

I. c

Die Vegetation der Nord- und Ostsee

von CURT HOFFMANN, Kiel

Mit 26 Abbildungen

Inhaltsübersicht	Seite
Einleitung	I. c 1
Das Benthos	
1. Floristisch-systematische Zusammensetzung	I. c 1
2. Allgemeine Bedingungen	I. c 4
3. Die ökologisch-soziologische Verteilung	
a) Allgemeines	I. c 9
b) Die einzelnen Gebiete	
Die Nordsee	I. c 13
a) Deutsche Bucht und Helgoland	I. c 13
β) Die übrigen Gebiete	I. c 16
Die Ostsee	I. c 18
Das Phytoplankton	
1. Ökologische Bedingungen	I. c 22
2. Floristisch-systematische Zusammensetzung	I. c 24
Schluß	I. c 29
Literatur	I. c 31

Einleitung Wenn im Rahmen eines zoologischen Werkes wie „Die Tierwelt der Nord- und Ostsee“ ein kurzer Abriß über die marine Vegetation das bieten soll, was für den Zoologen in ökologischer Hinsicht am wichtigsten ist, so ist für die Auswahl des Stoffes der Weg vorgezeichnet. Ohne weiteres kann eine Darstellung aller morphologisch-anatomischen und aller entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse wegfallen. Ferner konnte eine systematische Charakteristik der Zusammensetzung der Flora auf ein Minimum, das zum Verständnis der übrigen ausführlicher behandelten Abschnitte unbedingt notwendig war, reduziert werden. So bleibt eine kurze Schilderung der allgemeinen ökologischen Bedingungen, die eine Vegetation überhaupt erst ermöglichen, eine Darstellung der pflanzen-soziologischen Verhältnisse des Gebietes und eine kurze Charakteristik des marinen Phytoplanktons übrig. Da die marine Vegetation sich in die beiden, ökologisch scharf voneinander getrennten Gruppen der festsitzenden Pflanzen, Benthos, und der schwimmenden Formen, Plankton, scheidet, so ergibt sich von vornherein eine Zweiteilung des zu behandelnden Stoffes.

Benthos 1. Floristisch-systematische Zusammensetzung. — In der marinen festsitzenden Vegetation treten die Phanerogamen stark zurück. Allein die *Zostera*-Arten, die Seegräser, spielen eine allge-

meine Rolle, während andere Formen, wie *Ruppia*, *Potamogeton*, *Zanichellia* oder *Salicornia*, nur an bestimmten, z. T. stark brackigen Teilgebieten angetroffen werden.

Im übrigen beherrschen die Algen das Feld, deren einzelne Gruppen an der Zusammensetzung der Flora sehr verschieden beteiligt sind. Am wenigsten kommen die Blaualgen (Cyanophyceae) zum Auftreffen. *Oscillatoria*-, *Callothrix*-, *Lyngbya*- oder auch *Spirulina*- und *Nostoc*-Arten können wohl größere makroskopische Lager oder Krusten bilden; gegenüber den echten Algen treten sie aber kaum hervor.

Von diesen sollen zunächst die Grünalgen (Chlorophyceae) genannt werden. Sie repräsentieren mit ihren breitlappigen *Ulva*- und *Monostroma*-Arten, den schlauchartigen Formen der Gattung *Enteromorpha* und den zahlreichen, fein verzweigten *Cladophora*-Arten einen wichtigen Bestandteil der sommerlichen Litoralflora. Auch die fadenförmigen *Urospora*- und *Ulothrix*-Arten können in der Spritzzone oft stark hervortreten, während andere grüne Formen, wie etwa die großzelligen *Chaetomorpha*-, die zu den Siphonalen gehörigen *Vaucheria*- und *Bryopsis*-Arten oder die in der Ostsee verstreute *Tolypella* und *Chara* nur mehr lokale Bedeutung gewinnen. Die Fortpflanzungsverhältnisse der Grünalgen sind verhältnismäßig einfach. Wir finden ungeschlechtliche Fortpflanzung durch bewegliche Zoosporen, und typische iso-, aniso- und oogame Formen. Auch ein Generationswechsel ist bekannt geworden, doch sind Sporophyt und Gametophyt stets gleichgestaltet.

Die Braunalgen (Phaeophyceae) zeigen einen weit größeren Formenreichtum als die Grünalgen. Unter ihnen können wir Krustenformen (*Ralfsia*, *Lithoderma*) antreffen, während die *Ectocarpus*-Arten mit ihrem zarten, reich verzweigten, buschigen Thallus an die Cladophoreen erinnern. Buschformen finden wir weiter bei *Sphacelaria* und *Chaetopteris*, bei den kräftigeren *Dictyosiphon*-Arten, bei *Desmarestia viridis* u. a. Ganz anders sind die schnurartigen Formen, wie *Scytosiphon lomentarius* oder die bis zu 2 m lange *Chorda filum* und *Ch. tomentosum* (Meersaite), die an den steinigten Küsten nicht selten sind. Breite, blattförmige Thalli, die an die grünen *Monostroma*- und *Ulva*-Arten erinnern, finden wir bei den *Punctaria*- und den kleineren *Phylitis*-Arten, während die bekannte *Dictyota dichotoma* durch einen regelmäßig dichotom verzweigten, wenige mm breiten Flächenthallus ausgezeichnet ist.

Die derben Fucaceen, wie *Fucus vesiculosus* (Blasentang), *F. serratus* (Sägetang), *Ascophyllum nodosum* und *Halidrys siliquosa* (Knoten-, bzw. Schotentang), erreichen schon recht ansehnliche Größe. Im englischen und norwegischen Gebiet tritt noch *Himanthalia lorea*, der Riementang, hinzu. Dieser besteht aus einem etwa 4 cm im Durchmesser erreichenden kurzgestielten Becher, aus dessen Mitte sich ein oder mehrere, bis 4 m lange, etwa 0.5 bis 1 cm breite, mehrfach verzweigte Sprosse entwickeln, an denen die Fruchtkörper sitzen. Die gewaltigsten der braunen Tange und damit auch die größten Formen der Nord- und Ostsee überhaupt sind schließlich die Laminarien,

die Ledertange, die im Beginn des Sublitorals oft riesige Flächen bedecken. Ihre wichtigsten Vertreter sind der Zuckertang (*Laminaria saccharina*), dessen Thallus ein am Rande gewelltes, bis zu 30 cm Breite und 4 m Länge erreichendes Band an kurzem, derbem Stiel darstellt, sowie Finger- und Palmentang (*L. digitata*, *L. hyperborea*). Auch diese beiden, besonders der Fingertang, können recht ansehnliche Größe erreichen. Ihre Thalli, die sich über einem kräftigen Stiel beim Fingertang allmählich, beim mehr rundlichen, kleineren Palmentang plötzlich in die Thallusfläche verbreitern, sind in lange Bänder zerschlitzt. Im nördliche Gebiet kommen zu den eben genannten Formen noch *Alaria esculenta*, die ihre Zoosporangien auf besonderen, kleinen, am Stiel stehenden Blättchen trägt, und der Sackwurz (*Saccorhiza bulbosa*), der in einen großen, polsterartigen Organ unmittelbar über der Haftscheibe seine Fortpflanzungsorgane trägt, im Gegensatz zu den erstgenannten 3 Arten, die ihre Sporen auf den breiten Thallusflächen ausbilden.

Die Laminarien haben wirtschaftlich eine gewisse Bedeutung. So werden sie, wie auch die Fucaceen, besonders in Schottland und Norwegen als Düngemittel und Viehfutter verwendet. Ihre Asche enthält außerdem bis zu 3% Jod, das in den früheren Jahren in den Kelpbrennereien gewonnen wurde. Aus den derben Stielen, die man auf Helgoland auch heute noch sammelt, werden die in der Pharmazie gebräuchlichen „*Stipites Laminariae*“ gewonnen.

Die Braunalgen, die in vegetativer Hinsicht so weit entwickelt sind, zeigen auch eine hohe Entwicklungsstufe ihrer Fortpflanzungsverhältnisse. Wie bei den Grünalgen finden sich alle Übergänge von Isogamie bis Oogamie. Eine ganze Anzahl Familien haben einen ausgesprochenen Generationswechsel, wobei sich z. T. ein starker Dimorphismus der beiden Generationen ausprägt. So ist gegenüber den riesigen Sporophyten der Laminarien die Geschlechtsgeneration ein wenigzelliges, nur mikroskopisch sichtbares Pflänzchen. Die höchstentwickelten Formen sind die Fucaceen, bei denen sich nur noch eine geschlechtliche Fortpflanzung durch Antheridien und Oogonien findet, die in grubenartigen Vertiefungen, den Konzeptakeln, in großen Mengen ausgebildet werden.

Gehen wir weiter zu den Rotalgen (Rhodophyceae), so treffen wir hier ebenfalls auf eine reiche Formgestaltung; doch bleiben sie in ihrer Größe hinter den Braunalgen weit zurück. Wir finden Arten mit krustenförmigem Thallus, wie etwa *Cruoria*, *Hildenbrandtia* oder *Petrocelis*; bei weitem die Hauptmenge der Arten zeigt aber einen buschigen, ± verzweigten Thallus. Da sind die prächtigen Formen der Gattungen *Callithamnium* und *Antithamnium* zu nennen. Ferner die großen *Polysiphonia*-, *Rhodomela*-, *Cystoclonium*-Arten, die verschiedenen Vertreter des Genus *Ceramium*, deren zarte Formen mit ihren berindeten Knoten und Internodien feinen, verzweigten Perlschnüren gleichen. Auch das prachtvolle *Plocamium*, die derbe *Furcellaria* und *Polyides* sind ausgesprochene Buschformen. Ganz anderen Habitus zeigen dagegen das schlüpfrige, gallertige *Nemalion multifidum* und die braunrote *Dumontia filiformis*; NIENBURG (1930) nennt sie Schnuralgen. Von besonderer Schönheit sind die tiefrot gefärbten, breitblättrigen Formen der *Delesseria*-Arten mit dem Blutroten Seeampfer (*D. sanguinea*), *D. sinuosa* und der schmalblätt-

rigen *D. alata*, die alle in der Ostsee durch eine viel schmalere Blattform ausgezeichnet sind. Ihnen schließt sich das an den englischen Küsten gefundene *Nitophyllum* an, sowie die weiter verbreitete *Rhodomenia palmata* und *Odonthalia dentoides*. Auch die *Phyllophora*-Arten, *Chondrus* und *Gigartina* bilden breite tiefrohe Thalli, denen allerdings die für die Delesserien charakteristische, an Blattnerven erinnernde Struktur fehlt. Große unregelmäßige Thalluslappen bilden schließlich die *Porphyra*-Arten, die wie die fadenförmige *Bangia* z. T. längere Zeit trocken liegen können. Endlich sind noch die mit Kalk inkrustierten Formen zu erwähnen, die entweder als Kalkkrusten (*Lithamnium* u. a.) oder als Kalkbüsche (*Corallina*) gefunden werden.

Mit der Zusammenfassung der Arten unter rein morphologischen Gesichtspunkten zu Formgruppen (Krustenalgen, Buschalgen, Ledertange usw.), wie sie im Vorstehenden besonders bei den Braun- und Rotalgen zum Ausdruck kam, ist selbstverständlich gar nichts über die systematische Zusammengehörigkeit der einzelnen Formen gesagt. Dafür sind nur die Fortpflanzungsverhältnisse der Arten entscheidend.

Wurden diese bei den Phaeophyceen bereits durch das Auftreten eines Generationswechsels kompliziert, so steigern sich diese Verwicklungen noch bei den Rhodophyceen. In dieser Gruppe herrscht im allgemeinen Oogamie. Das weibliche Organ (Karpogon) trägt einen fadenförmigen Fortsatz (Trichogyne). Diese stellt ein Empfängnisorgan dar, an dem die unbeweglichen männlichen Fortpflanzungszellen, die Spermatozoiden, festhaften. Aus der befruchteten Eizelle kann sich eine auf der Mutterpflanze verbleibende, nur mikroskopisch sichtbare zweite Generation entwickeln, die sogenannte Karposporen bildet. Erst diese werden frei und keimen zum Sporophyten aus, der ungeschlechtliche Tetrasporen hervorbringt; aus diesen entsteht der Gametophyt. Sporophyt und Gametophyt sind gleichgestaltet. Im einzelnen wird dieser Typus oft erheblich abgewandelt und kompliziert, besonders, wenn noch der Kernphasenwechsel berücksichtigt wird, doch soll darauf hier nicht näher eingegangen werden.

2. Allgemeine Bedingungen. a) Das Substrat. — REINKE (1889) sagt in seiner Algenflora der westlichen Ostsee: „Das die Abhängigkeit der Algenvegetation von der Bodenbeschaffenheit ausdrückende Gesetz läßt sich in aller Kürze so formulieren: Fester Meeresgrund ist bewachsen, beweglicher Meeresgrund ist unbewachsen.“ Die geologische Beschaffenheit des Substrates spielt dabei im Gegensatz zur Landpflanze keine wesentliche Rolle, da die Algen Nahrungsstoffe nicht aus dem Substrat, sondern aus dem umgebenden Seewasser aufnehmen. Felsiger Boden ist daher, wenn nicht irgendwelche andere Faktoren eine Vegetation unmöglich machen, fast regelmäßig dicht bewachsen, wie die Felsküsten Helgolands, Schottlands, Norwegens und Schwedens sowie die zahlreichen Findlinge in der Ostsee zeigen. Aber auch bewegliche Sand- und Schlickböden können Pflanzenbewuchs tragen, wenn sie vor Brandung oder starken Strömungen geschützt liegen. Beispiele dafür bieten die Fjorde der norwegischen Küste, große Gebiete der Ostsee und das gesamte Wattenmeer der Nordsee, „wo durch vorgelegte Inseln der Seegang so gemildert ist, daß selbst feiner Sand und Schlick nicht mehr verfrachtet werden kann“ (NIENBURG 1930, p. 3).

Neben dem natürlichen festen Untergrund findet man alle Kunstbauten, wie Molen, Brückenpfähle, Buhnen, Bojen u. ä., oft mit dichtem und charakteristischem Bewuchs überzogen. Wie stark solche Kunstbauten für eine Besiedlung ganzer Gebiete bedeutsam werden können, zeigen am besten die holländischen Küstengebiete, deren Schlick- und Sandflächen einen für Algenbesiedlung nur ungünstigen Boden darstellen. Die Steine und Felsblöcke jedoch, die den Außen-

seiten der Deiche aufgelegt werden, ermöglichen auch hier eine reiche Algenvegetation (VAN GOOR 1923).

