

Experimentelle Untersuchungen zur Ökologie der marinen Kieselalge *Thalassiosira rotula*. II. Der Einfluß des Salzgehaltes

H.K. Schöne

Botanisches Institut der Rheinisch-Westfälischen Technischen Hochschule Aachen, Abteilung für Systematik und Geobotanik; Aachen, Germany (FRG)

Abstract

Experimental Investigations on the Ecology of the Marine Diatom *Thalassiosira rotula*. II. The Influence of Salinity

The effects of salinity (8 to 38‰) on the marine plankton diatom *Thalassiosira rotula* Meunier were investigated with respect to different temperature and light conditions. Two ecological aspects were examined separately: (1) the effect of various salinities, constant over a long period, was studied using well adapted cultures; (2) mixing processes were simulated by transferring cell chains from water of 33.9 or 20‰ S into lower salinities, as well as from 33.9 into 38‰ S. At 12°C and 17°C, growth occurred at salinities from 12 to 38‰. In cold water (6°C), *T. rotula* did not grow below 16‰ S. Generation time was not influenced by salinities within the tolerance range if adapted cultures were grown under optimal illumination (1000 lux, light-dark cycle of 14:10 h; 12°C) or temperature (17°C; 2000 lux, light-dark cycle of 14:10 h). With increasing illumination or decreasing temperature, the other factors remaining constant, maximum growth rates were obtained with a salinity range of 20 to 32‰. Various salinities affected division rates most obviously if cultures were grown under continuous illumination; the optimum for cell division then ranged from 24 to 28‰ S only. Using adapted cultures again, the effect of different salinities on final cell yield is presumably more intense than their influence on generation time. *T. rotula* responded to sudden salinity changes only if transferred from water of 20‰ S into lower concentrations and from 33.9 into 38‰ S. Particularly at 12 and 38‰ S, growth rate and colony size (cells per chain) were reduced during the first few days. Increase of generation time and decrease of chain size occur coincidentally. The influence of different salinities on the occurrence of *T. rotula* in the sea is discussed in conjunction with experimental results on other ecological factors, and the present results are compared with the few available data obtained in nature by other authors. Accordingly, in the sea, a salinity range of 20 to 33‰ should prove optimal for *T. rotula*, 34 to 38‰ S

would presumably represent still adequate conditions, while below 20‰ S *T. rotula* would probably rarely or never occur.

Einleitung

In zunehmendem Maße werden mathematische Modelle von Ökosystemen entworfen, die jedoch nur mit sehr pauschalen Meßdaten beschickt werden können. Um diese Modelle möglichst effektiv zu machen, müssen zielstrebig Meßwerte über die Wechselwirkungen im Ökosystem gesammelt und in einer Form dargestellt werden, die systemanalytisch verwertbar ist.

Für die marine planktische Diatomee *Thalassiosira rotula* liegen Daten vor über die Wirkung verschiedener Temperaturen und Beleuchtungsstärken auf Generationszeit, Sinkgeschwindigkeit und Kettenlänge (Schöne, 1972). Sie werden in dieser Arbeit durch Untersuchungen über den Einfluß unterschiedlicher Salzgehalte ergänzt. Dabei erscheint es sinnvoll, den Salzgehalt als ökologischen Faktor in 2 Komponenten zu zerlegen. Einerseits stellt sich die Frage, wie die Kieselalge in Gewässern mit unterschiedlichen Salzgehalten wächst, die sich über größere Zeiträume nicht wesentlich ändern. Zum anderen ist wichtig zu wissen, welchen Einfluß ein kurzfristiger Wechsel der Salzkonzentration nimmt, der bei Vermischung von Wasserkörpern verschiedenen Salzgehaltes auftritt. Für beide Aspekte wurde die Vermehrungsrate besonders gründlich untersucht. Studien über den Zellertrag und über das Verhalten der Zellketten bei der Anpassung an geänderte Salzkonzentrationen mögen helfen, die ökologischen Ansprüche der Art besser zu deuten.

Über den Einfluß des Salzgehaltes auf die Vermehrungsrate mariner planktischer Kieselalgen liegt noch wenig Information vor. Jede Art hat einen bestimmten Toleranzbereich gegenüber dem Salzgehalt, in dem sich die Zellen regelmäßig teilen. Innerhalb dieses Toleranzbereiches sind die Wachstumskonstanten bei allen Salzkonzentrationen entweder gleich (McLachlan, 1961; Guillard und Ryther, 1962; Findlay, 1972), oder sie erweisen sich als Funktion des Salzgehaltes mit mehr oder weniger ausgeprägten Maxima (Kain und Fogg, 1958; Takano, 1963; Smayda, 1969; Guillard und

Myklestad, 1970; Ignatiades und Smayda, 1970). Untersuchungen an *Detonula confervacea* (Smayda, 1969) und *Rhizosolenia fragilissima* (Ignatiades und Smayda, 1970) deuten an, daß die Bereiche optimalen Salzgehaltes nicht spezifisch festgelegt sind, sondern von Licht- und Temperaturverhältnissen mitbestimmt werden können. Bei *Cyclotella nana* zeigte sich auch der Toleranzbereich nicht konstant. Er besitzt unterschiedliche Ausdehnung, wenn Klone aus Gewässern mit verschiedenen Salzgehalten gewonnen werden (Guillard und Ryther, 1962).

Material und Methoden

Für die Experimente fand ein Klon von *Thalassiosira rotula* Meunier Verwendung, der Anfang April 1972 aus der südlichen Nordsee bei Domburg isoliert wurde. Die Zellen hatten während der Versuche eine Transversalachsenlänge zwischen 34 und 36 μm .

Die Nährlösung wurde in Anlehnung an von Stosch und Drebes (1964) hergestellt. Als Basis diente membranfiltriertes (0,6 μm Porenweite) Nordseewasser, das pro Liter folgende Zusätze erhielt: 42 mg NaNO_3 (6900 $\mu\text{g N}$), 11 mg $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12 \text{H}_2\text{O}$ (950 $\mu\text{g P}$), 0,3 mg $\text{FeSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$ (60 $\mu\text{g Fe}$), 0,02 mg $\text{MnCl}_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$ (5,6 $\mu\text{g Mn}$), 10 mg $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9 \text{H}_2\text{O}$ (990 $\mu\text{g Si}$) und 3,7 mg Na_2EDTA .

Der Einfluß des Salzgehaltes wurde im Bereich von 8 bis 38‰ untersucht. Das verwendete Nordseewasser enthielt 33,9‰ S. Wasser mit 38‰ Salzgehalt gewann ich durch Eindampfen bei 50°C. Salzkonzentrationen unter 33,9‰ wurden durch Verdünnung mit bidestilliertem Wasser hergestellt. Die Intervalle der Verdünnungsreihe betragen 4‰ S, ausgehend von 32‰ S. Das destillierte Wasser enthielt Zusätze entsprechend der Nährlösung, so daß die Nährstoffe Nitrat, Phosphat, Eisen, Mangan und Kieselsäure in allen verwendeten Kulturmedien in gleicher Menge vorhanden waren. Der Anteil der Spurenelemente und organischen Bestandteile des Meerwassers verminderte sich dagegen mit abnehmender Salzkonzentration. Für osmotische Vorgänge sind Spurenelemente wahrscheinlich bedeutungslos (Guillard und Myklestad, 1970).

Der pH-Wert wurde durch die Verdünnung nur unwesentlich beeinflusst. Zwischen 33,9 und 24‰ S lag er bei 7,9, betrug 7,8 bei 20 und 16‰ S und sank auf 7,7 bei 12‰ S (Messung mittels Glaselektrode). Da schon innerhalb eines Kulturexperimentes Abweichungen von $\pm 0,1$ pH möglich sind (Swift und Taylor, 1966), sollten diese geringfügigen Differenzen zu vernachlässigen sein.

Für das Anpassungsverfahren an verschiedene Salzgehalte wurden Kulturen verwendet, die seit einigen Monaten bei 33,9‰ S wuchsen. Sie waren sorgfältig gereinigt worden und sind als bakterienarm zu bezeichnen. Regelmäßige Überprüfung ihres Wachstums zeigte, daß sie sich durch konstantes Verhalten auszeichnen. Das betrifft vor allem die Generationszeit mit einem Streubereich von $\pm 0,5$ bis ± 1 Std, aber auch andere Kriterien für optimales Wachstum (siehe Schöne, 1972). In Salzge-

halte von 32 bis 20‰ konnte die Alge direkt aus diesen Vorkulturen überführt werden. Die Anpassung an 16 und 12‰ S gelang nur, wenn das Material zuvor an 20‰ S adaptiert und aus dieser Konzentration übertragen wurde. Zur Beimpfung von einem Medium mit 8‰ S benutzte ich Zellen, die längere Zeit bei 12‰ S gewachsen waren. Für die Herstellung der 38‰ S-Kulturen stammte das Inoculum aus 33,9‰ S.

Einleitend wurde darauf hingewiesen, daß der Salzgehalt als ökologischer Faktor 2 Komponenten beinhaltet, das Milieu konstanter Salinität einerseits und den Vermischungsprozeß auf der anderen Seite. Im Experiment erschien es angebracht, diese beiden ökologischen Aspekte durch Verwendung von "Adaptierten Kulturen" und "Überführungskulturen" zu simulieren. Die Untersuchung adaptierter Kulturen (Anpassungszeit in dem jeweiligen Salzgehalt 3 bis 4 Wochen) soll zur Interpretation der Entwicklungsmöglichkeiten autochthoner Populationen in Gewässern verschiedener, aber langfristig konstanter Salzgehalte beitragen. Von Überführungskulturen wird gesprochen, wenn die Untersuchungen unmittelbar nach Überführung aus einem anderen Salzgehalt begonnen wurden. Sie versprechen Hinweise auf das Verhalten der Alge bei der Vermischung von Wasserkörpern unterschiedlicher Salzkonzentrationen.

