

Bewuchsuntersuchungen auf Natursteinsubstraten im Gezeitenbereich des Nordsylter Wattenmeeres: Algen

G. LUTHER

*Biologische Anstalt Helgoland (Litoralstation);
List/Sylt, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: Fouling studies on natural-stone substrates in the tidal zone of the North Sylt wadden sea: Algae. Six different types of test substrates were exposed in the tidal zone of the wadden sea near the harbour of List (Island of Sylt, North Sea): Solnhofen limestone, Middle Triassic limestone, Bunter sandstone, granite, basalt, and basaltic lava. The test substrates were fixed to a panel at the midtide to high-water level, the midtide to low-water level, and 75 cm below the latter (sublittoral level); they were arranged in such a way, that substrates with fine granulation alternated with those of rough granulation. A defined boundary between the growth zones of *Enteromorpha* sp. (green algae) and *Porphyra purpurea* (red algae) was observed at the midtide to low-water level. *Enteromorpha* sp. was found on fine-granulated substrates (chalk of Solnhofen, mottled sandstone). *Porphyra purpurea* settled preferably on rough granulated substrates (limestone, granite, and basaltic lava). With increasing irregularity of the substrate-surface structure, the abundance of red algae increased, especially on basaltic lava. In order to examine granulation effects more closely, chemically equivalent artificial solid substrates were installed under identical environmental conditions. The material chosen consisted of quartz. Grain size fractions of 0.25 mm, 0.25–0.5 mm, 0.5–1.0 mm, 1.0–2.0 mm, 2.0–4.0 mm were fixed to panels, providing five artificial substrates of increasing surface roughness. The boundary between the growth of green algae and red algae was found at 0.5 mm. *Enteromorpha* sp. settled on substrates with granule size < 0.5 mm; *Porphyra purpurea* on substrates > 0.5 mm. The population density of the red algae increased with increasing granule size. These observations led to the assumption that the surface structure of the test substrate exerts more influence on algal settlement than substrate hardness or chemical composition.

EINLEITUNG

Um die Wirkung fester, natürlich gewachsener Substrate auf Bewuchsorganismen zu untersuchen, wurden in den Jahren 1971 und 1972 verschiedene Gesteinsarten im Gezeitenbereich des Nordsylter Wattenmeeres eingesetzt. Geographische Lage und Position der Versuchsgestelle am Bohlensteg der dänischen Autofähre neben dem Hafen von List (Nordabschnitt der Insel Sylt) sind in einer früheren Veröffentlichung (LUTHER, 1976; Abb. 1) ausführlich beschrieben. Dieselbe Arbeit enthält Daten über abiotische und biotische Faktoren, die die Bewuchsorganismen während der Jahre 1971 und 1972 im Untersuchungsgebiet beeinflussten.

In der vorliegenden Arbeit wird dargelegt, wie weit sich neben den daraus resultierenden allgemeinen Schwankungen in der Populationsdynamik zusätzlich Bewuchs-

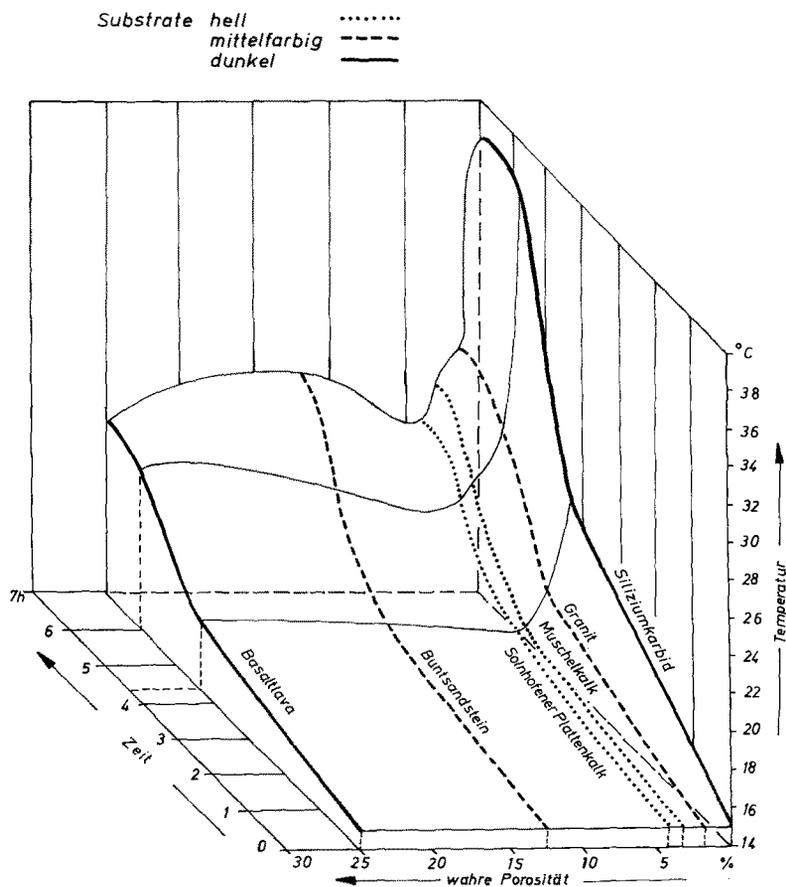


Abb. 2: Oberflächentemperatur der Versuchssubstrate am 14. September 1972 bei $15,0^{\circ}\text{C}$ Lufttemperatur und $14,7^{\circ}\text{C}$ Wassertemperatur als Funktion der Zeit, Farbe und wahren Porosität

Kalkresten, Muschelkalk (Raum Kirchheim bei Würzburg) aus anorganischem im Meerwasser abgeschiedenen Kalk und Resten organischer Herkunft. Beim Sediment Buntsandstein (Wertheim am Main) sind die Sandkörner durch ein toniges, eisen-schüssiges, schwach kieseliges Bindemittel verkittet. Das verwendete granitische Tiefengestein wird als Hornblende-Quarzdiorit (Herchenrode im vorderen Odenwald) bezeichnet. Säulenbasalt und Basaltlava, zwei chemisch gleichartige basische Ergußgesteine (Mayener Grubenfeld, Eifel), unterscheiden sich durch die säulenförmigen und stark porigen, schlackigen Strukturen (vgl. BRINKMANN, 1966; BRUHNS & RAMDOHR, 1966). Die Natursteine wurden jeweils frisch aus einem Block gebrochen und mit glatt gesägter Oberfläche oder in naturrauhem Zustand für die Versuche benutzt. Das Material war bis auf die Veränderungen, die bereits beim ersten Kontakt mit der Luft entstehen, unverwittert (vgl. ZOBELL, 1972). Der Quarzsand, reines Siliziumoxid, stammte aus den Kiesgruben von Gernsheim am Rhein. Er wurde zu Substraten mit fünf abgestuften Korngrößen (deutsche Industriennorm DIN 1045) verarbeitet: Fein-

körniges Material $< 0,25$ mm (Schluff bis Feinsand) und $0,25-0,5$ mm (Fein- bis Mittelsand); grobkörniges Material $0,5-1,0$ mm (feiner Grobsand), $1,0-2,0$ mm (grober Grobsand) und $2,0-4,0$ mm (Feinkies). Ein Zweikomponentenkleber, Disboxin 444, verband die Sandschichten mit den als Unterlage dienenden Eternitplatten. In gleicher Weise wurden die schwarzen, scharfkantigen Körner des Siliziumkarbids befestigt.

Die technischen Daten der Substrate lieferte das Materialprüfungsamt der Technischen Hochschule in Darmstadt (Tab. 1), und einige dieser Werte, die für eine Bewuchsentwicklung wesentlich erschienen, sind in Abbildung 1 veranschaulicht. Danach können poröse Substrate (Buntsandstein und Basaltlava) viel Wasser aufnehmen und relativ rasch wieder abgeben. Sie speichern jedoch nach einer Zeitspanne, die einem Gezeitengang entspricht, mehr Feuchtigkeit als dichtere Substrate (Solnhofener Plattenkalk, Muschelkalk, Granit und Säulenbasalt). Die mit Disboxin getränkten Eternitplatten sind nach Angaben der Firma Disbon (Ober-Ramstadt/Odenwald) als extrem dichtes Substrat mit geringer Wasserkapazität aufzufassen.

Die Erwärmung der Substrate hängt von Farbe und Porosität des Materials ab. Die bei den Messungen der Oberflächentemperaturen erhaltenen Werte (Abb. 2) lassen folgende Tendenzen erkennen: Helle Gesteine (Solnhofener Plattenkalk und Muschelkalk) erwärmten sich bei direkter Sonnenbestrahlung weniger als dunkle. Dunkle Gesteine (Granit, Säulenbasalt) absorbierten Wärme in erheblichem Maße. Dunkle wasserspeichernde Gesteine (Buntsandstein, Basaltlava) bildeten eine Ausnahme. Durch Verdunstung entstehende Wärmeverluste wirkten einer Temperaturerhöhung entgegen. Erst nach Verdunstung des Porenwassers trat eine rasche Erwärmung ein. Bei besonders langer Bestrahlungsdauer verschärften sich, abhängig von Porosität und Farbe, die Temperaturunterschiede zwischen den einzelnen Substraten. Die künstlich hergestellten Substrate ließen sich im Hinblick auf ihre physikalischen Eigenschaften kaum mit den Naturgesteinen vergleichen. Gemessen an der geringen Wasserkapazität stand der mit Eternitplatten verkittete Quarzsand der des Granits am nächsten und zeigte einen diesem Gestein ähnlichen Erwärmungsgrad. Da feinsandige Oberflächen das Wasser nach dem Trockenfallen besser festhielten, erwärmten sich die Quarzsandsubstrate im Korngrößenbereich $< 0,5$ mm etwas langsamer als die im Grobsandbereich. Dagegen erhöhte sich die Temperatur bei Siliziumkarbid, verursacht durch die schwarze Farbe, wesentlich mehr (Abb. 2).

Bewuchsorganismen mit Berücksichtigung ihrer vertikalen Verbreitung

Die als Primärbesiedler auftretenden Organismen (Bakterien, Pilze, einzellige Algen) wurden bei den Untersuchungen nicht berücksichtigt. Bei einem Tidenhub von $1,70$ m hatte sich nicht nur am Untersuchungsort, sondern auch auf den Versuchssubstraten eine vertikale Zonierung herausgebildet (Abb. 3), wie sie sich ausgeprägter an Steilküsten mit großem Tidenhub erkennen läßt. In der Abfolge der beobachteten Zonierung siedelten nachstehende Algen auf den Substraten:

Im Bereich der Mitteltiden-Hochwasserlinie (MThw) ausschließlich Formen mit fädigem Thallus wie die Grünalgen *Enteromorpha* sp. und *Blidingia minima*, *Ulothrix* sp. und *Urospora* sp. einschließlich eines *Codiolum*-Stadiums, die Rotalge *Bangia fuscopurpurea*.

Im Bereich der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie (MTnw) vorwiegend Formen mit blattartig ausgebildetem Thallus wie die Grünalgen *Enteromorpha* sp. und *E. linza*, *Ulva* sp. und die Rotalge *Porphyra purpurea*, vereinzelt die Braunalge *Petalonia*

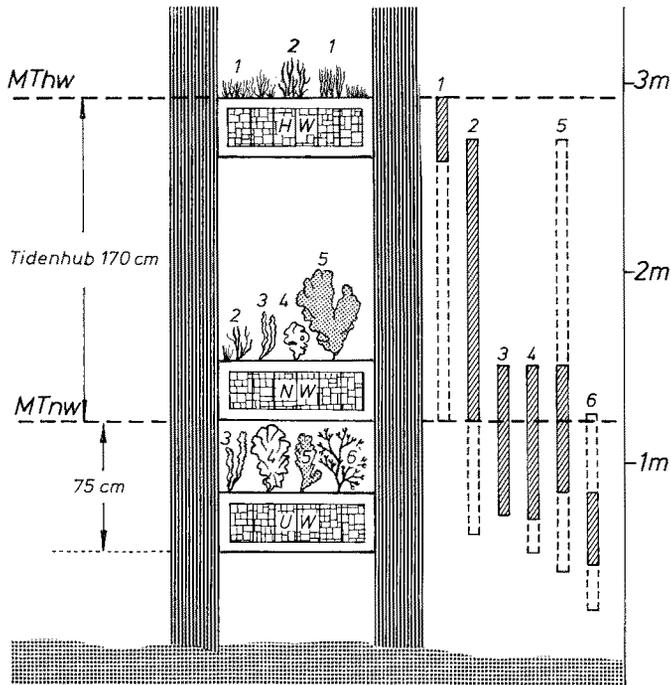


Abb. 3: Versuchsgestell und Versuchsreihen auf dem Hochwasserniveau (HW), Niedrigwasserniveau (NW) und Unterwasserniveau (UW). Die generelle Zonierung der auf den Versuchssubstraten angesiedelten Algen ist durch Vertikalkolumnen angedeutet (schraffiert: häufig; gestrichelt: selten). 1 Fadenalgen (*Ulothrix* sp., *Urospora* sp. mit *Codiolum*-Stadium), 2 *Enteromorpha* sp., 3 *Enteromorpha linza*, 4 *Ulva lactuca*, 5 *Porphyra* sp., 6 *Ceramium rubrum*

(*Ilea*) *fascia*, daneben waren in geringer Zahl die im Bereich der MThw-Linie genannten Arten vorhanden (ausgenommen *Blidingia minima*) und teilweise in tieferem Wasser siedelnde Formen mit buschartig verzweigtem Thallus, die Braunalge *Ectocarpus* sp. und die Rotalge *Ceramium rubrum*.

