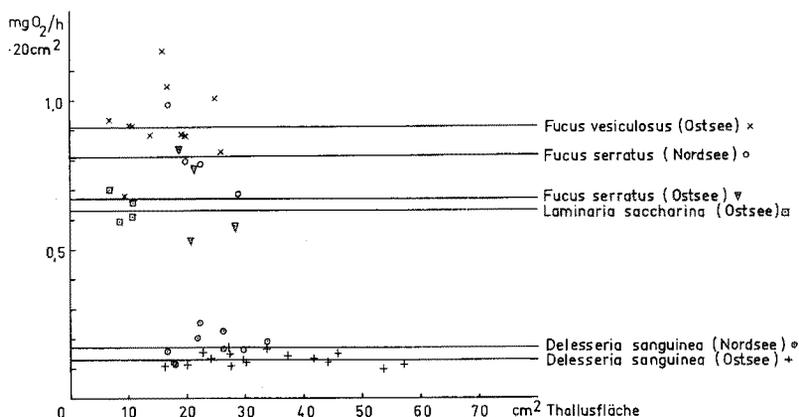


Abb. 4: Photosynthese verschiedener Arten, untereinander verglichen und bezogen auf die Thallusfläche

etwa 1. Danach sind die von mir gefundenen durchschnittlichen absoluten Werte der apparenten Photosynthese für *Fucus serratus* von 0,67 mg O₂/20 cm²/Std für die Ostseeform (15 ‰ S) und 0,81 mg O₂/20 cm²/Std für die Nordseeform (30 ‰ S) durchaus mit den Werten von STEEMANN NIELSEN vergleichbar.

Individuelle Unterschiede der Photosynthese

Obwohl mit möglichst einheitlichem Algenmaterial gearbeitet wurde (gleicher Fundort, gleiches Alter, gleiche Vorbehandlung), zeigte die Photosynthese der Thallusstücke der einzelnen Arten doch beträchtliche individuelle Schwankungen. Die untersuchten Algen wichen bis zu 25 % nach oben und unten vom Durchschnittswert ab. In den Versuchen wurde daher stets der Einfluß auf die Leistung eines bestimmten Individuums geprüft. Mehrere den gleichen Bedingungen unterworfenen Thallusstücke verhalten sich relativ gleich, doch zuweilen treten auch bei den Relativwerten Schwankungen auf, die ihren Grund in der verschiedenen individuellen Reaktion auf den gleichen Faktor haben.

Die Wirkung erhöhter Salzgehaltskonzentrationen auf die Ostsee- und Nordseeformen

Ostseealgen

(1) *Delesseria sanguinea*: Versuche mit kurzfristiger Expositionsdauer (30 min) und direktem Übergang in steigende Konzentrationen zeigen bei *Delesseria* eine un-

mittelbare Wirkung auf die Photosynthese (Abb. 5). Die drei Parallelproben stimmen gut überein. Eine kurzfristige Konzentrationserhöhung von 15 ‰ auf 30 ‰ S steigerte die Photosyntheseleistung bis zu einem Maximum von 130 bis 140 ‰. Eine weitere Konzentrationserhöhung auf 40 ‰ und 50 ‰ S ließ die Photosynthese zu-

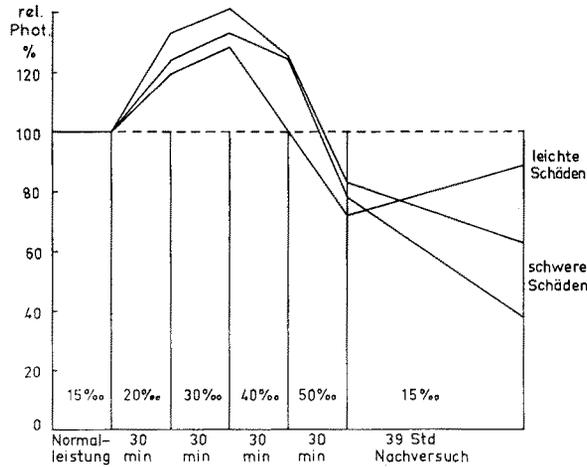


Abb. 5: Kurzfristige Wirkung erhöhten Salzgehaltes bei *Delesseria sanguinea* (Ostseeform)

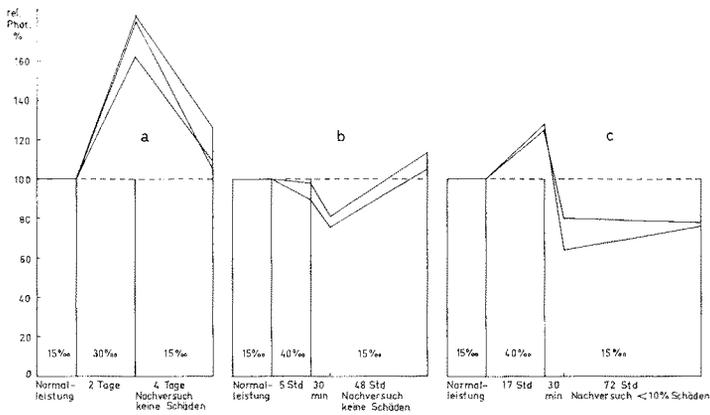


Abb. 6: Photosynthese von *Delesseria sanguinea* (Ostseeform) bei zeitlich verschiedener Einwirkung erhöhten Salzgehaltes, a: 30 ‰, b, c: 40 ‰

nächst langsam, dann bis auf 80 ‰ der Normalleistung fallen. Nach diesem Versuch wurden die Algen in Ostseewasser zurückgebracht, und ihre Leistung wurde nach 39 Std gemessen. Bei zwei Thallusstücken waren über 50 ‰ der Fläche verfärbt; sie hatten nur noch eine relative Photosynthese von 40 beziehungsweise 60 ‰. Die dritte Alge zeigte eine größere Resistenz. Sie erreichte noch eine relative Photosynthese von fast 90 ‰, und weniger als 20 ‰ der Thallusfläche waren geschädigt.

Längerer Aufenthalt von 2 Tagen (Abb. 6a) in 30 ‰ S wirkte stark stimulierend auf die Leistung (bis 180 ‰ Steigerung). Nach vier Tagen im Nachversuch bei 15 ‰ S war die Photosynthese noch leicht gesteigert bis normal; es treten keine sichtbaren Schäden auf. Eine fünfstündige Einwirkung von 40 ‰ S (Abb. 6b) wurde gut von der Ostsee-*Delesseria* vertragen, die Leistung wich nicht vom Normalwert ab. Eine leichte Depression war beim direkten Übergang in 15 ‰ S zu beobachten; nach zwei Tagen im Ostseewasser wurde der Normalwert wieder erreicht beziehungsweise leicht über-

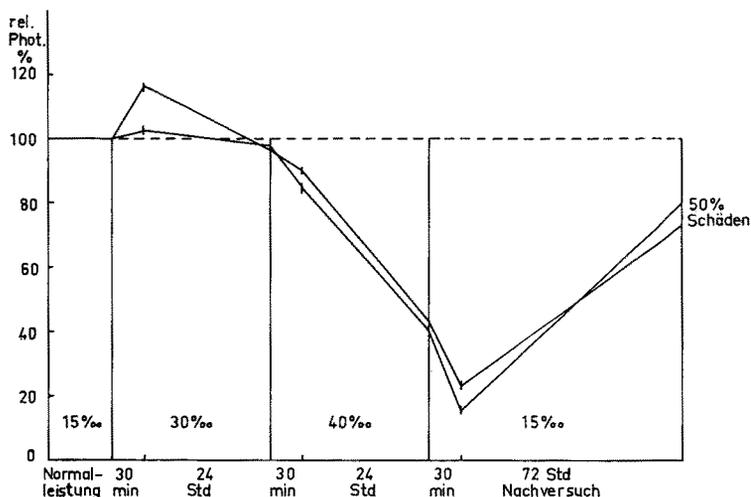


Abb. 7: Kurz- und langfristige Wirkung erhöhten Salzgehaltes bei *Delesseria sanguinea* forma *lanceolata*

schritten. Nach 17 Std Einwirkung von 40 ‰ S (Abb. 6c) war zwar noch eine leichte Leistungssteigerung zu verzeichnen, doch eine anschließende Rückführung in 15 ‰ S bewirkte eine stärkere Depression als nach fünfstündiger Einwirkung. Die Algen erholten sich nach drei Tagen in Ostseewasser nicht wieder, die Leistung blieb bei 80 ‰, und geringfügige Schäden wurden sichtbar (knapp 10 ‰ der Thallusfläche waren verfärbt).