Schließlich kommen für die epiphytisch wachsenden Formen See-gräser und gröbere Algen, wie Fucaceen und Laminarien, *Furcellaria*, *Phyllophora* u. a., als Substrat in Frage. Teilweise handelt es sich bei diesen Arten um fakultativen Epiphytismus, wie etwa bei vielen Ceramien, Polysiphonien usw., die jederzeit auch auf sonstigem festen Grund zu finden sind. Daneben gibt es aber auch obligate Epiphyten, die vorzüglich auf einer bestimmten Trapppflanze oder wenigstens epiphytisch anzutreffen sind, wie *Elachista fucicola* auf *Fucus*, *Halothrix* auf *Zostera*, *Polysiphonia fastigiata* auf *Ascophyllum nodosum* u. a. Daß der Artenreichtum eines Gebietes oft besonders durch epiphytisch wachsende Formen bedingt ist (vgl. S. I. c 17), soll besonders erwähnt werden.

b) Der Salzgehalt. — Kaum ein anderes Meeresgebiet wird die Bedeutung des Salzgehaltes für die Flora so eindringlich zeigen wie das der Nord- und Ostsee. Während in der Nordsee die Salzgehaltsschwankungen im Oberflächenwasser nur wenige ‰ betragen und auch Differenzen gegenüber dem Wasser größerer Tiefe kaum wesentlich ins Gewicht fallen, ist das im Gebiet der Ostsee anders. Hier können nicht nur regelmäßig zwischen Oberflächen- und Tiefenwasser ganz erhebliche Differenzen im Salzgehalt auftreten, sondern man beobachtet auch ganz allgemein eine stete Salzabnahme O-wärts, bis im Finnischen Busen nur noch fast rein brackiges Wasser vorhanden ist. Die Wirkung dieses Faktors ist außerordentlich, wie Tabelle 1, die in etwas geänderter und ergänzter Form einer Arbeit KYLINS (1907) entnommen ist, für das schwedische Gebiet zeigt.

Tabelle 1.

	Ostsee: Småland (nach SVEDELIUS)	S-Halland und Schonen	Mittleres und N-Halland	Bohuslän
Salzgehalt	7 bis 8‰	17 bis 24‰	19 bis 32‰	27 bis 33‰
Anzahl der Grünalgen	15	29	31	68
Braunalgen	20	45	67	102
Rotalgen	16	56	72	99
Insgesamt	51	130	170	269

Mit aller Deutlichkeit geht hervor, daß parallel der Salzgehaltsabnahme eine erhebliche Abnahme der Artenzahlen einhergeht. Ein weiterer Umstand kommt noch hinzu. Selbst gleiche Arten können in beiden Gebieten ein so verschiedenes Aussehen zeigen, daß nur der Eingeweihte sie als zu einer Art gehörig erkennt. Die Ostseeformen sind meist feiner und zarter, können aber auch erhebliche Formänderungen erleiden, wie wir sie besonders eindringlich von *Phyllophora Brodiaei*, *Delesseria sanguinea*, *Fucus vesiculosus* u. a. her kennen

(vgl. KYLIN 1907). Ob es sich hierbei um reine, durch den Salzgehalt bedingte Modifikationen handelt oder ob eventuell verschiedene Rassen, vielleicht nur Ökotypen, vorliegen, muß offenbleiben, da Untersuchungen in dieser Richtung noch ganz ausstehen und, solange die Kulturmethode besonders für Rotalgen noch so im argen liegen, auch kaum in Angriff genommen werden können. Ebenso soll nicht unerwähnt bleiben, daß es nicht ausschließlich der Salzgehalt sein kann, der als Ursache der genannten Erscheinungen in Frage kommt. Schon KYLIN (1907) diskutiert ausführlich diese Frage und bringt Beispiele, die zeigen, daß auch andere Faktoren hier mitwirken können. Erwähnung verdient die Tatsache, daß Differenzen im Salzgehalt nicht nur die horizontale, sondern auch die vertikale Verbreitung der Algen bestimmen können. Beispiele dafür, daß einzelne Formen in der Nordsee in der Litoralzone verbreitet sind, im Ostseegebiet aber stets sublitoral auftreten, da nur dort der für ein Gedeihen notwendig hohe Salzgehalt zu finden ist, gibt es mehrfach (REINKE 1889, KYLIN 1907, PRINTZ 1926 u. a.).

c) Die Nährstoffe. — Eng verbunden mit dem Salzgehalt ist das Nährstoffproblem. Da die Algen keine Wurzeln, sondern nur Haftorgane ausbilden, so ist es selbstverständlich, daß im Seewasser sämtliche Nährstoffe enthalten sein müssen. Im allgemeinen dürften die Algen sich in ihren Ansprüchen an die einzelnen Elemente nicht wesentlich von den höheren Pflanzen unterscheiden; doch sind wir über die Ernährungsbedingungen im einzelnen infolge der Kulturschwierigkeiten noch recht wenig unterrichtet. Mit Sicherheit läßt sich sagen, daß im Seewasser alle zum Leben notwendigen Elemente vorhanden sind, daß aber sein Hauptbestandteil, das NaCl , nicht als typisches Nährsalz aufzufassen ist. Seine Bedeutung ist in erster Linie wohl eine physikalisch-chemische, eng an das Turgorproblem geknüpfte. Ob N- und P-Salze , die für das Plankton als Minimumfaktoren von ganz hervorragender Bedeutung sind (SCHREIBER 1927), für das Benthos eine gleiche Bedeutung haben, ist nicht näher untersucht. Es ist möglich, daß für diese Formen dieser Faktor wegen der Bodennähe weniger ins Gewicht fällt; denn infolge bakterieller Umsetzungen sind die Bodengewässer N- und phosphatreicher als die Oberflächenwässer (BRANDT 1916/20). Auch eine Antwort auf die Frage nach der Bedeutung des Gehaltes an O_2 und CO_2 im Seewasser für die Besiedlung einzelner Lokalitäten steht noch aus. Von FUNK (1927) wurde diesem Faktor im Golf von Neapel ein nicht zu unterschätzender Einfluß zugeschrieben. In diesem Zusammenhang soll auch darauf hingewiesen werden, daß der immer wieder betonte störende Einfluß organischer Verunreinigungen in Hafengebieten teilweise darin liegen kann, daß eine reiche Bakterienentwicklung den Gehalt des Seewassers an O_2 und CO_2 erheblich beeinflussen muß und dadurch sowohl auf Ansiedlung und üppiges Gedeihen als auch auf Verschwinden und Verkümmern mancher Arten Einfluß haben wird (vgl. FUNK 1927, p. 236). Ob damit allein die Bedeutung organischer Verunreinigungen erklärt werden kann, scheint HOFFMANN zweifelhaft. Schließlich wäre hier noch ein Faktor zu

nennen, dessen Bedeutung kaum näher untersucht ist: die H -Ionenkonzentration. Im allgemeinen ist zwar der p_H -Wert des Seewassers im freien Meere als konstant anzusehen; aber in küstennahen Gebieten, vor allem in abgeschlossenen Hafenanlagen, ändern sich die Verhältnisse erheblich. Der Einfluß wird daher nur lokaler Art sein und vielleicht auch nur temporär durch bestimmte klimatische Konstellation hervorgerufen. Von GAIL (1919) wurde für *Fucus evanescens* das p_H des Seewassers als bestimmend für die Verbreitung gefunden.

d) **Wasserbewegung.** — Ein weiterer sehr einflußreicher Faktor ist die Wasserbewegung. Es kann kaum überraschen, daß in Gebieten besonders starker Brandung Formen fehlen, die an ruhigen Küsten regelmäßig anzutreffen sind oder umgekehrt. Oft genügt eine einzelne aus dem Wasser herausragende Klippe, um das Vegetationsbild der dadurch geschützten Zone sehr deutlich zu beeinflussen. Davon geben KYLIN (1907), NIENBURG (1925, 1930), PRINTZ (1926) u. a. hinreichend Beispiele. In erster Linie hat man dafür die mechanische Kraft der Brandungswellen als Ursache angesehen. FUNK (1927) führt aber für den Golf von Neapel Beispiele an, die zeigen, daß weniger die Wasserbewegung als mechanischer Faktor, sondern die damit verbundene Durchlüftung bedeutsam war.

Zur Wirkung des Wellenschlages tritt der Einfluß der Gezeitenströmung, der so überragend ist, daß in der Nordsee selbst anstehendes Gestein fast vegetationslos bleiben kann (NIENBURG 1925, p. 4). Ja, die Tatsache, daß die gesamte Deutsche Bucht, trotz großer Steine und Felsblöcke, bis auf verhältnismäßig geringe Ufervegetation fast völlig algenfrei ist (REINKE 1889, REINBOLD 1892), findet allein in dieser Ursache ihre Erklärung: Durch Ebb- und Flutstrom wird der feine Untergrund in steter Bewegung gehalten, so daß eine Vegetation nicht aufkommen kann. Auch in anderer Hinsicht zeigt sich der Gezeitenwechsel von gewaltigem Einfluß. Es ist selbstverständlich, daß in den regelmäßig trockenfallenden Gebieten nur Formen gedeihen können, deren Organisation zeitweise Austrocknung, starke Besonnung, Frost und eventuell auch starke Aussüßung durch Regen zu ertragen gestattet. So muß in erster Linie durch Ebbe und Flut die regionale Verteilung der Algen an den Küsten bestimmt werden, wie S. I. c 11 eingehender dargelegt werden soll.

Eine ganz hervorragende Bedeutung erhalten sowohl die regelmäßigen Meeresströme, wie sie besonders im Ostseegebiet, im Kattegat, in den Belten und Sunden an der Oberfläche und in der Tiefe zu finden sind, als auch die unregelmäßigen, durch Wind hervorgerufenen Strömungen. Durch sie werden nicht nur die für die Ostsee bekannten plötzlichen Salzgehaltsschwankungen bedingt, sowie der Austausch nährstoff-reicher und -armer Gewässer ermöglicht, sondern sie spielen als Transportmittel für die Verbreitung der Algen eine bedeutsame Rolle (REINKE 1892, ROSENWINGE 1905, SCHILLER 1909).

e) **Temperatur.** — Im Hinblick auf die floristische Zusammensetzung der gesamten Vegetation ist die Temperatur von großer Bedeutung. So dringen eine Anzahl südlicher Formen gerade noch in

die S-Nordsee ein, fehlen dagegen ganz in ihrem N-Teil. Umgekehrt finden sich arktische Formen nur N des Gebietes. Näher auf eine Analyse der in der Nord- und Ostsee vorkommenden Florenelemente einzugehen, würde zu weit führen.

Jahreszeitliche Einflüsse sind, wie die Verschiedenheit der Sommer- und Wintervegetation eines Gebietes zeigt, sehr deutlich nachweisbar. Es wäre aber falsch, wenn man das allein auf die Temperatur zurückführen würde. Die zunehmende Lichtintensität im Frühjahr ist hier wohl der maßgebendere Faktor (PRINTZ 1926). Inwieweit dann für die Hochsommerflora und für die Fruktifikation vieler Formen während der Sommermonate die Temperatur bedeutsam ist, ist schwer zu entscheiden. Daß eine ganze Anzahl, besonders Braunalgen und Rotalgen, ihr üppigstes Wachstum in den kühlen und kalten Wintermonaten haben und in diese Zeit ihre Fruktifikation verlegen, ist seit langem bekannt. Für *Laminaria* ist kühle Temperatur als fruktifikationsauslösender Faktor kürzlich von SCHREIBER (1930) experimentell bestätigt worden. Doch sind wir im allgemeinen über die Temperaturwirkung noch recht wenig unterrichtet. Die Mehrzahl der Meeresalgen unseres Gebietes dürfte für längere Zeit warme Temperaturen weniger gut als kühle ertragen. Daß Wassertemperaturen um 0° für sehr viele Formen nicht im geringsten schädlich sind, beweist schon die reiche Algenvegetation der nördlichen Gewässer.

Ob Temperaturdifferenzen zwischen Oberfläche und Tiefe des Meeres zur regionalen Verteilung der Algen beitragen, ist denkbar (vgl. OLT-MANNS, 3, p. 355; 1923), doch ist noch wenig sichergestellt. PRINTZ (1926) macht für den Trondhjemsfjord bestimmte Angaben, die zeigen, daß die horizontale Ausdehnung bestimmter Formen auch in kleinerem Teilgebiet durch die Temperatur beeinflusst werden kann. So finden sich im Trondhjemsfjord die wärmeliebenden Arten vorzüglich auf den Schären, während sie im kalten Innenfjord entweder fehlen oder nur im Sommer erscheinen. Von besonderer Bedeutung ist weiterhin Eisbildung, allerdings weniger als Temperatur-, sondern als mechanischer Faktor; denn durch Scheuern und Reiben der Eisschollen werden Steine und Balken der Litoralzone völlig glatt poliert und alle Vegetation dabei vernichtet. Derartige Gebiete müssen im Frühjahr völlig neu besiedelt werden.

In den Gebieten der Nordsee ist die Flora der bei Ebbe trockenfallenden Litoralzone regelmäßig auch der Lufttemperatur ausgesetzt, die infolge ihrer größeren Extreme stärker wirkt. Im Sommer ist hierbei die oft schädigende hohe Temperatur schwer von der damit verbundenen Lichtwirkung zu trennen, im Winter dagegen ist reine Temperaturwirkung vorhanden. Die Winteralgen des Litorals zeigen im allgemeinen recht hohe Kälteresistenz; sie können hart gefrieren und von einem Eismantel umgeben sein, ohne Schaden zu nehmen. Dagegen erfrieren Formen der sublitoralen Zone, die zufällig niedrigen Lufttemperaturen ausgesetzt werden, meist sehr rasch (NIENBURG 1926; vgl. auch KYLIN 1917).

f) Licht. — Als wichtigster ernährungsphysiologischer Faktor zeigt das Licht entscheidenden Einfluß auf die Besiedlung unserer

Meere. Ist es doch allein der Lichtmangel, der in riesigen Räumen der Ozeane das Leben autotropher Pflanzen in der Tiefe völlig unmöglich macht, wenn wir von einigen speziellen Bakteriengruppen absehen. Wie tief das Licht ins Wasser eindringt, hängt vom Trübungsgrad des Wassers und der Sonnenhöhe ab. Es lassen sich daher keine allgemein gültigen Zahlen nennen. Dazu kommt noch die Qualitätsänderung, die das Licht schon beim Durchdringen kleiner Wasserschichten erleidet. Bereits in geringen Tiefen ist fast der gesamte Anteil an roten und gelben Strahlen absorbiert, während der kurzwellige Teil des Spektrums auch in größeren Tiefen noch nachweisbar ist. Intensitätsabnahme wie Qualitätsänderung des Lichtes bleiben nicht ohne Wirkung auf die Vegetation des Meeres, und man hat die immer wieder beobachtete Tatsache, daß die Rotalgen vorzüglich in tieferen, Grünalgen dagegen in den oberen Schichten des Wassers anzutreffen sind, bald mit dem Lichtfaktor in Zusammenhang gebracht.

Es blieb jedoch lange Zeit eine Streitfrage, ob Lichtqualität oder -intensität der entscheidende Faktor für die Verteilung der Farbtypen sei. EHRKE (1929, 1932) hat nun kürzlich experimentell gezeigt, daß beide Faktoren zusammen wirksam sind. Die an der Oberfläche lebenden grünen Formen sind an hohe Intensität und an das Vorhandensein roter Strahlen gebunden, während sie grüne und blaue Strahlen der Tiefe nicht oder kaum auszunützen vermögen. Die roten Tiefenformen dagegen sind als Schattenpflanzen schwächeren Lichtintensitäten angepaßt. Sie können grüne Strahlen um ein wenig besser als die roten verwerten. Die notwendige Intensitätsschwächung des Lichtes vorausgesetzt, vermögen sie also auch im rothaltigen Licht des Oberflächenwassers zu assimilieren.