Klimatisierung und Lichtquellen, Kultur- und Zählmethoden sowie statistische Verfahren blieben gegenüber einer vorausgegangenen Arbeit unverändert (siehe Schöne, 1972). Nachfolgend dazu einige Ergänzungen.

Die Beleuchtungsstärke konnte über längere Versuchszeiträume nicht absolut konstant gehalten werden. Die verwendeten Leuchtstoffröhren zeigen Alterungserscheinungen, die schwer auszugleichen sind. Auch scheint es, als würden Schwankungen in der Netzspannung mäßige Unterschiede in der Beleuchtungsstärke verursachen. Es ist deshalb sinnvoll, die angegebenen Luxwerte mit einem Streubereich von ± 100 Lux zu verstehen.

Um den Einfluß des Salzgehaltes störungsfrei erkennen zu können, wurden derartige Beleuchtungsdifferenzen eliminiert, indem die Kulturen bei allen zu prüfenden Salzgehalten parallel zueinander wuchsen. Hier wurde sorgfältig darauf geachtet, daß alle Kulturgefäße der gleichen Beleuchtungsstärke ausgesetzt waren. Der mittlere Streubereich betrug ± 20 Lux. Da außerdem die Stellplätze der Kulturschalen regelmäßig getauscht wurden, ist für die einzelnen Versuchsreihen ein gleichmäßiges Lichtangebot gesichert.

Die Generationszeiten (G) sind grundsätzlich in Stunden angegeben. Sie wurden über den Regressionskoeffizienten (b) gemäß $G = \frac{\log 2}{b}$ errechnet. b entspricht der relativen Wachstumskonstanten (k' wie bei Fogg, 1966) und besitzt hier die Dimension h^{-1} .

Mit Zellertrag ist die höchste Zellzahl gemeint, die in einer statischen Kultur erreicht wird. Zur Bestimmung des Wertes wurden die Kulturen formalinfixiert und mit dem Umgekehrten Mikroskop ausgezählt. Die Formalinbehandlung er-

folgte 1 Woche nach Beendigung des exponentiellen Wachstums.

Große Sorgfalt wurde auf die Prüfung der Signifikanz unterschiedlicher Vermehrungsraten gelegt, die für verschiedene Salzgehalte vorliegen. In den Abbildungen sind die Bereiche, in denen die Wachstumsgeschwindigkeit wahrscheinlich gleich ist, durch Punktlinien hervorgehoben. Dabei muß in Erinnerung gebracht werden, daß Testverfahren für mehrfache Wertevergleiche zum Teil Abweichungen in der Aussage über die Signifikanz beinhalten (vergleiche z.B. verschiedene multiple range-Tests). Schwierig ist die Situation vor allem bei der multiplen Prüfung von Regressionskoeffizienten. Die Angaben über Salzgehaltsbereiche, in denen die Generationszeiten als gleich angegeben sind, können deshalb nicht mehr als Wahrscheinlichkeiten ausdrücken. Zur Beurteilung wurden die Varianzanalyse, der multiple range-Test von Duncan und das Vergleichsverfahren für Regressionskoeffizienten herangezogen.

Ergebnisse

Adaptierte Kulturen

Generationszeit. Der Einfluß des Salzgehaltes auf die Generationszeit von *Thalassiosira rotula* wurde bei verschiedenen Licht- und Temperaturbedingungen geprüft. Die Ergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengestellt. In einem Falle fand Dauerlicht Verwendung, um die Befunde mit Daten aus der Literatur vergleichen zu können, die mehrheitlich auf Dauerlicht-Experimenten beruhen.

Die Abb. 1 a bis c zeigen, in welchem Maße die Wirkung unterschiedlicher Salzgehalte von der Temperatur abhängt. Die Untersuchungen wurden bei 2000 Lux und einem Licht-Dunkel-Wechsel (LDW) von 14:10 Std durchgeführt. Diese Lichtbedingungen sind der langfristigen Entwicklung von *Thalassiosira rotula* förderlich (Schöne, 1972).

Bei 17°C (Abb. 1 c) wird die Generationszeit der Kieselalge von Salzgehalten zwischen 12 und 33,9‰ überhaupt nicht beeinflusst. Die Abweichungen bei 12, 16 und 20‰ S sind zufallsbedingt. Überraschend ist die etwas schnellere Teilungsfolge bei 38‰ S, die sich allerdings statistisch nicht einwandfrei sichern läßt. Bei 12°C (Abb. 1 b) ergeben sich deutliche Differenzen bei der Wachstumsgeschwindigkeit. Im Bereich von 20 bis 32‰ S, wo die Meßwerte nur zufällig verschieden sind, ist die Generationszeit mit durchschnittlich 16,4 Std am kürzesten. Zwischen 33,9 und 38‰ S benötigen die Zellen zur Teilung etwa 1 Std mehr. Das gleiche gilt für 16‰ S. Auffallend langsamer verläuft die Vermehrung in einem Medium mit 12‰ Salzgehalt, wo bei 6°C (Abb. 1 a) überhaupt keine Zellteilungen mehr stattfinden. Hier im kalten Wasser finden wir eine erheblich verminderte Wachstumsgeschwindigkeit schon bei 16‰ S. Zwischen 20 und 38‰ S wirken die verschiedenen Salzkonzentrationen ähnlich wie bei

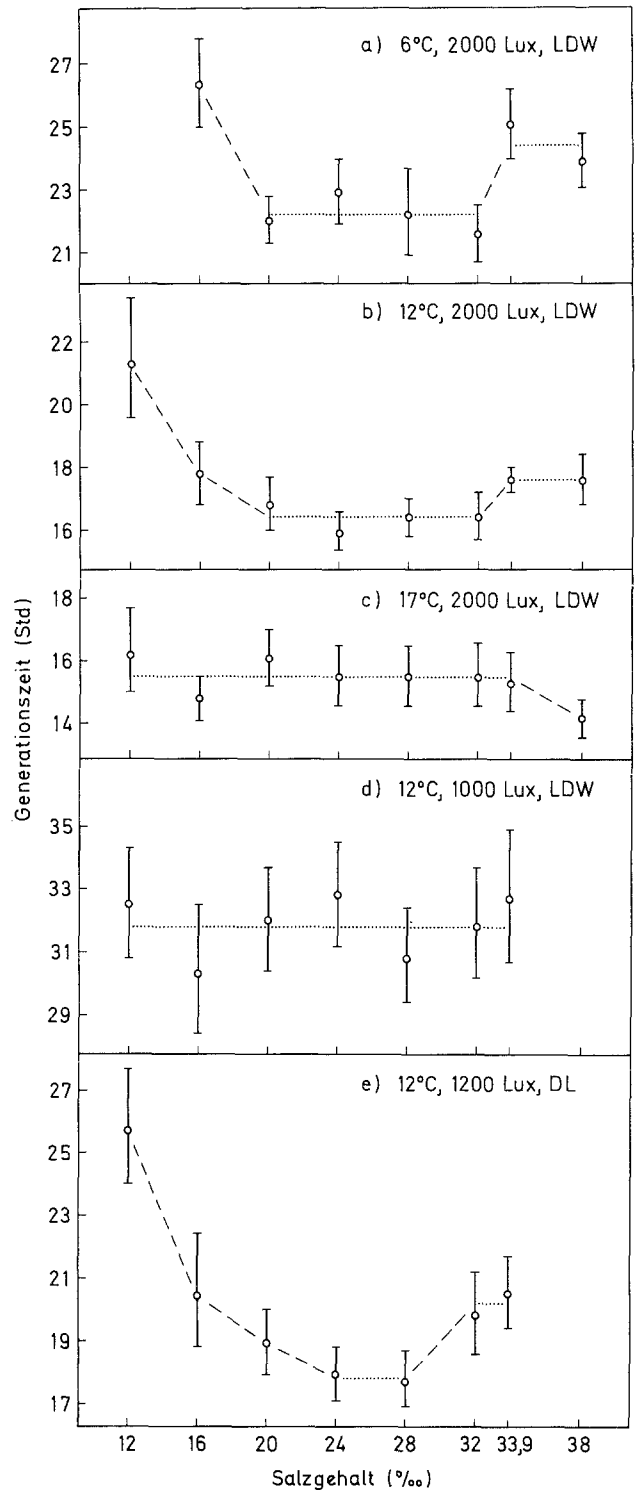


Abb. 1. *Thalassiosira rotula*. Abhängigkeit der Generationszeit vom Salzgehalt bei verschiedenen Temperatur- und Lichtbedingungen. Konfidenzintervalle (vertikale Linien) für eine Irrtumswahrscheinlichkeit von 1%. Punktlinien kennzeichnen Salzgehaltsbereiche, in denen die Generationszeiten sich nicht signifikant unterscheiden. LDW: Licht-Dunkel-Wechsel, hier 14:10 Std; DL = Dauerlicht

Tabelle 1. *Thalassiosira rotula*. Generationszeiten (in Std) adaptierter Kulturen bei unterschiedlichen Salzgehalten in Abhängigkeit von verschiedenen Temperatur- und Lichtbedingungen. (Konfidenzintervalle der Generationszeiten für $\alpha = 1\%$. LDW: Licht-Dunkel-Wechsel in Std)