Die schmalblättrige Ostseevariation der *Delesseria sanguinea*, die forma *lanceolata*, wurde ebenfalls in ihrem Verhalten gegenüber höheren Salzgehalten untersucht. Aus Abbildung 7 geht hervor, daß die kurzfristige Einwirkung von Nordseewasser (30 ‰ S) eine leichte Photosynthesesteigerung zur Folge hatte, die aber nach 24stündigem Aufenthalt abklang. Die Überführung in ein Medium von 40 ‰ S führte hingegen zu einem kurzfristigen Rückgang der photosynthetischen Leistung. Nach 24stündigem Aufenthalt in 40 ‰ S wurde die Leistung stark herabgesetzt, und zwar auf 40 ‰. Der darauf folgende Übergang in das Ausgangsmedium, der einen Sprung von über 25 ‰ S bedeutete, wirkte weiterhin belastend auf den Stoffwechsel, doch nach drei Tagen „Erholungszeit“ kam es zu einer Erhöhung der Leistung auf 80 ‰ des

Normalwertes trotz der jetzt sichtbar werdenden Schäden auf etwa 50 % der Thallusfläche.

Die Versuche ergaben, daß die beiden Ostseeformen von *Delesseria* gegenüber Konzentrationserhöhung ein sehr ähnliches Verhalten zeigten: kurzfristiger Aufenthalt in Nordseewasser wirkte leistungssteigernd, ein langfristiger Aufenthalt in 30 ‰ S

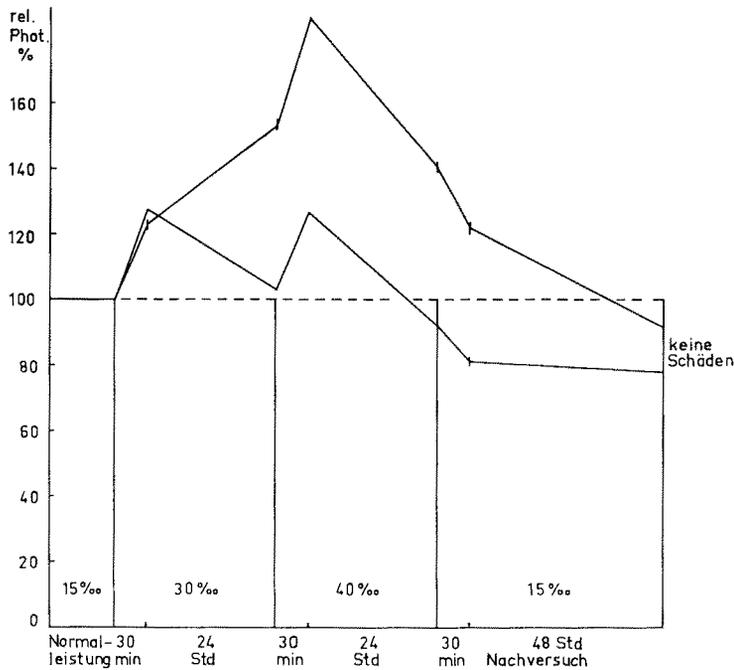


Abb. 8: Kurz- und langfristige Wirkung erhöhten Salzgehaltes bei *Fucus serratus* (Ostseeform)

förderte stark die Leistung von *Delesseria sanguinea* und wurde auch gut von der forma *lanceolata* vertragen. Eine kurzzeitige Einwirkung von 40 ‰ S tolerierten beide Formen, während ein 17- bis 24stündiger Aufenthalt in 40 ‰ S sichtbare Schäden und einen Leistungsabfall verursachte, der auch nach längerer Rückversetzung in Ostseewasser erhalten blieb. Hierbei reagiert die forma *lanceolata* empfindlicher; eine Konzentration von 50 ‰ S wirkte auch bei kurzfristiger Einwirkung stark leistungshemmend.

(2) *Fucus serratus*: Die Ostseeform von *Fucus serratus* ist gegenüber erhöhten Konzentrationen weniger empfindlich als die zarte *Delesseria* (Abb. 8). Direkte Einwirkung erhöhten Salzgehaltes wirkte stark stimulierend auf die Leistung. Bei 24stündigem Aufenthalt in 30 ‰ oder 40 ‰ S wurde teils die Normalleistung wieder erreicht, teils die erhöhte Leistung beibehalten. Der direkte Übergang in das Normalmedium wirkte sich wiederum leistungsmindernd aus. Noch zwei Tage nach der Rückübertragung zeigten die Algen eine geringere photosynthetische Aktivität (90 bzw. 70 %); äußerlich erkennbare Schäden traten nicht auf.

Helgolandalgen

(1) *Delesseria sanguinea*: Die kurzfristige Einwirkung von 40 ‰ S (Abb. 9) wirkte stimulierend auf die relative Photosynthese der Nordsee-*Delesseria* (115 bis

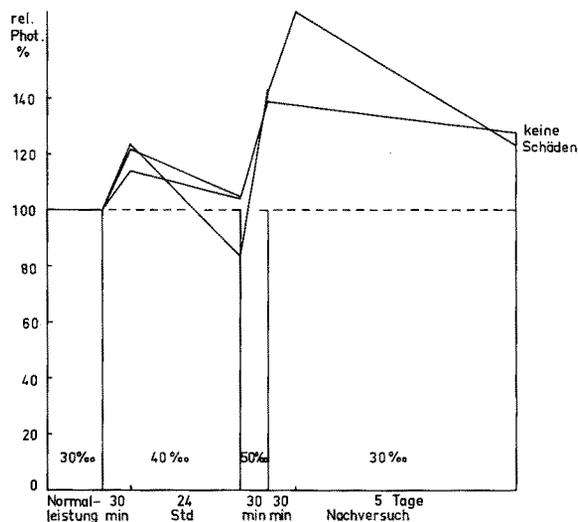


Abb. 9: Kurz- und langfristige Wirkung erhöhten Salzgehaltes bei *Delesseria sanguinea* (Nordseeform)

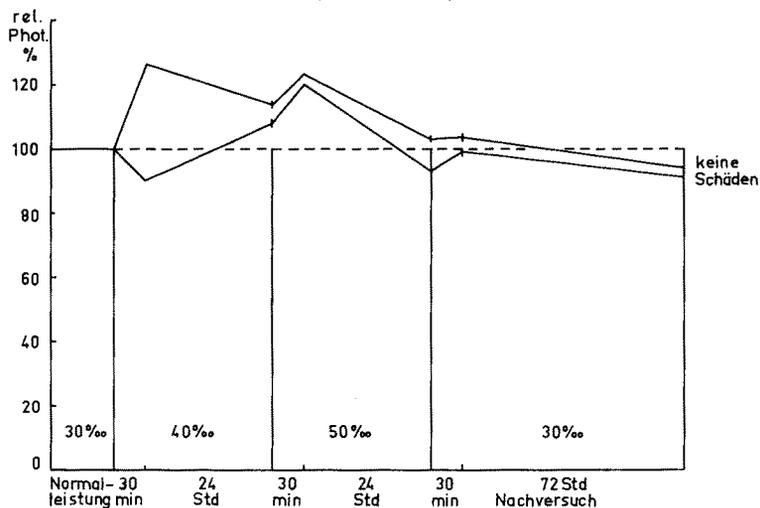


Abb. 10: Kurz- und langfristige Wirkung erhöhten Salzgehaltes bei *Fucus serratus* (Nordseeform)

125 ‰). Nach 24 Std war die Stimulation abgeklungen und die Normalleistung annähernd wieder erreicht. Ein kurzer Aufenthalt in 50 ‰ S wirkte ebenfalls stark leistungssteigernd (140 ‰). Diese Wirkung schien längere Zeit anzudauern, denn fünf

Tage nach der Rückübertragung in Nordseewasser war noch eine erhöhte Photosynthese zu beobachten.

(2) *Fucus serratus*: Bei *Fucus* wirkte sich eine kurzfristige Konzentrationserhöhung auf 40 ‰ und auf 50 ‰ S in gleicher Weise leistungssteigernd aus (Abb. 10). Die relative photosynthetische Leistung stieg auf 120 ‰. Ein 24stündiger Aufenthalt in 50 ‰ S wurde gut vertragen. Hierbei wurden sogar wieder Normalwerte gemessen. Die direkte Rückübertragung von 50 ‰ S in Nordseewasser hatte keinen Effekt auf die Leistung; diese blieb auch drei Tage später in 30 ‰ S normal.

Vergleich der Standortformen

Beim Vergleich der Standortformen der beiden untersuchten Arten wird deutlich, daß die Ostseeformen von *Delesseria* und von *Fucus* empfindlicher gegen erhöhten Salzgehalt sind. *Delesseria sanguinea* erträgt zwar einen kurzfristigen Aufenthalt in 40 ‰ S, aber bei längerer Einwirkung dieser Konzentration treten sichtbare Schäden und eine verminderte Leistung bei beiden Ostseevarianten auf. Der gleiche Salzgehalt wird von der Helgolandform noch gut vertragen. Ein kurzfristiger Aufenthalt in 50 ‰ S, der auf die Ostseedelesserien eine stark schädigende Wirkung hat, fördert sogar ihre Leistung. Werden die Salzgehalte nicht als absolute Werte gesehen, sondern im Verhältnis zu der Konzentration des Gebietes, aus dem die Alge stammt und an die sie angepaßt ist, so verhalten sich Nord- und Ostseeformen in der ersten „Versalzungs“-Stufe gleich. Eine Steigerung der Konzentration um 10 beziehungsweise 15 ‰ S wird von den drei Delesserien zunächst mit einer Leistungssteigerung beantwortet (Abb. 1, 3, 5), die bei einer Einwirkungsdauer von 24 Std abklingt und zur Normalleistung führt.