Danach kann es nicht wundernehmen, daß wir keine scharfe Trennung von roten Tiefenformen, braunen und grünen Typen der Oberflächenwasser finden, sondern infolge irgendwelcher lokaler Intensitätsschwächung des Lichtes auch zahlreiche Rhodophyceen bis nahe an die Oberfläche steigen sehen. Die bis in die Spritzzone vorkommende rote *Porphyra* und *Bangia* sind sogar Beispiele dafür, daß auch rote Formen regelmäßig bei starkem Licht im Oberflächenwasser gedeihen. Daß im übrigen die Wirkung des Lichtfaktors durch die Wasserbewegung und andere Faktoren verdeckt werden kann, ist ohne weiteres klar. Auch jahreszeitliche Lichtschwankungen machen sich bemerkbar. So ist das Auftreten mancher Frühjahrs- und Sommerformen, wie schon erwähnt, zum Teil durch die Intensitätszunahme des Lichtes bedingt. Das gilt auch von der Beobachtung verschiedener Autoren, daß die Vegetation sich im Sommer weiter nach der Tiefe zu erstrecken kann als im Winter.

3. Die ökologisch-soziologische Verteilung. a) Allgemeines. Die Mannigfaltigkeit der allgemeinen Vegetationsbedingungen bringt es mit sich, daß das äußere Bild des marinen Pflanzenwuchses ein recht wechselndes ist, je nachdem, welche Faktoren für eine bestimmte Lokalität in den Vordergrund treten. So groß aber diese im einzelnen auch sein kann, so hat man doch schon frühzeitig erkannt, daß unter dem Einfluß einiger fast überall hervortretender Faktoren eine sich oft mit erstaunlicher Regelmäßigkeit wiederholende Anordnung der einzelnen Arten selbst bei weit auseinanderliegenden Gebieten ergibt. Hier sind neben den Arbeiten von LORENTZ (1863) und BERTHOLD (1878) die KJELLMANNs (1877, 1878) grundlegend geworden, die in den späteren Jahren besonders durch BORGESON (1905), KYLIN (1907) und anderen nordischen Forschern vertieft worden sind. Es war vor

allein die durch Ebbe und Flut bedingte Zonierung, die KJELLMANN dazu führte, von einer Litoral-, Sublitoral- und Elitoralflora zu reden. Innerhalb dieser einzelnen Zonen wurden dann Pflanzengruppen in ihrer $\pm$ regelmäßigen und charakteristischen Zusammensetzung als Assoziationen und Formationen beschrieben. Die scharfe Abgrenzung zwischen den Begriffen der Formation und Assoziation, wie wir sie heute in den Lehrbüchern soziologischer Pflanzengeographie¹⁾ finden, war jedoch noch nicht durchgeführt trotz wiederholter Versuche, hier grundsätzliche Klarheit zu schaffen (BORGESON 1905, KYLIN 1907, COTTON 1912). NIENBURG (1930) ist meines Wissens der erste, der den Anschluß an die soziologische Pflanzengeographie zu gewinnen suchte, und da mir die von ihm klar definierten Formationen der Meeresalgen für den Zoologen in ökologischer Hinsicht von Bedeutung erscheinen, folge ich hier seinem Vorbild.

Mit „Formation“²⁾ wird die physiognomische Beschaffenheit einer Vegetation charakterisiert, wie sie durch das Vorherrschen einzelner Leit- oder Lebensformen ohne Rücksicht auf ihre systematische Zugehörigkeit bestimmt ist. Für die Landvegetation sind uns solche Formationen, wie Wald, Heide, Gebüsch, Steppe, Wiese usw., ohne weiteres geläufig; für die marine Pflanzenwelt aber, die besonders an unseren deutschen Küsten im Verhältnis zu anderen Gebieten eine recht kümmerliche ist, kennen wir derartige Begriffe keineswegs. Ja, es sind sogar für die einzelnen Wuchsformen der Algen, die grundlegend für den physiognomischen Charakter einer Formation sind, bisher bestimmte Ausdrücke wenig üblich. FUNK (1927) hebt mit Recht hervor, daß trotz zahlreicher weitgehender anatomischer und physiologischer Untersuchungen und trotz der Versuche, einzelne Lebensformen als Anpassung an das umgebende Milieu zu deuten (OLTMANN, 3; 1923), ein allgemeines System der Lebensformen für Meeresalgen fehlt. Er stellt als erster ein solches für den Golf von Neapel auf, wobei er von vornherein darauf hinweist, daß es für andere Gebiete je nach dem Fehlen oder Vorhandensein bestimmter Lebensformen anders aussehen wird. Für die nordeuropäischen Meere hat vor kurzem NIENBURG (1930) ein solches System der Lebensformen aufgestellt, das auch für den Zoologen von Interesse ist, weil in den Lebensformen der Algen charakteristische Umweltbedingungen für das Auftreten besonderer Tiergemeinschaften gegeben sind. NIENBURGs System geht von folgenden Grundformen aus:

I. Tange: Die großen derben Formen; ausschließlich zu den Braunalgen gehörend.

- a) Ledertange: Mit flächenartigem Thallus; hierher gehören fast alle Laminarien.
- b) Riementange: Mit bandartigem, gewöhnlich gabelig verzweigtem Thallus; hierher gehören alle *Fucus*-Arten, ferner *Ascophyllum nodosum*, *Himantalia lorea*, *Halidrys siliquosa*.

¹⁾ Solange noch keine endgültige Klärung der verwirrten Nomenklatur pflanzensoziologischer Forschung erzielt ist (DU RUIZ 1930), schien es mir richtiger, für eine allgemeine Darstellung lediglich auf die führenden pflanzengeographischen Lehrbücher (HAYEK 1926, WALTER 1927) zurückzugreifen.

²⁾ Bei der von O. C. SCHMIDT (1931) in seiner ausgezeichneten Bearbeitung der Algenvegetation der Kanarischen Inseln gewählten Bezeichnung der Epilitoral-, Litoral- und Sublitoralzone als „Formationen“ erscheint mir die Anwendung dieses Wortes mit den Grundlagen der Pflanzensoziologie nicht vereinbar.

II. Feinalgen: Alle übrigen Algen, mit Ausnahme der von Kalk inkrustierten.

- a) Krustenalgen: Mit lockeren oder geschlossenen Flächen sich an den Untergrund anheftend; z. B. die gallertigen Lager von *Cyanophyceen*, *Ralfsia*, *Lithoderma*, *Cruoria*, *Hildenbrandtia* u. a.
- b) Fadenalgen: Aus dünnen, gewöhnlich einreihigen, nicht verzweigten, höchstens fingerlangen Fäden bestehend; hierher: *Chaetomorpha*, *Ulothrix*, *Urospora*, *Bangia*, *Erythrotrichia*.
- c) Flächenalgen: Aus unregelmäßig blattartigen Flächen bestehend, die in der Jugend manchmal röhrig verwachsen sein können; hierher: *Enteromorpha*, *Ulva*, *Monostroma*, *Punctaria*, *Phyllitis*, *Porphyra*.
- d) Schnuralgen: Verzweigte oder unverzweigte Schnüre von der Dicke kräftiger Bindfäden und mit Längen von mehreren *dem* bis 2.5 m; hierher: *Scytosiphon*, *Chorda*, *Dumontia*, *Nemalion*.
- e) Busch- und Blattbuschalgen: Dicht verzweigt, wobei die Äste einreihig bis blattartig sein können, 1 bis 50 cm groß; hierher: *Cladophora*, *Ectocarpus*, *Sphacelaria*, *Cladostephus*, *Desmarestia*, *Dictyosiphon*, *Dictyota*, *Callithamnium*, *Antithamnium*, *Polysiphonia*, *Ceramium*, *Rhodomela*, *Phyllophora*, *Delesseria*, *Plocamium*, *Chondrus* u. v. a.
- f) Polsteralgen: Massive und hohle Polster von 1 bis 10 cm Durchmesser; hierher z. B.: *Cutleria*-Sporophyten, *Leathesia*, *Elachista*.

III. Kalkalgen: Mit Kalk inkrustiert.

- a) Kalkkrusten: Von 1 bis 10 cm Durchmesser, auf anderen Substraten aufgewachsen; z. B. *Lithothamnium*.
- b) Kalkbüsche: Von 1 bis 10 cm Durchmesser; z. B. *Corallina*.
- c) Kalkknollen: 1 bis 10 cm Durchmesser, von unregelmäßiger Gestalt und frei auf dem Meeresgrunde wie ein Kiesel rollend; z. B. *Lithothamnium*.

IV. Höhere Pflanzen:

- a) Seegräser.
- b) Queller.

Die Formationen werden nach den dominierenden Lebensformen benannt. Sie können „geschlossen“ sein und den Untergrund dicht bedecken oder „offen“ bei nur lockerer Besiedlung. Hier wird die Beschaffenheit des Substrates eine große Rolle spielen. Wassertiefe und Wasserbewegung werden dagegen in erster Linie die regionale Gliederung der Formationen bestimmen. In allen Küstengebieten, die eine ausgesprochene Gezeitenbewegung aufweisen, wird die Küstenzone zwischen Hochwasser- und Niedrigwassermarken, die regelmäßig trocken fällt, als Litoral, das Gebiet unter der Niedrigwassergrenze, soweit sich überhaupt die Vegetation erstreckt³⁾, als Sublitoral bezeichnet. Die oberste Küstenzone, die sich über der Hochwassergrenze befindet und nur von den Wasserspritzern bei starkem Wellenschlag benetzt wird, ist als Supralitoral vom Litoral abgetrennt worden⁴⁾. Die Ausdehnung der 3 Zonen wird in erster Linie vom Küstenabfall und der Niveaudifferenz zwischen Ebbe und Flut bestimmt; für die Supralitoralzone ist außerdem noch die Brandungsstärke bedeutsam. Die Grenzen der 3 Zonen sind nicht immer scharf erkennbar, besonders der Übergang des Litorals zum Sublitoral ist oft verwischt. Das ist um so eher zu verstehen, als ja in hydrographischer Hinsicht Niedrigwasser- und Flutgrenze nicht nur durch die regelmäßige Wiederkehr der Nipp- und Springtiden, sondern auch durch das vom Winde beeinflusste unregel-

³⁾ Die Bezeichnung der unter 30 m gelegenen Gebiete als „Elitoral“ (KJELLMANN 1878) ist nicht aufrecht zu erhalten (ROSENWINGE 1898, BØRGESSEN 1905).

⁴⁾ Nordische Forscher (BØRGESSEN 1905, KYLIN 1907, u. a.) rechnen auch dieses Gebiet zur Litoralzone, die sie oft in eine obere und eine untere zerlegen. SERNANDER (1917) gliedert die Supralitoralzone nochmals in eine obere, nur von Wasserspritzern, und eine untere, auch von Wellen erreichte Zone.

mäßig starke Ablaufen oder Stauen der Wassermassen weitgehenden Schwankungen unterworfen ist.

Anders liegen die Verhältnisse in der Ostsee, wo sich die Gezeiten praktisch nicht mehr auswirken. Hier ist ein Trockenfallen flacher Küstengebiete nur bei lang andauernden Landwinden möglich. Von einer Regelmäßigkeit, wie sie für die Litoralzone der Nordsee charakteristisch ist, kann hier keine Rede mehr sein. KJELLMANN (1878), dem REINKE (1889) und viele andere gefolgt sind, hat hier die 4 m-Grenze als Übergang der Litoralzone zum Sublitoral angenommen, die im einzelnen natürlich über- und unterschritten werden kann. Bestimmend für diese Grenze war das Auftreten der Laminarien als Formation oder typischer sublitoraler Buschalgcn unterhalb dieser Zone. Die Willkürlichkeit dieser Festlegung ist wiederholt betont worden (KYLIN 1907, DU RIETZ 1930, u. a.). NIENBURG (1930) macht daher den Vorschlag, die Zone der sog. „Schorre“, die am größten Teile der nicht felsigen Ostseeküste ziemlich deutlich als ein flacher Uferstreifen hervortritt und in 2 m Tiefe von einem Steilabfall begrenzt ist, dem Litoral der Nordsee gleichzusetzen, da sie allein bei ablandigen Winden trocken fällt und daher, trotz der Unregelmäßigkeit dieses Trockenfallens, die ökologischen Voraussetzungen der typischen Litoralflora erfüllt. Eine eingehende Begründung dieser Ansicht steht leider aus. Es scheint mir dieser Vorschlag jedoch nicht auf das gesamte Ostseegebiet anwendbar zu sein; denn nach den KYLINschen Untersuchungen (1907, 1918) ist an den schwedischen Küsten doch deutlich ein Unterschied in der Vegetation oberhalb und unterhalb der 4 m-Linie zu finden. Allerdings dürfte, wie schon REINKE (1889) aussprach, das Gebiet der sog. Schorre sich als besondere, obere Litoralzone gegenüber der unteren Litoralzone unterscheiden. Es fehlen aber besonders für die westliche Ostsee genaue Angaben, so daß die Frage für das ganze Gebiet zur Zeit noch nicht zu klären ist.

Innerhalb der genannten Regionen finden sich nun die Formationen ± regelmäßig verteilt, doch nicht etwa so, daß die Formationen der einen Zone die der anderen ausschließen oder umgekehrt, d. h. daß eine Formation jeweils auf eine bestimmte Tiefe beschränkt ist, sondern es finden sich, wie das folgende Schema nach NIENBURG zeigt, auch die gleichen Formationen in ganz verschiedenen Tiefenregionen.

I. Supralitorale Pflanzengesellschaften (nur geschlossen auftretend)

- a) Formation der supralitoralcn Krusten b) Formation der Fadenalgcn

II. Litorale Pflanzengesellschaften

1) Geschlossene Formationen

Auf festem Untergrund

- a) Formation der oberen Flächenalgcn c) Formation der unteren Flächenalgcn
b) Formation der litoralcn Riementangc d) Formation der Schnuralgcn

Auf weichem Untergrund

- a) Formation des Quellers b) Formation des Seegrases

2) Offene Formationen: Litorale Buschalgcn

- a) Auf festem Untergrund b) Auf weichem Untergrund

III. Sublitorale Pflanzengesellschaften

1) Geschlossene Formationen

Auf festem Untergrund

- a) Formation der Kalkkrusten c) Formation der Kalkknollen
b) Formation der Ledertange

Auf weichem Untergrund
Formation des Seegrases

2) Offene Formationen

- a) Formation der sublitoralen Riementangen b) Formation der sublitoralen Buschalgen

Die Formation, die nach physiognomischen Gesichtspunkten auf die Lebensform gegründet ist, wird nun von ganz verschiedenen floristischen Einheiten zusammengesetzt, die als Assoziationen bezeichnet werden. So finden wir an Helgolands Küste eine *Fucus platycarpus*-, eine *F. vesiculosus*- und eine *F. serratus*-Assoziation, die alle 3 zur Formation der Riementangen zu zählen sind. Stets wird die Assoziation nach einer oder mehreren bestimmenden Leitarten bezeichnet, was jedoch nicht ausschließt, daß daneben andere Arten als Begleitpflanzen eingestreut sind, die teilweise auch andere Lebensformen aufweisen. Wenn z. B. in einer *F. serratus*-Assoziation *Ectocarpus*- und *Poly-siphonia*-Arten auftreten, die doch typische Buschalgen darstellen, so wird man diese Assoziation doch zur Formation der Riementangen zählen. So klar werden die Verhältnisse aber nicht immer liegen; man wird oft Assoziationen antreffen, in denen keine besondere Lebensform vorherrscht, so daß eine Eingliederung in eine bestimmte Formation des obengenannten Schemas unmöglich wird.

b) Die einzelnen Gebiete. — Wenn wir jetzt an eine kurze floristische Charakteristik der einzelnen Gebiete herangehen, so ist der Weg, den wir einzuschlagen haben, durch die geographische Gliederung der Nord- und Ostsee bereits gegeben (s. Teil I. d).