Salzgehalt (‰)	6°C; 2000 Lux; 14:10 LDW	12°C; 1000 Lux; 14:10 LDW	12°C; 2000 Lux; 14:10 LDW	12°C; 1200 Lux; Dauerlicht	17°C; 2000 Lux; 14:10 LDW
38	23,1 ≤ 23,9 ≤ 24,8	- -	16,8 ≤ 17,6 ≤ 18,4	- -	13,6 ≤ 14,2 ≤ 14,8
33,9	24,0 ≤ 25,1 ≤ 26,2	30,7 ≤ 32,7 ≤ 34,9	17,2 ≤ 17,6 ≤ 18,0	19,4 ≤ 20,5 ≤ 21,7	14,4 ≤ 15,3 ≤ 16,3
32	20,7 ≤ 21,6 ≤ 22,5	30,2 ≤ 31,8 ≤ 33,7	15,7 ≤ 16,4 ≤ 17,2	18,6 ≤ 19,8 ≤ 21,2	14,6 ≤ 15,5 ≤ 16,6
28	20,9 ≤ 22,2 ≤ 23,7	29,4 ≤ 30,8 ≤ 32,4	15,8 ≤ 16,4 ≤ 17,0	16,9 ≤ 17,7 ≤ 18,7	14,6 ≤ 15,5 ≤ 16,5
24	21,9 ≤ 22,9 ≤ 24,0	31,2 ≤ 32,8 ≤ 34,5	15,4 ≤ 15,9 ≤ 16,6	17,1 ≤ 17,9 ≤ 18,8	14,6 ≤ 15,5 ≤ 16,5
20	21,3 ≤ 22,0 ≤ 22,8	30,4 ≤ 32,0 ≤ 33,7	16,0 ≤ 16,8 ≤ 17,7	17,9 ≤ 18,9 ≤ 20,0	15,2 ≤ 16,1 ≤ 17,0
16	25,0 ≤ 26,3 ≤ 27,8	28,4 ≤ 30,3 ≤ 32,5	16,8 ≤ 17,8 ≤ 18,8	18,8 ≤ 20,4 ≤ 22,4	14,1 ≤ 14,8 ≤ 15,5
12	kein Wachstum	30,8 ≤ 32,5 ≤ 34,3	19,6 ≤ 21,3 ≤ 23,4	24,0 ≤ 25,7 ≤ 27,7	15,0 ≤ 16,2 ≤ 17,7
8	kein Wachstum	- -	kein Wachstum	- -	kein Wachstum

-: Keine Untersuchungen.

12°C. Wieder sind die Generationszeiten zwischen 20 und 32‰ S bei nur zufallsbedingten Abweichungen kürzer als im Bereich von 33,9 bis 38‰ S.

In Medien mit 8‰ Salzgehalt wuchs *Thalassiosira rotula* bei keiner der untersuchten Temperaturen. Ihr unterer Grenzwert für die Vermehrung ist zwischen 8 und 12‰ S zu suchen. Die obere Toleranzgrenze liegt bei den verwendeten Temperaturen über 38‰ S und damit außerhalb des Bereiches der im Weltmeer vorherrschenden Salzgehalte.

Der Einfluß des Salzgehaltes auf die Vermehrungsrate von *Thalassiosira rotula* wie auch der untere Toleranzbereich gegenüber der Ionenkonzentration erweisen sich somit als temperaturabhängig. Mit steigender Temperatur vermindert sich die Einwirkung unterschiedlicher Salzgehalte auf die Wachstumsgeschwindigkeit und die Toleranz gegenüber niedrigen Salzkonzentrationen nimmt zwischen 6°C und 12°C zu.

Die Bedeutung unterschiedlicher Beleuchtungsstärken in Verbindung mit verschiedenen Salzgehalten konnte nur durch den Vergleich der Wachstumskonstanten bei 1000 und 2000 Lux (12°C; LDW = 14:10 Std) studiert werden. Die Verminderung einer Beleuchtungsstärke von 2000 Lux auf die Hälfte verursacht nahezu eine Verdoppelung der Generationszeit. Zugleich wird die Einflußnahme der Salzkonzentrationen zwischen 12 und 33,9‰ S auf die Vermehrungsrate aufgehoben (vgl. Abb. 1 b und 1 d). Alle Differenzen der mittleren G-Werte in der 1000-Lux-Serie sind eindeutig zufallsbedingt. Freilich sind die Konfidenzintervalle bei den gegebenen Umweltbedingungen erheblich größer als bei kürzeren Generationszeiten. Durch sehr zeitaufwendige Untersuchungsreihen könnte vielleicht eine geringfügige Wirkung verschiedener Salzkonzentrationen nachgewiesen werden. Sie wäre ökologisch jedoch bedeutungslos.

Bei Dauerlicht-Kulturen (12°C, 1200 Lux) erscheint der Einfluß verschiedener Salzkonzentrationen am deutlichsten (Abb. 1 e). Maximale Ver-

mehrungsraten sind auf den Bereich von 24 bis 28‰ S beschränkt. Schon bei 20‰ S verläuft das Wachstum eindeutig langsamer, und seine Geschwindigkeit läßt mit weiter sinkendem Salzgehalt rasch nach. Konzentrationen über 28‰ S bewirken ebenfalls eine Verlängerung der Verdopplungszeit, wobei auffällt, daß die Werte für 32 und 33,9‰ S keinen echten Unterschied aufweisen. Bei Licht-Temperatur-Konstellationen mit Licht-Dunkel-Wechsel, die dem Salzgehalt Einflußnahme auf die Generationszeit ermöglichen, wächst *Thalassiosira rotula* bei 32‰ S unverkennbar schneller als bei 33,9‰ S (siehe Abb. 1 a und b).

Zellertrag. Die Bedeutung verschiedener Salzkonzentrationen für den Zellertrag wurde zunächst bei 12°C, 1000 Lux und einem LDW von 14:10 Std untersucht. Für diese Faktorenkombination war kein Einfluß unterschiedlicher Salzgehalte auf die Vermehrungsrate nachzuweisen. Zur Beurteilung der folgenden Befunde ist in Erinnerung zu bringen, daß die Spurenelemente und organischen Bestandteile des verwendeten Nordseewassers mit abnehmender Salzkonzentration vermindert werden. Man muß in Betracht ziehen, daß ein Teil dieser Substanzen durch die Verdünnung Grenzwerte erreichen könnte, die das Wachstum limitieren und somit den Zellertrag bestimmen.

In Abb. 2 ist der prozentuale Anteil des natürlichen Meerwassers aufgetragen, den die verschiedenen Kulturmedien enthalten. Er stellt ein relatives Maß für die Menge verfügbarer Spurenstoffe dar. Der Zellertrag ist ebenfalls in Prozenten ausgedrückt, wobei die erreichte Zelldichte in 33,9‰ S gleich 100% gesetzt wurde. Das entspricht ungefähr einem Ertrag von 18 000 Zellen/cm³.

Die maximale Zellproduktion wurde bei 32‰ S erzielt. Gegen 28‰ S fällt der Ertrag leicht ab, ist aber immer noch größer als im unverdünnten

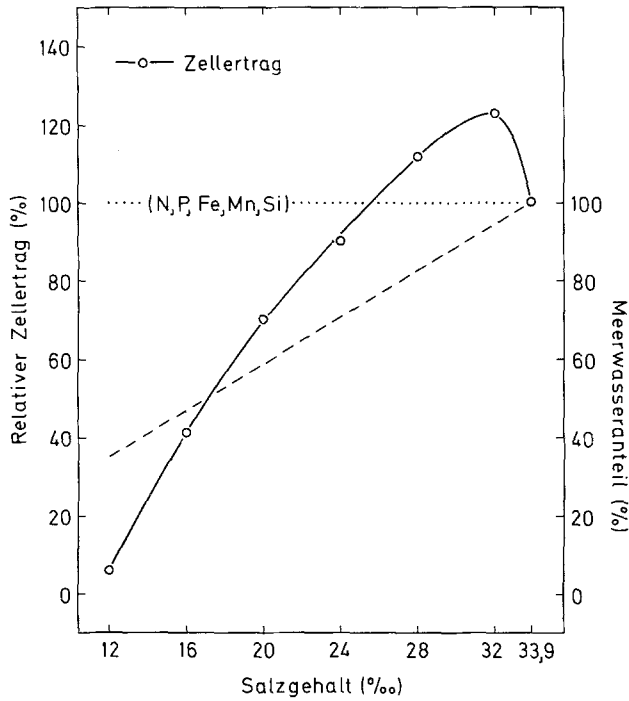


Abb. 2. *Thalassiosira rotula*. Relativer Zellertrag in Abhängigkeit vom Salzgehalt bei 12°C, 1000 Lux; LDW = 14:10 Std. Die gestrichelte Linie zeigt den Anteil natürlichen Meerwassers bei den verschiedenen Salzgehalten; Erklärung siehe Text. Die Menge der zugefügten Nährstoffe N, P, Fe, Mn, Si ist für alle Salzgehalte gleich

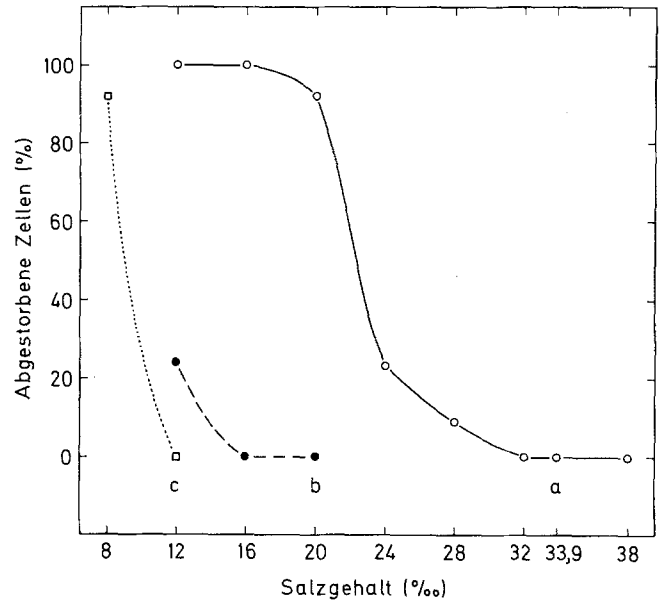


Abb. 3. *Thalassiosira rotula*. Osmotisch bedingter Zelltod bei kurzfristigem Wechsel des Salzgehaltes. a: Überführung von Zellen aus Meerwasser mit 33,9‰ S in Medien niederen und höheren Salzgehaltes, durchgezogene Linie; b: Überführung von adaptierten Zellen aus 20‰ S in Medien niederen Salzgehaltes, gestrichelte Linie; c: Überführung von adaptierten Zellen aus 12 in 8‰ S, punktierte Linie