Im Bereich ständiger Wasserbedeckung (75 cm unter MTnw) dominierten neben *Ulva* sp. Formen mit buschartig verzweigtem Thallus, die Braunalge *Ectocarpus* sp. und die Rotalgen *Ceramium rubrum*, *Polysiphonia nigrescens* und *P. elongata*. *Enteromorpha*-Arten waren nur in geringer Zahl zu finden.

METHODIK

Position der Versuchssubstrate

Für die Untersuchungen wurde ein Streifen im jeweils charakteristischen Bereich ausgewählt: *Hochwasserniveau* (HW), oberes Eulitoral, mit der Mitteltiden-Hochwasserlinie als oberer Begrenzung; *Niedrigwasserniveau* (NW), unteres Eulitoral, mit der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie als unterer Begrenzung und *Unterwasserniveau* (UW), Sublitoral, 75 cm unter der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie. Die Einteilung der Versuchsreihen nach Kurzzeit- und Langzeitserien und Anordnung der Substrate wurden in einer früheren Veröffentlichung (LUTHER, 1976; Abb. 2 und 3) ausführlich beschrieben.

Auf dem Hochwasserniveau, auf dem die Substrate während eines Gezeitenganges durchschnittlich 8 Stunden trockenlagen, waren die Versuchstreifen starken Schwankungen von Temperatur, Salzkonzentration und Lichtintensität unterworfen. Hinzu kam, vor allem bei auflaufendem Wasser, die mechanische Beanspruchung durch Brandungskräfte.

Auf dem Niedrigwasserniveau wirkten Temperaturen und Austrocknung in abgeschwächter Form, da die Substrate durchschnittlich nur 1 Stunde über dem Meeresspiegel auftauchten. Die mechanische Beanspruchung durch Wasserturbulenz war sehr intensiv, wie die Brandungshohlkehle in nächster Umgebung anzeigte. Eine sichtbare Sedimentation fand nicht statt.

Auf dem Unterwasserniveau entsprachen die Werte von Temperatur und Salzgehalt denen des Meerwassers und unterlagen den allgemeinen jahreszeitlichen Schwankungen. Die Lichtintensität bildete hier den entscheidenden Umweltfaktor. Im Sommer betrug die Sichttiefe ca. 2 m; im Frühling und Herbst war das Wasser durch aufgewirbelte Bodenpartikel (stärkere Wind- und Wellenbewegung) und dem jahreszeitlich bedingten Planktonreichtum getrübt. Die Sichttiefe betrug durchschnittlich kaum mehr als 1 m. Dagegen war der Einfluß der Wasserbewegung geringer als auf dem Niedrigwasserniveau. An die Stelle der Oberflächenturbulenz trat in dieser Tiefe eine gleichmäßige Strömung, mit der sich Feinsand und Schlickpartikel absetzten.

Jedem Natursteinsubstrat waren entsprechend seiner Korngröße ein oder mehrere Quarzsandsubstrate gegenübergestellt. Solnhofener Plattenkalk und teilweise auch der Säulenbasalt konnten dem Fraktionsbereich $< 0,25$ mm eingestuft werden, Buntsandstein dem Fraktionsbereich 0,25 bis 0,5 mm, Muschelkalk den Fraktionsbereichen $< 0,25$ bis 4,0 mm, Granit den Fraktionsbereichen 0,5 bis 4,0 mm. Basaltlava nahm eine Sonderstellung ein. Der Gesteinsfluß gehört – wie auch der des Säulenbasalts – in den feinkörnigen Bereich, doch da die Oberfläche durch scharfkantige Porenränder (größter Durchmesser 4,0 mm) zerrissen war, entstand ein Effekt, der dem eines grobkörnigen und scharfkantigen Materials wie Siliziumkarbid ähnelte.

Montage der Substrate

Die Tragegestelle für die Substratreihen bestanden aus 20 cm starken Vierkant-hölzern, die am Bohlensteg des Fähranlegers befestigt waren (LUTHER, 1976; Abb. 2).

Tabelle 1

Technische Daten der Versuchssubstrate (nach einem Protokoll des Materialprüfungsamtes in (18–22° C) und Luftfeuchtigkeit von 50–55 % im

Versuchssubstrate	Korngröße (mm)	Härte	Rohdichte (Kp/dm ³)	Reindichte (Kp/dm ³)	H ₂ O-Aufnahme bei 1 atü
					$\frac{\text{Gewichts } \%}{\text{Raum } \%}$
Solnhofener Plattenkalk	0,06–0,20	3	2,57	2,68	$\frac{1,63}{4,19}$
Muschelkalk	0,02–4,0	3	2,60	2,69	$\frac{0,32}{0,86}$
Buntsandstein	0,2–0,6	4–5 Quarz- bestand- teilen = 7	2,34	2,67	$\frac{4,48}{10,48}$
Granit	0,6–2,0	6–7 Quarz- bestand- teilen = 7	2,74	2,78	$\frac{0,09}{0,25}$
Säulenbasalt	1,0 mit Ein- spreng- lingen	6	2,90	2,98	$\frac{0,71}{2,06}$
Basaltlava	1,0 mit Ein- spreng- lingen	6	2,13	2,84	$\frac{3,18}{6,77}$
Quarzsand:					
Feinsand	< 0,25	5–6			
Mittelsand	0,25–0,5	5–6			
Feiner Grobsand	0,5–1,0	5–6			
Grober Grobsand	1,0–2,0	5–6			
Feinkies	2,0–4,0	5–6			
Siliziumkarbid	2,0–4,0	9			

Die Rahmen mit den Substratreihen konnten in Laufschiene bis zu einem fixierten Punkt gleiten. Letzterer befand sich in Höhe der drei festgesetzten Horizonte und ließ sich nach der Meßlatte des Tidenschreibers genau bestimmen.

Jedes Versuchssubstrat wurde mit einer physiologisch unschädlichen Kunststoffschraube (DIN 933, Werit-Kunststoff-Werk Altenkirchen) auf einer Holzplatte be-

Tabelle 1

Darmstadt). Die Wasseraufnahme und -abgabe wurde mit Süßwasser bei Raumtemperatur geschlossenen Raum ohne Luftbewegung untersucht

Wahre Porosität $P = 1 - \frac{\text{Rohdichte}}{\text{Reindichte}}$	Wasseraufnahme bei gleich großen Stücken Trockengewicht = T Naßgewicht = N (g)	Wasserverlust nach 6 Stunden bei Raum- temperatur (g)	Höhen- unterschied (mm/cm ²)	Farbe
$1 - \frac{2,57}{2,68} = 4,11\%$	T 935 N 950 = 15 g	9 g = 60 %	1	hell
$1 - \frac{2,60}{2,69} = 3,35\%$	T 1173 N 1177 = 4 g	2 g = 50 %	bis 10	hell
$1 - \frac{2,34}{2,67} = 12,36\%$	T 1277 N 1334 = 57 g	32,5 g = 57 %	3-6	mittel
$1 - \frac{2,74}{2,78} = 1,44\%$	T 2440 N 2442 = 2 g	1 g = 50 %	bis 10	mittel
$1 - \frac{2,90}{2,98} = 2,69\%$	T 1863 N 1876 = 13 g	4,5 g = 39,6 %	2	dunkel
$1 - \frac{2,13}{2,84} = 25,0\%$	T 1813,5 N 1871,0 = 57,5 g	33,5 g = 58,2 %	10	dunkel
			bis 0,25	hell
			bis 0,5	hell
			bis 1	hell
			bis 2	mittel
			bis 4	mittel
			bis 4	schwarz

festigt. Die Bohrung für die Schraube befand sich 7 cm von der Oberkante entfernt. Die Fläche unterhalb der Befestigung diente mit insgesamt 122 cm² als Versuchsfeld, oberhalb wurden Kratzproben zur genauen Bestimmung der Arten und als Belegmaterial entnommen (Abb. 4). Jeder Rahmen enthielt 6 Substratproben, die jederzeit durch Lösen der oberen Leiste entnommen werden konnten (vgl. KÜHL, 1957).

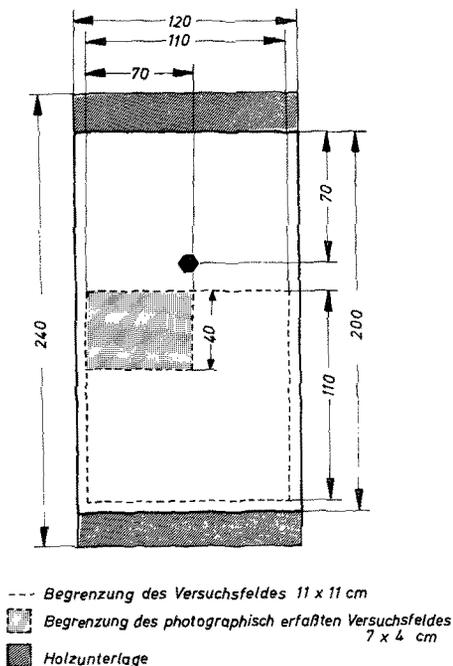


Abb. 4: Montage und Einteilung eines Versuchssubstrats

Auszählverfahren

Um den Bewuchs zu ermitteln, wurde ein Versuchsfeld von 122 cm² unter dem Binokular ausgezählt und ein photographischer Ausschnitt von 35 cm² genau analysiert. Das erste Verfahren erfaßte alle Individuen und gestattete, deren Entwicklungsstadien zu bestimmen. Den Umfang des Versuchsfeldes übernahm ich von KÜHL (1957) und HEMPEL (1959). Das zweite Verfahren war unabhängig von der Zeit. Es erwies sich für die Auszählung als unzureichend.

Tabelle 2

Abundanzschätzung von flächenbedeckenden Grünalgen nach BRAUN-BLANQUET (1951), abgestimmt auf die Versuchsfelder der Substrate von je 122 cm²

Bedeckungsgrad (‰) auf den Versuchsfeldern von 122 cm ² Fläche	entsprechend	Besiedlungsdichte (n) durchschnittliche Anzahl der Individuen pro cm ²
1 = vereinzelt		6 (2 bis 10)
2 = weniger als 5 ‰		15 (10 bis 20)
3 = 5 bis 25 ‰		35 (20 bis 50)
4 = 25 bis 50 ‰		75 (50 bis 100)
5 = 50 bis 75 ‰		125 (100 bis 150)
6 = 75 bis 100 ‰		175 (150 bis 200)

Die Organismen wurden mit Hilfe eines Plexiglasrahmens, dessen Innenfläche der Größe des Versuchsfeldes entsprach und im Abstand von je 1 cm mit Nylonfäden bespannt war, ausgezählt und die Ergebnisse im Maßstab 1 : 1 auf Millimeterpapier übertragen, gekennzeichnet mit entsprechenden Symbolen für jede Art. Bei rasenartig sich ausbreitenden Organismen wie zum Beispiel Fadenalgen war nur eine Flächenbestimmung möglich. Die Übersichtsmethode von BRAUN-BLANQUET (1951), wie sie DEN HARTOG (1955, 1959) benutzte, ließ sich dazu verwerten, mußte jedoch auf das kleine Versuchsfeld der Substrate abgestimmt werden. Ich ergänzte die Methode durch Angaben von Individuenzahlen pro cm² (Tab. 2).

ERGEBNISSE

Abweichend vom pflanzenarmen Bewuchs der Brückenpfeiler – die glatten Eichenbohlen schienen Algen gegenüber besiedlungsfeindlich zu sein – entwickelte sich auf den Versuchssubstraten je nach Niveau eine mehr oder weniger reiche Vegetation.

Algenbewuchs auf dem Hochwasserniveau

Der Bewuchs wurde auf dem Hochwasserniveau am stärksten von abiotischen Faktoren beeinflusst. Im Frühjahr 1971 bestimmte eine kalte, trockene Ostwindwetterlage das Klima. Die Versuchssubstrate waren im Durchschnitt täglich 11 Stunden luftexponiert und mehr als 3 Stunden direkter Sonnenbestrahlung ausgesetzt. Vermutlich als Folge dieser Klimasituation entwickelten sich auf den Versuchssubstraten erst Ende Juli Spuren von Fadenalgen. Das Maximum der Besiedlung erstreckte sich von September bis November. *Ulothrix* sp., *Bangia fuscopurpurea* und *Porphyra* sp. fehlten in diesem Jahr gänzlich. Im Frühjahr 1972 dagegen begünstigten hohe Wasserstände das Algenwachstum. *Ulothrix* sp. war bereits Anfang Juni als mäßig dichter Rasen zu finden. Die Entwicklung endete, nachdem im Juli das Temperaturmaximum des Jahres erreicht war. *Enteromorpha* und *Urospora* sp., *Bangia fuscopurpurea* und *Porphyra* sp. vermehrten sich mit abnehmenden Luft- und Wassertemperaturen.

Neben diesen generellen, siedlungsdynamischen Vorgängen zeichneten sich Unterschiede im Bewuchs der einzelnen Substrate ab. Die Eignung von Natursteinen für eine pflanzliche Vegetation im Hochwasserbereich hängt vor allem von 3 Faktoren ab: (1) Größe und Struktur des Porenraums und der sich daraus ergebenden Wasserspeicherung; (2) Oberflächenstruktur; zum Beispiel kann eine unregelmäßige Oberfläche ablaufendes Wasser festhalten und zugleich gegen Wellenbewegung schützen; (3) Farbe des Gesteins; sie ist für Absorption und Reflektion der Wärmestrahlen entscheidend (Tab. 1; Abb. 1, 2).