Die Nordsee.

a) Die Deutsche Bucht und Helgoland. — Die Algenvegetation der Deutschen Bucht würde kaum besondere Beachtung finden, wenn nicht die Insel Helgoland als eine Algenoase⁵⁾ in ihr gelegen wäre. Der durch die Gezeitenströmung stets in Bewegung gehaltene Sand- und Schlickboden ist auf weite Strecken hin⁶⁾ völlig vegetationslos, und auch an den Küsten der dem Festland vorgelagerten Inseln wie denen des Wattenmeeres ist die Besiedlung eine nur kümmerliche im Vergleich mit anderen Gebieten (REINKE 1889, 1893; REINBOLD 1892, 1893a, b). Nur der steil aus dem Meere aufragende Felssockel Helgolands ist von einer reichen und dichten Algenvegetation überzogen, deren Beschreibung wir uns zunächst zuwenden wollen. Wir folgen hierbei der neuesten und floristisch besten Darstellung, die uns NIENBURG (1925) gegeben hat.

Die supralitoralen Algengesellschaften sind am klarsten und üppigsten an der Westmole, der Stelle der stärksten Brandung an der Insel, ausgeprägt. Hier steigt die Formation der Krustenalgen mit einer *Calothrix scopulorum*-Assoziation, bis 3.50 m über Mittelhochwasser. Verfolgen wir die Besiedlung der Mole an dieser Stelle weiter, so erscheint an der unteren Grenze des Supralitorals eine Fadenalgenformation in Gestalt der *Bangia fuscopurpurea*- und *Enteromorpha*

⁵⁾ KRÜMMEL sagt, die deutsche Nordsee sei eine pflanzenlose Wüste, aus der Helgoland wie eine Oase herausrage.

⁶⁾ Von den Diatomeen wird ganz abgesehen.

lingulata-Assoziation. Während die *Calothrix*-Zone, die an den der Brandung ausgesetzten Sandsteinfelsen der Insel wohl infolge des zu weichen, leicht abbröckelnden Gesteins kaum ausgebildet ist, im Sommer oft wochenlange Austrocknung ertragen kann, sind die Fadenalgen schon von reichlicherer Wasserbenetzung abhängig. Die Enteromorphen werden zum Teil sogar schon kurz, aber regelmäßig überflutet.

Mit der nach unten anschließenden Formation der Flächenalgen, die aus einer *Porphyra-Enteromorpha intestinalis*-Assoziation gebildet wird, gelangen wir in die Litoralregion. Eingestreut ist als Begleiter häufig die braune Krustenalge *Ralfsia verrucosa*, die an anderen Stellen der Insel auch als supralitorale Krustenformation angetroffen wird. Noch im Gebiet der Flächenalgen beginnt die Formation der Riementange, die das gesamte Litoral beherrscht und daher selbst dem Laien sofort auffällt. Sie setzt sich von oben nach unten aus den 3 scharf abgegrenzten Assoziationen des *Fucus platycarpus*, *F. vesiculosus* und *F. serratus* zusammen, von denen die letzte bereits bis unter die Niedrigwassergrenze herabreicht. An dieser Stelle treten auch die litoralen Buschalgen mit *Rhodomela subfusca*, *Ceramium rubrum* und *Chordaria flagelliformis* auf, jedoch nur als offene Formation.

An dem eben geschilderten Profil der Helgoländer W-Küste besitzt die Litoralzone kaum eine größere Ausdehnung, als der Niveaudifferenz zwischen Hoch- und Niedrigwasser entspricht; dort aber, wo bei flach-abfallenden Felsen eine breite Zone trockengelegt wird, ändert sich das erheblich. So bietet die nördliche und westliche Abrasionsterrasse⁷⁾ Helgolands ganz das typische Bild einer oft bis zu 200 m Breite sich erstreckenden, dicht bewachsenen Litoralzone. Auch hier herrscht die Formation der Riementange, und, da die Abrasionsterrasse anfangs etwas steiler und dann erst flach abfällt, ist es in erster Linie die letzte der 3 Fucaceen-Assoziationen, die auf der ausgedehnten Terrasse angetroffen wird. Die *Fucus platycarpus*- und *F. vesiculosus*-Assoziation sind dagegen nur wenig stärker ausgeprägt als an der beschriebenen W-Mole. Bei der großen Ausdehnung der Riementange finden sich naturgemäß eine große Anzahl von Begleitpflanzen ein, die häufiger sogar für die Sublitoralzone charakteristisch sind. Das Erscheinen solcher sublitoralformen im trockenfallenden Litoral ist nur dadurch ermöglicht, daß sie bei Ebbe durch die sich über sie lagernden *Fucus*-Pflanzen vor zu hellem Licht und zu starker Austrocknung geschützt sind. Aus dem gleichen Grunde vermögen sie auch der Frostwirkung der Wintermonate zu widerstehen, der die wenig kälte-empfindlichen Litoralformen stets ausgesetzt sind.

Als solche Begleitpflanzen sind *Chondrus crispus* zu nennen und einige rote Krustenalgen. Außer diesen sublitoralformen Arten finden sich an den Stellen, die nicht von *Fucus* besiedelt sind, auch litorale Buschalgen in offener Formation. Es ist die schon oben erwähnte *Ceramium rubrum-Rhodomela subfusca*-Assoziation mit *Chordaria* als Begleiter; dazu kommen noch andere Vertreter, wie *Corallina officinalis* mit ihren rosaroten verkalkten Zweigen, *Cystoclonium purpurascens*, *Ectocarpus*- und *Cladophora*-Arten, *Cladostephus*, *Sphacelaria*, *Laurencia*, und an den auch bei Niedrigwasser gerade noch überspülten Stellen oder in kleinen Tümpeln *Dictyota dichotoma* u. a.

⁷⁾ Man versteht darunter den Felssockel, der das aus dem Meer herausragende „Oberland“ umgibt und bei Flut stets überspült ist, bei Ebbe aber auf weite Strecken hin trockenläuft.

Es bleibt noch, kurz auf die Sublitoralregion einzugehen. Sie beginnt mit der Formation der Ledertange, die in Helgoland von den 3 Assoziationen der *Laminaria saccharina*, *L. hyperborea* und *L. digitata* gebildet wird. Als Begleiter tritt besonders *Delesseria alata* hervor. Stets sind die Laminarien auf festen Untergrund angewiesen. In tieferen Prielen und Rinnen, die der Gezeitenströmung wohl nicht so ausgesetzt sind und mit ihrem Geröll, Sand und Muschelschalen ein weniger geeignetes Substrat bieten, finden wir an Stelle der Ledertange auf der nördlichen Abrasionsterrasse die offenen Formationen der sublitoralen Riementange, unter denen besonders *Halidrys siliquosa*, der Schotentang, und *Desmarestia aculeata* als Begleiter auffallen. Die Ledertange gehen bei Helgoland selten tiefer als 6 m; dort machen sie den nicht offenen Formationen der sublitoralen Buschalgen Platz, die sich bis zu einer Tiefe von etwa 10 m erstrecken; dann macht Sandboden ihre Entwicklung unmöglich. Als Vertreter dieser sublitoralen Buschalgen sind besonders die schönen, tiefroten *Delesseria sanguina*, *D. sinuosa*, *Plocamium coccineum*, *Halarachnion*, sowie die *Phyllophora*-Arten zu nennen.

Wenden wir uns der übrigen Deutschen Bucht zu. Auf ihre Algenarmut wurde bereits hingewiesen. An den Küsten kommt es kaum zu ausgesprochener Formationsbildung. Nur dort, wo durch vorgelagerte Inseln die Strömungen gemildert sind, tritt die charakteristische Vegetation des Watts hervor. Auf sie muß noch kurz eingegangen werden. Das bestuntersuchte Wattgebiet ist der Königshafen bei List auf Sylt. Nach NIENBURG (1927) lassen sich auch hier 3 typische litorale Zonen unterscheiden. Die Supralitoralzone ist jedoch wegen des mangelnden Wellenschlags nicht als Spritzzone ausgebildet, sondern sie wird „nur durch das Saugvermögen des Untergrundes feucht gehalten“ (NIENBURG 1930). Man kann in ihr eine Krustenformation, die von der Cyanophyce *Microcoleus* gebildet wird, unterscheiden, an die sich eine Fadenalgenformation mit *Rhizoclonium* und *Enteromorpha clathrata* anschließt. Im Brackwasserwatt wird diese durch *Vaucheria* vertreten. Schwer ist es, im Watt des Königshafens wegen der sehr flach abfallenden Küste die Übergangsgrenze vom Sublitoral zum Litoral festzulegen. Es ist deshalb auch nicht überraschend, wenn die litorale Flächenalgenformation (*Enteromorpha intestinalis* und *E. Linza*) mit der letzten supralitoralen Fadenalgenformation sich vermischt. Im weiteren Bewuchs der Litoralzone weichen die Verhältnisse gegenüber der Helgoländer Küste ab; denn es treten jetzt ganz neu die Formationen des Quellers und der Seegräser hinzu. Dem Ufer zunächst gelegen ist die *Salicornia herbacea*-Assoziation mit *Suaeda maritima* als eingestreutem Begleiter. Es folgt die Formation der Seegräser, die als *Zostera nana*- und *Z. angustifolia*-Assoziation erscheint, mit *Chaetomorpha Linum* als häufig anzutreffendem Begleiter. An einigen Stellen ist die von NIENBURG als Lebensgemeinschaft aufgefaßte *Fucus Mytili*-Formation noch zu nennen. Die *Fucus*-Pflanzen, die vom normalen Typus etwas abweichen, sind nicht auf den Muschelschalen festgewachsen, sondern stecken lose im Schlick und werden nur durch die Byssusfäden der Muscheln festgehalten (NIENBURG 1927).

Im sublitoralen Gebiet des Wattenmeeres trifft man auf große Seegraswiesen von *Zostera marina*. Als Begleiter treten hier eine Anzahl Buschalgen auf, wie *Ceramium*-, *Ectocarpus*- und *Polysiphonia*-Arten. Sie können da, wo durch Muschelschalen und Gerölle ein festes Substrat gebildet wird, mit einigen anderen Formen auch zu sehr lockeren Buschalgenformationen zusammentreten.

Wenn wir die Verhältnisse der marinen Vegetation der Deutschen Bucht, insbesondere Helgolands, etwas ausführlicher geschildert haben, so liegt das erstens darin begründet, daß diese Gebiete dank der NIENBURGSchen Untersuchungen recht genau bekannt geworden sind, und zweitens, daß die gesamten übrigen Gebiete der Nordsee weitgehend in ihren Vegetationsverhältnissen denen Helgolands und teilweise denen des Wattenmeeres gleichen. Wir können uns daher bei der Besprechung der übrigen Gebiete weit kürzer fassen.

β) Die übrigen Gebiete. — Betrachten wir zunächst die holländischen Küsten. Ihre Vegetation hat VAN GOOR (1921, 1923) untersucht. Es wurde schon oben erwähnt, daß hier die Algenvegetation sich besonders an den Steinen der Deiche findet, da die den Küsten vorgelagerten Schlick- und Sandflächen ein wenig geeignetes Substrat für die Besiedlung darstellen. Im allgemeinen ist die Brandung an den holländischen Küsten so gemildert, daß eine ausgesprochene supralitorale Zone fehlt. Nur an wenig Stellen wird gelegentlich die supralitorale Fadenalgenformation durch eine *Ulothrix*-Assoziation vertreten. Das Litoral dagegen zeigt ein ähnliches Bild wie bei Helgoland, wenn auch hier die Formation der Flächenalgen häufig fehlt. Wenn sie auftritt, so ist sie an den freien Meeresküsten durch *Porphyra*, an mehr brackigen Stellen durch *Enteromorpha* vertreten. Auffallend ist die Formation der Riementange. An Orten, die der Brandung nicht zu stark ausgesetzt sind, schiebt sich oft zwischen *Fucus platycarpus* und *F. vesiculosus* *Ascophyllum nodosum*, eine Form, das auch in Helgoland innerhalb der Formation der Riementange vereinzelt zu finden ist.

Als Begleiter trifft man verschiedene Flächen- und Buschalgen an (*Enteromorpha ramulosa*, *Elachista*, *Ceramium* u. a.). Die litoralen Buschalgen treten ebenfalls klar heraus in einer gemischten *Polysiphonia-Cladophora*-Assoziation, in der fast gleich häufig *Polysiphonia urceolata*, *Ceramium rubrum* und *Cladophora rupestris* mit einer ganzen Anzahl eingestreuter zarter Begleitformen anzutreffen sind. Die dann folgenden Laminarien führen bereits zum Sublitoral, das an den holländischen Küsten fast nur durch die Formation der Ledertange besiedelt ist. Diese sind nur durch *L. saccharina* und *L. digitata* vertreten. Das Fehlen der für die Laminarien sonst so zahlreichen Epiphyten sei hierbei besonders hervorgehoben. Die sublitoralen Buschalgen werden fast ganz vermißt, was sich aus den Bodenverhältnissen erklärt. Im Sublitoral fehlen zusammenhängende Steinflächen fast ganz, so daß nur vereinzelte Muschelschalen oder Geröllsteine besiedelt sind. Bemerkenswert ist noch für die holländischen Wattgebiete die sublitorale Formation der Seegräser, die zum Teil in großen Mengen sehr charakteristische Begleitformen aufweisen. van Goor führt besonders zwei verschiedene Typen an, die „Rotalgen-*Zostera*-Vegetation“, in der besonders reichhaltig *Ceramium*-Arten gefunden werden, und eine „Grünalgen-*Zostera*-Vegetation“, in der zwar noch einige Rotalgen auftreten, aber die Grünalgen, besonders *Cladophora*-Arten, überwiegen (vgl. S. 1. c 21).

Die Algenflora der englischen Nordseeküste, besonders die Schottlands, ist mit ihrer Mannigfaltigkeit den übrigen Nordseegebieten überlegen. Leider gibt es meines Wissens über die Algenflora dieses Gebietes nur eine nun schon fast 50 Jahre zurückliegende

zusammenfassende Bearbeitung von RATTRAY: „Über die Verteilung der marinen Algen im Firth of Forth“. Hier sind aber trotz der Beachtung verschiedenster ökologischer Faktoren eine ganze Menge Punkte unberücksichtigt geblieben, die für einen Vergleich mit den übrigen Gebieten der Nordsee wertvoll und z. T. unverlässlich sind. Seine angeführten Algen-Areale, die wohl sehr weitgefaßten Assoziationen entsprechen, habe ich in der Reihenfolge ihres Auftretens in Tab. 2 zusammengestellt, in der auch in Kolonne 3, soweit sich das aus den Angaben RATTRAYS ersehen läßt, die wichtigsten Formen entsprechend dem NIENBURGSchen Schema angeführt werden. Man sieht, daß sie sich zwanglos diesem Schema einordnen lassen:

Tabelle 2.