Die beiden Standortformen von *Fucus serratus* (Abb. 8 u. 10) zeigen den gleichen Kurvenlauf, nämlich ansteigende Leistung bei kurzfristiger Einwirkung und Normalisierung bei 24stündiger Einwirkung der erhöhten Konzentration. Nur im Nachversuch nach zwei oder drei Tagen im Ausgangssalzgehalt zeigt sich an der verringerten Leistung die größere Empfindlichkeit der Ostseeform gegenüber Konzentrationserhöhungen.

Die Wirkung erniedrigter Salzgehaltskonzentrationen auf die Ostsee- und Nordseeformen

Ostseealgen

(1) *Delesseria sanguinea*: Eine stufenweise durchgeführte kurzfristige Salzgehaltserniedrigung von 15 ‰ auf 10 ‰ und auf 5 ‰ S war ohne Effekt auf die Photosynthese von *Delesseria* (Abb. 11). Erst eine folgende Überführung in Süßwasser führte nach 30 min zu einer Leistungsminderung um 10 bis 20 ‰. Kamen die Algen unmittelbar darauf in Ostseewasser zurück, so stellten sie sich wieder auf ihre Normal-

leistung ein, die sie auch noch zwei Tage später im Nachversuch zeigten. Die Thalli wiesen keine Schäden auf.

Ein 5stündiger Aufenthalt in 5 ‰ S wirkte sich stark leistungssteigernd aus (Abb. 12c). Wurden die Algen danach in Ostseewasser (15 ‰ S) gebracht, so trat eine kurzfristige Depression der photosynthetischen Leistung ein, bevor nach 24 Std die Normalleistung wieder erreicht war. Sichtbare Schäden traten nicht auf. Bei 17stündi-

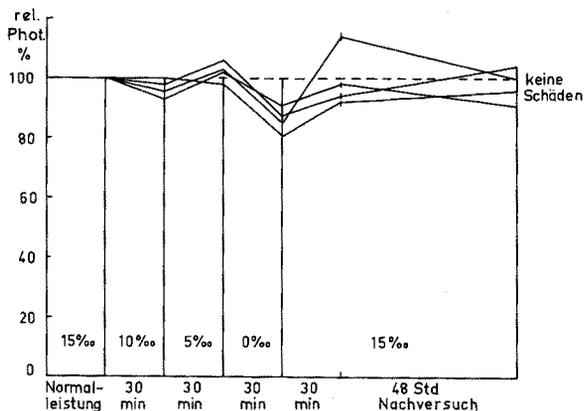


Abb. 11: Kurzfristige Wirkung erniedrigten Salzgehaltes bei *Delesseria sanguinea* (Ostseeform)

ger Einwirkung von 5 ‰ S zeigten die untersuchten Delesserien eine unterschiedliche Reaktion: ein Thallus blieb verhältnismäßig resistent und behielt seine normale Leistung bei. Ein anderer, verhältnismäßig empfindlicher Thallus hatte nach 17 Std in 5 ‰ S nur noch eine minimale Photosynthese, obwohl äußerlich noch keine Schäden zu erkennen waren. Diese zeigten sich erst im Nachversuch, und zwar nach einem 3tägigen Aufenthalt in Ostseewasser: 80 ‰ der Thallusfläche waren abgestorben.

Abbildung 12a und b zeigen die Ergebnisse der Wirkung einer direkten Übertragung in Süßwasser: ein kurzfristiger Aufenthalt (30 min) in Süßwasser förderte die Leistung. Nach darauffolgendem dreitägigen Aufenthalt in Ostseewasser wurde wieder die normale Photosynthese von 100 ‰ festgestellt. Der Unterschied zu Abbildung 11, wo eine leichte Depression nach 30minütiger Einwirkung von Süßwasser festgestellt werden konnte, lag vermutlich an der vorausgegangenen, wenn auch nicht an den Photosynthesewerten erkennbaren Beanspruchung durch die stufenweise Salzgehaltserniedrigung. Ein 5stündiges Verbleiben der Algen in Süßwasser wirkte stark schädigend, die Photosynthese betrug danach nur noch 10 ‰. Nach 2 Tagen „Erholung“ in Ostseewasser lag die Leistung trotz Verfärbung der gesamten Thallusfläche noch bei 25 ‰. Eine direkte Überführung der *Delesseria* von Süßwasser in Ostseewasser hatte einen leistungssteigernden Einfluß, der bei einem Wechsel von 5 ‰ auf 15 ‰ S ausblieb.

Delesseria sanguinea, forma *lanceolata* erfuhr nach kurzfristiger Einwirkung von 5 ‰ S eine Steigerung ihrer relativen Photosynthese (Abb. 13). Ein 24stündiger Aufenthalt in dieser Salzgehaltskonzentration hingegen wirkte stark schädigend. Die

Leistung lag nur noch bei 30 %, und 90 % der Fläche waren sichtbar geschädigt. Nach Rückübertragung in Ostseewasser starben die Algen ab.

Das Material aus dem Kattegat reagierte unterschiedlich auf eine Überführung in Ostseewasser (Abb. 14) und zwar teils mit einer starken, teils mit einer leichten Stimulation der Leistung wie auch mit einer Depression. Nach 24stündigem Aufenthalt in

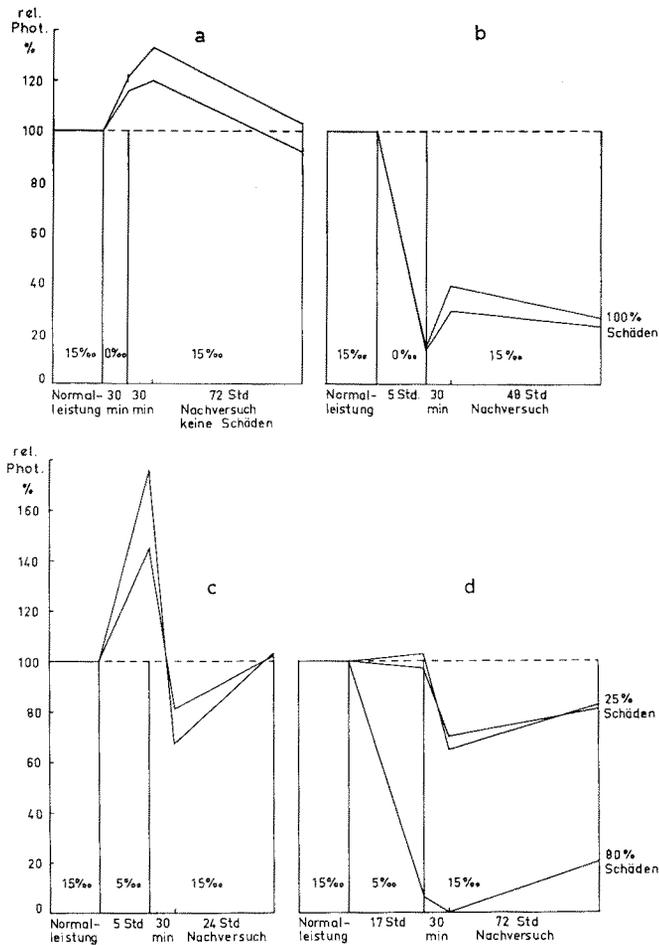


Abb. 12: Verschieden lange Einwirkung erniedrigten Salzgehaltes bei *Delesseria sanguinea* (Ostseeform), a, b: 0 ‰, c, d: 5 ‰

Ostseewasser glichen sich die Extreme etwas aus. Eine Rückübertragung in Kattegatwasser wirkte zunächst leistungsmindernd (80 % bzw. 60 %), doch war nach zwei Tagen die Normalleistung wieder erreicht. In einem Parallelversuch wurden die Algen aus dem Ostseewasser in Wasser von 5 ‰ Salzgehalt übertragen. Hier sank die photosynthetische Leistung ohne vorherige Stimulation nach 24 Std bis auf 10 %, wobei Verfärbungen der Thalli auftraten. Nach zwei beziehungsweise drei Tagen

wurde die Photosynthese in Kattegatwasser wieder gemessen. Die vorher nur in Ostseewasser exponierten Algen sahen normal aus und zeigten eine normale Leistung,