Im allgemeinen entwickelten sich Algen zunächst an den Unterkanten der Substrate, wo sich Wasser über dem Holzrahmen staute, und überzogen von dort aus die Versuchsfelder. Vertikale Verbreitung und Dichte wurden von der Struktur des Substrats bestimmt. In beiden Versuchsjahren waren Muschelkalk und Basaltlava über die ganze Fläche hinweg gut besiedelt. Der helle Muschelkalk konnte mit seiner schartig-

unregelmäßigen Oberfläche viel Feuchtigkeit zurückhalten, Basaltlava genügend Wasser im Porenraum speichern und so trotz der dunklen Farbe einer Temperaturerhöhung durch Verdunstung entgegenwirken. Solnhofener Plattenkalk, Buntsandstein und Säulenbasalt dagegen erreichten erst im Herbst bei höheren Wasserständen und niedrigen Luft- und Wassertemperaturen ein Maximum an pflanzlicher Besiedlung mit einem lichten, fleckenhaften Bewuchsmuster. Vermutlich ließen die glatten, feinkörnigen

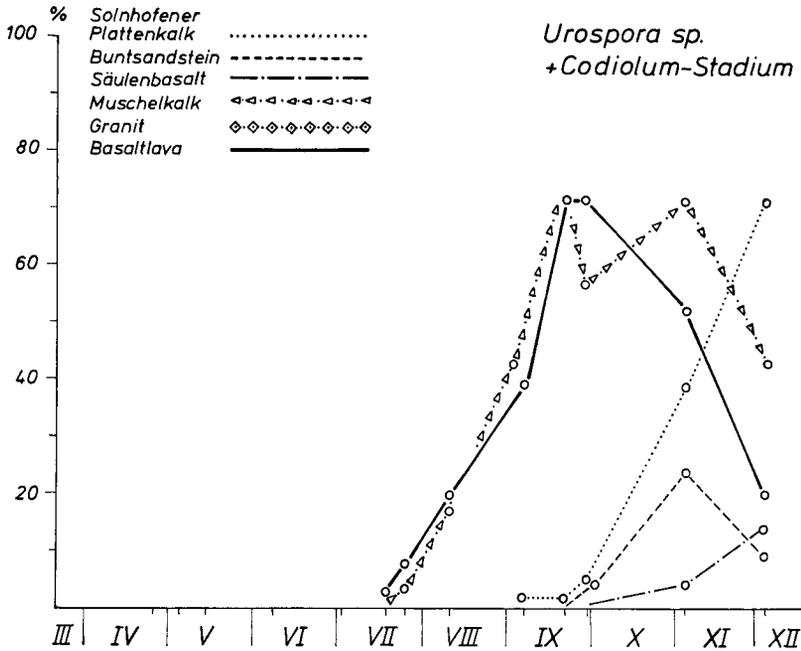


Abb. 5: *Urospora* sp. (optimale Besiedlungsdichte in % pro Versuchsfläche) auf Natursteinsubstraten im Bereich der Mitteltiden-Hochwasserlinie (Langzeitserie 1971). Ab Oktober Auftreten eines *Codium*-Stadiums auf feinkörnigen Substraten (Solnhofener Plattenkalk, Buntsandstein, Säulenbasalt und entsprechenden Stellen des Muschelkalks)

Oberflächenstrukturen dieser Gesteine Feuchtigkeit zu schnell absickern, oder der Porenraum besaß nur ungenügend Verbindung zur Oberfläche, um einen Kühleffekt durch Verdunstung zu erzeugen. Zum Algenansetzen genügte jedoch die geringste Unregelmäßigkeit der Oberfläche. Hieraus ergab sich das fleckenhafte Bewuchsmuster. Einzig Granit als besonders dichtes Gestein mit einer zwar unregelmäßigen, doch nicht schartigen Oberfläche zeigte sich auf diesem Niveau besonders besiedlungsfeindlich. Seine obere Vegetationsgrenze ließ sich nicht feststellen, da der Abstand zur nächsttiefer fixierten Versuchsreihe zu groß war.

Die Quarzsandssubstrate ähnelten in einigen physikalischen Eigenschaften denen des Granits (das verwertete Granitmaterial enthielt allein 14 % reinen Quarz), zum Beispiel im Erwärmungsgrad, geringen Porenwassergehalt und Härtegrad. Es wäre daher zu erwarten gewesen, daß sich Quarzsandssubstrate und Granit gleich besiedlungsfeindlich erwiesen, doch da die Lücken zwischen den Einzelkörnern im Gegensatz

zu den dicht gepackten Kristallaggregaten des Granits Wasser festhalten konnten, war auf den Quarzsandsubstraten ein wenn auch spärlicher Bewuchs vorhanden. Das feine Lückensystem des Korngrößenbereichs $< 0,25$ mm erschien für den Algenbewuchs am günstigsten.

Enteromorpha sp. siedelte am unteren Rand der fein- bis mittelkörnigen Sedimente: Solnhofener Plattenkalk und Buntsandstein, auf Quarzsand mit dem Korndurchmesser $< 0,25$ bis $0,5$ mm, der dem Korngrößenbereich der genannten Gesteine entsprach. Der Bewuchs dehnte sich auf Buntsandstein mit dessen besserer Wasserkapazität am stärksten aus.

Ulothrix sp. entwickelte sich, Granit ausgenommen, auf allen Gesteinen. Die Alge bevorzugte den Korngrößenbereich $< 0,25$ mm. Der fädige Gametophyt von *Urospora* sp. (Abb. 5) war auf Gesteinen mit unregelmäßiger Oberfläche (Basaltlava, Muschelkalk) und den Quarzsandsubstraten der Korngrößenbereiche $0,25$ bis $2,0$ mm zu finden. Ein *Codiolum*-Stadium, vielleicht der zugehörige einzellige Sporophyt, bildete ab Oktober dagegen dichte Rasen auf feinkörnigen Substraten (Säulenbasalt, Solnhofener Plattenkalk und Quarzsand mit dem Korndurchmesser $0,25$ bis $0,5$ mm).

Porphyra sp. trat vereinzelt ausschließlich auf Substraten mit schartiger Oberfläche (Basaltlava und Muschelkalk) und grobkörnigen Quarzsanden auf ($1,0$ bis $4,0$ mm Korndurchmesser). Mit zunehmender Korngröße erhöhte sich die Anzahl der Exemplare.

Bangia fuscopurpurea besiedelte ausnahmslos weiche Gesteine (Solnhofener Plattenkalk und Muschelkalk, beide mit dem Härtegrad 3). Auf Quarzsand (Härtegrad 5 bis 6) fehlte sie.

Die gleichen Anpassungen ließen sich, abgesehen von quantitativen Verschiebungen, auf dem Niedrigwasser- und Unterwasserniveau beobachten, soweit jene von den genannten Arten besiedelt wurden.

Algenbewuchs auf dem Niedrigwasserniveau

Im Bereich der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie entwickelte sich der Algenbewuchs nicht nur zeitiger im Jahr, sondern auch üppiger als im Bereich der Mitteltiden-Hochwasserlinie. Da die Substrate nur kurzfristig während eines Gezeitenganges aus dem

Tabelle 3

Trockenliegezeit der Substrate auf dem Niedrigwasserniveau während eines Gezeitenganges (Monatsmittel in Minuten)

Monate	April	Mai	Juni	Juli	August	September	Oktober	November
1971	128	140	89	91	75	75	56	48
1972	79	95	48	59	53	47	47	24

Wasser auftauchten (Tab. 3), waren die Organismen den Temperaturschwankungen und der Gefahr des Austrocknens weniger stark ausgesetzt. Zudem begünstigten sauerstoffreiches, gut durchmischtes Wasser und intensive Lichteinstrahlung das Wachstum.

Die Algen verteilten sich auf dem Niedrigwasserniveau gleichmäßig über die Versuchsflächen im Gegensatz zu denen auf dem Hochwasserniveau, wo der Bewuchs meist nur den unteren Abschnitt der Substrate bedeckte. Unter den Grünalgen dominierte *Enteromorpha* sp. Die Rotalge *Bangia fuscopurpurea* fehlte. Differenzen in der Bewuchsdynamik beider Versuchsjahre waren insofern zu erkennen, als 1972 nach einem milden Vorfrühling die Vegetationsperioden zeitiger begannen als 1971. Bei *Porphyra purpurea* betrug der Unterschied zum Vorjahr ca. 4 Wochen. Die bessere Bewuchsdichte des zweiten Versuchsjahres beruhte offensichtlich auf den hohen sommerlichen Wasserständen von 1972.

Besiedlung auf den Substraten der Kurzzeitserien. Auf den Substraten der Kurzzeitserien siedelten ausschließlich schnellwüchsige Formen, sogenannte "Pioniere" (DEN HARTOG, 1955, 1959), wie zum Beispiel *Enteromorpha* sp., da die Zeitabstände, in denen die Versuchssubstrate ausgewechselt wurden, für die Entwicklung langsam wachsender Algen nicht ausreichten. Mit der Methode der Kurzzeitserien waren ein oder mehrere Perioden abzugrenzen, in denen sich Abundanz und Längenwachstum der "Pioniere" als mehr oder weniger deutliche Maxima erkennen ließen. Bei *Enteromorpha* sp. dauerte das sommerliche Entwicklungsmaximum den Juli über bis in den August hinein an. Ein zweites, schwächeres trat im September und Oktober auf. Während beider Perioden wurden alle Versuchssubstrate besiedelt. Es zeigten sich jedoch in Abundanz und Längenwachstum einige für die Substrate typische Unterschiede, die von Korngröße und Wasserspeicherung abzuhängen schienen (Tab. 4).

Tabelle 4

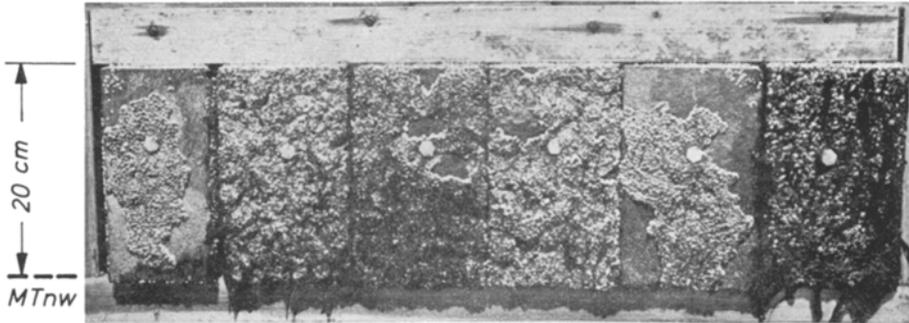
Enteromorpha sp. Bewuchsdichte (Bedeckungsgrad 6 in % der Versuchsfläche, vgl. Tab. 2) und Längenwachstum (in cm) während der sommerlichen und herbstlichen Entwicklungsmaxima im Jahr 1972

Substrat	Sommermaximum Zeitspanne der Entwicklung 35 Tage Untersuchung: 15. August		Herbstmaximum Zeitspanne der Entwicklung 48 Tage Untersuchung: 25. Oktober	
	Bewuchsdichte	Längenwachstum	Bewuchsdichte	Längenwachstum
	Solnhofener Plattenkalk	100	5	100
Muschelkalk	71,4	11	20	5
Buntsandstein	100	20	100	9
Granit	8,6*	1	8,6*	0,5
Säulenbasalt	8,6*	20	71,4	2-4
Basaltlava	90	20	71,4	2-4

* Bewuchs nur am unteren Rand des Substrates, wo sich absickerndes Wasser sammeln konnte.

Wie sich bereits im Bereich der Hochwasserlinie abzeichnete, besiedelte *Enteromorpha* sp. bevorzugt die fein- bis mittelkörnigen Substrate Solnhofener Plattenkalk und Buntsandstein und erreichte auf letzterem die maximale Länge (20 cm im August). Bei Solnhofener Plattenkalk, der weniger Wasser speichern kann, schien sich die er-

höhte Verdunstung während des Trockenliegens jedoch nur im August negativ auf das Längenwachstum auszuwirken (5 cm). In den feinkörnigen Nischen des Muschelkalks entwickelte sich, bedingt durch die unregelmäßige Struktur, ein fleckenhafter, kurzer Algenrasen, der sich während des Herbstmaximums infolge einer älteren Besiedlung von *Porphyra* sp. und *Balanus crenatus* kaum ausbreiten konnte. Bei Basaltlava entsprach die Abundanz der beim Trockenfallen in den Poren zurückgehaltenen Feuchtigkeit. Säulenbasalt und Granit blieben im August vegetationsarm. Nur an den Grenzen zu wasserspeichernden Gesteinen zeigten sich bei Säulenbasalt lange, bei Granit sehr kurze Algenfäden. Da der Bewuchs im Herbst durch günstigere Temperaturen und Wasserstände weniger leicht austrocknete, entwickelte sich in dieser Jahreszeit, parallel zu den Befunden auf dem Hochwasserniveau, ein *Enteromorpha*-Rasen auch auf Säulenbasalt. Den Korngrößenbereichen von Solnhofener Plattenkalk und Buntsandstein entsprechend siedelte die Grünalge am reichlichsten auf Quarzsandsubstraten mit dem Korndurchmesser < 0,25 bis 0,5 mm.