Bezeichnung nach RATTRAY	Region	Formation nach NIENBURG
1. <i>Enteromorpha</i> -Area	Supralitoral	Krustenalgen: <i>Cyanophyceae</i> , <i>Ralfsia</i> , <i>Prasiola</i> Fadenalgen: <i>Ulothrix</i> , <i>Urospora</i> , <i>Bangia</i>
2. <i>Fucus</i> -Area	Litoral	Flächenalgen: <i>Enteromorpha</i> , <i>Monostroma</i> , <i>Porphyra</i> Riementange: <i>Fucus platycarpus</i> , <i>F. vesiculosus</i> , <i>Ascophyllum nodosum</i> , <i>Fucus serratus</i> , <i>Himanthalia lorea</i> Buschalgen: <i>Cystoclonium</i> , <i>Polysiphonia</i> , <i>Furcellaria</i> , <i>Bryopsis</i> , <i>Ahnfeltia</i> , <i>Dictyosiphon</i> , <i>Corallina</i> , <i>Ceramium</i> , <i>Rhodomela</i>
3. <i>Corallina</i> -Area		
4. <i>Sphacelaria-Griffithsia</i> -Area		
5. <i>Cystoclonium</i> -Area		
6. <i>Phyllophora Brodiaei</i> -Area	Sublitoral	
7. <i>Laminaria</i> -Area		Ledertange: <i>Alaria esculenta</i> , <i>Laminaria saccharina</i> , <i>L. hyperborea</i> Buschalgen: <i>Plocamium</i> , <i>Furcellaria</i> , <i>Phyllophora</i> , <i>Ahnfeltia</i> , <i>Polyides</i> , <i>Ceramium</i> , <i>Delesseria</i> , <i>Nitophyllum</i>
8. <i>Delesseria</i> -Area		
9. <i>Nitophyllum</i> -Area		

Im einzelnen ist zur Tabelle 2 kaum etwas zu bemerken. Die litoralen Buschalgen sind reichhaltiger vertreten als in den übrigen Gebieten. Inwieweit hierbei einzelne der RATTRAYSchen Assoziationen nur lokaler Natur sind, läßt sich leider aus seinen Angaben nicht entnehmen. Nur für die *Sphacelaria-Griffithsia*-Assoziation ergibt sich, daß sie mehr seewärts gelegen ist, an geschützten Stellen der Buchten aber durch die *Cystoclonium*-Assoziation ersetzt wird. Lokaler Art dürfte auch für geschützte Standorte eine Schnuralgenformation mit *Nemalion multifidum* sein, die an der äußersten Niedrigwassergrenze fast schon im Sublitoral auftritt. Die letzte der 4 Buschalgenformationen, die *Phyllophora Brodiaei*-Assoziation, scheint bereits sublitoralen Charakter zu tragen, was sich aus ihrer Ausdehnung bis zu 18 m Tiefe und der Bemerkung RATTRAYS ergibt, daß sich *Phyllophora Brodiaei* besonders in der typisch sublitoralen *Laminaria*-Assoziation häuft. Für die Ledertange ist *Alaria esculenta* und *Saccorhiza bulbosa* neu. Beides sind Laminarien, von denen jedoch nur die erste assoziationsbildend erscheint, während die zweite vereinzelt bis ins unterste Litoral hinein gefunden wird. Sehr reich ist im Gegensatz zur holländischen Küste die Epiphytenflora der Laminarien, die im einzelnen zu besprechen zu weit führen würde. Als Begleiter der Ledertange werden erwähnt: *Phyllophora Brodiaei*, *Delesseria alata*, *Lithothamnium polymorpha*, *Cruoria*, *Odonthalia* u. a. Von den sublitoralen Buschalgen ist besonders *Nitophyllum* zu nennen, das eine von den für die schottischen Küsten häufigeren südlichen Formen darstellt.

Die Vegetationsverhältnisse der norwegischen Küste gleichen ganz dem, was wir bisher kennen lernten (vgl. HANSTEEN 1892, BOYE 1895, KYLIN 1910, PRINTZ 1926). Nur tritt hier ein sehr deutlicher Unterschied zwischen den exponierten und geschützten Küsten hervor, wie er wohl in ähnlicher Weise auch an den englischen Küsten bereits zu finden ist.

Der Hauptunterschied liegt in der Ausbildung der litoralen Riementange. Die an der exponierten Küste fast ganz oder bis auf eine schmale Zone von *Himanthalia lorea* an der untersten Niedrigwassergrenze verschwunden sind. Sie werden durch eine üppige litorale Buschalgenformation vertreten. An den geschützten Stellen sind die Riementange dagegen ausgezeichnet entwickelt. Sie beginnen mit einer *Pelvetia canaliculata*-Assoziation, die bis zu 3 dm in die Supralitoralzone heraufreicht und uns hier zum ersten Male entgegentritt. Ihr folgt *Fucus vesiculosus* und *Ascophyllum*. Sobald die Küste etwas offener wird, verschwindet *Ascophyllum* und damit auch der für *Ascophyllum* typische Begleiter: *Polysiphonia fastigiata*. Nach unten schließen die Riementange mit *F. serratus* ab, der oft schon bis ins sublitorale Gebiet reicht, besonders dann, wenn an etwas offeneren Küsten sich zwischen *F. serratus* und *F. vesiculosus* noch *Himanthalia lorea* einschleibt. Nach BOYE (1895) findet sich gelegentlich zwischen *Fucus serratus* und *F. vesiculosus* an einigen Stellen eine Formation litoraler Flächenalgen, die aus einer *Rhodymenia palmata*-Assoziation besteht. Das erinnert ganz an das, was LYLE (1920) von der englischen Kanalküste berichtet. Die litoralen Buschalgen erscheinen an geschützten Stellen meist eingestreut als Begleiter der Riementange, nur vereinzelt bilden sie lockere Lokalassoziationen.

Im Sublitoral finden sich an der exponierten Küste die Ledertange mit *Alaria esculenta*, *Laminaria digitata* und *L. hyperborea*, während *Saccorhiza* und *L. saccharina* nur vereinzelt anzutreffen sind. An geschützten Orten jedoch treten die Ledertange nicht zu Formationen zusammen. Hier treffen wir im obersten Sublitoral auf Riementange mit einer *Fucus serratus*- und *Halidrys siliquosa*-Assoziation. Aber schon an nur wenig exponierten Stellen wird *F. serratus* von den nun auftretenden Laminarien ins litorale Gebiet verdrängt, während *Halidrys* nur noch vereinzelt erscheint. Noch im obersten Sublitoral beginnt an vielen Stellen eine neuartige lokale Formation, eine Formation sublitoraler Schnuralgen in Gestalt einer *Chorda*-Assoziation, die bis zu 10 m Tiefe vordringt. Eine Ausbildung weiterer sublitoraler Formationen ist trotz des Vorkommens zahlreicher Arten unterblieben.

Das ganze Florengebiet der Nordsee erscheint in seiner soziologischen Struktur verhältnismäßig einheitlich, soweit die große Linie im Auge behalten wird; daß im einzelnen durch die Bildung zahlreicher lokaler Assoziationen die Mannigfaltigkeit weit größer ist, bedarf kaum einer Erwähnung.

Die Ostsee.

Mit dem Übergang in das Gebiet der Ostsee ändern sich die hydrographischen Verhältnisse; 1) findet die schon oben erwähnte Ausbuchtung nach O zu statt, 2) aber nimmt die Gezeitenströmung außerordentlich rasch ab, so daß schon an der schwedischen Küste die dadurch bedingten Niveauschwankungen praktisch nicht mehr spürbar sind. Besonders der letzte Faktor muß sich deutlich auf die Vegetation auswirken.

Wir betrachten zunächst die schwedische W-Küste, deren Vegetation dank der ausgezeichneten Untersuchungen KYLINS (1907,

1918) mit zu den am besten erforschten Teilen mariner Flora gehört. Der Salzgehalt fällt im Gebiet stetig von N nach S (vgl. Tab. 1 auf S. I. c 5). Infolge des fehlenden Gezeitenwechsels ist eine scharfe Begrenzung der Litoralzone hydrographisch nicht gegeben. Sie wird bei etwa 3 bis 4 m angesetzt (vgl. S. I. c 12). Trotz der abweichenden hydrographischen Verhältnisse ähnelt die Vegetation noch dem, was wir an den Küsten mit ausgeprägten Gezeiten fanden. Im Supralitoral sind sehr schöne Krustenformationen von *Hildenbrandtia* ausgebildet, über die sich die schwarzen Gürtel von *Verrucaria maura*, einer Flechte, hinziehen. Meist folgt eine Fadenalgenformation mit *Bangia* und *Ulothrix* oder *Urospora*; doch tritt an vielen Stellen eine prachtvolle Flächenalgenformation von *Porphyra* dazwischen. Die Flächenalgen erscheinen hier also im Gegensatz zu den Gebieten der Nordsee oberhalb der Fadenalgen, ohne daß dafür irgendeine Erklärung gegeben werden kann.

Der Übergang der supralitoralischen Zone zur litoralischen ist nicht immer ganz leicht festzulegen. Bei ruhigen Standorten dürfte er mit der Mittelwasserlinie zusammenfallen, an exponierten Lokalitäten etwas über diese verschoben sein. Das Auftreten der litoralischen Riementang ist immer ein Charakteristikum dieser Zone, wenn auch *Fucus spiralis* oft mehrere dm ins Supralitoral hinaufreichen kann. Meist tritt *F. vesiculosus* an seine Stelle, der dann von *F. serratus* abgelöst wird, wenn sich nicht eine *Ascophyllum nodosum*-Assoziation dazwischen schiebt. Auch die litoralischen Buschalgcn können in einer *Corallina*-Assoziation mit *Polysiphonia urceolata*, *Spermothamnium roseolum* und *Chordaria* als Begleitern vertreten sein. An anderen stark exponierten Stellen, wo der Riementanggürtel oft durch *F. vesiculosus* oder überhaupt nicht ausgebildet ist, tritt hier noch in breiter Zone *Spongomorpha* hervor. Für das Litoral ist auch die gelegentlich auftretende Schnuralgenformation von *Nemalion multifidum* charakteristisch, die hier aber etwa an der Mittelwasserlinie oder wenig darunter angetroffen wird. Der Grund dafür, daß die Formation hier, in der Litoralzone, nach oben verschoben ist, im Nordseegebiet aber stets im untersten Litoral erscheint, ist zweifellos im Fehlen des Ebbe- und Flutwechsels zu sehen. Im Sublitoral finden wir wieder die Ledertange mit *Laminaria saccharina*, *L. digitata* und *L. hyperborea*, von denen die letztere allerdings nur bei 15 bis 20 m Tiefe formationsbildend ist. Als typische Begleiter treten verschiedene *Delesseria*- und *Phyllophora*-Arten, *Cystoclonium* u. a. auf. Es folgen die sublitoralischen Buschalgcn, die in einer ausgedehnten *Furcellaria*-Assoziation, in der *Mytilus* oft in großen Mengen auftritt (DU RIETZ 1925), ausgebildet sind. Da, wo die Laminarien nicht formationsbildend sind, beherrscht diese Assoziation das ganze Sublitoral fast allein. In ihr sind Polysiphonien, *Chondrus crispus*, *Phyllophora*- und *Delesseria*-Arten, *Cystoclonium*, *Rhodomela subfusca* und mehrere *Ceramium*-formen als Begleiter eingestreut, von denen einzelne an bestimmten Stellen selbst assoziationsbildend werden können.

Etwas Neues tritt aber insofern im Sublitoral hinzu, als sich auch die Schlick- und Sandflächen mit *Zostera* besiedeln. Durch das Fehlen

der Gezeitenströmung werden diese in der Nordsee fast stets beweglichen Böden hier zum festen Substrat und damit der Besiedlung zugänglich.

Je weiter wir nun vom Kattegat durch Belte und Sunde nach S gehen, umso mehr verliert sich eine so scharfe Formationsbildung, wie sie für die Nordsee fast allgemein war, besonders dort, wo felsige Küstengebiete, wie etwa an den deutschen Ostseeküsten, fehlen oder meist vorhandene Sandböden nur eine lockere Besiedlung zulassen⁸⁾. Hier kommt es nur zu Assoziationsbildungen, die allerdings meist weniger scharf gegeneinander abgegrenzt sind und auch in ihrer Aufeinanderfolge nicht immer in gleicher Weise festgelegt sind. Nur auf kleinstem Raum, an Brückenpfählen, an Steinmolen und ähnlichem können sich Ansätze von Formationen, wie wir sie im großen im Nordseegebiet kennen lernten, finden. Hier sind supralitorale Krusten- und Fadenalgenformationen vorhanden, die sich meist aus *Cyanophyceen*- und *Bangia-Urospora*- oder *Rhizoclonium*-Assoziationen zusammensetzen. Da eine regelmäßige Brandung durch die Flutwellen fehlt, verschwinden diese Formationen häufig während des Sommers. Meist folgen an der Wasseroberfläche Enteromorphen, die die Flächenalgen vertreten; an sie schließen dann bei Brückenpfählen litorale Buschalgen an mit *Ceramium*, *Polysiphonia* oder *Callithamnium*, soweit nicht durch Pfahlmuscheln jede Besiedlung unmöglich gemacht wird. Dabei ist es, wie schon REINKE (1889) hervorhebt, eigentümlich, daß die an Brückenpfählen auftretenden Muscheln fast durchweg unbewachsen sind, während sich auf den sublitoralen Muschelbänken häufig ein dichter Algenbewuchs findet. Im Frühjahr kann *Pylaiella*, im Sommer auch *Bryopsis* hinzukommen. An Steinwällen finden wir unter den Enteromorphen meist *Fucus vesiculosus*, zwischen dem die vorhin erwähnten Rotalgen ebenfalls verbreitet sein können.

Auch am flachen Sandstrand kommt es, wenn genügend Geröllsteine vorhanden sind, zu einer $\pm$ geschlossenen Riementangformation, die sich etwa bis zu 4 bis 5 m Tiefe erstreckt, falls *Fucus* nicht schon vorher am Rand der Schorre von *Zostera marina*, die im Gebiet der Ostsee eine bedeutsame Rolle spielt, verdrängt wird. Fehlen große Steine, so sind im oberen Litoral des Sandstrandes, also im Gebiet der Schorre, keinerlei geschlossene Formationen ausgebildet. Doch sind hier in größerer Anzahl Buschalgen vertreten, besonders *Cladophora*-Arten, ferner *Pylaiella* und häufig *Dictyosiphon*, daneben auch einige Schnuralgen, wie *Dumontia* und *Scytosiphon*, aber vorherrschend ist keine Form. Inwieweit Assoziationen gebildet werden (vgl. NIENBURG 1930), harrt einer genauen Untersuchung; das gilt auch für das untere Litoral, die Zone zwischen 2 und 4 bis 5 m, die ebenfalls einige typische Formen beherbergt. *Fucus vesiculosus* kann vorhanden sein und sich bis ins Sublitoral erstrecken, wo dann vereinzelt *Fucus serratus*, der fast ganz ins Sublitoral gewandert ist und in der ganzen Ostsee nur eine geringe Rolle spielt, auf geröllhaltigem Boden erscheint. Ebenso

⁸⁾ Leider fehlt für die dänischen und deutschen Gebiete der W-Ostsee eine eingehende Bearbeitung der pflanzensoziologischen Verhältnisse. Die Darstellung knüpft daher an das an, was in einzelnen umfassenderen floristischen Werken gelegentlich genannt ist (REINKE 1889a, ROSENWINGE 1909/1931, LAKOWITZ 1929 u. a.), und ist durch das, was aus eigener Anschauung bekannt ist, ergänzt.

treten die Ledertange mit *Laminaria saccharina* und *L. digitata* nur vereinzelt auf Steinen auf und dort, wo Sand und Schlick gemischt sind, auch auf Schalen von *Astarte* und *Cyprina*. Die Laminarien verschwinden weiter O mit abnehmendem Salzgehalt ganz. Im tieferen Sublitoral sind die Buschalgen im bunten Durcheinander gemischt; formationsbildend erscheint eigentlich nur *Furcellaria*, der dann eine ganze Anzahl Epiphyten aufsitzen. Gelegentlich tritt *Delesseria sanguinea* hervor. Charakteristisch sind die Häufungen von Buschalgen am Fuße vereinzelt stehender Laminarien. Überall da, wo große Felsblöcke im Sublitoral liegen, sind diese meist mit verschiedenen Arten von Buschalgen besiedelt (*Phyllophora*, *Rhodomela*, *Furcellaria*, *Delesseria*), denen als Epiphyten manche zarte Formen, wie *Rhodochorton*, *Chantransia*, *Callithamnium* usw., aufsitzen.