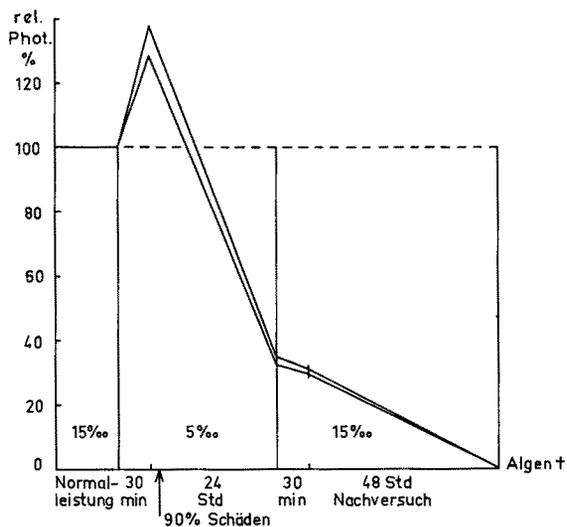


Abb. 13: Kurz- und langfristige Einwirkung erniedrigten Salzgehaltes bei *Delesseria sanguinea*, forma *lanceolata*

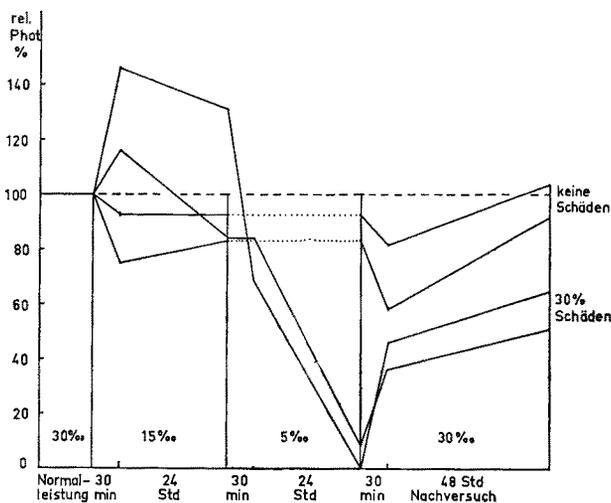


Abb. 14: Kurz- und langfristige Wirkung erniedrigten Salzgehaltes bei *Delesseria sanguinea* (Kattegatform)

während die in 5 ‰ S exponierten Thalli eine zu etwa 30 ‰ verfärbte Fläche und eine auf 50 bis 65 ‰ herabgesetzte Leistung aufwiesen.

(2) *Fucus serratus*: Eine kurzfristige Einwirkung von 5 ‰ Salzgehalt hatte auf den Ostsee-*Fucus* einen stark stimulierenden Effekt (Abb. 15). Die Leistung stieg

sprunghaft auf 140 bis 180 % des Normalwertes, doch innerhalb weiterer 24 Std wurden 100 % wieder erreicht. Die anschließende Übertragung in Süßwasser wirkte stark leistungshemmend: nach 30 min waren nur noch 60 % der relativen Photosynthese zu beobachten, und nach 24 Std sank sie bis auf 40 % ab. Ausgeschiedenes

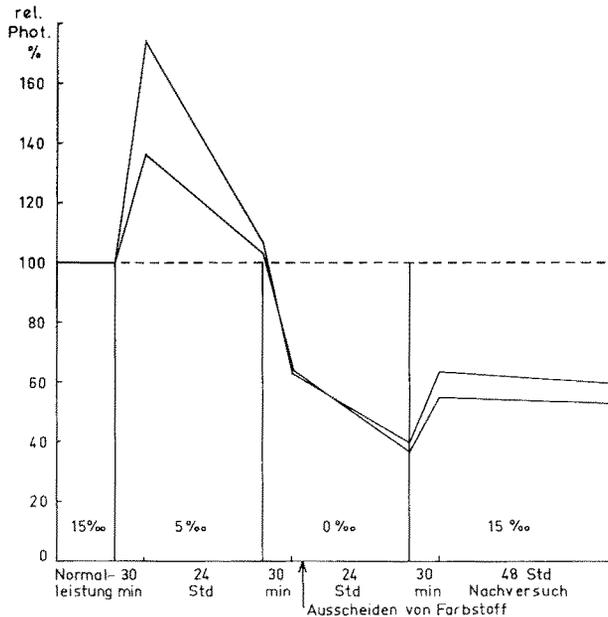


Abb. 15: Kurz- und langfristige Einwirkung erniedrigten Salzgehaltes bei *Fucus serratus* (Ostseeform)

Fucoxanthin deutete auf eine Schädigung der Algen hin. Nach Rückführung in Ostseewasser trat wieder eine leichte Erhöhung der Leistung ein, doch erreichte sie auch nach zwei Tagen nicht mehr als 60 %.

Helgolandalgen

(1) *Delesseria sanguinea*: Eine kurzfristige Einwirkung von 20 ‰ S blieb ohne Effekt auf *Delesseria* aus Helgoland (Abb. 16), doch wirkte sich die Übertragung in Ostseewasser (15 ‰ S) nach 30 min leistungssteigernd aus. Nach 24 Std trat eine Normalisierung der Leistung ein, und in einem Fall kam es sogar zu einem Absinken der relativen Photosynthese auf 60 %.

In 5 ‰ S fiel die Leistung nach 24 Std von 110 % auf 30 % ab; nach 3tägigem Aufenthalt in Nördseewasser war hingegen eine Erholung zu beobachten, wobei fast 70 % der relativen Photosynthese erreicht wurden. Die schon in Ostseewasser geschädigte Alge hatte in 5 ‰ S nach 24 Std einen geringeren Leistungsabfall: die Photosynthese sank von 60 % auf 50 %. Bei den bis 5 ‰ S gebrachten Delesse-

rien waren nach dem Versuch 50 % der Thallusfläche sichtbar geschädigt. Das Material, das aus 15 ‰ S direkt wieder in den Ausgangssalzgehalt gebracht wurde, reagierte darauf zunächst mit einer Photosynthesesteigerung, die innerhalb von 3 Tagen zurückging. Trotz der auftretenden leichten Schäden am Thallusrand stellte sich die Leistung auf den Normalwert ein.

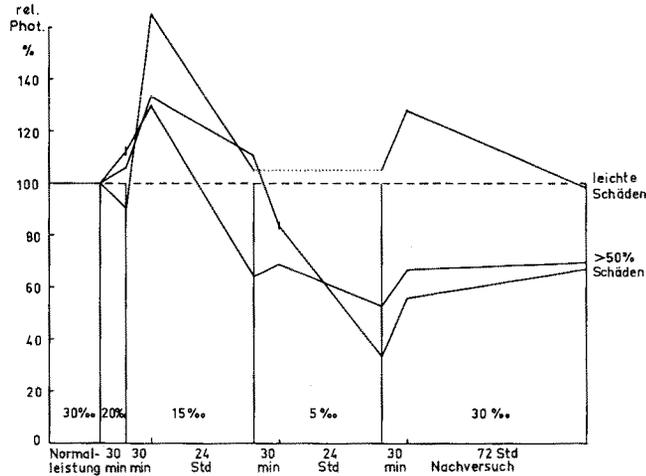


Abb. 16: Kurz- und langfristige Einwirkung erniedrigten Salzgehaltes bei *Delesseria sanguinea* (Nordseeform)

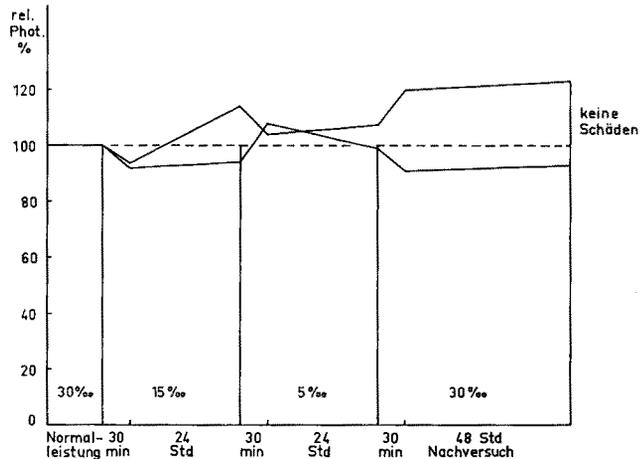


Abb. 17: Kurz- und langfristige Einwirkung erniedrigten Salzgehaltes bei *Fucus serratus* (Nordseeform)

(2) *Fucus serratus*: Die relative Photosynthese der Nordseeform wurde weder in Ostseewasser noch in Wasser von 5 ‰ S wesentlich beeinflusst (Abb. 17), wobei eine kurzfristige oder 24 Std währende Exposition bedeutungslos blieb. Bei einem Exemplar trat eine leichte, über zwei Tage anhaltende Leistungssteigerung um 20 % nach der Rückführung in Nordseewasser auf.