Meerwasser von 33,9‰ S. Eine Wachstumsbegrenzung durch bereits verminderte Spurenstoffe ist für diese Fälle auszuschließen. Sie wird erst bei geringeren Salzgehalten denkbar, obwohl auch hier der Zellertrag nur bedingt mit der Konzentration verfügbarer Spurenstoffe übereinstimmt. Sollte auch unterhalb 28‰ S eine kausale Beziehung zwischen Salzkonzentration und Zellertrag bestehen, muß angenommen werden, daß der Faktor Salzgehalt die Zellproduktion stärker beeinflusst als die Generationszeit.

Vorläufige Studien bei 12°C und 2000 Lux (LDW = 14:10 Std) deuten darauf hin, daß die Zellproduktion in noch höherem Maße vom Salzgehalt bestimmt wird, wenn Faktorenkombinationen vorliegen, bei denen ein Einfluß unterschiedlicher Salzgehalte auch auf die Generationszeit festzustellen ist. Hier erreichte *Thalassiosira rotula* in 32‰ S Zelldichten, die fast 40% über denen in 33,9‰ S liegen. Für weitere Experimente ist vollsynthetisches Kulturmedium unerlässlich, dessen Ionenverhältnis natürlichem Meerwasser entspricht.

Zur Kettenlänge adaptierter Populationen siehe Abb. 5 bis 7, jeweils unter A. Die Besprechung erfolgt im nächsten Abschnitt vergleichend mit der Zellkettenentwicklung bei Überführungskulturen.

Überführungskulturen

Das Verhalten einer Algenzelle während ihrer Anpassung an einen veränderten Salzgehalt hängt von zahlreichen Faktoren ab. Gesetzmäßigkeiten aufzufinden, erfordert eine sehr große Anzahl von Versuchen, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit noch nicht erbracht werden konnte. Deshalb sollten die folgenden Daten nur als mögliche Verhaltensweisen bei der Adaptation aufgefaßt werden.

Unmittelbare Wirkung veränderter Salzgehalte.

Die Übertragung von *Thalassiosira rotula* aus 33,9‰ S in niedrigere Salzgehalte führte zunehmend zum osmotisch bedingten Zelltod (Abb. 3 a). Er trat wenige Minuten nach dem Konzentrationswechsel ein. Bei den absterbenden Zellen drang Zytoplasma zwischen beiden Theken nach außen. Abb. 3 zeigt das Ausmaß der osmotischen Schädigung bei 12°C. Eine direkte Überführung aus 33,9‰ S ist bis 20‰ S möglich, wo etwa 10% der Zellen überlebten. Bei 20‰ S adaptierte Zellen überstanden den Sprung auf 16‰ S hundertprozentig und starben erst bei 12‰ S teilweise ab. Hier zeigten die Überlebenden jedoch ein unnatürlich blasses Aussehen. Nach längerer Anpassung an

12‰ S erfolgte eine Übertragung in 8‰ S, wobei über 90% der Zellen zugrunde gingen. Der Wechsel aus 33,9 in 38‰ S verursachte keine irreversiblen Schäden.

Anpassungsverhalten. Abb. 4 verdeutlicht das Wachstumsverhalten von *Thalassiosira rotula* nach ihrer Überführung aus 33,9‰ S in 28 und 20‰ S. Sobald der osmotische Schock überwunden ist, der besonders bei 20‰ S einen erheblichen Anteil der übertragenen Zellen tötet, nehmen die Überlebenden unverzüglich eine Generationszeit an, die derjenigen langfristig adaptierter Kulturen entspricht. Bemerkenswerte Initialphasen, die auf eine besondere Adaptationsdauer hinweisen könnten, treten nicht in Erscheinung. Die Wachstumsverzögerung nach dem Konzentrationswechsel beträgt weniger als eine Generation, was auch regelmäßig bei Kulturbeginn in gleichbleibendem Salzgehalt von 33 bis 34‰ beobachtet wird. Die Befunde sollten für die Überführung in den gesamten Bereich zwischen 32 und 20‰ S repräsentativ sein.

Deutlichen Einfluß auf die Generationszeit nimmt der Wechsel aus 33,9 in 38‰ S wie auch aus 20 in 12‰ S (Tabellen 2 und 3). Selbst bei einer Überführung aus 20 in 16‰ S deutet sich ein Unterschied gegenüber adaptierten Populationen an, ist jedoch statistisch nicht zu sichern. Für die befristete Änderung der Generationszeit ist offensichtlich die absolute Höhe des Salzgehaltes von weit größerer Bedeutung als der überbrückte Konzentrationsunterschied. So führt die Salzgehaltsdifferenz von etwa 4‰ zu einer beträchtlichen Verlängerung der Generationszeit, wenn sie zwischen 33,9 und 38‰ S liegt. Auch im Bereich niedriger Salzgehalte verursacht ein mäßiger Konzentrationsprung von 8‰ S eine fast 50%ige Verminderung der Wachstumsgeschwindigkeit, verglichen mit adaptiertem Material. Bei mittleren Salzgehalten dagegen nehmen plötzliche Änderungen bis zu 14‰ S überhaupt keinen Einfluß auf die Vermehrungsrate.

Einem beliebigen Konzentrationswechsel zwischen 33,9 und 20‰ S kann sich *Thalassiosira rotula* offenbar ohne Verzug anpassen. Die Überführung in Salzgehalte oberhalb und unterhalb dieses Bereiches erfordert dagegen eine Adaptationszeit, während der das Wachstum langsamer verläuft. Prüfen wir nun, ob dieses Anpassungsverhalten von Reaktionen begleitet wird, die entsprechend der Generationszeit Hinweise auf den Grad der Verträglichkeit des ökologischen Milieus liefern. Die Zellkettenlänge bietet sich als gut meßbarer Parameter an. Nach Befunden von Allen (1914) und Schöne (1972) scheint sie ein brauchbarer Zeiger für die Qualität der Lebensbedingungen zu sein. Lange Zellketten deuten vermutlich auf eine gute, kurze dagegen auf eine ungünstige Umweltsituation hin.

In den Abb. 5 bis 7 ist die mittlere Kettenlänge (Zellzahl pro Kette) in Abhängigkeit von den vollführten Zellteilungen (Generationen) aufgetragen. Die Experimente wurden in der Regel mit einer 16zelliger Kette begonnen und die Veränderung

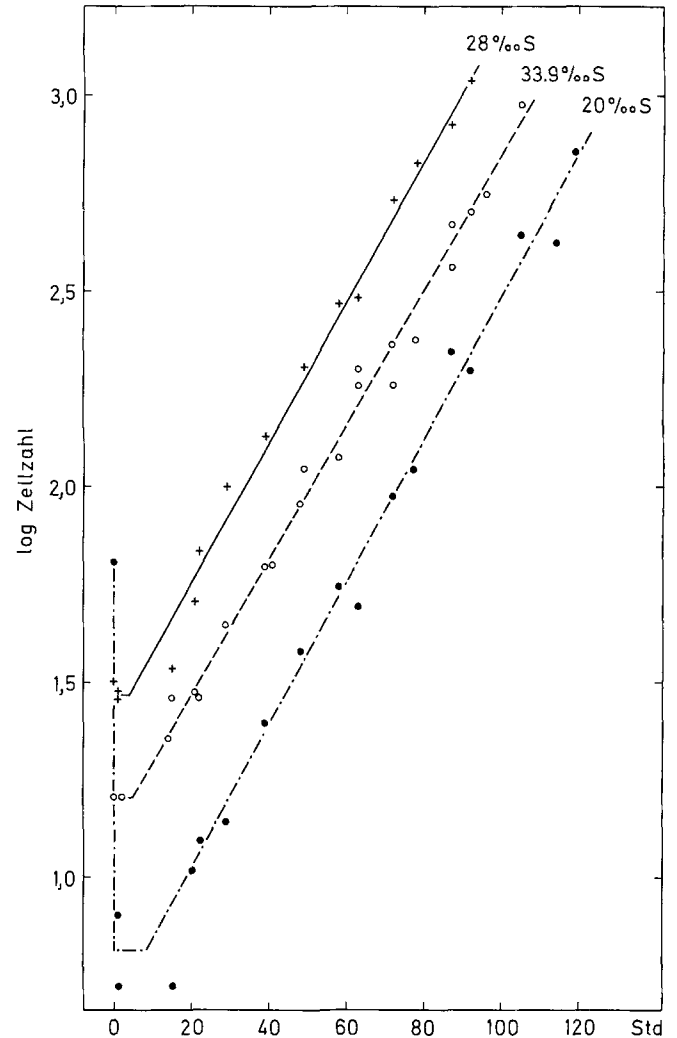


Abb. 4. *Thalassiosira rotula*. Wachstumsverhalten unmittelbar nach Überführung aus 33,9‰ S in niedrigere Salzgehalte bei 12°C, 2000 Lux; LDW = 14:10 Std

der Kettenlänge nachfolgend über 6 bis 8 Zellgenerationen kontrolliert. Die im Versuchszeitraum erzielte Populationsdichte liegt damit bei 1000 bis 4000 Zellen im Kulturgefäß, vergleichsweise 100 000 bis 400 000 Zellen/l; das entspricht natürlichen Planktonvorkommen im Meere. Die Abbildungen zeigen für den jeweiligen Salzgehalt stets die Veränderung der Kettenlänge bei den Überführungskulturen (Ü), den adaptierten Populationen (A) und zur Kontrolle bei Kulturen, die ständig in 33,9‰ S wuchsen. Mit wenigen Ausnahmen wurden die Versuche bei 12°C, 2000 Lux und einem LDW von 14:10 Std durchgeführt. Unter diesen Bedingungen erfolgt bei der Kontrollpopulation eine schnelle Zunahme der Kettenlänge bis zur fünften Generation; dann zerbrechen oder teilen sich die Zellketten. Der Vorgang ist aus Kulturen hinreichend bekannt (Smayda und Boleyn, 1965, 1966; Schöne, 1970) und scheint in natürlichen aquati-