Auf weiten Gebieten des Sublitorals dominiert das Seegras, *Zostera marina*, das häufig schon im Litoral beginnt und sich bis zu 10 m, auf Sandboden sogar noch erheblich tiefer, erstreckt. Meist bleiben in solchen Seegraswiesen Sand- und Geröllflächen offen, auf denen sich dann jeweils eine typische Litoral- oder Sublitoralflora findet. OSTENFELD (1908), der für die dänischen Gewässer die Seegrasformation untersucht hat, unterscheidet 2 verschiedene Typen:

1) Die Sand-*Zostera*-Formation, die aus schmalblättrigen Formen besteht.

2) Die breitblättrige Mud-*Zostera*-Formation.

Entsprechend ihren Begleitformen können sie auftreten als:

Rotalgen-*Zostera*-Assoziation, die teils auf den schon erwähnten eingestreuten Sand- und Steinflächen, teils epiphytisch eine besondere Algengesellschaft beherbergt, wie *Furcellaria*, *Polysiphonia*, *Cystoclonium*, *Rhodomela*, *Enteromorpha*, *Pylaiella* u. a.

Grünalgen-*Zostera*-Assoziation, die in mehr brackigen Gebieten auftritt und typische Grünalgen, wie besonders *Enteromorpha*, *Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Ulva*, *Chara*, *Tolypella* usw. beherbergt. Diese verschiedenen Vegetationstypen dürften für die gesamte Ostsee charakteristisch sein, wenn auch für die W-Ostsee deutschen Anteils und die O-Ostsee genaue Angaben fehlen.

Von den salzärmeren Gebieten der Ostsee sind besonders die schwedischen O-Küsten von SVEDELIUS (1901) untersucht. Der Salzgehalt ist im Durchschnitt schon auf 7 bis 9‰ gesunken; doch treten hier, da felsige Küsten vorhanden sind, noch bestimmte, freilich nicht sehr scharf ausgeprägte Formationen heraus. Die von SVEDELIUS genannte *Enteromorpha*-Formation, die sich als deutlich grüner Horizont unmittelbar unter dem Wasserspiegel hinzieht, entspricht der Blattalgenformation des Litorals. Nur lokal wird eine supralitorale Fadenalgenvegetation mit *Urospora* genannt, aber schon die *Gobia-Dictyosiphon*-, sowie die *Rhodochorton*- und die *Ceramium*-Assoziationen dürften im oberen Litoral kaum allgemein formationsbildend angetroffen werden; sie würden die litoralen Buschalgen vertreten. Erst die Riementangformation ist wieder deutlich ausgeprägt, aber nur mit einer einzigen *Fucus vesiculosus*-Assoziation, die bis zu 5 m herabreichen kann und einige epiphytische Begleiter, *Ektokarpeen*, *Elachista* und *Dictyosiphon*, trägt. An exponierten Küsten verschwindet *Fucus*, und dort erscheint *Pylaiella*. Im Sublitoral treten nur offene Buschalgenformationen auf in einer *Furcellaria*-*Rhodomela*-Assoziation, als deren Begleiter *Cladophora rupestris*, *Sphacellaria racemosa*, *Phyllophora Brodiaei* und *Polysiphonia nigrescens* zu nennen sind. Die erste,

die im Nordseegebiet bis in die litorale Zone heraufsteigt, ist vermutlich wegen des größeren Salzgehalts der Tiefe lediglich auf das Sublitoral beschränkt. Vereinzelt wird auch *Fucus serratus* erwähnt. An geschützten Stellen der Küsten sind im Litoral nur noch die Enteromorphen, die auch hier die Formation der Blattalgen vertreten, und die Riementangen mit *Fucus vesiculosus* genannt; alles andere fehlt oder zeigt kaum Assoziationscharakter. Im Sublitoral werden zusammengetriebene Algenmassen erwähnt, die eine bestimmte Zusammensetzung aufweisen.

Gehen wir im Gebiet weiter NO in den Finnischen Busen, so finden wir noch Grünalgen, besonders *Enteromorpha*, an der Wasseroberfläche zu Assoziationen vereint, denen sich jetzt schon eine ganze Anzahl Süßwasserformen zugesellen. Die wenigen Vertreter der Rot- und Braunalgen werden meist nur vereinzelt und vielfach auch in stark verkümmerten Exemplaren gefunden (GOBI 1874, 1877).

Phytoplankton 1. Ökologische Bedingungen. — Wir haben oben die Bedeutung der einzelnen ökologischen Faktoren in ihrer Auswirkung auf das Benthos kennen gelernt. Mutatis mutandis läßt sich alles das, was dort gesagt wurde, auch auf das Plankton übertragen, allerdings ist die Auswirkung der einzelnen Faktoren oft eine viel größere. Wir können trotzdem auf eine Wiederholung verzichten; jedoch soll in ganz groben Zügen die Bedeutung der ökologischen Faktoren in ihrer Gesamtheit und ihrem mannigfach wechselnden Zusammenspiel für die Zusammensetzung und Masse des Planktons umrissen werden.

Es ist eine auffallende Erscheinung, daß in den Frühjahrs- und Herbstmonaten im Plankton oft eine einzige Art geradezu sprunghaft in Umengen erscheint, um ebenso plötzlich oder allmählich wieder völlig zu verschwinden. BRANDT (1901) war der erste, der den Gedanken ausgesprochen hat, daß es der Nährstoffgehalt des Seewassers ist, der das Aufflammen solcher Plankton-Hoch-Zeiten bedingt und mit seiner Erschöpfung zum Rückgang der Planktonten führt. Doch hat erst viele Jahre später SCHREIBER (1927) mit seiner eleganten biologischen Analyse die BRANDTsche Theorie aufs glänzendste bestätigt. Fig. 1 zeigt eindeutig, wie die Produktionsfähigkeit des Seewassers in den einzelnen Monaten jeweils vom Phosphat- oder Nitratgehalt, den beiden Minimumfaktoren, abhängig ist.

Der Gehalt des Seewassers an diesen Stoffen ist aber örtlich recht verschieden. Das Wasser in Boden- und Ufernähe und an Flußmündungen ist z. B. oft erheblich N_2 - und P_2O_5 -reicher als das Wasser der offenen See. Ein Austausch und ein Durchmischen dieser nährstoffreichen und -armen Gewässer wird erst durch Strömungen aller Art, wie Windströmungen, Vertikalströmungen oder regelmäßige Meeresströme, möglich. Dadurch wird aber ein Faktor bedeutungsvoll, der, von klimatischen Bedingungen weitgehend abhängig, in einem gewissen Ausmaß den Charakter des Zufälligen trägt. So berichtet BUSCH (1917) z. B. von einem plötzlich erneuten Anwachsen der schon in starker Abnahme begriffenen Frühjahrswucherung des Planktons der Kieler

Förde Mitte VI. 1912, als durch zufällige Windströmungen große Mengen nährstoffreichen Nordseewassers in die Förde gelangten. Im Jahr darauf oder Jahre vorher (LOHMANN 1908) war an der gleichen Stelle ein solches nochmaliges Aufblühen um diese Zeit nicht zu beobachten. Auf ein anderes, jedes Jahr wiederkehrendes Beispiel hat GRAN (1906) hingewiesen; im Kattegat ist das Wuchern des Frühjahrsplanktons stets an den Einstrom des zwar salzarmen, aber durch starke Süßwasseraufnahme nährstoffreichen Ostseewassers gebunden.

Nährstoffgehalt des Wassers allein genügt natürlich nicht; die übrigen Faktoren, Temperatur, Licht und Salzgehalt, müssen auch mög-

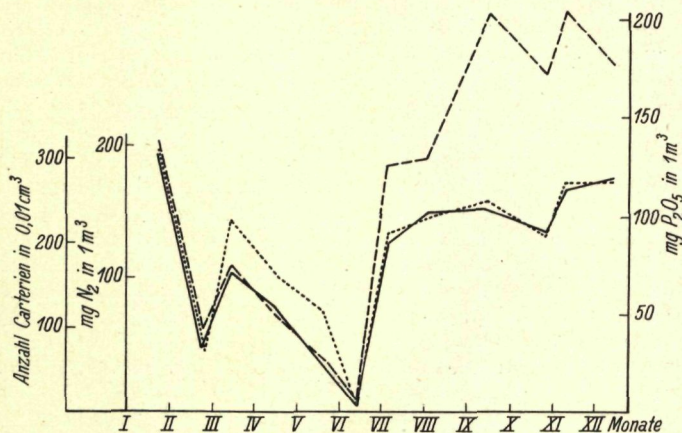


Fig. 1. — Pflanzenproduktion des Meerwassers; N₂-Gehalt; --- P₂O₅-Gehalt. — Nach SCHREIBER (1927).

lichst optimal sein. So unterbleibt trotz reichlicher Nährstoffe bei den niedrigen Wintertemperaturen eine üppige Entwicklung der Planktonen, da die Mehrzahl von ihnen in ihrem Gedeihen an warme Temperaturen gebunden sind. Diese Temperaturabhängigkeit einzelner Formen ist oft sehr charakteristisch. LÜCKE (1912) berichtet z. B. vom Auftreten von *Rhizosolenia Shrubsolei* am Feuerschiff Borkumriff im IV., sobald die Wassertemperatur auf 6.5° C gestiegen ist, und von ihrem endgültigen Verschwinden im XII., wenn diese Temperatur wieder erreicht ist. Im allgemeinen ist Temperatur- und Lichtwirkung nur schwer voneinander zu trennen. LOHMANN weist darauf hin, daß das Produkt aus Licht und Wärme für die Wintermonate streng parallel mit der Planktonmasse einhergeht; in den Sommermonaten dagegen entspricht der enormen Steigerung des Wärme-Licht-Produktes keine annähernd gleiche Steigerung der Planktonmasse. Hier treten entweder andere Faktoren ins Minimum und hemmen eine weitere Entwicklung des Planktons, oder die Licht-Temperatur-Wirkung wird so groß, daß sie die Entwicklung vieler Arten schädigt. Es mag noch erwähnt werden, daß Licht und Temperatur in stärkerem Maße als beim

Benthos auf das Tiefenvorkommen der einzelnen Phytoplanktonten Einfluß haben.

Schließlich ist noch der Salzgehaltsfaktor zu nennen, dem GRAN (1932) eine ganz außerordentliche Bedeutung in der Ökologie des Planktons zuspricht. Schon geringe Schwankungen in der Salinität, wie sie durch Strömungen bei benachbarten Gebieten auftreten, können einen durchaus verschiedenen Charakter der Planktonentwicklung bedingen. Das tritt im allerschärfsten Maße im Ostseegebiet hervor, wo durch den salzreichen Unterstrom des Kattegats oft massenhaft Nordseeformen weit hereintransportiert werden. Ihr Vordringen ist genau mit dem Einstrom des salzreichen Wassers nachweisbar. Meist kommt es jedoch nicht zu einem Massenaufreten dieser Formen, weil der schwächere Salzgehalt eine weitere Entwicklung beeinträchtigt. Daher ist auch das Vorkommen vieler Nordseeformen nur auf das salzreichere Tiefenwasser der Ostsee beschränkt. Ähnliches finden wir beim Eindringen von Brackwasserformen ins Gebiet der salzreichen W-Ostsee oder von Süßwasserformen in Salzwasser an Flußmündungen.

Noch eine Frage muß diskutiert werden: wo kommen plötzlich die einzelnen Formen des Planktons her, von denen oft wenige Wochen vor der üppigsten Entwicklung nicht ein einziges Individuum zu finden war? Wir unterscheiden nach HAECKEL zwei Formen des Planktons, das neritische und das ozeanische (Mero- oder Holoplankton). Unter der ersten Gruppe sind alle Formen zusammengefaßt, die bei ungünstigen Bedingungen Dauersporen bilden. Diese sinken zu Boden und machen dort eine Ruhezeit durch. Sie können bei Eintritt günstiger Bedingungen zu neuen Individuen heranwachsen, deren rasche Vermehrung zu ungeheueren Massenansammlungen führt. Natürlich dürfen diese Sporen nicht in Tiefen absinken, in denen eine neue Entwicklung unmöglich ist. Die meroplanktischen oder neritischen Formen werden daher stets in Küstennähe oder in Nähe flacher Bänke angetroffen werden. Das hindert aber nicht, daß sie trotzdem durch die Strömung oft weit hinaus in die offene See verfrachtet werden. Die holoplanktischen, ozeanischen Formen bleiben Zeit ihres Lebens Planktonten. Sie werden sich stets in geringerer Anzahl im Gebiet vorfinden, und nur dann, wenn sie in nährstoffreiche Strömungen bei sonst optimalen Entwicklungsbedingungen gelangen, üppig zu wuchern beginnen.

2. Floristisch-systematische Zusammensetzung. — Zwei Gruppen sind es, die neben einigen wenigen Vertretern der Grünalgen, Cyanophyceen und Flagellaten die Hauptmasse des Planktons bilden: Diatomeen und Dinoflagellaten (Peridineen). Die letzteren wurden ausführlich in Teil II. d dieses Werkes behandelt; wir können uns daher hier allein auf die übrigen Gruppen, insbesondere die Kieselalgen, beschränken.

Die Diatomeen sind durch das Vorhandensein zweier schachtelartig ineinandergreifender Schalen aus Kieselsäure ausgezeichnet, die das mit einer dünnen Pektinmembran umkleidete Plasma umschließen. Die übereinandergreifenden Ränder der Schalen werden als Gürtelbänder bezeichnet. Die Vermehrung geschieht durch einfache Zell-

teilung, die wegen der nicht wachstumsfähigen Kiesel säuremembran zu einer allmählichen Verkleinerung der Individuen führt. Bei einer bestimmten Minimalgröße oder beim Eintritt bestimmter äußerer Bedingungen tritt Auxosporenbildung auf, die zu Individuen ursprünglicher Größe führt. Die Auxosporenbildung ist bei den pennaten Formen, zu denen in erster Linie die Grunddiatomeen gehören, mit einem Sexualprozeß verbunden. Bei den zentrischen Arten, den Hauptformen des Planktons, ist ebenfalls eine geschlechtliche Fortpflanzung nachgewiesen; doch steht sie in keinem Zusammenhang mit der Auxosporenbildung. Bei Eintritt ungünstiger Lebensbedingungen werden in den Zellen Dauersporen gebildet.