Vergleich der Standortformen

Von *Delesseria sanguinea* wurden 4 Standortformen auf ihre Empfindlichkeit gegenüber Aussüßung untersucht. Anders als nach ihrer Verbreitung zu erwarten war, wurde die forma *lanceolata* durch einen 24stündigen Aufenthalt in 5 ‰ S am nachhaltigsten geschädigt. Bei einer Rückführung in 15 ‰ S nach zwei Tagen war keine Photosynthese mehr meßbar. Dieses Verhalten könnte dadurch begründet sein, daß die untersuchten Algen von dem gleichen Standort wie die normale Form stammten, also auch an 15 ‰ S angepaßt waren. Dabei mögen sie auf Grund ihres zarteren Baues der Normalform bei starken Belastungen unterlegen sein. Interessant wäre es, die forma *lanceolata* von einem Standort mit niedrigerem Salzgehalt zum Vergleich heranzuziehen. Leider stand mir kein Material zur Verfügung. Eine kurzfristige Einwirkung von 5 ‰ S steigerte bei allen Ostseeformen die Leistung.

Die Formen aus salzhaltigeren Gebieten (Kattegat und Helgoland) unterscheiden sich in ihren Reaktionen auf erniedrigte Salzgehalte nicht grundsätzlich von den Ostseeformen, obwohl man eine größere Empfindlichkeit bei ihnen vermuten könnte. Ein 30minütiger Aufenthalt in 15 ‰ S drückte sich bei den Helgolandformen in einer vorübergehenden Leistungssteigerung aus. Nach 24 Std hatte die Mehrzahl der Algen von beiden Standorten in 15 ‰ S ihre normale Leistung wiedergewonnen. Die kurzfristige Einwirkung von 5 ‰ S hatte – anders als bei den Ostsee-*Delesserien* – keine stimulierende Wirkung. Nach längerem Aufenthalt in dieser Konzentration ging die relative Photosynthese der Kattegatalgen, ähnlich wie bei der forma *lanceolata* aus der Ostsee, aber viel stärker als bei der Helgoland-*Delesseria*, zurück. Die Algen waren jedoch fähig, ihre Leistung nach zwei Tagen im Ausgangssalzgehalt wieder auf etwa 60 ‰ zu steigern. Dies war der einzige Fall bei meinen Versuchen, bei dem ein Leistungsabfall auf 0 beziehungsweise 8 ‰ teilweise reversibel war.

Die *Fucus serratus*-Pflanzen aus Helgoland und aus der Kieler Förde unterschieden sich eindeutig in ihrem Verhalten gegenüber erniedrigten Konzentrationen. Die Nordseeform hatte in allen Stufen eine nahezu unveränderte Leistung, während der Ostsee-*Fucus* mit einer starken Photosynthesesteigerung auf kurzfristig erniedrigten Salzgehalt reagierte und nach 24 Std in Süßwasser nur noch eine Leistung von 50 bis 60 ‰ zeigte. Der Helgoländer *Fucus serratus* stammte von dem extremeren Standort. Die Algen werden bei Ebbe im Felswatt, wenn sie trockenfallen, häufig durch Regen ausgesüßt, was sie ohne Schäden überstehen. Dagegen kommt *Fucus serratus* in der Ostsee nie im Litoral vor, sondern in etwa 2 m Tiefe bei einem relativ konstant bleibenden Salzgehalt.

DISKUSSION

Eine Konzentrationsänderung im Außenmedium – sowohl Erhöhung als auch Erniedrigung des Salzgehaltes – bewirkt bei den untersuchten Arten eine Steigerung der Photosyntheseleistung während der ersten 30 min nach dem Konzentrationsprung.

Eine stufenweise durchgeführte kurzfristige Salzgehaltserhöhung führt bei *Delesseria sanguinea* zu einer stufenweisen Steigerung der relativen Photosynthese, bis sich

bei 50 ‰ S der schädigende Einfluß der zu hohen Konzentration bemerkbar macht und eine Depression eintritt (Abb. 5). Nach 24stündigem Aufenthalt in dem veränderten Salzgehalt ist – wenn die Toleranzgrenze der Alge noch nicht erreicht war – wieder die normale Leistung (100 ‰) festzustellen, worauf eine weitere Stimulation bei neuer Milieuänderung mit anschließender Normalisierung folgen kann, wie zum Beispiel bei *Fucus serratus* (Abb. 8, 10). Es kommt auch vor, daß der leistungssteigernde Einfluß einer Konzentrationsveränderung einige Zeit bestehen bleibt: bei der Ostseeform von *Delesseria sanguinea* in 5 ‰ S 5 Std (Abb. 12c), in 40 ‰ S 17 Std (Abb. 6c), in 30 ‰ S 48 Std (Abb. 6a).

Ist die Toleranzgrenze einer Alge erreicht, so geht die Leistung sowohl im hyperwie auch im hypotonischen Bereich nach der anfänglichen Steigerung rasch zurück, und nach 24 Std werden weit unter normal liegende Werte gemessen. Eine folgende weitere Belastung löst keine Stimulation mehr aus, die Leistung sinkt weiter ab (Abb. 13). Bei einer Rückversetzung in den Ausgangssalzgehalt zeigte sich in allen Versuchen eine Tendenz der Algen, ihre Normalleistung wieder zu erreichen. Weitere Schädigungen, die MONTFORT (1931) während seiner „Rückversalzung“ häufig beobachtete, traten nicht auf. Das mag durch die längeren Expositionszeiten begründet sein. Die Vermutung von HOFFMANN (1929), daß die Größenreduktion der Meeresalgen im Brackwasser nicht nur eine Folge der erhöhten Atmung, sondern auch der gleichzeitig erniedrigten Photosynthese und damit einer ungünstigeren Stoffbilanz sei, wird bestätigt (1) durch den Befund, daß die Normalleistung der Algen aus Gebieten mit geringerem Salzgehalt abnimmt und (2) durch die nachgewiesene Leistungsdepression bei langer Einwirkung erniedrigter Konzentrationen.

Nach MONTFORTS (1931) Einteilung der Algen in Typen der funktionellen Salzgehaltseinstellung gehören die hier untersuchten Arten in folgende Gruppen: *Fucus serratus* = Stimulations-Depressionstyp mit rasch eintretender, irreversibler Funktionshemmung; *Delesseria sanguinea* = Depressionstyp mit irreversibler Giftwirkung des Süßwassers. Diese Typeneinteilung gilt genaugenommen nur für die Versuchsanordnung MONTFORTS, der mit langen Expositionszeiten (bis zu 12 Tagen) unterschiedlichen Ausgangssalzgehalten mit verschiedenen Abstufungen, bei verschiedenen Temperaturen und mit undefinierter Belichtung arbeitete. In untereinander vergleichbaren und etwas anders angeordneten Versuchen zeigt sich, daß bei *Delesseria sanguinea* und *Fucus serratus* das Verhalten gegenüber erniedrigten Konzentrationen durchaus ähnlich ist (Abb. 15, 16), ihre Einteilung in verschiedene Gruppen, wie von MONTFORT vorgenommen, ist deshalb fragwürdig. Die Unterschiede können innerhalb einer Art viel ausgeprägter sein, wenn man beispielsweise Exemplare von verschiedenen Standorten vergleicht. Hier fallen besonders die unterschiedlichen Reaktionen der Standortformen von *Fucus serratus* auf. *Fucus* aus Helgoland ist weniger empfindlich gegen erhöhte und erniedrigte Salzgehaltskonzentrationen als die Ostseeform. Er zeigt in allen untersuchten Bereichen kaum Abweichungen von der normalen Photosynthese. Die Stimulationen sind nicht sehr hoch, und Depressionen treten überhaupt nicht auf (Abb. 8, 10, 15, 17). Dagegen hat der *Fucus* der Ostsee eine stark herabgesetzte Leistung in Süßwasser, die im Nachversuch im Ausgangssalzgehalt irreversibel ist. STOCKER & HOLDHEIDE (1937) beobachteten allerdings auch bei dem Helgoländer *Fucus serratus* eine rasch einsetzende Depression der Assimilation um 20 bis 25 % ohne vorherige Stimu-

lation nach Eintauchen der Algen in Regenwasser. Sie erholten sich aber in allen Fällen innerhalb von einer Stunde im Seewasser. Diese Versuche wurden im emersen Zustand der Algen gemacht und können nicht direkt mit meinen verglichen werden.

Die Anpassung von *Fucus serratus* an den Standort im Felswatt und die extremen Bedingungen beim Trockenfallen zeigt sich deutlich an seiner gleichbleibenden Leistung. Demgegenüber verhält sich die gleiche Art aus der Ostsee, die hier nur ständig vom Wasser bedeckt vorkommt, ähnlich wie die einer anderen Gruppe zugeschriebenen *Delesseria sanguinea*. Aber auch bei dieser Alge bestehen Unterschiede zwischen Nord- und Ostsee-Form, wenn sie auch nicht so ausgeprägt sind wie bei *Fucus serratus*, da in beiden Fällen das Sublitoral besiedelt wird. Die Nordseeform erträgt eine starke Konzentrationserhöhung besser. Sie zeigt noch eine Leistungssteigerung in einem Salzgehalt von 50 ‰ S, in dem die Ostseeform schon geschädigt wird. Die als Brackwasservariante bekannte *Delesseria sanguinea* forma *lanceolata*, die auch in der Kieler Bucht vorkommt, ist am empfindlichsten gegen Konzentrationsänderungen. So scheint es, daß die Anpassung an das Brackwasser außer der ungünstigeren Stoffbilanz auch eine erhöhte osmotische Labilität mit sich bringt. Die Resistenzbreite ist nicht im gleichen Ausmaß in niedrigere Salzgehalte verschoben, sondern sie ist gegenüber den Formen des offenen Meeres eingengt. Diese Betrachtungen gelten natürlich nicht für die euryhalinen Grünalgen.