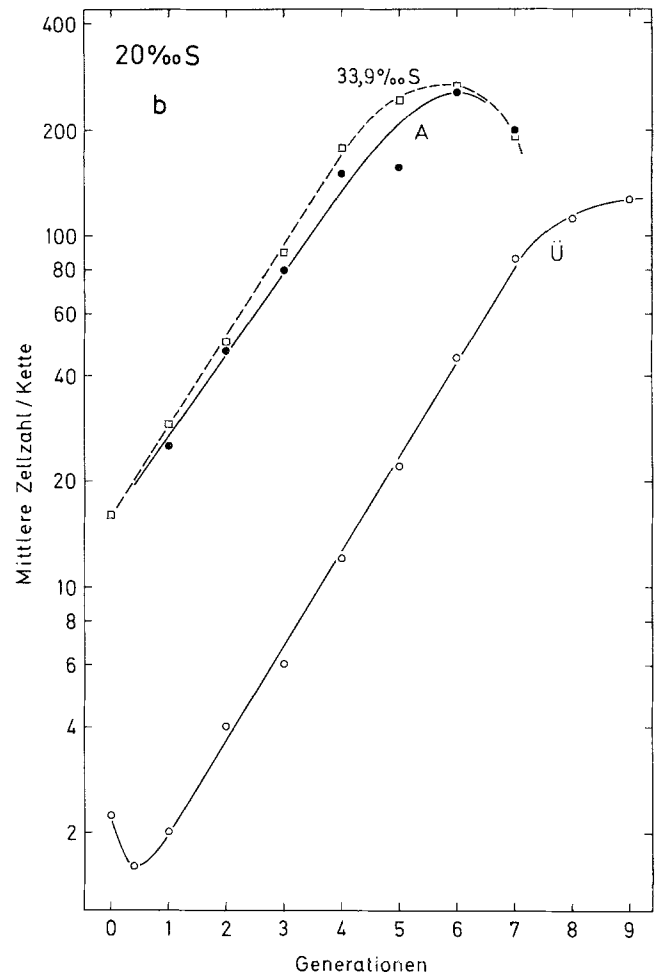
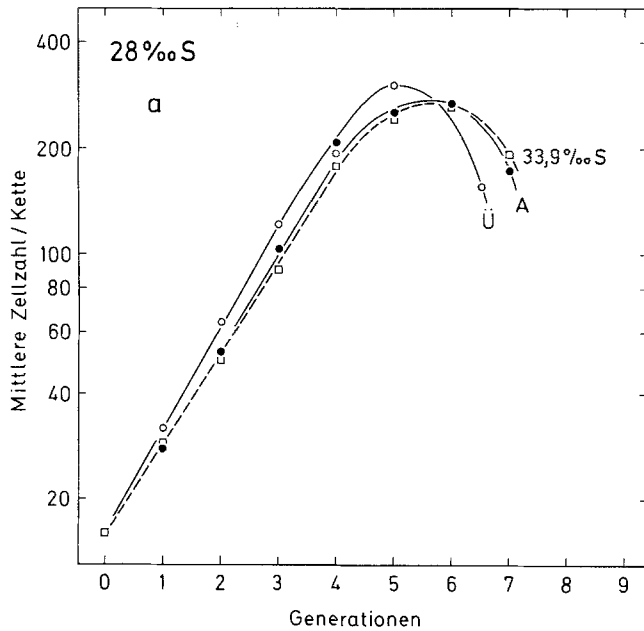


Abb. 5. *Thalassiosira rotula*. Veränderung der mittleren Zellkettenlänge (Zellzahl pro Kette) in Abhängigkeit von der Zahl der Zellteilungen (Generationen) bei (a) 28‰ S; (b) 20‰ S (12°C, 2000 Lux; LDW = 14:10 Std). A: Adaptierte Kulturen (ausgefüllte Kreise), Ü: unmittelbar aus 33,9‰ S überführte Kulturen (offene Kreise), 33,9‰ S: Kontrollkulturen (Vierecke, gestrichelte Linie)

schen Lebensräumen entsprechend abzulaufen (Gardiner, 1941; Schöne, 1970).

Im 28‰ S-Medium (Abb. 5 a) verhält sich die Kettenlänge der adaptierten und der unmittelbar aus 33,9‰ S überführten Kulturen genau wie bei der Kontrollpopulation. Bei 20‰ S (Abb. 5 b) stellt sich die Situation ähnlich dar, wenn man die Folge des osmotischen Schocks außer acht läßt, der einen großen Teil der Zellen bei Überführung aus 33,9‰ S tötet. Die verbleibenden, lebenden Kettenbruchstücke bestehen aus 2 bis 3 Zellen, die während der ersten Stunden in dem neuen Milieu teilweise in Einzelzellen zerfallen. Aber schon von der ersten Zellteilung an nimmt die Kettenlänge in derselben Weise zu wie bei der Kontrolle und dem adaptierten Material, erreicht allerdings nicht ganz deren Gipfelwerte. Demnach wirkt der Salzgehalt zwischen 32 und 20‰ auf die Kettenlänge genauso wenig ein wie auf die Generationszeit.

Sehr deutlich zeigt sich demgegenüber die Wirkung einer veränderten Salzkonzentration, wenn die Alge aus 33,9 in 38‰ S übertragen wird (Abb. 6). Nach der ersten Zellteilung setzt ein starker Kettenzerfall ein, der sich über mehrere

Generationen hinzieht. Sind die Kulturen dann auf 38‰ S adaptiert, unterscheidet sich die Entwicklung ihrer Kettenlänge nicht mehr von den Kontrollen. Das stimmt mit dem Wachstumsverhalten überein (siehe Tabelle 2). Während die Ketten zerfallen, ist die Vermehrungsrate beeinträchtigt. Sobald die Kettenlänge der Kontrolle entspricht, nimmt die Generationszeit einen konstanten Wert an. Offenbar weist sich der Adaptationsprozeß durch verminderte Wachstumsgeschwindigkeit und gleichzeitige Abnahme der Zellkettenlänge aus.

Auch die Übertragung von *Thalassiosira rotula* aus 20 in 12‰ S führt zu einer lebhaften Verringerung der Kettenlänge (Abb. 7 a; Ü, 12°C). Der Kettenzerfall setzt in 12‰ S sofort ein und dauert bis zur dritten Generation an. Zugleich verlängert sich die Generationszeit (Tabelle 3). In diesem niedrigen Salzgehalt bleiben allerdings auch die Zellketten adaptierter Populationen verhältnismäßig kurz (vgl. in Abb. 7 a; A, 12°C mit 33,9‰ S, 12°C). Schon nach 5 Teilungsschritten besteht die Population zu 10 bis 15% aus solitären Zellen. In Verbindung mit der verminderten Wachstumsgeschwindigkeit adaptierter Kulturen (siehe Abb. 1 b) deutet dies darauf hin, daß sich die

Tabelle 2. *Thalassiosira rotula*. Generationszeiten, G (in Std), nach Überführung in 38‰ S im Vergleich mit den Generationszeiten adaptierter Kulturen bei 38 und 33,9‰ S (2000 Lux; LDW = 14:10 Std)

	Temperatur	
	6°C	12°C
Generationszeit bei 38‰ S unmittelbar nach Überführung aus 33,9‰ S (G_1)	31,3	26,3
Generationszeit bei 38‰ S nach dreiwöchiger Anpassung (G_2)	23,9	17,6
Generationszeit bei 33,9‰ S (G_3)	25,1	17,6
Signifikanz bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 1%	$G_1 \neq G_2$ $G_2 = G_3$	$G_1 \neq G_2$ $G_2 = G_3$

Tabelle 3. *Thalassiosira rotula*. Generationszeiten, G (in Std), nach Überführung in 16 und 12‰ S im Vergleich mit den Generationszeiten adaptierter Kulturen (12°C, 2000 Lux; LDW = 14:10 Std)

	Salzgehalt	
	16‰ S	12‰ S
Generationszeit unmittelbar nach Überführung aus 20‰ S (G_1)	19,1	30,3
Generationszeit adaptierter Populationen (G_2)	17,8	21,3
Signifikanz bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 1%	$G_1 = G_2$	$G_1 \neq G_2$