Die Diatomeen stellen eine außerordentliche form- und artenreiche Gruppe dar, von der im Phytoplankton in erster Linie zentrische Formen vorherrschen. Da sind zunächst die *Chaetoceras*-Arten zu nennen, die mit ihren langen Hörnern zu Ketten vereint oft das gesamte Plankton beherrschen. Von den zahlreichen Formen seien nur wenige angeführt. *Chaetoceras danicum* Cl. (Fig. 2) und *Ch. holsaticum* Schütt (Fig. 5) sind weniger salzliebend und finden sich daher nur im Ostseegebiet. Die erste ist eine Form der östlichen, mehr brackischen Gebiete, die letztere eine Form der westlichen Ostsee. *Ch. boreale* Bail (Fig. 6), *Ch. curvisetum* Cl. (Fig. 4), *Ch. debile* Cl. und *Ch. decipiens* Cl. (Fig. 3 A, B) sind dagegen fast nur auf die Nordsee beschränkt. Ihre Hauptentwicklung zeigen die *Chaetoceras*-Arten im Frühjahr und nochmals, in geringerem Maße, im Herbst, zu der gleichen Zeit, in der besonders im Ostseegebiet sich auch *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl. (Fig. 7) in ungeheuren Mengen einfindet. Sie ist durch feine Kieselstäbchen zwischen den $\pm$ voneinander entfernten Zellen ausgezeichnet.

Die schönen, z. T. schwer bestimmbareren *Coscinodiscus*-Arten treten der Masse nach erheblich zurück. Erwähnt werden soll *C. Granii* Gough (Fig. 9), der seine Höhezeit mehr in der warmen Jahreszeit hat, während *C. concinnus* W.-Sm. (Fig. 8 A, B), wie die meisten *Coscinodiscus*-Arten auch, Ende des Winters (vom II. bis IV.) am üppigsten entwickelt ist. In der Nordsee häufiger als in der Ostsee sind weiterhin die Arten der Gattung *Biddulphia*, die durch ihre Form auffällt. Drei Arten kommen in Betracht: *B. aurita* (Lyng.) Bréb. (Fig. 12), *B. mobilensis* (Bail) Grun. (Fig. 11 A, B, C) und *B. sinensis* Grev. (Fig. 10), von denen die letztere, die ursprünglich im Indik und Pazifik beheimatet ist, erst vor 30 Jahren, vermutlich durch Schiffe, in die Nordsee eingeschleppt wurde und sich von da an rasch bis ins Kattegat hinein verbreitet hat. Ihre Hauptvegetationsperioden fallen in verschiedene Jahreszeiten: *B. aurita* hat ihr Entwicklungsmaximum im Frühjahr, die beiden anderen Formen im Herbst.

Viel bedeutsamer als *Coscinodiscus*- und *Biddulphia*-Arten sind für das Plankton die Species der Gattung *Rhizosolenia*. In der Nordsee sind vor allem *Rh. Shrubsolei* Cl. (Fig. 14), ferner *Rh. Stollterfothii* Perag (Fig. 16) und die ozeanische *Rh. styliformis* Btw. (Fig. 15) zu nennen, während nach LOHMANN (1908) *Rh. alata* Brightw. und *Rh. hebetata* (Bail) in der Form *semispina* Hensen (Fig. 13) auch in der Ostsee nicht selten sind. Ihre Hauptentwicklungszeiten liegen im Herbst,

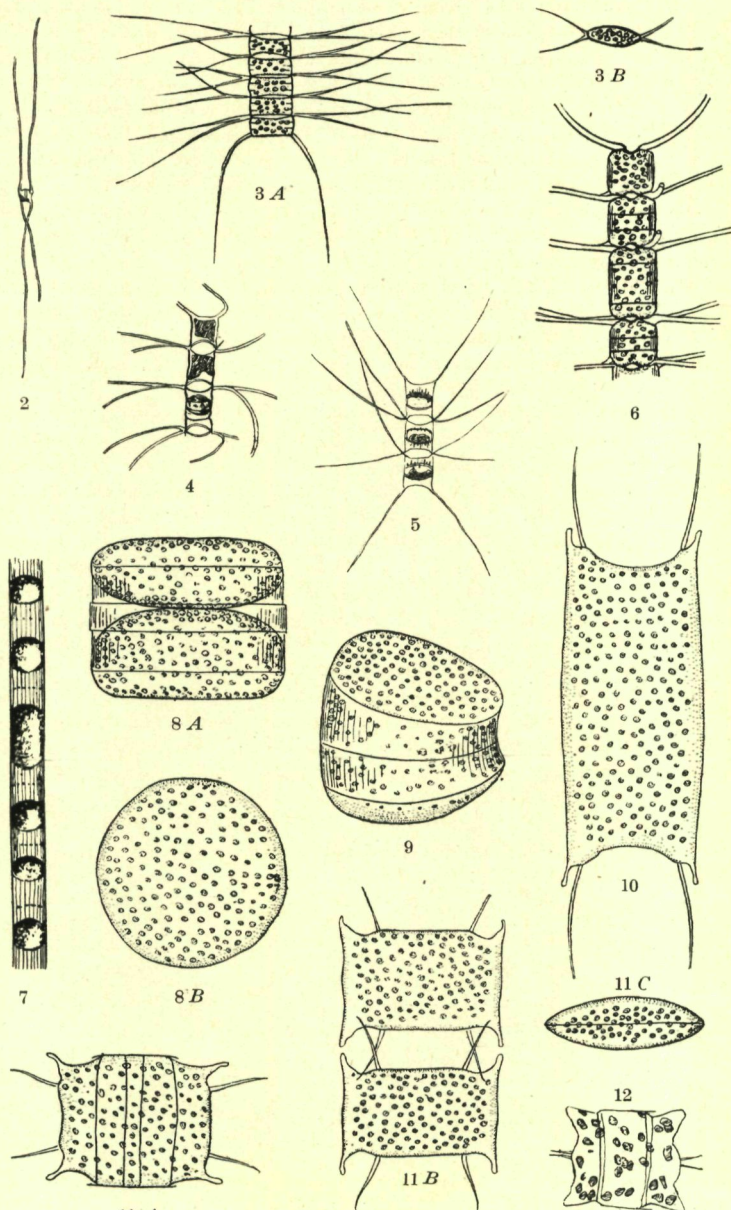


Fig. 2 bis 12: Diatomeen.

nur *Rh. semispina* weist keinen so ausgeprägten Rhythmus auf. Von den *Thalassiosira*-Arten, deren kleine Zellen durch Schleimstränge zu Ketten vereint sind, spielen in beiden Meeren *Th. Nordenskiöldii* Cl. (Fig. 20 A, B) und *Th. gravis* Cl. (Fig. 21 A, B) eine Rolle. Sie sind ausgesprochene Frühjahrsformen; das gilt auch von der Gattung *Asterionella*, von deren Arten *A. Bleakeleyi* W.-Smith (Fig. 17), deren sternartig zur Kolonie vereinigte Zellen von der verbreiterten Basis aus sich allmählich verjüngen, um an der Spitze wieder breiter zu werden, häufiger und weiter verbreitet ist als *A. japonica* Cl. (Fig. 24). Diese Art unterscheidet sich von der vorigen dadurch, daß ihre sternartig zusammenstrebenden Zellen nur an der Basis verbreitert sind. Die *Asterionellen* sind, wie die im Frühjahr und Herbst häufige *Thalassiothrix nitzschoides* Grun. (Fig. 19), Vertreter pennater Planktondiatomeen. Die letztere Art ähnelt den *Asterionellen*, ist aber durch die Zellform und die Schleimpfropfen, die die Zellen zu sternartigen Kolonien vereinen, leicht zu unterscheiden.

Cerataulina Bergonii Perag (Fig. 25) und *Guinardia flaccida* (Castr.) (Fig. 22) sind einfache Formen, die mit Ausnahme der östlichen Ostsee überall zuweilen in größeren Mengen auftreten können. Ihre Vegetationszeiten werden verschieden von den Autoren angegeben. Im allgemeinen findet sich *Cerataulina* im V. und dann vom Sommer bis Herbst, während *Guinardia* nur für die Sommer- und Herbstmonate angegeben wird. Die eigenartige *Eucampia zoodiacus* Ehr. (Fig. 18) ist wieder mehr auf die Nordsee beschränkt. Sie hat 2 ausgesprochene Maxima, das eine im Frühjahr, das andere im Herbst (LÜCKE 1912). In küstennahen Gebieten kann sich zuweilen die schöne große *Melosira Borreri* Grev. (Fig. 23) in Massen finden. Sie ist schon eine typisch litorale Form, die wie viele Grunddiatomeen (besonders *Navicula*-, *Synedra*- und *Nitzschia*-Arten) zeitweise bei bewegter See sehr zahlreich im Plankton erscheinen kann. Ihre Vegetationszeiten sind wechselnd. LOHMANN gibt I. und II., BUSCH die Herbstmonate an.

Die Diatomeen beherrschen besonders im Frühjahr das Phytoplankton; auch im Herbst zeigen sie, wie wir eben sahen, häufig nochmals eine üppige Wucherung; doch treten dann die Dinoflagellaten, besonders *Ceratium*-Arten in den Vordergrund.

Von den übrigen im Plankton gefundenen Gruppen sei nur auf ein paar Vertreter hingewiesen. Die Cyanophyceen finden sich häufiger im Gebiet der östlichen Ostsee während der warmen Jahreszeit. Hier kann *Nodularia spumigena* Mertens in großen Mengen auftreten. Auch die planktonischen Grünalgen häufen sich in den brackischen

- Fig. 2. *Chaetoceras danicum* Cl., 125:1. — Fig. 3. *A Chaetoceras decipiens* Cl., Gürtelbandsansicht, 50:1; B Dasselbe, Schalenansicht, 50:1. — Fig. 4. *Chaetoceras curvisetum* Cl., 200:1. — Fig. 5. *Chaetoceras holsaticum* Schütt., 220:1.
 Fig. 6. *Chaetoceras boreale* Bail, 50:1. — Fig. 7. *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl., 400:1. — Fig. 8. *A Coscinodiscus concinnus* W. Smith, Gürtelbandsansicht, 35:1; B Dasselbe, Schalenansicht, 35:1. — Fig. 9. *Coscinodiscus Grantii* Gough, 35:1.
 Fig. 10. *Biddulphia sinensis* Grev., 30:1. — Fig. 11. *A Biddulphia mobilensis* Bail, Gürtelbandsansicht, 30:1; B Dasselbe Gürtelbandsansicht, 30:1; C Dasselbe, Schalenansicht, 30:1. — Fig. 12. *Biddulphia aurita* (Lyng.) Bréb., 250:1.

Fig. 2, 4, 5, 7, 12 nach BRANDT & APSTEIN; Fig. 3, 6, 8 bis 11 nach JOHNSTONE, SCOTT & CHADWICK.

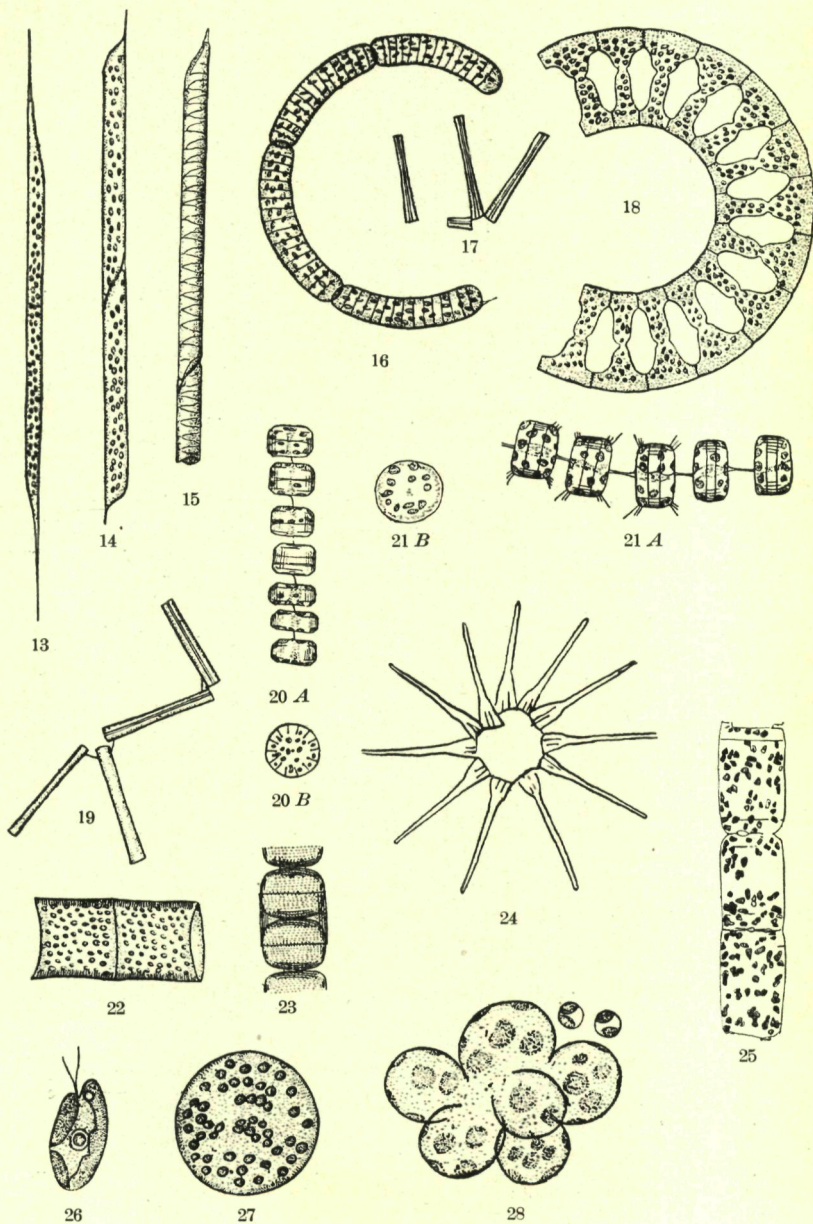


Fig. 13 bis 25: Diatomeen; Fig. 26, 27: Flagellaten; Fig. 28: Chlorophyceae.

Gebieten der Ostsee, doch sind einige Arten, wie z. B. *Halosphaera viridis* Schmitz (Fig. 28) auch in der Nordsee verbreitet. Diese Art erscheint im Herbst und hält sich oft bis weit in den Winter hinein (CLEVE 1898). Von den Flagellaten sei die im Winter besonders häufige rotgefärbte *Rhodomonas baltica* Karstens (Fig. 26), sowie die braune *Phaeocystis Pouchetii* Lagerheim (Fig. 27) erwähnt, die im Frühjahr in der Nordsee und Ostsee in großen Mengen erscheinen kann.

Die Flagellaten, die im Netzplankton neben Diatomeen und Peridineen so stark zurücktreten, spielen jedoch im Nannoplankton eine recht bedeutsame Rolle. Hier sind vor allem die Kockolithophoreen (*Coccolithophoridae*) zu nennen. Ihre zarten, oft mit Geißeln versehenen Plasmakörper sind mit einer „aus kleinen, eigentümlich gestalteten Kalkplättchen, den Coccolithen“, gebildeten Schale umgeben (LOHMANN 1902). Erwähnt sei *Pontosphaera Huxleyi* Lohm., die von LOHMANN für die Ostsee als häufigster Vertreter der Gattung angegeben wird, während WULFF (1923/30) *Discosphaera tubifer* (Murr. & Blackman) Lohm. als häufigste Art bei seinen Nordseeuntersuchungen nennt. Neben den Kockolithophoriden führt dieser Autor noch eine Volvocinee, *Carteria*, an, sowie mehrere nackte Peridineen, die meist einen sehr erheblichen Anteil an der Zusammensetzung des Nannoplanktons haben.