Im Prinzip zeigen alle untersuchten Algen gegenüber Konzentrationsänderungen im Außenmedium die gleiche Reaktion (vgl. MONTFORT 1931, p. 54). Stark vereinfacht verläuft die Reaktion nach dem Schema in Abbildung 18. Die Steigung der Kurve, die

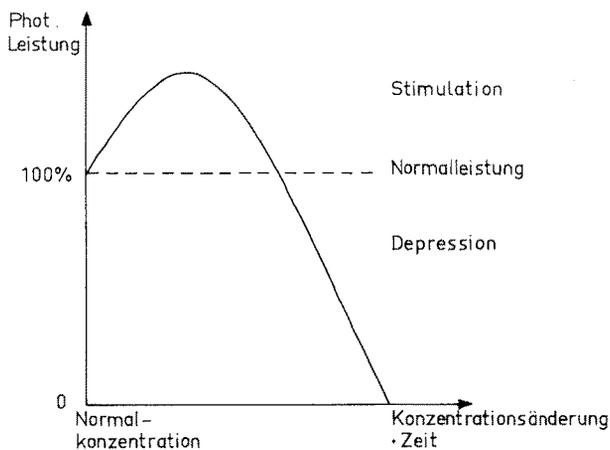


Abb. 18: Wirkung einer Konzentrationsänderung in schematischer Darstellung

Dauer und Höhe der Stimulation oder das Einsetzen der Depression ist abhängig von der Höhe der Konzentrationsänderung, von der Dauer ihrer Einwirkung und von der Empfindlichkeit beziehungsweise der osmotischen Anpassungsfähigkeit der Alge. Der Habitus ist mitbestimmend für die Empfindlichkeit: im allgemeinen sind die Leistungs-

schwankungen der zarten Formen größer, und Schäden treten rascher auf als bei derben Formen.

Die Beeinflussung des Stoffwechsels durch einen veränderten Salzgehalt im Außenmedium erfolgt nach sehr kurzer Zeit. Schon nach 30 min treten zum Beispiel Leistungssteigerungen bis auf 170 % bei *Fucus serratus* auf (Abb. 15). Auch Depressionen um 40 bis 60 % sind bei *Delesseria* innerhalb von 30 min zu beobachten (Abb. 5, 6c). Entsprechende kurzfristige Reaktionen fanden GESSNER & HAMMER (1960) an *Posidonia* und *Ulva* des Mittelmeeres. Die Pflanzen zeigten eine starke Depression nach 20 min Einwirkungszeit in Süßwasser, also bei einem Salzgehaltsgefälle von fast 40 ‰. Sie erholten sich aber vollständig innerhalb eines Aufenthaltes von 20 min in Seewasser. Der Versuch konnte mit demselben Material mehrmals wiederholt werden. Eine Stimulation wurde nicht festgestellt – es wäre zu vermuten, daß sie in den ersten Minuten stattgefunden hat. An *Ulva lactuca* aus der Ostsee beobachtete MEROLA (1962, unpubliziert) eine umgekehrte Reaktion in Süßwasser, nämlich eine starke Leistungssteigerung innerhalb von 20 min und unmittelbar folgend eine Normalisierung in Ostseewasser. In einem ähnlichen Versuch mit *Delesseria*, der in anderem Zusammenhang gemacht und deshalb nicht wiederholt wurde, trat nach 30 min Süßwassereinwirkung eine Photosynthesesteigerung auf (Abb. 12a), die aber nicht gleich darauf in Seewasser zurückging, sondern erst nach einigen Tagen. Hier scheint die Grünalge in der Geschwindigkeit der Anpassung an Konzentrations sprünge der Rotalge überlegen zu sein.

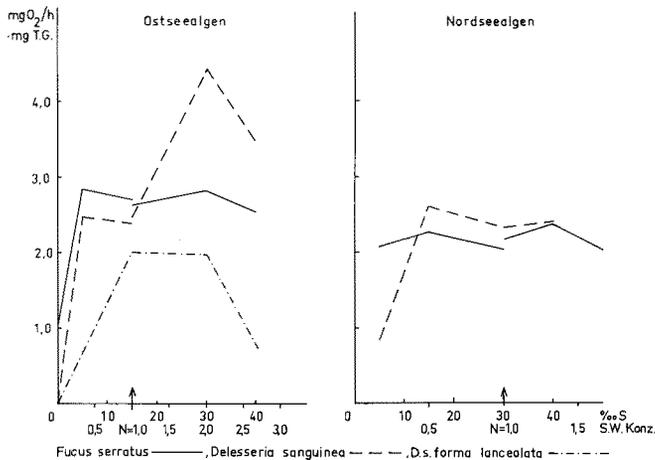


Abb. 19: Photosynthese nach 24stündiger Konzentrationseinwirkung

In ihrer Untersuchung an marinen Pflanzen Japans wiesen OGATA & MATSUI (1965) mit manometrischer Gaswechsellmessung ein Photosynthesemaximum aller untersuchten Arten bei $\frac{3}{4}$ Seewasserkonzentration nach, das heißt bei 13,8 ‰. Der Standortsalzgehalt der Algen betrug 18,4 ‰ S. Die photosynthetische Leistung fällt nach ihren Ergebnissen bei zunehmender Verdünnung und Konzentration ab. Eine Ausnahme bildet die Gezeitenalge *Porphyra tenera*, bei der die Photosynthese in allen ge-

prüften Konzentrationen (0–37 ‰ S) nahezu unverändert bleibt; ein Vergleich mit *Fucus serratus* aus Helgoland liegt nahe. Leider geht aus der Arbeit nicht hervor, wie lang die Expositionszeiten waren. In Abbildung 19 sind die Leistungen der von mir untersuchten Algen nach jeweils 24stündiger Exposition in erhöhten und erniedrigten Konzentrationen in Abhängigkeit von der Seewasserkonzentration dargestellt. Als Bezugsgröße wurde in diesem Fall das Trockengewicht gewählt, da die Thallusfläche von *Delesseria* forma *lanceolata* nicht bestimmbar ist. Außer bei der letztgenannten Alge sind erhöhte Leistungen sowohl in Konzentrationen unter dem Normalsalzgehalt (das gleiche beobachteten die japanischen Forscher) als auch in Konzentrationen, die über dem Normalsalzgehalt liegen, festzustellen. Es ergibt sich also eine Kurve mit zwei Leistungsmaxima für jede Alge. Dabei ist allerdings zu bemerken, daß die beiden Hälften einer Kurve nicht von identischem Material stammen, da in den Versuchen immer von der Leistung im Normalsalzgehalt ausgegangen wurde und an demselben Thallusstück der Salzgehalt nur in einer Richtung verändert wurde. Wie aus der Darstellung hervorgeht, zeigen Nordseealgen in Ostseewasser und Ostseealgen in Nordseewasser – zumindest über 24 Stunden – eine Leistungssteigerung. Es wäre zu prüfen, wie sich langfristig umgesetzte Algen verhalten und ob Transplantationen zwischen Nord- und Ostsee möglich sind. In einem Umsetzungsversuch von MUNDA (1964) bei Trondheim überlebte Brackwasser-*Ascophyllum* (13,0 ‰ S) in extremem Brackwasser (2,5 ‰ S), Meerwasser-*Ascophyllum* (17,0 ‰ S) dagegen starb bei längerem Aufenthalt in 2,5 ‰ S ab.

VON KYLIN (1938), HÖFLER (1931), BIEBL (1956, 1958, 1959) und SCHWENKE (1958–1960) wurde die Salzgehaltsresistenz mariner Algen an Hand von zellphysiologischen Methoden untersucht, als Maß für den Schädigungsgrad wurde der Anteil der abgestorbenen Zellen bestimmt.