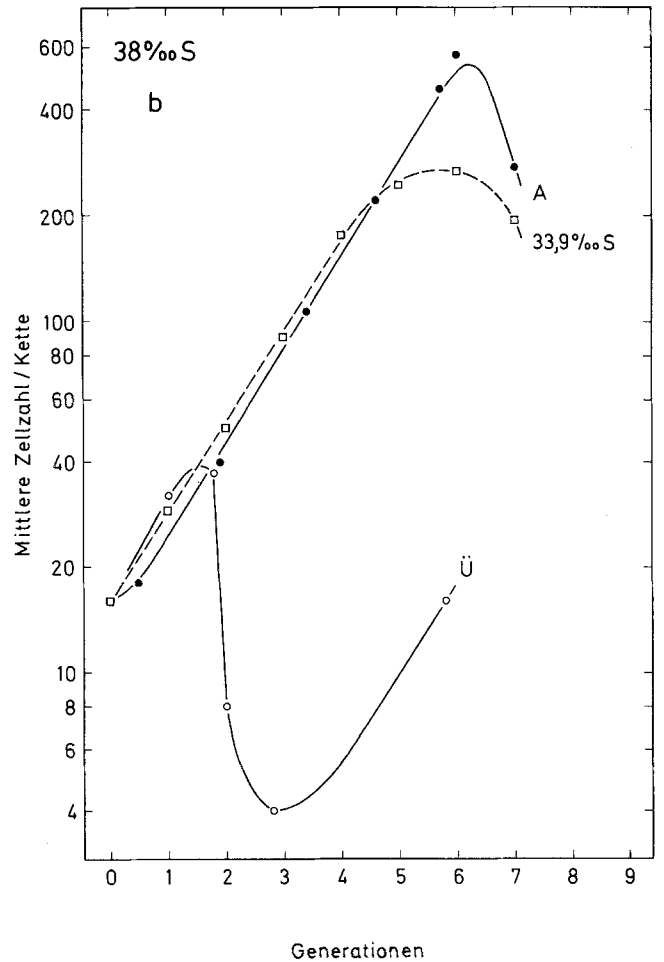
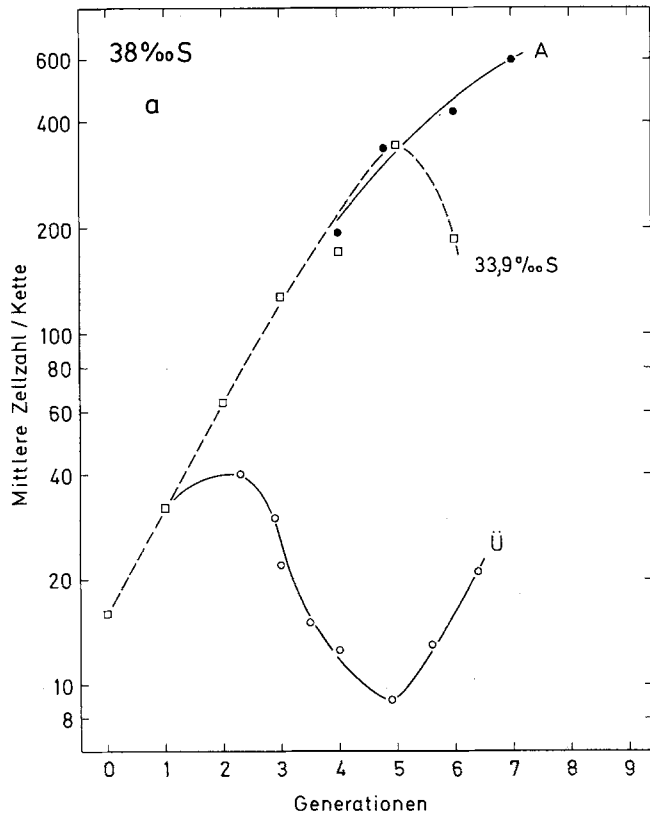


Abb. 6. *Thalassiosira rotula*. Veränderung der mittleren Zellkettenlänge bei 38‰ S und (a) 6°C; (b) 12°C (2000 Lux, LDW = 14:10 Std). Weitere Erklärungen siehe Legende zu Abb. 5

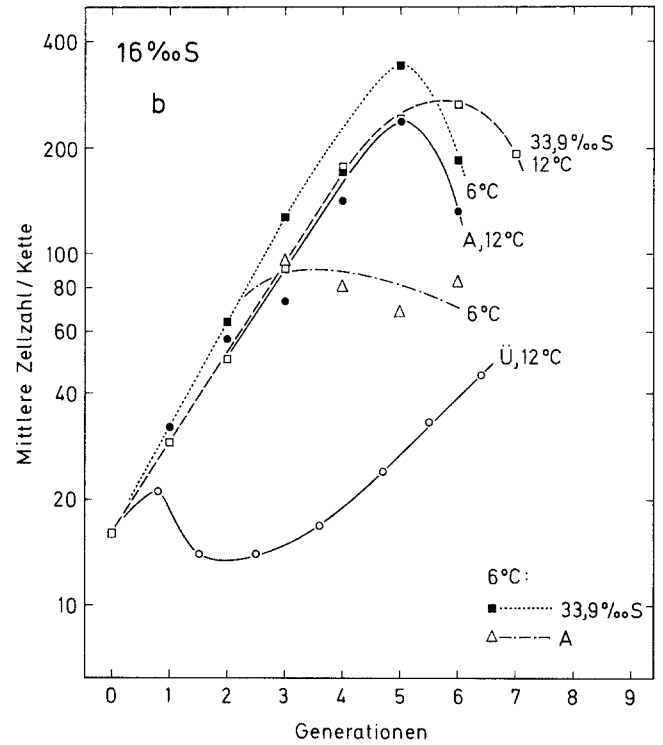
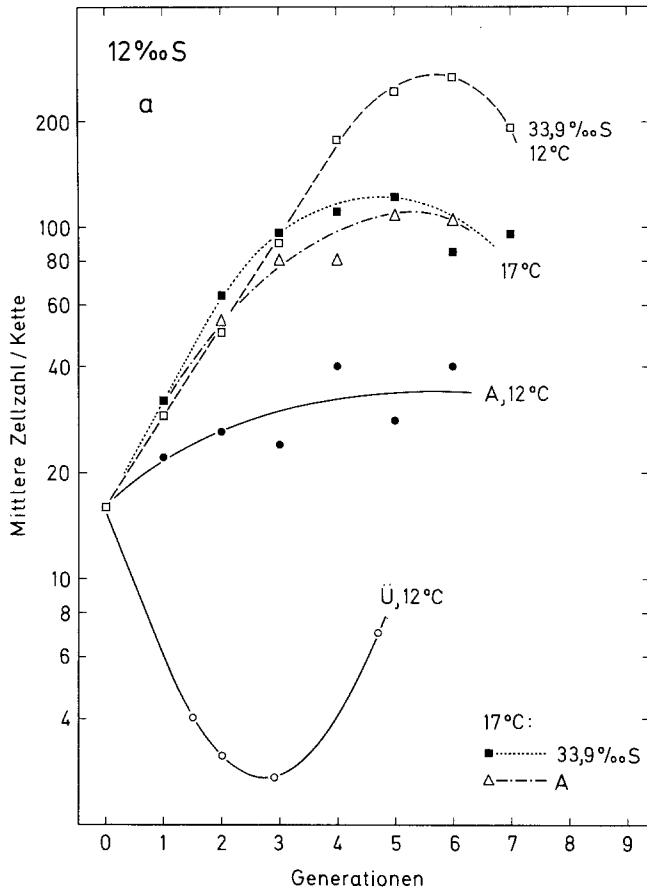


Abb. 7. *Thalassiosira rotula*. Veränderung der mittleren Zellkettenlänge bei (a) 12‰ S, 12°C und 17°C; (b) 16‰ S, 6°C und 12°C (2000 Lux, LDW = 14:10 Std). A: Adaptierte Kulturen, Ü: unmittlerbar aus 20‰ S überführte Kulturen, 33,9‰ S: Kontrollkulturen

Alge bei 12°C niemals vollständig an 12‰ S anpaßt. Die Annahme wird durch folgende Beobachtungen gestützt. Meistens wurden in den exponentiell wachsenden Kulturen 2 bis 7% geschädigter oder toter Zellen gefunden. Allein hier traten Initialphasen in Erscheinung, die länger als eine Generation dauerten. Die Zellen waren währenddessen blaß oder fleckig braun gefärbt. Im Gegensatz zu dem konstanten Verhalten bei höheren Salzgehalten gab es bei 12‰ S auffällige Unregelmäßigkeiten in Bezug auf alle genannten Parameter.

Die bemerkenswerte Beziehung zwischen Zellkettenlänge und Wachstumsgeschwindigkeit wird durch ergänzende Untersuchungen bei 17°C bestätigt. Im Gegensatz zu 12°C sind die Vermehrungsraten hier bei 12 und 33,9‰ S gleich. Abb. 7 a zeigt denn auch erwartungsgemäß, daß die Entwicklung der Kettenlänge bei diesen Salzgehalten einheitlich verläuft.

Bei 16‰ S wurde die interessante Übereinstimmung im Verhalten von Kettenlänge und Generationszeit abermals gefunden (Abb. 7 b). Die aus 20‰ S überführten Zellketten (Ü, 12°C in Abb. 7 b) unterliegen nur kurzfristig einem mäßigen Zerfall und nehmen nach der zweiten Teilung stetig an Länge zu. Demgemäß weist die Vermehrungsrate kaum eine Abweichung von derjenigen angeglicherer

Kulturen auf (Tabelle 3). Vermutlich wird die Anpassung an 16‰ S rasch vollzogen, vielleicht in 1 bis 2 Tagen. Die Entwicklung der Zellketten adaptierter Kulturen entspricht bei 16‰ S und 12°C (A, 12°C in Abb. 7 b) weitgehend dem Verhalten bei 33,9‰ S. Die Generationszeiten sind unter diesen Bedingungen ebenfalls gleich (Tabelle 1). Bei 16‰ S und 6°C indessen, wo die Vermehrungsrate adaptierter Kulturen ähnlich beeinträchtigt wird wie bei 12‰ S und 12°C (vgl. Abb. 1a und b), erreichen die Zellketten nur eine begrenzte Länge. Man vergleiche A, 12°C in Abb. 7 a mit A, 6°C in Abb. 7 b. Demnach gelingt die Anpassung an 16‰ S bei 6°C ebenso unvollständig wie an 12‰ S bei 12°C.