Substrat	1 Solnhofener Plattenkalk	2 Muschelkalk	3 Buntsand- stein	4 Granit	5 Säulenbasalt	6 Basaltlava
Ober- fläche	eben, leicht abblätternd	unregelmäßig scharf	wenig unregelmäßig	unregelmäßig	meist eben	zerklüftet scharfkantig
Bewuchs	unstabil	stabil	relativ stabil	relativ stabil	wenig stabil	stabil
% der Ab- tragung	57	0	3	4	32	0

Abb. 6: Abtragungsgrad der Substrate (% pro Versuchsfläche) auf dem Niedrigwasserniveau (Langzeitserie); Zustand am 1. Juli 1972

Besiedlung auf den Substraten der Langzeitserien. Im Gegensatz zu den Substraten der Kurzzeitserien war auf den Substraten der Langzeitserien deutlich der Einfluß der Wellenbewegung zu beobachten. Diese Kräfte (Brandung und Tidenstrom) arbeiteten im Bereich der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie – wie die Brandungshohlkehle in der Umgebung bewies – intensiver als im Bereich der

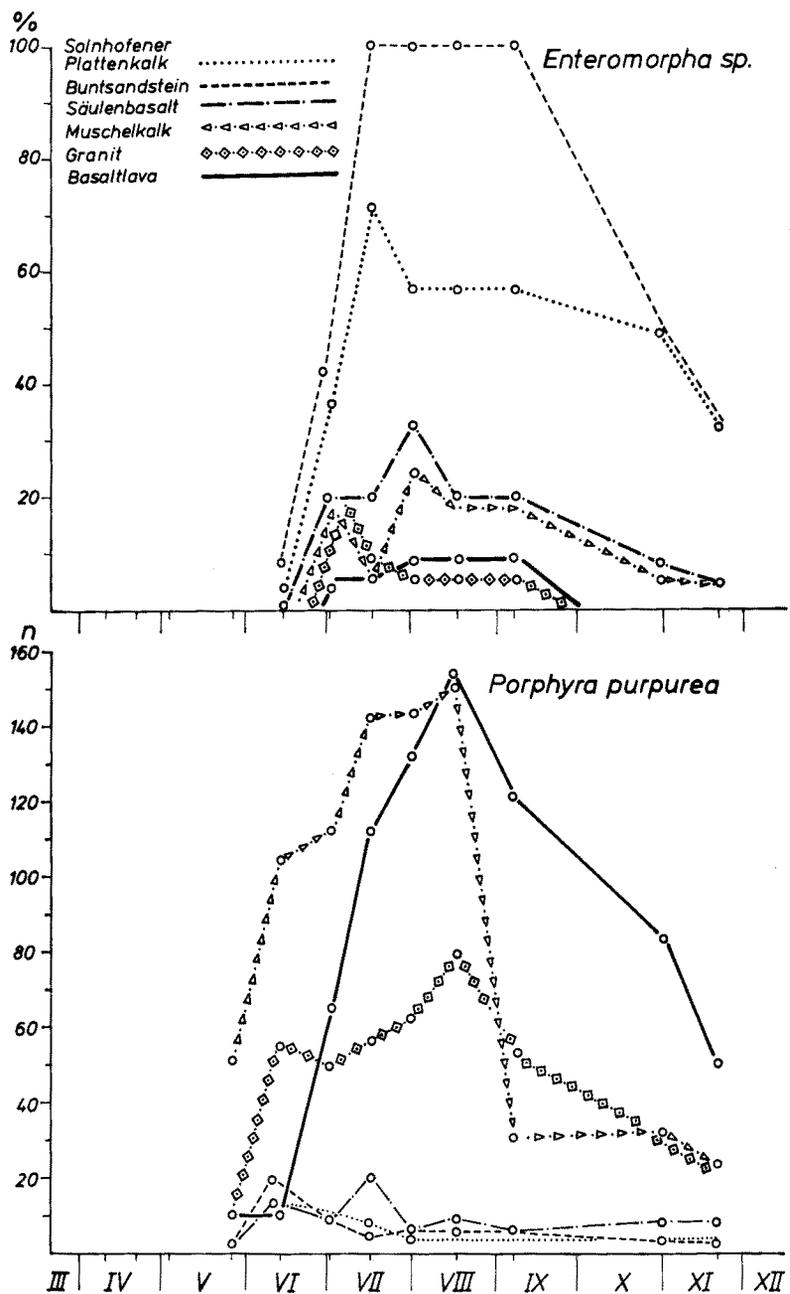


Abb. 7: O b e n. *Enteromorpha sp.* (optimale Besiedlungsdichte in % pro Versuchsfläche) auf Natursteinsubstraten im Bereich der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie (Langzeitserie 1972). Die Grünalge dominiert auf feinkörnigen Substraten. U n t e n. *Porphyra purpurea* (Individuenzahl pro Versuchsfläche) auf Natursteinsubstraten im Bereich der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie (Langzeitserie 1972). Die Rotalge dominiert auf grobkörnigen, scharfkantigen Substraten

Mitteltiden-Hochwasserlinie, nicht nur weil die Substrate über eine längere Zeitspanne hinweg diesen Kräften ausgesetzt waren, sondern auch weil der Gezeitenstrom in den ersten Stunden nach dem Kentern der Tide seine Geschwindigkeit steigert (FRIEDRICH, 1965). Zu diesem Zeitpunkt lagen die Substrate auf dem Hochwasserniveau bereits trocken. Die Stärke der Wasserbewegung zeigt sich in Art und Menge des abgelagerten Sediments. Da die Substrat-Oberflächen auf dem Niedrigwasserniveau frei von Schlamm und Detritus waren, ließ sich intensive Wellenarbeit vermuten. Nur in

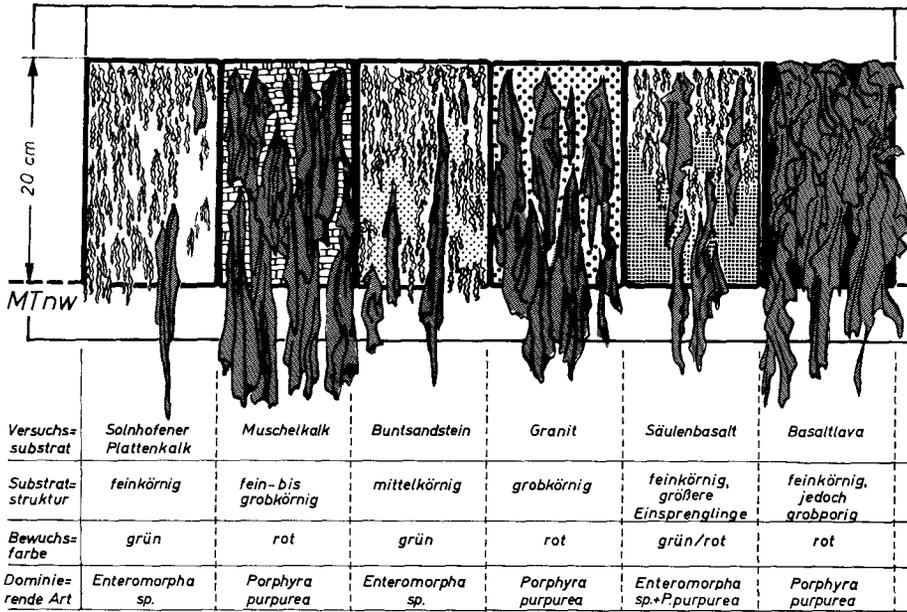


Abb. 8: Farbliche Abgrenzung fein- und grobstrukturierter Gesteinssubstrate durch den Bewuchs von Grün- und Rotalgen im Bereich der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie (Langzeitserie), Zustand am 28. August 1972. *Enteromorpha* sp. dominiert auf Solnhofener Plattenkalk und Buntsandstein, *Porphyra purpurea* auf Muschelkalk, Granit und Basaltlava

den Rahmenfugen konnten sich grobe Sandkörner ansammeln. Feine Partikel wurden ausgespült. Die Abrasion (Abtragung durch Wasser) wirkte am Versuchsgestell auf Organismen und Substrat-Oberflächen. Die Organismen wurden durch die Turbulenz des Wassers fortgerissen; nach LEWIS (1964) ist die Schädigung durch Wasserturbulenz erheblicher als die durch Stromstärke. Die Substratoberflächen wurden durch Abrasion in Verbindung mit klimatischen Faktoren abgetragen. Der Wechsel von Austrocknen und Benetzen lockerte das Gefüge so sehr, daß der Wellenschlag zerstörend eingreifen konnte. Der Grad der Zerstörung hing von der Widerstandsfähigkeit der Substrate ab. Abbildung 6 zeigt den Umfang der Abtragung nach 3 Monaten. Danach waren die tischebenen Oberflächen von Solnhofener Plattenkalk und Säulenbasalt (Nr. 1 und 5 der Abb.) durch Abrasion stärker beschädigt als die unregelmäßigen der restlichen Gesteine. Die geringe Widerstandsfähigkeit des Solnhofener Plattenkalks erhöhte den Abtragungsprozeß, da sich Teile der Oberfläche in dünnen Platten ab-

hoben. Bei Buntsandstein (No. 3) lösten sich Bruchstücke mit den Sandkörnern je nach Festigkeit des Bindemittels ab. Bei Muschelkalk und Granit (No. 2 und 4) brachen nur an besonders exponierten Stellen kleine Bewuchsflächen heraus. Bei Basaltlava (No. 6) entstanden keine Verluste. Der Schädigungsgrad in Verbindung mit Frost ließ sich nicht feststellen, da das Versuchsgestell in jedem Winter durch Eisgang zerstört wurde.

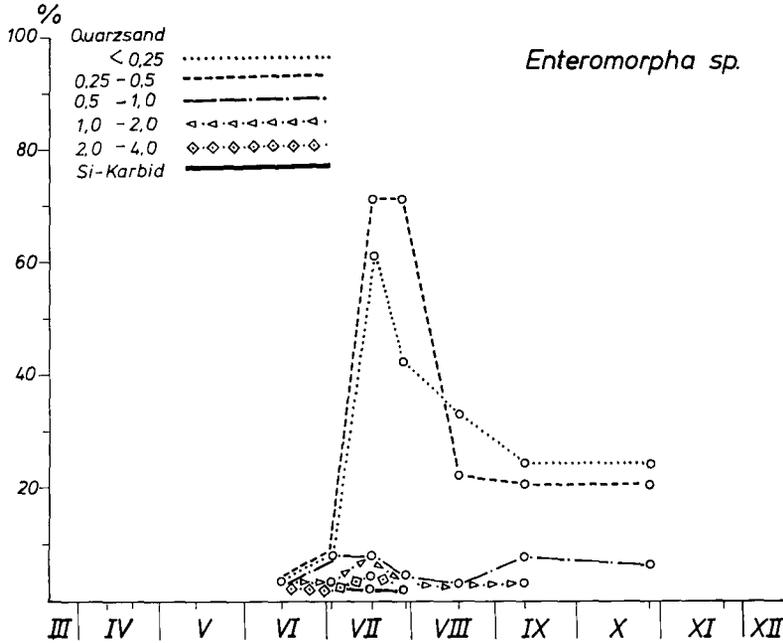


Abb. 9: *Enteromorpha sp.* (optimale Besiedlungsdichte in % pro Versuchsfläche) auf Quarzsandsubstraten im Bereich der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie (Langzeitserie 1972). Die Grünalge dominiert in den Fraktionsbereichen < 0,25 bis 0,5 mm Korndurchmesser

Beim Pflanzenbewuchs wiederholten sich im allgemeinen die Beobachtungen, die auf den Substraten des Hochwasserniveaus und denen der Kurzzeitserien auf dem Niedrigwasserniveau gemacht worden waren. *Ulothrix sp.*, die sich maximal im Mai entwickelte, war auf allen Substraten zu finden. Sie bevorzugte unter ihnen die feinkörnigen Gesteine Solnhofener Plattenkalk und Buntsandstein. Als im Juni die Fadenalge zurückging, begann das Wachstum von *Enteromorpha sp.* und *Porphyra purpurea*. Beide Algen erreichten ihr Entwicklungsmaximum zwischen Mitte Juli und Mitte August (Thalluslängen von 12 cm bei *Enteromorpha sp.*, von 25 cm bei *Porphyra purpurea*). Beide Algen zeigten sich substratabhängig, und zwar bevorzugte *Enteromorpha sp.* die feinkörnigen Substrate Solnhofener Plattenkalk und Buntsandstein, in geringem Maße Säulenbasalt, *Porphyra purpurea* die grobkörnigen und unregelmäßigen wie Muschelkalk, Granit und Basaltlava (Abb. 7). Diese Abhängigkeit war auf jedem Niveau zu verfolgen. Durch den Wechsel feinkörniger und grobkörniger Strukturelemente bei den Gesteinssubstraten ergab sich ein scharf abgegrenztes Muster von Grün- und Rotalgen (Abb. 8).