SCHWENKE (1958) fand, daß die Ostseeform von *Delesseria sanguinea* in 3,5 ‰ S bei 15° C nach 24 Std ungeschädigt ist, die Helgolandform in 7,0 ‰ S. *Delesseria* von der bretonischen Küste hat nach BIEBL (1958) unter gleichen Versuchsbedingungen ihre untere Resistenzgrenze ebenfalls bei 7 ‰ S. KYLIN (1938) stellte für *Delesseria* aus Kristineberg eine etwas höher liegende Hypotonieresistenzgrenze fest, nämlich 11 ‰ S. Vergleicht man damit die durch Messung der Photosyntheseleistung gewonnenen Ergebnisse, so ist bei den untersuchten *Delesserien* aus der Ostsee, aus Helgoland und aus dem Kattegat übereinstimmend nach 24 Std in 5 ‰ S eine starke Leistungsdepression um mehr als 50 % zu beobachten, die im Nachversuch im Normalsalzgehalt in keinem Fall von den Algen ausgeglichen werden kann. Sichtbar geschädigt sind etwa 25 % der Thallusfläche in 5 ‰ S, so daß für die von mir untersuchten *Delesserien* die Resistenzgrenze bei 7 ‰ S anzunehmen ist. Das Ergebnis SCHWENKES (1960), daß zwischen dem Verhalten Helgoländer und Kieler *Delesserien* im hypotonischen Bereich keine wesentlichen Unterschiede bestehen, wird durch die Messung der Photosyntheseleistung bestätigt. Nur die schmalblättrige Wuchsform, die forma *lanceolata* aus der westlichen Ostsee ist empfindlicher, ihre Resistenzgrenze liegt bei etwa 10 ‰ S.

Die Grenze der Hypertonieresistenz liegt bei 40 ‰ S für die geprüften Ostsee-*Delesserien*, wie die herabgesetzte Leistung in diesem Bereich zeigt (Abb. 7, 6c), also um 10 ‰ niedriger als das Ergebnis SCHWENKES (1958), der keine Schäden bei *Delesserien* nach 24 Std in 50 ‰ S beobachtete. BIEBL (1958) fand in Roscoff die Hyper-

toniegrenze für *Delesseria* bei 45 ‰ S. Bei Einwirkung erhöhter Salzgehaltskonzentrationen auf den Algenhallus gewinnen wohl die von SCHWENKE (1958) erwähnten „prämortalen Schädigungen“ an Bedeutung, denn trotz der erwähnten Leistungsdepression bei 40 ‰ traten die äußerlich sichtbaren Schäden erst im Nachversuch, also nach Rückführung ins Ausgangsmedium, auf.

Die Resistenz der Nordsee-*Delesserien* gegen erhöhte Salzgehalte ist erheblich größer. Bei 50 ‰ S wurden noch über längere Zeit Leistungssteigerungen beobachtet (Abb. 9); sichtbare Schäden traten im Nachversuch nicht auf.

Eine Steigerung der Stoffwechselintensität bei veränderter Milieukonzentration wurde von vielen Forschern auch für marine und Brackwasser bewohnende Evertebraten nachgewiesen (Zusammenfassung bei REMANE & SCHLIEPER 1958). Ein Teil der durch die Atmungssteigerung gewonnenen Energie wird bei Tieren mit Osmoregulation bei diesem Vorgang verbraucht, doch dieses kann nicht der einzige Grund für die Erhöhung der Atmung sein. Im Brackwasser wird sie bedingt durch die verstärkte Hydratur des Gewebes. KINNE (1956) vermutet, daß bei der Reaktion des Organismus auf veränderte Salzgehaltsbedingungen eine rasch einsetzende Regulation des Wasserhaushaltes und eine allmähliche mit einer Umkomposition des plasmatischen Gefüges verbundene Akklimatisation auftreten. HOFFMANN (1929, 1943) erklärt die von ihm an einigen marinen Algen bei Aussüßung gefundene Atmungssteigerung ebenfalls mit der starken Wasseraufnahme der Zellen und dem Einfluß der Verdünnung auf den osmotischen Zustand der Alge. HOFFMANN fand bei seinen Versuchen auch eine vorübergehende Erhöhung der Atmung beim Übergang in erhöhten Salzgehalt. In Widerspruch hierzu stehen die Ergebnisse von NATH (1966), der ausschließlich eine Abhängigkeit der Atmung vom Sauerstoffgehalt fand und keinen Einfluß des Salzgehaltes vermutete. Er kam zu dem Ergebnis, daß die von verschiedenen Autoren in Seewasserverdünnung gefundene Atmungssteigerung lediglich ein Effekt der in niedrigeren Salzgehaltskonzentrationen größeren Löslichkeit des Sauerstoffs sei. Hierdurch wird aber nicht die häufig beobachtete Atmungssteigerung in höheren Salzgehalten erklärt, in denen die Sauerstofflöslichkeit entsprechend geringer ist.

KESSELER (1962) sieht die Erklärung für die von ihm an *Chaetomorpha* beobachtete Atmungssteigerung bei erhöhten und erniedrigten Salzgehalten in dem erhöhten Energiebedarf bei der positiven Turgorregulation und bei Restitutionsvorgängen zur Wiederherstellung der normalen Feinstruktur des Protoplasmas nach reversiblen Quellungsvorgängen. MUNDA (1964) wies bei den Braunalgen *Ascophyllum nodosum*, *Fucus ceranoides* und *Fucus vesiculosus* nach, daß eine aktive Ionenregulation in veränderten Konzentrationen stattfindet. Die Chlorid-Aufnahme in erhöhtem Salzgehalt ist in den ersten Minuten passiv, beruht also auf Diffusionsvorgängen, erst nach 2 bis 4 Stunden setzt der aktive Transport durch den Stoffwechsel ein. GESSNER & HAMMER (1960) vermuten, daß die überaus rasche Reaktion des photosynthetischen Apparates auf Änderungen des Salzgehaltes durch Veränderungen im Quellungszustand der äußeren Wandschichten bei Wechsel der Außenkonzentration bedingt ist. Dadurch könnte das Eindringen von CO₂ beeinflusst werden.

Eine erhöhte Assimilationstätigkeit von *Hormidium flaccidum* in 0,7 bis 0,1%igen Fructose- oder Glucoselösungen konnte v. D. PAAUW (1932) feststellen. Auch die stimulierende Wirkung von Giften auf den Stoffwechsel wird von MONTFORT (1931) mit dem

leistungssteigernden Einfluß von Konzentrationsänderungen verglichen. Er bezieht sich dabei auf Versuchsergebnisse WEHNER'S (1928) mit SO_2 . Auch KCN bewirkt nach v. D. PAAUW (1932) in geringer Konzentration (0,0001 mol) eine Assimilationssteigerung, aber eine 0,001 mol KCN-Lösung vermindert die Leistung. Dieser Vergleich kann jedoch nur oberflächlich bleiben, da Gifte in das enzymatische Geschehen der Zelle eingreifen, die Außenkonzentration aber den osmotischen Zustand der Zelle beeinflusst.

Unter Berücksichtigung dieser Ergebnisse und Hypothesen ist anzunehmen, daß die spontane Leistungssteigerung bei kurzfristiger Einwirkung einer erhöhten oder erniedrigten Außenkonzentration eine Reaktion auf Quellungsänderungen (wobei an veränderte Bedingungen für den Gasaustausch zu denken wäre) und auf die Störungen des inneren Gleichgewichtes der Zelle durch Ionendiffusion ist. Dabei könnte auch eine Schockwirkung bedeutsam sein, wie sie an Muscheln bei plötzlichem Konzentrationsprung beobachtet wurde (PILGRIM 1953, zitiert nach REMANE & SCHLIEPER 1958).

Bleibt die Konzentrationsänderung in den Grenzen der Resistenz einer Art, so stellt sich die Pflanze innerhalb von 24 Stunden auf die veränderten Verhältnisse mit den ihr zur Verfügung stehenden Mitteln (Ionenregulation, Turgor- und Osmoregulation, morphologische Besonderheiten) ein und erreicht die gleiche photosynthetische Leistung wie in der Ausgangskonzentration. In einigen Fällen wirkt sich der veränderte Zustand über längere Zeit positiv für den Stoffwechsel aus, und die Leistung bleibt erhöht. Auf zu starke Konzentrationsänderungen kann sich die Pflanze nicht mehr einstellen, die osmotische Belastung wird zu groß, der Wassergehalt im Inneren ist zu sehr verändert, die Leistung sinkt ab und äußerlich sichtbare Schäden treten auf (Austritt des Zellsaftes ins Plasma, Entfärbung der Plastiden, starke Membranquellung, nach BIEBL 1959). Hierbei wird aber nicht der ganze Thallus gleichmäßig betroffen, sondern bevorzugt die jüngeren Teile, zum Beispiel bei *Delesseria* die Randpartien und die Spitzen der Prolifikationen. Die Depression des Stoffwechsels ist in den meisten Fällen bis zu einem gewissen Grad reversibel und eine leichte Erholung der geschädigten Pflanzen nach Rückführung in das Ausgangsmedium ist fast immer zu beobachten. Bei *Delesseria* sind häufig in einem solchen Nachversuch die geschädigten Thallusteile vollständig ausgebleichen und der normal gefärbte Rest assimiliert weiter.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Es wurde untersucht, welchen Einfluß kurzfristige und langfristige Salzgehaltsveränderungen auf verschiedene Standortformen der Rotalge *Delesseria sanguinea* und der Braunalge *Fucus serratus* haben. Als Kriterium des Lebenszustandes wurde die photosynthetische Leistung gewählt. Die Algen wurden folgenden Salzgehaltskonzentrationen ausgesetzt: 0 ‰, 5 ‰, 10 ‰, 15 ‰, 20 ‰, 30 ‰, 40 ‰, 50 ‰ S.
2. Die Versuche ergaben, daß kurzfristige Konzentrationsveränderungen (30 min) – sowohl Erniedrigung als auch Erhöhung des Salzgehaltes – die photosynthetische Leistung stimulieren. Ein langfristiger Aufenthalt (24 Std) unter den veränderten Bedingungen bewirkt, sofern diese innerhalb der Toleranzgrenzen der Algen liegen, einen Ausgleich der anfänglichen Stimulation. Außerhalb der Toleranzgrenzen liegende Konzentrationen rufen nach der Stimulation eine Leistungsdepression her-