Wird *Thalassiosira rotula* in Salzkonzentrationen überführt, die eine Vermehrung unterbinden, nehmen die Zellen ein blaßgrünes, beinahe glasiges Aussehen an. Nach 1 bis 2 Tagen werden sie dunkelbräunlich oder braunfleckig. Dabei zerfallen die Zellketten größtenteils in Einzelzellen. Bei 8‰ S scheint die Überlebensdauer temperaturabhängig zu sein. Nach 4 Tagen lebten bei 12°C noch 10% der Zellen, bei 17°C dagegen noch 50%. Bei 12‰ S und 6°C überlebte *T. rotula* 8 bis 10 Tage. Etwa 10% der Zellen teilten sich nach 4 Tagen. Die Tochterzellen starben jedoch bald ab.

Diskussion

In einer früheren Arbeit (Schöne, 1972) wurde versucht, optimale, suboptimale und ungünstige Temperaturen und Beleuchtungsstärken für *Thalassiosira rotula* einzugrenzen. Der Autor hat darauf hingewiesen, daß eine genaue Festlegung derartiger Bereiche nur bei Kenntnis der gesamten Variationsbreite eines jeden ökologischen Faktors in Verbindung mit gezielten Freilanduntersuchungen möglich ist. Dementsprechend zeigen die Befunde an adaptierten Kulturen von *T. rotula*, daß die Einflußnahme unterschiedlicher Salzgehalte auf die Generationszeit stets in Verbindung mit anderen ökologischen Faktoren gesehen werden muß. Die Ergebnisse veranschaulichen die Abhängigkeit der Salzgehaltswirkung von der Temperatur wie auch von bestimmten Lichtbedingungen.

Die verfügbaren Informationen über den kombinierten Einfluß von Temperatur und Salzgehalt auf Meeres- und Brackwassertierte hat Kinne (1964, 1970) zusammengestellt und die maßgebende ökologische Bedeutung dieser Faktorenkombination hervorgehoben (siehe auch Alderdice, 1972). Stanley und Morita (1968) fanden bei Bakterien, daß die maximale Temperatur für das Wachstum von der Salzkonzentration des Nährmediums abhängt. Für marines Phytoplankton sind die Kenntnisse über verkoppelte Effekte von Temperatur und Salzgehalt noch äußerst unbefriedigend. Einige Hinweise findet man bei Braarud (1951), Smayda (1969) sowie Ignatiades und Smayda (1970). Diese Arbeiten deuten auch Beziehungen zwischen Salzgehalt und Licht an.

Seit langem ist bekannt, daß Toleranz- und Optimumsbereiche eines bestimmten Umweltfaktors durch den Zustand eines anderen begrenzt werden können (siehe Odum, 1959). Bei *Thalassiosira rotula* zeigte sich, daß die Ausdehnung des optimalen Temperaturbereiches von der Verträglichkeit der gegebenen Lichtbedingung abhängt. Je ungünstiger die Beleuchtungsstärke ist, desto enger wird der Bereich optimaler Temperatur (Schöne, 1972). Die aufgefundene Variabilität des Bereiches optimalen Salzgehaltes, die von Licht- und Temperaturverhältnissen abhängt, kann in ähnlicher Weise gedeutet werden.

Thalassiosira rotula bevorzugt temperiertes Wasser. Schöne (1972) schätzte ihren optimalen Temperaturanspruch bei einer Beleuchtungsstärke von 2000 bis 3000 Lux (LDW = 14:10 Std) auf etwa 14°C. Bei 17°C (2000 Lux, LDW = 14:10 Std) verläuft das Wachstum innerhalb des gesamten Salztoleranzbereiches gleichermaßen günstig. Unter identischen Lichtbedingungen und zunehmend kälterem Wasser, das der Alge weniger gute Lebensbedingungen bietet, wird zunächst der Bereich optimaler Vermehrung und danach auch die absolute Salztoleranz eingeschränkt.

In ähnlicher Weise reagiert die Kieselalge gegenüber verschiedenen Salzgehalten, wenn die Lichtverhältnisse ungünstiger werden. *Thalassiosira rotula* ist eine Schwachlichtalge, die 2000 bis 3000 Lux zwar gut verträgt, bei niederen Beleuchtungsstärken um 1000 Lux jedoch größte Toleranz gegenüber der Temperatur zeigt und längste Zell-

ketten von höchst regelmäßiger Gestaltung ausbildet (Schöne, 1972). Demnach ist zu erwarten, daß Beleuchtungsstärken um 1000 Lux bei einem natürlichen Licht-Dunkel-Wechsel beste Lebensbedingungen bieten. Wie bei optimaler Temperatur bleiben die Vermehrungsraten unter dieser sehr günstigen Beleuchtung von allen tolerierten Salzgehalten unbeeinflusst. Steigt die Beleuchtungsstärke bei unverändertem Tag-Nacht-Rhythmus um 100%, wirken Konzentrationen unter 20‰ und über 32‰ S bereits wachstumshemmend. Bei Dauerlicht wird die Verträglichkeit für verschiedene Salzgehalte besonders herabgesetzt. Der Bereich optimaler Vermehrung ist hier auf 24 bis 28‰ S beschränkt. Neben der Lichtmenge spielt offensichtlich der Licht-Dunkel-Wechsel eine Rolle. Mit 1200 Lux und Dauerlicht wurde den Kulturen in 24 Std etwa die gleiche Energiemenge zugeführt wie mit 2000 Lux und einer täglichen Beleuchtung von 14 Std. Trotzdem ist der Bereich des optimalen Salzgehaltes bei Dauerlicht-Kulturen viel kleiner als bei einem natürlichen Tag-Nacht-Rhythmus¹.

Die Situation gestattet nicht ohne weiteres, einen spezifischen Toleranzbereich gegenüber dem Salzgehalt festzulegen oder Konzentrationen anzugeben, die das Wachstum besonders fördern. Läßt man die ökologisch fragwürdigen Dauerlichtversuche außer acht, erweist sich allein der Salzgehaltbereich zwischen 20 und 32‰ als unabhängig von den untersuchten Umweltfaktoren. Für alle getesteten Temperatur- und Lichtkombinationen wurden hier die kürzesten Generationszeiten ermittelt, und die Entwicklung der Kettenlänge, nach allen vorliegenden Befunden ein gutes Maß für den Zustand einer Kieselalgenpopulation, verlief unterschiedslos. Die Alge benötigt auch keine meßbare Adaptationszeit, wenn sie innerhalb dieses Bereiches in niedere Salzgehalte überwechselt. Zwar starb unmittelbar bei Überführung aus 33,9 in 24‰ S und vor allem in 20‰ S ein beträchtlicher Anteil der Zellen infolge des osmotischen Schocks ab, doch allein diese Feststellung kann nicht auf das Freiland übertragen werden; im Meere sind innerhalb kurzer Zeit niemals so große Konzentrationsunterschiede zu überwinden. Nach den experimentellen Resultaten zu urteilen, sind Salzgehalte zwischen 20 und 32‰ optimal für die Existenz von *Thalassiosira rotula*. Sie begünstigen die Art auch dann, wenn innerhalb dieses Bereiches Konzentrationschwankungen auftreten, etwa in Ästuaren.

Beobachtungen im Freiland bekräftigen diese Annahme. Wood *et al.* (1973) untersuchten über 2 Jahresgänge hin das Phytoplankton von Loch Etive, einem Fjord an der schottischen Westküste. In einer Zusammenstellung der vorherrschenden Arten,

¹Nach diesen Befunden muß sorgfältig erwogen werden, ob der Einsatz kontinuierlich beleuchteter Kulturen für ökologische Fragestellungen weiterhin zweckmäßig ist. Die Mehrheit planktischer Algen trifft im allergrößten Teil des Weltmeeres niemals auf ununterbrochenes Licht.

die zwischen Oberfläche und 10 m Wassertiefe gefunden wurden, erscheint *Thalassiosira rotula* dreimal zwischen den ersten Apriltagen und Anfang Mai, einmal Ende Oktober. Die Salzgehalte in den oberen 10 m erwiesen sich als sehr variabel. Im Zeitraum von November bis April, in den alle Funde von *T. rotula* näherungsweise hineingehören, lagen die mittleren Salzgehalte in der untersuchten Wassersäule zwischen 20 und 27‰. In den Sommermonaten, bei entsprechenden Werten zwischen 13 und 22‰ S, trat die Art nicht in Erscheinung. Die Übereinstimmung der Freilanddaten mit den Aussagen der Experimente ist befriedigend, läßt sich jedoch nicht sichern. Wood *et al.* geben die Planktonverteilung für die gesamte Wassersäule zwischen Oberfläche und 10 m an und berücksichtigen dabei 2 Stationen, die 6 km voneinander entfernt liegen. Die Variabilität des Salzgehaltes zwischen Oberfläche und 10 m ist indessen beträchtlich und wird nur für eine Station dargestellt.