Als im September die Grünalgen anfangen abzusterben, beherrschten die roten Thalli von *Porphyra purpurea* das Farbbild. Die Substrate unterschieden sich in der Vegetation nur dadurch, daß sich Muschelkalk, Granit und vor allem Basaltlava mit besonders dichtem *Porphyra*-Bewuchs heraushoben. Buntsandstein, Solnhofener Plattenkalk und Säulenbasalt zeigten wenige Exemplare an den Oberkanten oder in

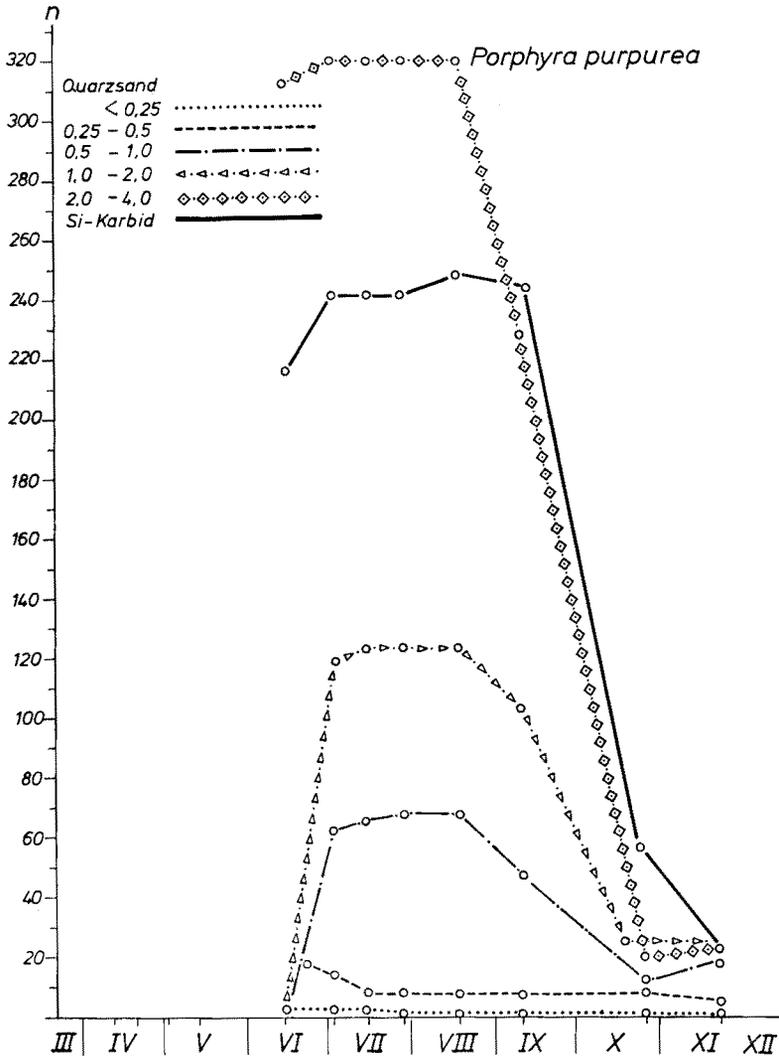


Abb. 10: *Porphyra purpurea* (Individuenzahl pro Versuchsfläche) auf Quarzsandsubstraten im Bereich der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie (Langzeitserie 1972). Die Rotalge dominiert in den Fraktionsbereichen $> 0,5$ mm Korndurchmesser. Die Besiedlungsdichte ist der Größe des Korndurchmessers proportional

Seitenspalten. *Ulva* sp. und *Ceramium rubrum* besiedelten mit wenigen Exemplaren die Unterkanten einiger Substrate. Für beide Species bedeutete die Mitteltiden-Niedrigwasserlinie die obere Verbreitungsgrenze.

Quarzsand					Si-Karbid
< 0,25	0,25-0,5	0,5-1,0	1,0-2,0	2,0-4,0	2,0-4,0
I	II	III	IV	V	VI

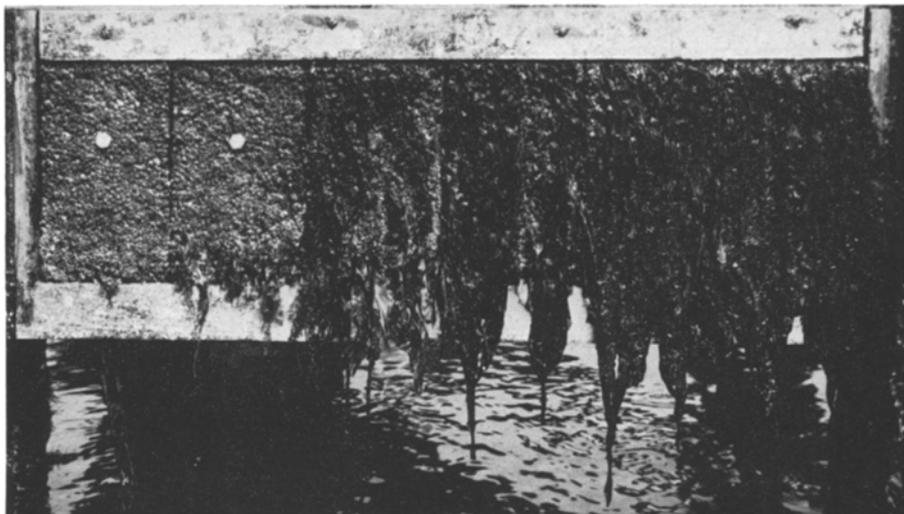
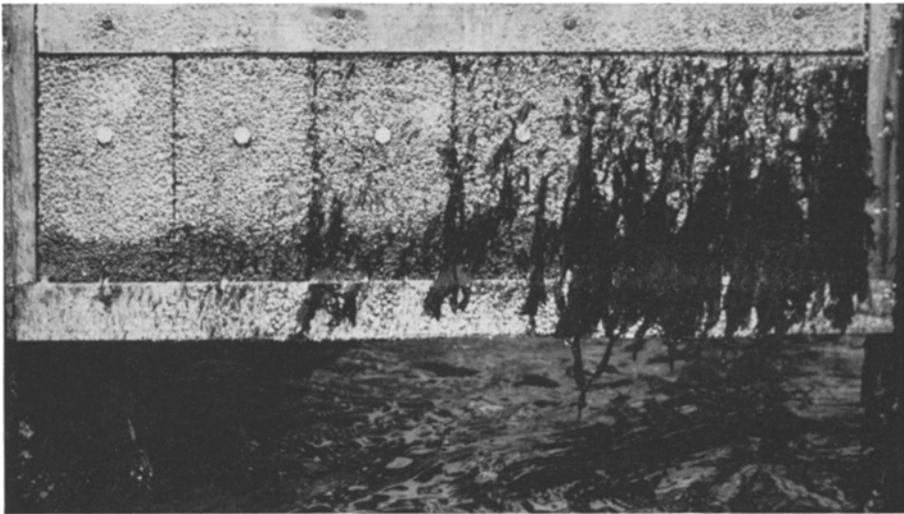


Abb. 11: *Porphyra purpurea*. Versuchsreihe im Bereich der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie (Langzeitserie). Zustand am 2. Juli 1972 (oben) und am 17. Juli 1972 (unten). Zunahme von Besiedlungsdichte und Thalluslänge der Rotalge von Substrat III bis Substrat VI

Im Gegensatz zu den Natursteinen waren auf den Quarzsand-Substraten beim Bewuchs geringe Abrasionsschäden zu beobachten. Die Schäden traten zuerst Ende Oktober im Fraktionsbereich $< 0,25$ bis $0,5$ mm auf, wobei 15 bis 20 % der Versuchsfächen abradiert wurden. Die Substrat-Oberflächen selbst schienen nicht in Mitleidenschaft gezogen zu sein, nur vereinzelt war ein Sandkorn aus der Kittmasse herausgebrochen.

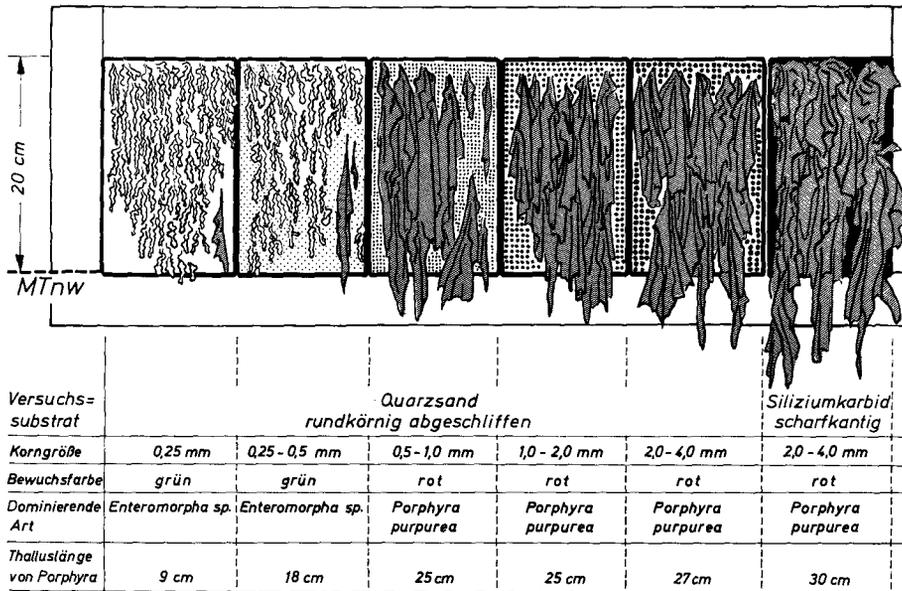


Abb. 12: Farbliche Abgrenzung der Quarzsandsubstrate abgestufter Korngrößen durch Bewuchs von Grün- und Rotalgen im Bereich der Mittelzeiten-Niedrigwasserlinie (Langzeitserie), Zustand am 28. August 1972. Die Besiedlungsgrenze zwischen *Enteromorpha* sp. und *Porphyra purpurea* befindet sich bei Korngröße $0,5$ mm

In der pflanzlichen Besiedlung zeigten sich die gleichen Tendenzen wie bei den Quarzsand-Substraten der Kurzzeitserien. *Ulothrix* sp. (Maximum im Mai) war auf allen Substraten zu finden, bevorzugte jedoch solche mit dem Korndurchmesser $< 0,25$ bis $0,5$ mm. *Enteromorpha* sp. besiedelte ebenfalls die letztgenannten Substrate. Auf größeren war sie spurenweise vorhanden. Die maximale Fadenlänge betrug im Juli 7 cm. Ab August wurde die Grünalge stark reduziert. Im November verschwand sie ganz (Abb. 9). Bis zum Herbst waren an der Unterkante der Quarzsandsubstrate $< 0,25$ bis $1,0$ mm Durchmesser vereinzelt Exemplare von *Ulva* sp. bis zu einer Thalustlänge von 3 bis 4 cm herangewachsen. *Porphyra purpurea* entwickelte sich gleichzeitig mit den ersten *Enteromorpha*-Fäden im Juni (Abb. 10). Im Gegensatz zur Grünalge siedelte sie im Grobsand-Bereich, und zwar derart, daß mit zunehmendem Korngrößen-Durchmesser der Bewuchs dichter und die Einzel-Pflanze länger wurde (bis 30 cm im August). Zu Beginn der Wachstumsperiode zeichnete sich diese Zunahme als diagonale Linie auf den Substraten: Korndurchmesser $0,5$ mm bis Siliziumkarbid,

4,0 mm, ab (Abb. 11). Nachdem *Porphyra purpurea* die genannten Versuchsflächen mehr oder weniger bedeckt hatte, erschienen die groben Fraktionsbereiche durch ihren Pflanzenbewuchs rot, die feinen, von *Enteromorpha* sp. bedeckten, grün (Abb. 12). Einzelne Exemplare von *Ceramium rubrum*, die sich im Grobsand-Bereich ansetzten, waren nach kurzer Zeit verschwunden.

Algenbewuchs auf dem Unterwasserniveau

Obwohl sich die Rahmen der Unterwasser-Substratreihen nur 75 cm unterhalb der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie befanden, änderten sich die Umweltfaktoren im Vergleich zur Gezeitenzone beträchtlich. Temperatur- und Salzgehaltsschwankungen blieben in engerem Intervall als auf dem Niedrigwasserniveau. Die Wasserbewegung war so weit abgeschwächt, daß sich in den Holzfugen und auf den Substrat-Oberflächen feinste Sinkstoffe ablagern konnten. Die Ablagerungen bildeten dort, verkittet und verfilzt durch tierische Ausscheidungsprodukte, Byssusfäden, Pilzhyphen und Diatomeen, eine Schicht, die sogar kleine sessile Organismen überwucherte. Diese Schicht blieb auch bei stärkerer Wasserbewegung stabil und verschwand nur dort kurzfristig, wo Placken abgestorbener Balaniden aus dem Verband herausgebrochen waren oder sich, wie bei Solnhofener Plattenkalk, Substratmaterial gelöst hatte. Durch den Sinkstoffgehalt – der Wattboden befand sich 50 cm unterhalb der Substratreihe – verringerte sich die Lichtintensität und damit der Pflanzenbewuchs. Die einzelnen Substrate unterschieden sich in Art und Dichte der Besiedlung nicht mehr so deutlich voneinander wie im Bereich der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie.

Zwischen den Versuchsjahren 1971 und 1972 bestanden auf dem Unterwasserniveau keine zeitlichen Besiedlungsunterschiede. Um so deutlicher zeigten sich zeitliche Differenzen verglichen mit dem Bereich der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie. Zum Beispiel waren die Grünalgen *Enteromorpha* und *Ulva* sp. 3 bis 4 Wochen früher als auf dem Niedrigwasserniveau festzustellen. Die Arten *Ulva* sp. und *Ceramium rubrum* herrschten vor, *Enteromorpha* sp. und *Porphyra purpurea* wurden dagegen selten. Auf den Kurzzeiterien überzog *Enteromorpha* sp. feinkörnige Gesteine und den Fein- bis Mittelsandbereich mit lichten, kurzfädigen Rasen (Thalluslänge ca. 2 cm, auf dem Niedrigwasserniveau bis zu 20 cm). Die Rasenbildung wurde offensichtlich durch eine dichte Balanidenbesiedlung der Langzeiterien beeinträchtigt. Die hier 6 cm langen Algenfäden, die sich zwischen den Balanidenkegeln verankert hatten, konnten nicht mehr direkt von der Art der Gesteinsoberfläche beeinflußt werden. *Ulva* sp. setzte sich im oberen Abschnitt der Versuchssubstrate an und schien in einem weiten Korngrößenbereich zu gedeihen. Außer auf der schartigen Basaltlava und dem scharfkantigen Siliziumkarbid war sie auf allen Substraten zu finden, am häufigsten im Mittelsandbereich (Thalluslängen bis zu 35 cm). *Ceramium rubrum* besiedelte, wie *Porphyra purpurea* auf dem Niedrigwasserniveau, die grobkörnigen Substrate beider Serien, vor allem Muschelkalk und Basaltlava (maximale Thalluslänge 25 cm), daneben Solnhofener Plattenkalk und Balanidenkegel, so daß es den Anschein hatte, die Rotalge bevorzugte nicht nur rauhe Oberflächen, sondern auch jede Art kalkigen Materials. Auf den Quarzsandsubstraten nahm die Anzahl der Exemplare mit der Größe des Korndurchmessers zu (Abb. 13).