- vor. Bei Rückübertragung in den Ausgangssalzgehalt sind die Depressionen teilweise reversibel.
3. Im hypotonischen Milieu verhalten sich die Delesserien der verschiedenen Standorte (Helgoland, Kattegat, Kieler Bucht) gleich: in 5 ‰ S treten starke Depressionen auf. Nordsee-Delesserien sind im hypertonen Milieu weniger empfindlich, sie zeigen noch bei 50 ‰ S eine gesteigerte photosynthetische Leistung. In diesem Bereich sind die Ostseeformen schon schwer geschädigt. Am empfindlichsten gegenüber allen Konzentrationsänderungen ist die Brackwasserform *Delesseria sanguinea* forma *lanceolata* aus der Kieler Bucht.
 4. *Fucus serratus* aus dem Litoral von Helgoland zeichnet sich im Gegensatz zu der submers lebenden Form der Ostsee, die sich ähnlich wie *Delesseria* verhält, in allen untersuchten Konzentrationsbereichen durch eine unveränderte photosynthetische Leistung aus. Die beiden Standortformen von *Fucus* entsprechen gemäß der Einteilung von MONTFORT (1931) dem „resistenten Typ“ und dem „Stimulations-Depressionstyp“.

ZITIERTE LITERATUR

- BIEBL, R., 1938. Trockenresistenz und osmotische Empfindlichkeit der Meeresalgen verschieden tiefer Standorte. *Jb. wiss. Bot.* **86**, 350–386.
- 1939. Protoplasmatische Ökologie der Meeresalgen. *Ber. dt. bot. Ges.* **57**, 78–90.
- 1958. Temperatur- und osmotische Resistenz von Meeresalgen der bretonischen Küste. *Protoplasma* **50**, 217–242.
- 1959. Das Bild des Zelltodes bei verschiedenen Meeresalgen. *Protoplasma* **50**, 321–339.
- BÜNNING, B., 1934. Zellphysiologische Studien an Meeresalgen. *Protoplasma* **22**, 444–456.
- GESSNER, F., 1940. Die Bedeutung der Wasserbewegung für die Atmung und Assimilation der Meerespflanzen. *Jb. wiss. Bot.* **89**, 1–12.
- 1940a. Untersuchungen über die Osmoregulation der Wasserpflanzen. *Protoplasma* **34**, 593–600.
- & HAMMER, L., 1960. Die Photosynthese von Meerespflanzen in ihrer Beziehung zum Salzgehalt. *Planta* **55**, 306–312.
- & PANNIER, F., 1958. Der Sauerstoffverbrauch der Wasserpflanzen bei verschiedenen Sauerstoffspannungen. *Hydrobiologia* **10**, 323–351.
- GRASSHOFF, K., 1962. Untersuchungen über die Sauerstoffbestimmung im Meerwasser. *Kieler Meeresforsch.* **18**, 42–50.
- GREEN, E. J., 1965. A redetermination of the solubility of oxygen in sea water and some thermodynamic implications of solubility relations. Dissertation Pasadena, 1–137.
- HÖFLER, K., 1931. Hypotonietod und osmotische Resistenz einiger Rotalgen. *Öst. bot. Z.* **80**, 51–71.
- HOFFMANN, C., 1929. Die Atmung der Meeresalgen und ihre Beziehung zum Salzgehalt. *Jb. wiss. Bot.* **71**, 214–268.
- 1943. Der Salzgehalt des Seewassers als Lebensfaktor mariner Pflanzen. *Kieler Blätter*, 160–176.
- ILJIN, W. S., 1928. Die Durchlässigkeit des Protoplasmas, ihre quantitative Bestimmung und ihre Beeinflussbarkeit durch Salze und die Wasserstoffionenkonzentration. *Protoplasma* **3**, 558–602.
- KALTWASSER, J., 1938. Assimilation und Atmung bei Submersen als Ausdruck ihrer Entquellungsresistenz. *Protoplasma* **29**, 498–535.
- KESSELER, H., 1962. Beziehung zwischen Atmung und Turgorregulation. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **8**, 243–256.

- KINNE, O., 1956. Über Temperatur und Salzgehalt und ihre physiologisch-biologische Bedeutung. *Biol. Zbl.* **57**, 314–327.
- KYLIN, H., 1938. Über den osmotischen Druck und die osmotische Resistenz einiger Meeresalgen. *Svensk bot. Tidskr.* **32**, 238–248.
- LEVRING, T., 1940. Studien über die Algenvegetation von Blekinge, Südschweden. Dissertation Lund, 178 pp.
- MONTFORT, C., 1931. Assimilation und Stoffgewinn der Meeresalgen bei Aussüßung und Rückversalzung. *Ber. dt. bot. Ges.* **49**, 50–66.
- 1937. Die Trockenresistenz der Gezeitenpflanzen und die Frage der Übereinstimmung von Standort und Vegetation. *Ber. dt. bot. Ges.* **55**, 85–95.
- MUNDA, I., 1964a. The influence of salinity on the chemical composition, growth and fructification of some Fucaceae. *Proc. 4th Int. Seaweed Symp.*, 123–127.
- 1964b. Water and electrolyte exchange in the brown algae *Ascophyllum nodosum* (L.) LE JOL., *Fucus vesiculosus* L. and *Fucus ceranoides* L. *Botanica mar.* **6**, 158–188.
- NATH, H., 1966. Der Einfluß verschiedener Sauerstoffspannungen und Salzgehalte auf die Sauerstoffaufnahme einiger mariner Braun- und Grünalgen. *Botanica mar.* (im Druck).
- OGATA, E. & MATSUI, T., 1965. Photosynthesis in several marine plants of Japan as affected by salinity, drying and pH, with attention to their growth habitats. *Botanica mar.* **8**, 199–217.
- PAAUW, F. v. D., 1932. The indirect action of external factors on photosynthesis. *Extr. rec. trav. bot. néerl.* **29**, 490–620.
- PRINTZ, H., 1939. Über die Kohlensäureassimilation der Meeresalgen in verschiedenen Tiefen. *Skr. norske Vidensk.-Akad.* **1**, 1–101.
- 1942. Algenphysiologische Untersuchungen. I. Über Wundreiz bei Meeresalgen. II. Über die Bedeutung der Wasserbewegung für den Gaswechsel der Meeresalgen. *Skr. norske Vidensk.-Akad.* **1**, 1–35.
- REMANE, A. & SCHLIEPER, C., 1958. Die Biologie des Brackwassers. *Binnengewässer* **22**, 1–348.
- SCHWENKE, H., 1958a. Über die Salzgehaltsresistenz einiger Rotalgen der Kieler Bucht. *Kieler Meeresforsch.* **14**, 11–22.
- 1958b. Über einige zellphysiologische Faktoren der Hypotonieresistenz mariner Rotalgen. *Kieler Meeresforsch.* **14**, 130–150.
- 1960a. Neuere Erkenntnisse über die Beziehungen zwischen den Lebensfunktionen mariner Pflanzen und dem Salzgehalt des Meer- und Brackwassers. *Kieler Meeresforsch.* **16**, 28–47.
- 1960b. Vergleichende Resistenzuntersuchungen an marinen Rotalgen aus Nord- und Ostsee (Salzgehaltsresistenz). *Kieler Meeresforsch.* **16**, 201–213.
- STEFMANN NIELSEN, E., 1942. Der Mechanismus der Photosynthese (Versuche mit *Fucus serratus* und anderen Submersen). *Dansk bot. Ark.* **11**, 1–95.
- STOCKER, O. & HOLDHEIDE, W., 1937. Die Assimilation Helgoländer Gezeitenalgen während der Ebbezeit. *Z. Bot.* **32**, 1–59.
- WALTER, H., 1928. Die Bedeutung des Wassersättigungszustandes für die CO₂-Assimilation der Pflanzen. *Ber. dt. bot. Ges.* **46**, 28–42.