Ich möchte eindringlich betonen, daß die Übereinstimmung experimenteller Ergebnisse mit Freilandbefunden gegenwärtig nur hypothetische Geltung haben kann. Die Zahl autökologisch auswertbarer Meeresuntersuchungen ist noch viel zu gering, um Gesetzmäßigkeiten sicher herausarbeiten zu können. Außerdem fehlt oft Information über Zustand und Veränderlichkeit bestimmter Ökofaktoren, auf deren Veränderung und gegenseitige Beeinflussung erst die Experimente hinweisen.

Sehr auffällig ist die Differenz der Generationszeiten zwischen 32 und 33,9‰ S, die bei 6°C und 12°C (Abb. 1 a, b) gefunden wurde und statistisch gesichert ist. Sie stimmt mit dem beachtlichen Unterschied überein, der beim Zellertrag zwischen diesen beiden Salzgehalten auftritt (siehe Abb. 2). Hulburt und Rodman (1963) studierten die Verbreitung von Phytoplanktonarten zwischen Neu-England und den Bermudas in Abhängigkeit vom Salzgehalt, der im Untersuchungsgebiet zwischen 31,68 und 36,53‰ variierte. Sie fanden *Thalassiosira rotula* nur in Konzentrationen unterhalb 34‰ S. Nach all dem ist anzunehmen, daß der Bereich optimalen Salzgehaltes zwischen 33 und 34‰ deutlich begrenzt wird, was nach den Befunden von Hulburt und Rodman auch für andere neritische Planktondiatomeen zutreffen könnte.

Salzgehalte oberhalb 34‰ sind für *Thalassiosira rotula* als suboptimal, keineswegs als ungünstig zu bezeichnen. Hulburt und Rodman zeigen durch eine zusätzliche Untersuchung bei den Bermudas, daß die Art an kurzfristigen Planktonwachstums in einem Wasser mit 36‰ S maßgeblich teilhaben kann. Die experimentellen Ergebnisse, an adaptiertem Material gewonnen, stimmen mit diesem Nachweis überein. Vermischungen in Verbindung mit zügigen Salzgehaltsänderungen könnten die Art allerdings benachteiligen, wie der starke Kettenzerfall in den Überföhrungskulturen andeutet (siehe Abb. 6). Wahrscheinlich kommen autochthone Populationen von *T. rotula* in allen Meeresgebieten bis 38‰ S zur Entwicklung, wenn sich bestimmte andere Ökofaktoren in einer günstigen Konstellation befinden.

Das Verhalten von *Thalassiosira rotula* in brackigen Gewässern mit Salzkonzentrationen zwischen 20 und 12‰ ist schwer zu beurteilen. Vermutlich findet sie nur dort Existenzmöglichkeiten, wo die Temperatur im Jahresgang weder maßgeblich unter 12°C fällt noch über 18°C bis 22°C steigt. Der untere Grenzwert wird durch den Salzgehalt bestimmt, den die Alge bei niedrigen Temperaturen nicht verträgt, der obere durch verschiedene Effekte der Temperatur (siehe Schöne, 1972). Entsprechende Lebensräume dürften, wenn überhaupt vorhanden, sehr begrenzt vorkommen.

In der westlichen Ostsee, wo *Thalassiosira rotula* bei Salzgehalten zwischen 12 und 18‰ gedeihen könnte, ist die Art meines Wissens nicht nachgewiesen. Offenbar setzen ihr die niedrigen Wassertemperaturen, die zur Zeit der Frühjahrsblüte vorherrschen, in Verbindung mit dem Salzgehalt Grenzen. Ein allochthones Vorkommen wird vermutlich durch die relativ kurzfristigen Veränderungen der Salzgehalte unterbunden. Sollte *T. rotula* mit dem einströmenden Nordseewasser in die Kieler Bucht gelangen, könnte sie nur bei hinreichendem Lichtangebot zur Entwicklung kommen. Das setzt Vermischungen der Wasserkörper unterschiedlichen Salzgehaltes voraus, die von dieser Kieselalge wohl nicht überdauert werden. Die experimentellen Untersuchungen an Überföhrungskulturen zeigten, daß gerade ein Wechsel bei Salzkonzentrationen unter 20‰ beträchtliche Störungen hervorruft. Unter Laborbedingungen ist es gelungen, einen Teil derartig beeinflusster Zellen in den niedrigen Salzgehalten zur Vermehrung zu bringen. Die Vorgänge im natürlichen Ökosystem sind jedoch komplexer als im Versuchsgefäß. Braarud (1962) hat eine Reihe von Umweltfaktoren zusammengestellt, die selektive Wirkung auf die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons bestimmter Wasserkörper haben. Sie sind experimentell zum Teil schlecht simulierbar (z.B. Sinkverhalten und Vertikaltransport, "grazing"). Im Laborversuch entfällt ihre negative Selektion. Demnach ist zu erwarten, daß in der westlichen Ostsee vielleicht verbleibende Initialpopulationen nicht zur Entfaltung kommen.

Zitierte Literatur

- Alderdice, D.F.: Factor combinations: responses of marine poikilotherms to environmental factors acting in concert. In: Marine ecology, Vol. I. Environmental factors, Pt 3. pp 1659-1722. Ed. by O. Kinne. London: Wiley-Interscience 1972
- Allen, E.J.: On the culture of the plankton diatom *Thalassiosira gravida* Cleve, in artificial sea-water. J. mar. biol. Ass. U.K. 10, 417-439 (1914)
- Braarud, T.: Salinity as an ecological factor in marine phytoplankton. Physiologia Pl. 4, 28-34 (1951)
- Species distribution in marine phytoplankton. J. oceanogr. Soc. Japan 20th Anniversary Vol., 628-649 (1962)

- Findlay, I.W.O.: Effects of external factors and cell size on the cell division rate of a marine diatom, *Coscinodiscus pavillardii* Forti. Int. Revue ges. Hydrobiol. 57, 523-533 (1972)
- Fogg, G.E.: Algal cultures and phytoplankton ecology, 126 pp. Madison, Milwaukee & London: University of Wisconsin Press 1966
- Gardiner, A.C.: Fluctuations in the number of cells per colony of the diatom, *Asterionella formosa*. Proc. Linn. Soc. Lond. 153, p. 160 (1941)
- Guillard, R.R.L. and S. Myklestad: Osmotic and ionic requirements of the marine centric diatom *Cyclotella nana*. Helgoländer wiss. Meeresunters. 20, 104-110 (1970)
- and J.H. Ryther: Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt, and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. Can. J. Microbiol. 8, 229-239 (1962)
- Hulburt, E.M. and J. Rodman: Distribution of phytoplankton species with respect to salinity between the coast of southern New England and Bermuda. Limnol. Oceanogr. 8, 263-269 (1963)
- Ignatiades, L. and T.J. Smayda: Autecological studies on the marine diatom *Rhizosolenia fragilissima* Bergon. I. The influence of light, temperature, and salinity. J. Phycol. 6, 332-339 (1970)
- Kain, J.M. and G.E. Fogg: Studies on the growth of marine phytoplankton. I. *Asterionella japonica* Gran. J. mar. biol. Ass. U.K. 37, 397-413 (1958)
- Kinne, O.: The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. II. Salinity and temperature salinity combinations. Oceanogr. mar. Biol. A. Rev. 2, 281-339 (1964)
- Temperature: animals - invertebrates. In: Marine ecology, Vol. I. Environmental factors, Pt 1. pp 407-514. Ed. by O. Kinne, London: Wiley-Interscience 1970
- McLachlan, J.: The effect of salinity on growth and chlorophyll content in representative classes of unicellular marine algae. Can. J. Microbiol. 7, 399-406 (1961)
- Odum, E.P.: Fundamentals of ecology, 546 pp. Philadelphia & London: W.B. Saunders Co. 1959
- Schöne, H.K.: Untersuchungen zur ökologischen Bedeutung des Seegang für das Plankton mit besonderer Berücksichtigung mariner Kieselalgen. Int. Revue ges. Hydrobiol. 55, 595-677 (1970)
- Experimentelle Untersuchungen zur Ökologie der marinen Kieselalge *Thalassiosira rotula*. I. Temperatur und Licht. Mar. Biol. 13, 284-291 (1972)
- Smayda, T.J.: Experimental observations on the influence of temperature, light, and salinity on cell division of the marine diatom, *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. J. Phycol. 5, 150-157 (1969)
- and B.J. Boleyn: Experimental observations on the flotation of marine diatoms. I. *Thalassiosira* cf. *nana*, *Thalassiosira rotula* and *Nitzschia seriata*. Limnol. Oceanogr. 10, 499-509 (1965)
- Experimental observations on the flotation of marine diatoms. II. *Skeletonema costatum* and *Rhizosolenia setigera*. Limnol. Oceanogr. 11, 18-34 (1966)
- Stanley, S.O. and R.Y. Morita: Salinity effect on the maximal growth temperature of some bacteria isolated from marine environments. J. Bact. 95, 169-173 (1968)
- Stosch, H.A. von und G. Drebes: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. IV. Die Planktondiatomee *Stephanopyxis turris*, ihre Behandlung und Entwicklungsgeschichte. Helgoländer wiss. Meeresunters. 11, 209-257 (1964)
- Swift, E. 5th and W.R. Taylor: The effect of pH on the division rate of the coccolithophorid *Criocosphera elongata*. J. Phycol. 2, 121-125 (1966)
- Takano, H.: Diatom culture in artificial sea water - I. Experiments on five pelagic species. Bull. Tokai reg. Fish. Res. Lab. 37, 17-25 (1963)
- Wood, B.J.B., P.B. Tett and A. Edwards: An introduction to the phytoplankton, primary production and relevant hydrography of Loch Etive. J. Ecol. 61, 569-585 (1973)

Dr. H.K. Schöne
 Botanisches Institut der
 RWTH Aachen
 Alte Maastrichter Straße 30
 51 Aachen
 Germany (FRG)