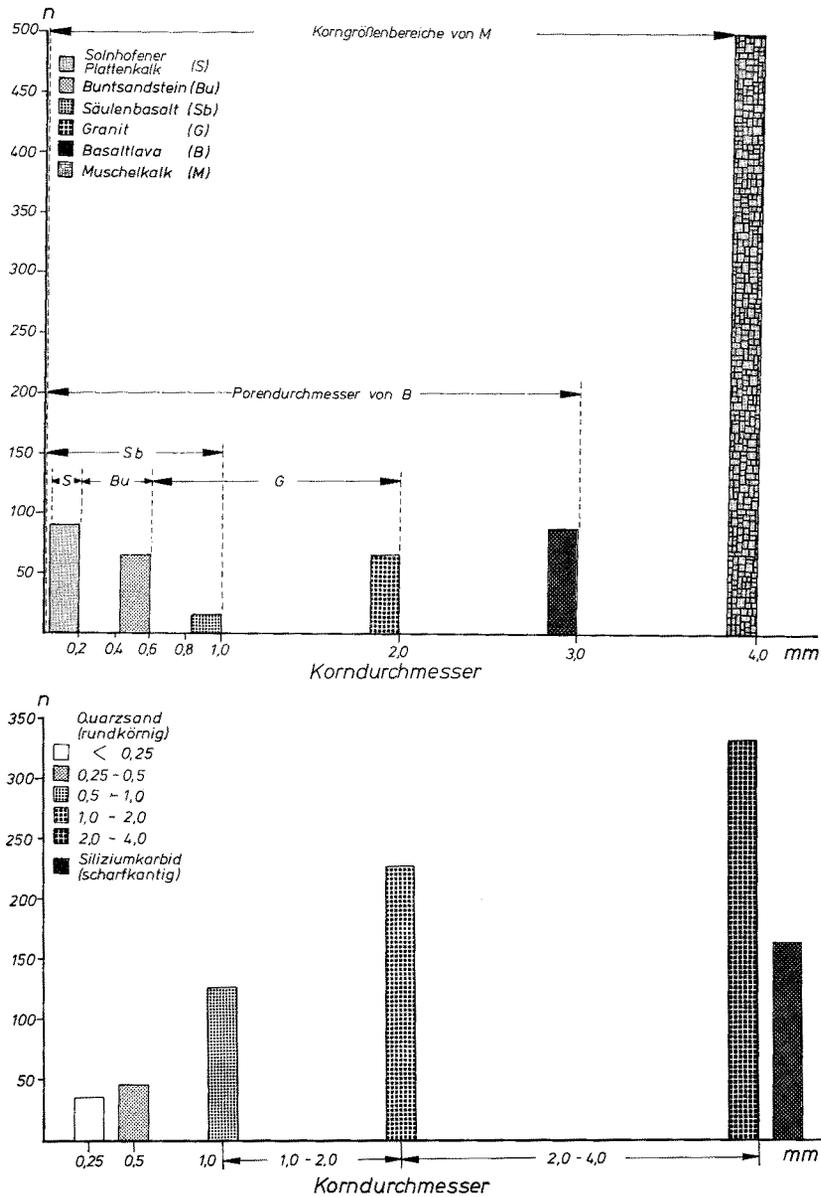


Abb. 13: *Ceramium rubrum*. Gesamtbesiedlung (Individuenzahl pro Versuchsfläche) von 5 aufeinanderfolgenden Kurzzeitserien (Juni bis Oktober 1972). Die Rotalge dominiert auf grobstrukturierten und kalkigen Natursteinsubstraten (oben). Auf den Quarzsandsubstraten ist die Besiedlungsdichte der Größe des Korndurchmessers proportional (unten)

Die farbige Abgrenzung der Substrate durch Grün- und Rotalgenbewuchs wurde auf dem Unterwasserniveau kaum deutlich. Es fehlten die geschlossenen *Enteromorpha*-Rasen der feinkörnigen Gesteine, und *Ulva* sp. erwies sich als wenig substratabhängig (Abb. 14). Letztere überdeckte mit ihren breitblättrigen Thalli die zierlichen Formen von *Ceramium rubrum*. Dadurch erschien die Substratreihe vorwiegend durch Grünalgen besiedelt und nur der Bewuchs der scharfartigen Gesteine Muschelkalk und Basaltlava war von der Farbe der Rotalgen bestimmt.

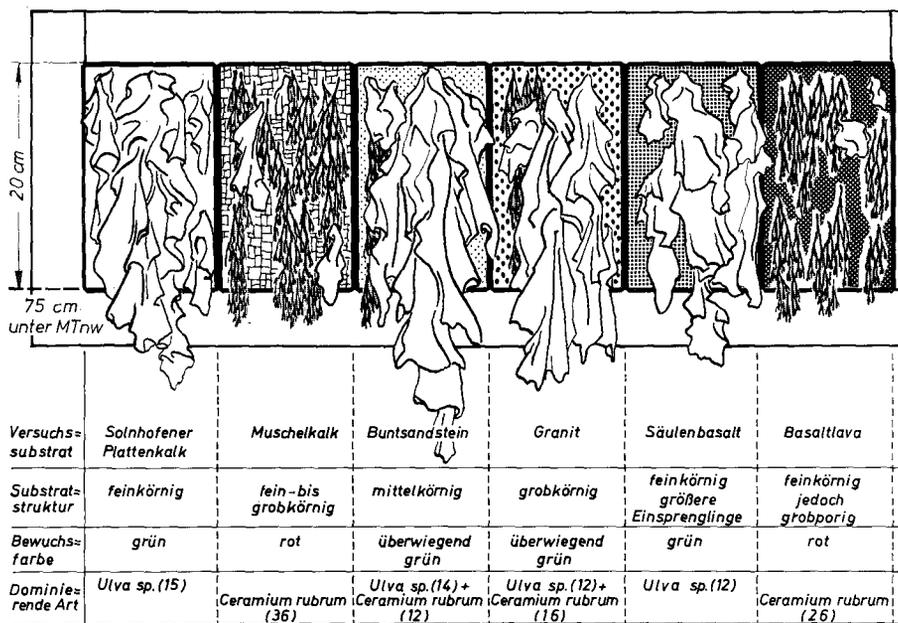


Abb. 14: Farbliche Abgrenzung fein- und grobstrukturierter Natursteinsubstrate durch Bewuchs von Grün- und Rotalgen im Unterwasserbereich (Langzeitserie), Zustand am 28. August 1972. *Ulva* sp. dominiert auf Solnhofener Plattenkalk, Buntsandstein und Säulenbasalt, *Ceramium rubrum* auf Muschelkalk und Basaltlava

Auf den Quarzsandserien zeichnete sich keine farbliche Abgrenzung der Substrate durch Algenbewuchs ab. Als *Porphyra* sp. und *Ceramium rubrum* über 10 cm große Thalli im grobkörnigen Fraktionsbereich entwickelt hatten, waren die lichten *Enteromorpha*-Rasen auf den feinkörnigen Sanden bereits abgestorben. Einzelne breitblättrige Exemplare von *Ulva* sp. verteilten sich unregelmäßig und traten nur auf Quarzsand mit dem Korndurchmesser 0,25 bis 0,5 mm zahlreicher auf.

DISKUSSION UND SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die Frage des Substrateinflusses hat in der vorliegenden Literatur eine verschiedene Beurteilung erfahren. BOALCH (1957) glaubt nicht, daß dem Substrat eine Be-

deutung zukommt. LEWIS (1964) dagegen räumt ihm eine geringe Rolle an exponierten Stellen ein. Bei den eigenen Untersuchungen zeigten sich erhebliche Bewuchsunterschiede ungeachtet der Position des Gestelles, die je nach wechselnder Beanspruchung von Windrichtung und Gezeitenstrom einmal als exponiert, einmal als geschützt angesehen werden konnte. Im allgemeinen war auf rauhen Oberflächen der Bewuchs in der Gezeitenzone unter Einwirkung von Wellenbewegung über lange Zeitspannen

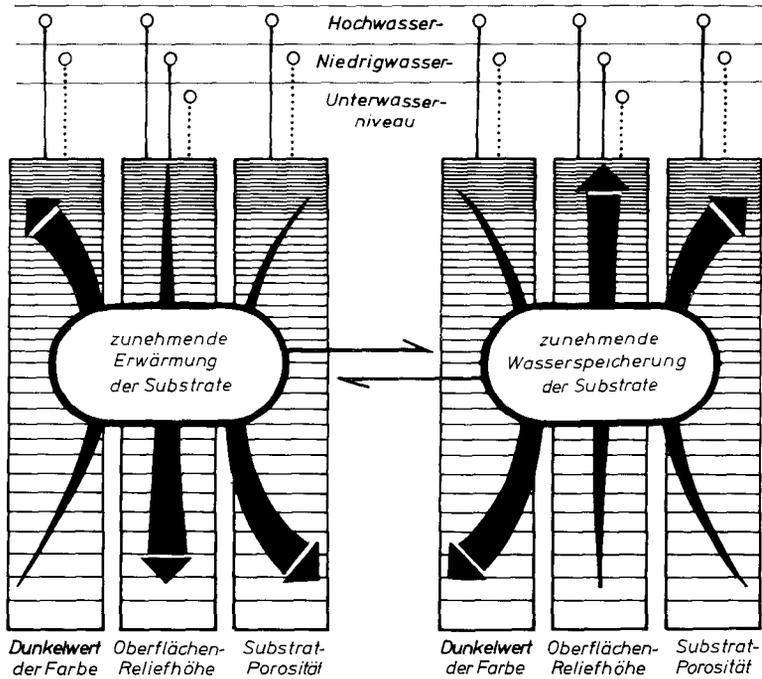


Abb. 15: Beziehung zwischen physikalischen Eigenschaften (Dunkelwert der Farbe, Reliefhöhe der Oberfläche und Porosität) zu zunehmender Erwärmung und Wasserspeicherung eines Substrats, abhängig von der Position im Gezeitenbereich. Der zunehmende Wert der Substrateigenschaft ist durch zunehmende Schraffurdichte gekennzeichnet, der zunehmende Grad der Erwärmung und Wasserspeicherung durch zunehmende Pfeildicke. Beeinflussungsgrad der Substrateigenschaften in den verschiedenen Gezeitenbereichen: stark = ausgezogene Linie, schwach = punktierte Linie

hinweg beständiger als auf glatten, solange das Substrat selbst einer Abrasion widerstand. Auf Solnhofener Plattenkalk und Buntsandstein gingen die Organismen häufig mit abblätternden und absandenden Schichten verloren und nur Algen mit kurzer Vegetationsdauer konnten diese Gesteine besiedeln. MOORE (1958) hat bereits auf die Bedeutung einer rauhen Oberfläche und der Substratfestigkeit hingewiesen. DEN HARTOG (1959) und NIENHUIS (1969) vertreten die Meinung, physikalische Eigenschaften eines Substrates seien wichtiger als chemische. Bei den eigenen Versuchen ergab eine Gegenüberstellung chemisch gleichartiger, jedoch strukturell unterschiedlicher Gesteine (Säulenbasalt gegen Basaltlava, naturrauhe Oberflächen gegen glatt

gesägte), daß ausschließlich physikalische Faktoren wie Struktur, Härte, Farbe und Widerstandsfähigkeit die Entwicklung des Bewuchses beeinflussen.

Die Struktur läßt sich durch Merkmale wie Korngröße, Oberflächenrelief, Dichte und Porosität näher bestimmen. Diese Eigenschaften wirken in Verbindung mit Umwelteinflüssen jeweils variierend auf die Organismen ein. Zum Beispiel können Dichte und Farbe eines Substrats zusammen mit klimatischen Faktoren eine Bewuchsentwicklung auf dem Hochwasserniveau hemmen. Der hemmende Einfluß dieser Substrateigenschaften ist dagegen auf dem Niedrigwasserniveau gemildert, weil hier die klimatischen Faktoren kürzer einwirken (Abb. 15).

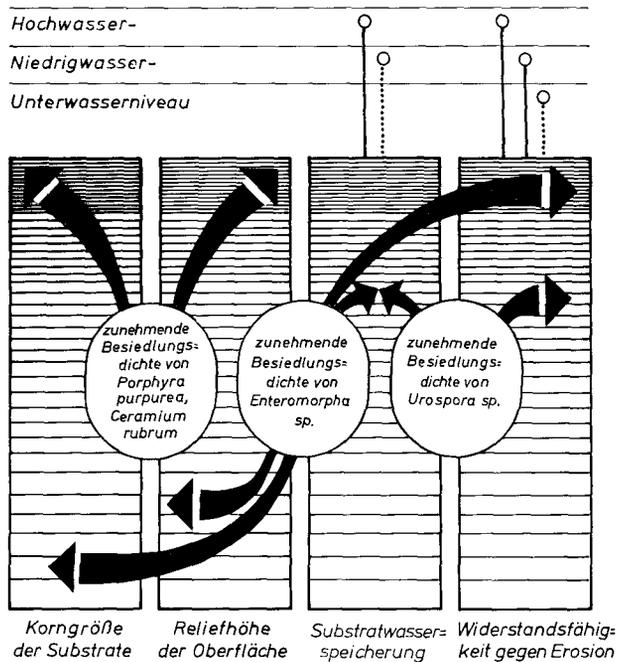


Abb. 16: Wechselwirkung zwischen physikalischen Substrateigenschaften und Besiedlungsdichte einiger Meeresalgen, abhängig von der Position im Gezeitenbereich. Der zunehmende Wert der Substrateigenschaft ist durch zunehmende Schraffurdichte gekennzeichnet, die zunehmende Besiedlungsdichte durch zunehmende Pfeildicke. Beeinflussungsgrad der Substrateigenschaften in den verschiedenen Gezeitenbereichen: stark = ausgezogene Linie, schwach = punktierte Linie

Es gibt Beobachtungen, die sich bei *Enteromorpha* sp. und *Porphyra* sp. auf die ökologische Bedeutung des Substrats beziehen. DEN HARTOG (1955, 1959) bezeichnete beide Algenarten als "Pioniere", das heißt, sie gehören zu den ersten größeren Bewuchsformen, die ein freies Substrat besiedeln. Sie weichen im Laufe der Sukzession anderen Organismen, um es erneut zu besiedeln, wenn die nachfolgende Vegetation aus irgendeinem Grunde vernichtet wurde. Auf meinen Versuchssubstraten gehörten *Enteromorpha* sp. und *Porphyra purpurea* zu der Masse der Pioniere.