Schluß Werfen wir noch zum Schluß die Frage auf nach der Bedeutung der marinen Vegetation, sowohl des Planktons als auch des Benthos, für die marine Fauna, so ist für das Plankton eine Antwort leicht zu finden. Es ist allgemein bekannt, daß wir im Stoffhaushalt des Meeres die Pflanzen als Produzenten, die Tiere als Konsumenten bezeichnen. Hierbei ist in erster Linie an das Phytoplankton gedacht, das mit seinen enormen Massen für zahlreiche Meerestiere die wichtigste Nahrung darstellt. Zum großen Teil werden die Planktonten direkt von den Tieren als Nahrung aufgenommen; doch ist selbstverständlich auch jeder größere, von diesen planktonfressenden Tieren lebende Meeresorganismus letzten Endes ebenso auf das Phytoplankton angewiesen.

Interessant ist in dieser Hinsicht auch die Bedeutung des Phytoplanktons für die Bakterien, die ja ebenfalls als Tiernahrung eine wichtige, freilich schwer einzuschätzende Rolle spielen. Nicht nur, daß nach dem Tode der Algenzellen die im Zellkörper festgelegten organischen Substanzen von den Bakterien aufgenommen und so dem tierischen Körper zugeführt werden können, sondern das Phytoplankton

Fig. 13. *Rhizosolenia semispina* (Hensen), 30:1. — Fig. 14. *Rhizosolenia Shrubsolei* Cl., 70:1. — Fig. 15. *Rhizosolenia styliformis* Btw. — Fig. 16. *Rhizosolenia Stollertfothii* Perag., 70:1. — Fig. 17. *Asterionella Bleakeleyi* Cl., 80:1. — Fig. 18. *Eucampia zoodiacus* Ehr., 70:1. — Fig. 19. *Thalassiothrix nitzschioides* Grun., 100:1. — Fig. 20. *A Thalassiosira Nordenskiöldii* Cl., Gürtelbandsansicht, 70:1; B Dieselbe, Schalenansicht, 70:1. — Fig. 21. *A Thalassiosira gravis* Cl., Gürtelbandsansicht, 70:1; B Dieselbe, Schalenansicht, 70:1. — Fig. 22. *Guinardia flaccida* (Castr.), 30:1. — Fig. 23. *Melosira Borreri* Grev., 30:1. — Fig. 24. *Asterionella japonica* Cl., 200:1. — Fig. 25. *Cerataulina Bergonii* Perag., 112:1. — Fig. 26. *Rhodomonas baltica* (Karstens), 500:1. — Fig. 27. *Phaeocystis Pouchetii* (Lagerheim), 20:1. — Fig. 28. *Halosphaera viridis* Schmitz, 150:1.

Fig. 13, 14, 16 bis 21, 23, 25 bis 28 nach JOHNSTONE, SCOTT & CHADWICK;
Fig. 15 nach OLTMANN; Fig. 22, 24 nach BRANDT & APSTEIN.

spielt auch als Produzent von Kohlenhydraten, die nach GRAN, ATKINS u. a. (vgl. BRANDT & REIBISCH 1933) an das Meerwasser abgegeben werden, eine Rolle (s. auch ROBERG 1930). Daß diese Kohlenhydrate direkt von den Tieren aufgenommen werden, wie PÜTTER wollte, ist denkbar, spielt aber praktisch, wenn eine Aufnahme überhaupt nachweisbar ist, wohl keine Rolle für die Ernährung der Tiere. Die Bedeutung dieser Stoffe liegt vielmehr in ihrer Eigenschaft als Bakterien-nährstoff. Sie werden von den Bakterien sehr rasch aufgenommen⁹⁾ und so den tierischen Organismen zugeführt.

Welche Bedeutung hat aber die Benthosvegetation für die Tierwelt? Daß das Benthos, vor allem die ausgedehnten dichten *Zostera*-Wiesen schmalen Meeresgebiete, in gleichem Maße wie das Phytoplankton als Ernährungsfaktor wichtig werden können, hat NIENBURG (1930) gezeigt. Insbesondere dürften es Bodentiere sein, die hier als Konsumenten abgestorbener *Zostera*-Blattreste in Frage kommen; denn ganz allgemein kann man sagen, daß lebendes Seegras sowie lebende Algen nur verhältnismäßig wenig gefressen werden (vgl. NIENBURG 1930, REMANE 1933). Inwieweit und ob vom lebenden Benthos, besonders von Algen, Kohlenhydrate an das Seewasser abgegeben werden, ist völlig unbekannt; für die abgestorbene Benthosvegetation dagegen dürfte bezüglich der Bakterien gleiches gelten wie für das Phytoplankton.

Eine ganz andere Bedeutung kommt aber dem Benthos für die Tierwelt in ökologischer Hinsicht zu. REMANE (1933) hat kürzlich in einer ausführlichen Arbeit über die „Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht“ gezeigt, daß zwar dem „Phytal“ (darunter wird im Gegensatz zum „Benthal“, dem wirklichen Bodengrund, die Bewuchszone verstanden) trotz größter Artendichte und „trotz der starken Biotopunterschiede nur geringe qualitative Unterschiede“ der Fauna eigentümlich sind, daß aber in der Gesamtheit der marinen Fauna, insbesondere der Mikrofauna, die Bewohner des Phytals nach Organisation und Lebensweise (Sesshaftigkeit, Bewegung, Ernährungsweise u. ä.) auffallend von den Bewohnern der Sand- bzw. Schlammzone unterschieden sein können. So herrschen die „Strudler“ (darunter versteht REMANE Formen, die entweder außen auf Tentakeln oder Kopflappen oder im Innern des Körpers einen Strudelapparat tragen) im Schlamm und Phytal vor, treten dagegen im Sand ganz zurück. Ganz ähnlich verteilen sich die „Filtrierer“, bei denen „ein Wasserstrom Borstenkämme oder ein starkes Netzwerk passiert“. Am seltensten findet sich diese Gruppe im Sandgebiet, am häufigsten im Schlamm, geringer im Phytal. Sessile Tiere erreichen im Phytal ihr Maximum, während im Schlamm die hemisessilen vorherrschen. REMANE konnte, wie gesagt, für die einzelnen Formationen des Phytals keine besonderen Biozönosen nachweisen; nur quantitative Verschiedenheiten der Artenzahl in den einzelnen Formationen werden hervorgehoben, die aber wahrscheinlich durch den Salzgehaltsfaktor hervorgerufen sind. OSTENFELD (1908) führt dagegen für die oben auf S.

⁹⁾ Damit steht die Tatsache im Zusammenhang, daß bei Seewasseranalysen gelöste organische Stoffe immer nur in minimalen Mengen nachweisbar sind.

I. c 21 genannten Seegrasvegetationen auch besondere Tiergesellschaften an, die sich allerdings nur auf die Makrofauna beziehen und sich kaum auf so umfangreiche Untersuchungen, wie die REMANES, stützen. Auch auf die wenig beachteten Untersuchungen LORENZ' (1863) über die „physikalischen Verhältnisse und Verteilung der Organismen im Guarnerschen Golf“ sei hingewiesen, der eine Zonierung des „Phytals“ nach faunistischen und floristischen Prinzipien bereits aufstellte.

Literatur

- BERTHOLD, G.: Verteilung der Algen im Golf von Neapel; in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, 3; 1882.
- BØRGESSEN, F.: The Algae Vegetation of the Faerøese Coasts; in: Botany of The Faerøes, 3; Kopenhagen 1905.
- BOYE, P.: Bidrag til Kundskaben om Algevegetationen ved Norges Vestkyst; in: Bergens Mus. Aarb., 1895. 16; 1895.
- BRANDT, K.: Über den Stoffwechsel des Meeres III; in: Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, (NF.), 18, p. 185; 1916/20.
- BRANDT, K., & C. APSTEIN: Nordisches Plankton (Botanischer Teil); Kiel und Leipzig 1908.
- BRANDT, K., & J. REIBISCH: Der Stoffhaushalt im Meere; in: Hdb. der Seefischerei, Bd. 1. — Stuttgart 1933.
- BUSCH, W.: Über das Plankton der Kieler Förde im Jahr 1912/13. I: in: Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, (NF), 18, p. 25; 1917.
- CLEVE, P.: The Plankton of the North-Sea, the English Channel and the Skagerrak in 1898; in: K. Svensk. Vet. Akad. Handl., 32. 8; 1898.
- COTTON, A. D.: Marine Algae of Clare Island; in: Proc. Roy. Irish Acad., 31. 15; 1912.
- DU RIEZ, E.: Die Hauptzüge der Vegetation der Insel Jungfrun; in: Svensk. Botan. Tidskrift., 19, p. 323; 1925.
- Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage; in: ABDERHALDENS Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. 11. 15; 1930.
- EHREKE, G.: Die Einwirkung der Temperatur und des Lichtes auf die Atmung und Assimilation der Meeresalgen; in: Planta, 9, p. 631; 1929.
- Über die Assimilation komplementär gefärbter Meeresalgen im Lichte von verschiedenen Wellenlängen; in: Planta, 17, p. 650; 1932.
- FUNK, G.: Die Algenvegetation des Golfs von Neapel; in: Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 7. Suppl.; 1927.
- GAIL, F.: Hydrogen ion concentration and other factors affecting the distribution of *Fucus*; in: Publ. Puget Sound. Biol. Stat., 2, p. 287; 1919.
- GOBI, C.: Die Brauntange des finnischen Meerbusens; in: Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, 21. 9; 1874.
- Die Rottange des finnischen Meerbusens; in: Ebenda, 24. 7; 1877.
- VAN GOOR, A. C. J.: Die *Zostera*-Assoziation des holländischen Wattenmeers; in: Rec. Trav. Botan. Néerland., 18, p. 103; 1921.
- Die holländischen Meeresalgen; in: Verh. Akad. wetenschapp. Amsterdam (2), 23. 2; 1923.
- GRAN, H. H.: Das Plankton des norwegischen Nordmeeres; in: Rep. Norweg. Fishery a. Marine Invest., 2. 5; 1906.
- Plankton; in: Handwörb. d. Naturwiss., II. Aufl., 8; Jena 1932.
- HANSTEN, B.: Algeregioner og Algeformationer ved den norske Vestkyst; in: Nyt. Mag. Naturv., 32; Kristiania 1892.
- HAYEK, A.: Allgemeine Pflanzengeographie. — Berlin 1926.
- JOHNSTONE, SCOTT, & CHADWICK: Microscopic Life in the Sea (Reprinted from „Marine Plankton“; in: Port Erin Marine Biol. Stat., Isle of Man; Liverpool 1930).
- KJELLMANN, F. R.: Über die Vegetation des Murmanschen Meeres; in: Kgl. Ges. Wiss. Upsala, 1877. 12; 1877.
- Algenregionen und Algeformationen im östlichen Skagerak; in: Bihg. Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl., 5. 6; 1878.
- KYLIN, H.: Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste; in: Akad. Abhandl. Upsala; 1907.
- Zur Kenntnis der Algenflora der norwegischen Westküste; in: Ark. för Botan., 10; 1910.
- Über die Kälteresistenz der Meeresalgen; in: Ber. Deutsch. Botan. Ges., 35, p. 370; 1917.
- Svenska västkustens algregioner; in: Svensk. Botan. Tidskr., 12; 1918.
- LAKOWITZ, K.: Die Algenflora der gesamten Ostsee. — Danzig 1929.
- LOHMANN, H.: Die *Coccolithophoridae*, eine Monographie der Coccolithen bildenden Flagellaten; in: Arch. f. Protistenkde., 1, p. 89; 1902.
- Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton; in: Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, (NF), 10; 1908.

- LORENZ: Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen im Guernerischen Golf. — Wien 1863.
- LÜCKE, FR.: Quantitative Untersuchungen an dem Plankton bei dem Feuerschiff Borkumriff im Jahre 1910; in: Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, (NF), 14, 1912.
- LYLE, L.: Marine Algae of Guernsey; in: Jl. of Botan., 58, 2; 1920.
- NIENBURG, W.: Die Besiedlung des Felsstrandes und der Klippen von Helgoland; 2. Die Algen; in: Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland, 15; 1925.
- Zur Ökologie der Flora des Wattenmeeres. 1. Der Königshafen bei List auf Sylt; in: Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, (NF), 22; 1927.
- Die feststehenden Pflanzen der nordeuropäischen Meere; in: Hdb. der Seefischerei, 1. — Stuttgart 1930.
- OLTMANN, F.: Morphologie und Biologie der Meeresalgen. — Jena 1923.
- OSTENFELD, C. H.: On the ecology and distribution of the grass wrack (*Zostera marina*) in Danish waters; in: Rep. of the Danish Biol. Stat., 16; 1908.
- PRINTZ, H.: Die Algenvegetation des Trondhjemsfjordes; in: Vid. Akad. Skv., (M. N. Kl.), 1, 5; 1926.
- RATTRAY, J.: The distribution of the marine Algae of the Firth of Forth; in: Trans. Botan. Soc. Edinburgh, 16; 1886.
- REINBOLD, TH.: Zur Kenntnis der Algenvegetation des östlichen Teiles der Nordsee, besonders der deutschen Bucht; in: Schr. Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein, 9, p. 219; 1892.
- Untersuchung des Borkum-Riffgrundes; in: Jahresber. Comm. Wiss. Unters. Deutsch. Meere, Abt. Kiel, 6, p. 189; 1893 (a).
- Bericht über die im Juni 1892 ausgeführte Botanische Untersuchung einiger Distrikte der Schleswig-Holsteinischen Nordseeküste; in: Ebenda, p. 251; 1893 (b).
- REINKE, J.: Algenflora der westlichen Ostsee deutschen Anteils; in: 6. Ber. Komm. Unters. Deutsch. Meere, Kiel; 1889 (a).
- Notiz über die Vegetationsverhältnisse der deutschen Bucht der Nordsee; in: Ber. Deutsch. Botan. Ges., 7; 1889 (b).
- Über Gäste der Ostseeflora; in: Ber. Deutsch. Botan. Ges., 10; 1892.
- Eine botanische Expedition in der Nordsee; in: Ber. Comm. Unters. Deutsch. Meere, Abt. Kiel, p. 187; 1893.
- REMANE, A.: Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht; in: Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, (NF), 21, p. 163; 1933.
- ROBERG, M.: Ein Beitrag zur Stoffwechselphysiologie der Grünalgen; in: Jb. f. wiss. Bot., 72, p. 369; 1930.
- ROSENVINGE, L. KOLDERUP: Om Algevegetationen ved Grønlands Kyster; in: Medd. om Grønland, 20; 1898.
- Om fremmede Alger ilanddrevne paa Jyllands Vestkyst; in: Botan. Tidsskr., 27; 1905.
- The marine Algae of Denmark, I—IV; Kopenhagen 1909/31.
- SCHILLER, F.: Über Algentransport und Migrationsformen im Meere; in: Internat. Rev. Hydrobiol., 2; 1909.
- SCHMIDT, O. CHR.: Die marine Vegetation der Azoren in ihren Grundzügen dargestellt; in: Bibl. Botan., 102; 1931.
- SCHREIBER, E.: Die Reinkultur von marinem Phytoplankton usw.; in: Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland, 16; 1927.
- Untersuchungen über Parthenogenesis, Geschlechtsbestimmung und Bastardierungsvermögen bei Laminarien; in: Planta, 12, p. 331; 1930.
- SERNANDER, R.: De nordeuropeiska Hafvens Växtregioner (Forts.); in: Svensk. Botan. Tidsskr., 11, p. 72; 1917.
- SVEDELIUS, NILS: Studier öfver Österjóns Hafsalf flora. — Upsala 1901.
- WALTER, HEINRICH: Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. — Jena 1927.
- WULFF, A.: Nannoplankton-Untersuchungen in der Nordsee; in: Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland, (NF), 15; 1923/30.