Enteromorpha sp. ist hauptsächlich als Besiedler weichen oder muddig-sandigen Materials beschrieben worden (NIENBURG, 1925, 1927; BOALCH, 1957; PRIGGE, 1957;

DEN HARTOG, 1959; STEPHENSON, 1961; LEWIS, 1964; MUNDA, 1972) oder als Pionierbewuchs auf frischen Basaltbruchflächen und eben abgekühlter Lava (DORY, 1967). Bei den eigenen Versuchen dominierte die Grünalge auf vorwiegend fein- bis mittelkörnigen Gesteinen (Solnhofener Plattenkalk, Buntsandstein und Basaltlava). Muschelkalk mit seinen zahlreichen groben Bestandteilen war fleckhaft besiedelt. Das Besiedlungsmuster stimmte mit dem Muster der fein- und grobkörnigen Partikel überein. Die Substrate, die in den oben aufgezählten Veröffentlichungen angegeben wurden, lassen sich gleichfalls fein- bis mittelkörnigen Fraktionsbereichen zurechnen.

Porphyra sp. wird als Besiedler harter Substrate an exponierten, steilen Küstenabschnitten, aber auch an Küstenbefestigungen aus Granit, Basalt und hartem Kalkstein angeführt (NIENBURG, 1925; KORNMANN, 1952, 1961; DEN HARTOG, 1959; NIENHUIS, 1969; MUNDA, 1972). Übereinstimmend mit diesen Angaben befand sich *Porphyra purpurea* bei den eigenen Versuchen auf Muschelkalk, Granit und Basaltlava, während sie sich auf Säulenbasalt spärlich entwickelte. Buntsandstein war vereinzelt besiedelt. Letzterer Befund entspricht der Beobachtung NIENBURGS (1925), der die Rotalge als sporadischen, unbeständigen Bewuchs auf Buntsandstein angibt. Bei den aufgezählten Substraten handelt es sich durchweg um unregelmäßige, grobkörnige Strukturen, die von *Porphyra* sp. bevorzugt wurden. Im Gegensatz zu *Porphyra purpurea* fehlte *Enteromorpha* sp. auf grobkörnigem Granit, was bereits NIENBURG (1925) und NIENHUIS (1969) feststellten.

Obwohl Faktoren wie Struktur, Härtegrad, Farbe und Widerstandsfähigkeit nicht gesondert gesehen werden dürfen, da erst ihr Zusammenwirken Aufschluß über den tatsächlichen Einfluß eines Substrats auf den Bewuchs geben kann, läßt sich bei den folgenden Ausführungen eine Einzelbetrachtung nicht vermeiden (Abb. 15, 16).

Korngröße

Der Einfluß der Oberflächenrauigkeit auf Bewuchs, hervorgerufen durch verschiedene Korngrößen der Substrate oder – wie bei Basaltlava – durch schartige Porenränder, war an Quarzsanden deutlicher als an Naturgesteinen zu beobachten. Künstlich hergestellte Sandsubstrate aus chemisch gleichartigem Material und mit gleichem Härtegrad, doch nach 5 abgestuften Korngrößen ausgesiebt, ließen beim Korndurchmesser von 0,5 mm eine scharfe Verbreitungsgrenze zwischen *Enteromorpha* sp. und *Porphyra purpurea* erkennen. Die Grünalge besiedelte den Quarzsand in den Fraktionsbereichen unterhalb, die Rotalge oberhalb von 0,5 mm Korndurchmesser. Wurde die Algenbesiedlung der Quarzsandsubstrate mit gleichartigem Bewuchs der untersuchten Naturgesteine verglichen, so ergaben sich in Bereichen ähnlicher Korngrößen auch ähnliche Bewuchsmuster. Zum Beispiel entsprachen die Größen der Sedimentbestandteile von Solnhofener Plattenkalk (0,06 bis 0,2 mm) denen des Feinsandes (< 0,25 mm). Beide Substrate wurden ausschließlich durch *Enteromorpha* sp. besiedelt. Buntsandstein (0,2 bis 0,6 mm Korndurchmesser) und der ihm entsprechende Fein- bis Mittelsand (0,25 bis 0,5 mm) zeigten die gleiche Bewuchsdichte der Grünalge. Auch hier fehlte *Porphyra purpurea*. Der Gesteinsfluß von Säulenbasalt liegt in einem feinen Fraktionsbereich. Die Einsprenglinge dagegen erreichen Größen bis zu 1 mm.

Auf diesem Substrat waren beide Algenarten vertreten, doch *Enteromorpha* sp. dominierte. Auf dem entsprechenden Grobsand (0,5 bis 1,0 mm), dem die feineren Bestandteile unter 0,5 mm fehlten, überwog *Porphyra purpurea*. Granit setzt sich aus dicht gepackten Kristallaggregaten (Größen beim verwendeten Material 0,6 bis 2,0 mm) mit unregelmäßiger Bruchfläche zusammen. Er wurde ausschließlich durch *Porphyra purpurea* besiedelt. Der grobe Grobsand (0,1 bis 0,2 mm Korndurchmesser) zeigte gleichfalls nur *Porphyra*-Bewuchs. Im Muschelkalk mit seiner schartigen Oberfläche vereinigen sich Korngrößen von 0,02 bis 4,0 mm. Hier waren beide Algenarten zu finden, *Enteromorpha* sp. auf den feinkörnigen, *Porphyra purpurea* zwischen den groben Bestandteilen. Die Dichte des *Porphyra*-Bewuchses auf dem schartigen Muschelkalk übertraf die Dichte der gleichen Alge auf Granit. Die Abundanz auf Feinkies (2,0 bis 4,0 mm) war größer als die auf Quarzsand mit dem kleineren Korndurchmesser 1,0 bis 2,0 mm. Beiden Versuchssubstraten fehlte der *Enteromorpha*-Bewuchs. Basaltlava und Siliziumkarbid (das letztgenannte Material liegt im Korngrößenbereich 2,0 bis 4,0 mm) nahmen eine Sonderstellung ein. Bei Basaltlava ist der feinkörnige Gesteinsfluß durch Poren aufgerissen. Das Lumen der scharfkantigen Poren besitzt einen Durchmesser zwischen 0,01 und 4,0 mm. Bei Siliziumkarbid bilden die harten Kristalle scharfe Kanten und Spitzen. Beide Substrate zeigten den stärksten *Porphyra*-Bewuchs aller Serien. Es hatte den Anschein, als ob die Rotalge scharfe Kanten zum Ansetzen bevorzuge. So entwickelte sie sich auch in den tiefen Spalten zwischen den rechtwinklig zugeschnittenen Substratplatten ungeachtet der Art des Materials.

Eine ähnliche Reaktion wie *Porphyra purpurea* zeigte die Rotalge *Ceramium rubrum*, die unterhalb der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie verbreitet ist. Sie besiedelte bevorzugt die grobkörnigen Naturgesteine mit unregelmäßiger Oberfläche: Muschelkalk und Basaltlava. Auf den Quarzsandsubstraten erhöhte sich – wie bei *Porphyra purpurea* – die Zahl der Keimlinge mit zunehmender Größe des Korndurchmessers. Im Gegensatz zu *Porphyra purpurea* ging der größte Teil der Jungpflanzen von *Ceramium rubrum* vorzeitig zugrunde. Sie wurden entweder von schneller wachsenden Organismen überwuchert oder erstickten unter Detritusansammlungen. Daher erschien die „Korngrößenreaktion“ am deutlichsten auf den Kurzzeitserien, deren Substrate frei von Detritus waren.

Selbst auf dem Hochwasserniveau ließ sich eine „Korngrößenreaktion“ beobachten. Das *Codiolum*-Stadium einer *Urospora*-Art – vermutlich stammte es von der fadenförmigen Generation, die auf den Substraten der gleichen Serie gedieh – besiedelte ausschließlich feinkörnigen Solnhofener Plattenkalk, Säulenbasalt (vgl. KORN-MANN, 1961) und in kleinen Flecken die feinkörnigen Bestandteile des Muschelkalks. Der winzige Sporophyt war auf Quarzsand in den Fraktionsbereichen $< 1,0$ mm zu finden, während die fadenförmige Generation keine deutliche „Korngrößenreaktion“ zeigte.

Die Befunde können, bezogen auf die Oberflächenstruktur, wie folgt zusammengefaßt werden: die untersuchten Algen besiedelten die von ihnen bevorzugten Substrate unabhängig von Härtegrad und chemischer Zusammensetzung. *Enteromorpha* sp. überzog feinkörnige, ebene Gesteine, Solnhofener Plattenkalk und Buntsandstein mit dichten, Säulenbasalt mit lockeren Rasen, Muschelkalk mit einem fleckenhaften Muster, das dem Muster der feinen Gesteinsbestandteile entsprach. Den gleichen dich-

ten Rasen zeigten Quarzsandsubstrate im Korngrößenbereich $< 0,25$ bis $0,5$ mm. *Porphyra purpurea* und *Ceramium rubrum* dominierten auf grobkörnigen, unregelmäßigen Gesteinen (Muschelkalk, Granit und Basaltlava) und auf Quarzsandsubstraten im Korngrößenbereich $0,5$ bis $4,0$ mm. Die schartigen, scharfkantigen Oberflächen von Basaltlava und Siliziumkarbid waren besonders dicht bewachsen. Die Zahl der Rotalgen nahm mit der Größe des Korndurchmessers zu (Abb. 16).

Die Korngröße der Substrate schien nicht nur die Abundanz, sondern auch das Längenwachstum von *Porphyra purpurea* zu beeinflussen. So erreichten die Thalli auf besonders grobkörnigem Material (Muschelkalk, Basaltlava, Feinkies und Siliziumkarbid) eine maximale Länge von durchschnittlich 30 cm. Es bestand offensichtlich ein Zusammenhang zwischen Korngröße und Verankerung der Rotalge. Der Haftansatz schien zwischen groben Partikeln besonders gut dem Abreißeffekt durch Wellenbewegung, dem ein großflächiger Thallus stärker ausgesetzt ist als ein kleiner, zu widerstehen. Demnach konnte eine Auslese stattfinden, indem sich *Porphyra purpurea* von feinkörnigen Substraten löste, sobald sie eine für diese Substrate maximale Thalluslänge erreicht hatte.

Die Beobachtung, daß Korngröße und Relief eines Substrates die Dichte des Algenbewuchses und damit auch das Ansetzen von Keimlingen beeinflussen kann, führt zu der Frage nach den Faktoren, die ursächlich eine solche Differenzierung bewirken. Die Fortpflanzungszellen der Algen sind sehr klein (bis $5 \mu\text{m}$) und können nur in seltenen Fällen ein Substrat aktiv aufsuchen. Sie sind auf die Wasserbewegung angewiesen, die sie an das Substrat heranträgt. LINSKENS (1962) unterscheidet beim Ansetzen einer epiphytischen Zelle drei Phasen: den Kontakt, die Anheftung und die Verankerung. Er stellt fest, daß physikalische Kräfte, zum Beispiel die Oberflächenspannung zweier sich berührender Flächen – in dem Fall Basiphyt und Epiphyt – die Anheftung beeinflussen. Nach den Ausführungen LINSKENS' hängt die Oberflächenspannung unter anderem vom Mikrorelief des Substrates ab und wird die Adhäsionskraft von einem Wasser- und Schleimfilm gefördert. ZOBELL (1972) erwähnt, daß außer der Oberflächenspannung elektrostatische Fähigkeiten der Körper und Ionenaustausch eine wichtige Rolle bei der Adhäsion fremder, unterschiedlicher Moleküle spielen. Einzellige Lebewesen, dazu gehören auch die winzigen Fortpflanzungszellen der Algen, reagieren artspezifisch auf diese komplizierten Vorgänge, deren entsprechendes Zusammenspiel den Weg zum passenden Substrat dirigieren hilft. Vorgänge dieser Art diskutieren DURHAM (1957), JAMES (1957), McLAREN & SKUJINS (1968), SANTORO & STROTZKY (1968). Es wäre zu untersuchen, ob die Vermehrungsstadien der Algen bereits beim Kontakt mit dem Substrat, bei der Verankerung oder noch später während des Wachstums spezifische Anpassungen entwickeln. Im ersten Fall mögen die oben erwähnten physikalischen Vorgänge sortierend wirken, im zweiten Fall außerdem Form und Größe der Rhizoidzellen und Basalscheiben oder Form und Kantenlänge der Substratelemente zusammen mit dem dadurch bedingten Lückensystem. Zuletzt könnte der auslesende Faktor "Substrat" erst im Laufe der Entwicklung sichtbar werden, wie das Beispiel des sichersten Haftansatzes beweisen könnte. Hier müßten Laboruntersuchungen einsetzen, um die Befunde der Freilandbeobachtungen zu ergänzen.

Dichte und Porosität

Dichte und Porosität eines festen Substrates gewinnen dort an Bedeutung, wo durch den Gezeitenrhythmus bewachsene Gegenstände längere Zeit luftexponiert sind (Abb. 16). Die obere Begrenzung in der vertikalen Verteilung wird unter anderem durch Dichte und Porosität der Substrate bestimmt. DENHARTOG (1959) und NIENHUIS (1969) beschreiben, daß zum Beispiel Algenbewuchs auf Kalkstein höher hinaufreicht als auf Granit und Basalt. Die gleiche Erscheinung zeigte sich bei den eigenen Versuchen auf den Substraten im Hochwasserbereich. Der erste geschlossene Bewuchs feinfädiger *Enteromorpha*-Arten erschien als 3 cm breites Band an der Unterkante des Buntsandsteins, wo sich das absickernde Wasser sammelte, und breitete sich als lockerer Bestand über die Versuchsfläche aus. Bei Solnhofener Plattenkalk war das Band an der Unterkante nur 1 cm breit. Die Dichte der Algenbesiedlung von Buntsandstein und Solnhofener Plattenkalk verhielt sich wie 5 : 2. Ein ähnliches Verhältnis bestand zwischen der Wasserspeicherung beider Substrate. Buntsandstein besitzt eine wahre Porosität von 12,36 %. Die Wasseraufnahme betrug bei einer atm 104 g 1000 cm⁻³. Nach 6 Stunden verblieb ein Rest von 45,2 g (gemessen bei 20° C Raumtemperatur und 50 % Luftfeuchtigkeit ohne Luftbewegung). Solnhofener Plattenkalk (wahre Porosität 4,11 %) nahm 41 g Wasser bei gleichem Volumen auf, von dem nach 6 Stunden 16,4 g zurückgehalten waren. Die Wasserspeicherung des Buntsandsteines verhält sich nach diesen Werten zu der des Solnhofener Plattenkalks ungefähr wie 5 : 2, was mit dem Verhältnis der Bewuchsdichten übereinstimmt.

In den warmen Monaten Juli/August waren auf dem Hochwasserniveau außer Buntsandstein auch Muschelkalk und Basaltlava gleichmäßig von Fadenalgen überzogen. Solnhofener Plattenkalk und Säulenbasalt zeigten daneben einen nur fleckenhaften Bewuchs, der sich an der Unterkante zu einem geschlossenen Streifen verdichtete. Granit hob sich als vegetationsloses Substrat heraus. Beim Vergleich des Feuchtigkeitsgehaltes dieser Substrate ließ sich die Art des Bewuchsmusters verstehen: die Wasserspeicherung der Basaltlava entspricht dank ihres großen Porenvolumens der des Buntsandsteins. Daraus erklärt sich die gleich gute Bewuchsdichte beider Substrate. Bei Muschelkalk erschien der Algenrasen im Verhältnis zum gespeicherten Wasser zuerst unverständlich, denn 1000 cm³ nehmen nur 8,8 g Wasser auf und geben die Hälfte davon nach 6 Stunden wieder ab. Bezieht man jedoch die externe Wasserspeicherung mit ein – Wasser sammelte sich in Mulden und Küvetten der schartigen Oberfläche und verdunstete durch den überdeckenden Algenfilz nur langsam – dann ist das dichte Bewuchsmuster zu verstehen. Die Wasserspeicherung von Solnhofener Plattenkalk und Säulenbasalt zeigten untereinander ähnliche Werte. Säulenbasalt nimmt anfangs halb so viel Feuchtigkeit auf wie Solnhofener Plattenkalk, gibt sie jedoch langsamer ab, so daß sich die zurückgehaltene Menge nach 6 Stunden bei beiden Gesteinen gleicht. Dementsprechend ähnelte sich das Bewuchsmuster beider Substrate. Der dichte Granit (wahre Porosität 1,44 %) erwies sich in der Hochwasserzone dagegen als durchweg besiedlungsfeindlich.

Da die Versuchsreihen im Bereich der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie nur kurzfristig luftexponiert waren, verlor hier die Wasserkapazität der Substrate an Bedeutung (Abb. 16). Sie schien dagegen das Längenwachstum von *Enteromorpha* sp. zu

beeinflussen. Die Algenfäden wurden auf den porösen Gesteinen Buntsandstein und Basaltlava während des Sommermaximums 20 cm lang. Auf dichten Substraten blieben sie kurz (zum Beispiel auf Granit 1 cm). Im Gegensatz zu *Porphyra purpurea*, wo Längenwachstum und Abundanz mit der Korngröße des Substrates korreliert erschienen, bestimmte bei *Enteromorpha* sp. an exponierten Standorten die Wasserkapazität das Längenwachstum, die Korngröße die Bewuchsdichte. Diesen Substrateigenschaften entsprechend war der poröse, relativ feinkörnige Buntsandstein für eine Besiedlung durch die Grünalge optimal.

Härtegrad

Im allgemeinen schien der Härtegrad der festen Substrate wenig ausschlaggebend zu sein. *Enteromorpha* sp. überzog Solnhofener Plattenkalk (Härtegrad 3) ebenso dicht wie Buntsandstein (Härtegrad 4 bis 5 und 7) und Quarzsand (Härtegrad 5 bis 6). *Porphyra* sp. besiedelte weichen Muschelkalk (3) gleich zahlreich wie harten Granit (6 bis 7), Basaltlava (6) und Siliziumkarbid (9). Einzig die Rotalge *Bangia fuscopurpurea* entwickelte sich ausschließlich auf Solnhofener Plattenkalk und Muschelkalk, beides Gesteine unterschiedlicher Korngrößen und Oberflächenstrukturen, doch mit dem gleichen Härtegrad 3. Auf härteren Substraten war die Alge nicht zu finden. Dieser Befund deckte sich mit der Beobachtung STEPHENSONS (1961), der *B. fuscopurpurea* nur auf weichen Kalkgesteinen feststellte.

Farbe

Es ist bekannt, daß helle Flächen Wärmestrahlen reflektieren, dunkle Flächen sie absorbieren. Auf die Substrate übertragen, ergab sich nach Messung der Oberflächentemperatur an je einem sonnigen Tag Ende August und Mitte September auf dem Hochwasserniveau folgende Beziehung zwischen Farbe und Temperatur: Der helle Solnhofener Plattenkalk erwärmte sich stets am geringsten von den untersuchten Gesteinen. Bei dunklem Granit und Säulenbasalt lagen die Oberflächentemperaturen bereits in der fünften Stunde nach dem Auftauchen 3 bis 4 C° höher als bei Solnhofener Plattenkalk, bei Siliziumkarbid sogar über 10 C°. Basaltlava, Buntsandstein und Muschelkalk wichen dagegen von dieser Regel je nach Art ihrer Wasserspeicherung ab. So wirkte bei Basaltlava (Farbe schwarz) der Porenwassergehalt durch Verdunstungskälte einer Erwärmung entgegen und die Oberflächentemperatur blieb in der Nähe des Temperaturbereiches von Solnhofener Plattenkalk. Die gleiche Erscheinung zeigte sich beim relativ dunklen Buntsandstein. Seine Oberflächentemperatur ähnelte in der ersten Zeitspanne nach dem Auftauchen der helleren Substrate, glied sich jedoch nach 7 Stunden, nachdem über 50 % des aufgenommenen Wassers abgesickert war, schlagartig der Oberflächentemperatur dunklerer Substrate an. Muschelkalk, der wenig Porenwasser speichern kann, dagegen viel Feuchtigkeit in Nischen und Küvetten der Oberfläche zurückhält, erwärmte sich nach 7 Stunden trotz seiner hellen Farbe dort, wo sich kein schützender Algenfilz befand, um durchschnittlich 2 C° mehr als Solnhofener Plattenkalk (Oberflächenwasser verdunstet schneller als Porenwasser).

Als Folge dieser Temperaturdifferenzen, hervorgerufen durch Wärmeabsorption und Wasserspeicherung, war folgendes am Bewuchs des Hochwasserniveaus zu beobachten: in den Sommermonaten besiedelten fädige Grünalgen Muschelkalk und Basaltlava – dem relativ geringen Wärmepotential dieser Gesteine entsprechend – bis zum oberen Substratrand. Auf Solnhofener Plattenkalk und Buntsandstein befand sich nur am unteren Substratrand je nach Menge des absickernden Porenwassers ein mehr oder weniger breites *Enteromorpha*-Band. Die Bewuchsgrenze auf diesen beiden Gesteinen wurde also weit mehr durch Porenwassergehalt und Oberflächenstruktur als durch die Farbe des Substrates bestimmt. Der dunkle Säulenbasalt dagegen besaß ausschließlich im Frühling und Herbst eine geschlossene Algendecke, wenn sich das Gestein durch hohe Wasserstände und geringe Sonnenbestrahlung nicht mehr stark erwärmen konnte. Granit blieb zu allen Jahreszeiten auf diesem Niveau bewuchsfrei. Durch seine relativ dunkle Farbe und den geringen Porenwassergehalt erschien er als vegetationsfeindliches Substrat.

Widerstandsfähigkeit gegen Erosion und Abrasion

Die mechanische Widerstandsfähigkeit der untersuchten Substrate wurde im Verlauf von 8 bis 9 Monaten beobachtet. Das Ausmaß der Zerstörung durch Frost konnte nicht ermittelt werden, weil entsprechende Untersuchungen vor Beginn der Kälteperiode abgebrochen werden mußten.

Während der Versuchszeit erwies sich nur Solnhofener Plattenkalk als abrasionsempfindliches Substrat. Bereits nach 4 Monaten hatte sich im Bereich der Mitteltiden-Niedrigwasserlinie Bewuchs zusammen mit der obersten dünnen Sedimentschicht gelöst, und von neuem besiedelten Organismen die freigewordene Fläche. Sie verschwanden bis Versuchsende ebenfalls mit einer abblätternden Substratschicht. Auf einer glattgesägten Oberfläche dieses Gesteins setzte dagegen der Abrasionsprozeß wesentlich später ein. Der härtere Buntsandstein verlor im Laufe der Versuchszeit 10 % seines Bewuchses mit absandendem Material. Der unregelmäßige Muschelkalk, der den gleichen Härtegrad wie Solnhofener Plattenkalk besitzt, zeigte keine Zerstörung an der Oberfläche. Selbst abgestorbene Balanidensiedlungen blieben bis Versuchsende erhalten. Auf Säulenbasalt betrug der Bewuchsverlust 40 %. Da die Oberfläche des Substrates selbst nicht angegriffen schien, mußte die Zerstörung der Besiedlung einen anderen Grund haben. Offensichtlich konnten sich die Algen auf der relativ glatten, ebenen Oberfläche weniger gut verankern und waren dem Angriff der Wellen ungeschützter ausgesetzt als auf einem unregelmäßigen Substrat. Auf der porigen Basaltlava war kein Verlust zu verzeichnen und auf dem unregelmäßigen Granit nur 10 %. Es ist also zu unterscheiden zwischen der Widerstandsfähigkeit des Substrates und der Festigkeit der Bewuchsverankerung. Pflanzliche und tierische Organismen können von einer glatten und ebenen Oberfläche abgelöst werden, ohne daß die Substratoberfläche selbst Schaden erleidet. Auf einer unregelmäßigen, rauhen Oberfläche haftet der Bewuchs besser, wie der Vergleich naturrauer Gesteine mit glattgesägten gleicher Herkunft eindeutig bewies.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Zur Analyse der Besiedlungsdynamik und der Substratabhängigkeit makroskopischer benthischer Pflanzen wurden 6 verschiedene Substrate unter In-situ-Bedingungen untersucht: Solnhofener Plattenkalk, Muschelkalk, Buntsandstein, Granit, Säulenbasalt und Basaltlava. Ausgewählt nach Farbe, Korngröße und Relief wurden die Substrate in 3 Wasserbereichen (Hochwasser-, Niedrigwasser- und Unterwasserbereich) vertikal an einem Gerüst am Hafen von List/Sylt angebracht und während zweier aufeinander folgender Jahre regelmäßig kontrolliert.
2. Physikalische Substrateigenschaften beeinflussten die Besiedlung stärker als chemische. Erstere wirkten sich in den drei Wasserbereichen – unabhängig von anderen Umweltfaktoren – jeweils verschieden auf den Bewuchs aus. Auf dem *Hochwasserniveau* (Trockenfall-Perioden von durchschnittlich 8 Std. während eines Gezeitenganges) waren vor allem folgende Faktoren siedlungsbegrenzend: a) Temperatur des Substrates (abhängig von Farbe, Wärmeverlust durch Verdunstung), b) Wassergehalt (abhängig von Gesteinsporosität), c) Stärke des Reliefs (Schutz vor Abrasion der Organismen) und Oberflächenrauigkeit (Stabilität des Anheftens), d) Widerstandsfähigkeit des Substrats selbst gegen Erosion und Abrasion. Auf dem *Niedrigwasserniveau* (Trockenfall-Perioden von durchschnittlich 1 Std. während eines Gezeitenganges) wirkten besonders in der Brandungshohlkehle mechanische Kräfte auf die Algenentwicklung ein, während sich der Einfluß von Oberflächentemperatur und Wassergehalt der Gesteine verringerte. Auf dem *Unterwasserniveau* (keine Trockenfall-Perioden) verloren die physikalischen Eigenschaften der Substrate an Bedeutung, vermutlich infolge der geringen Temperaturschwankungen und der meist abgeschwächten Turbulenz. Biologische Faktoren bestimmten in zunehmendem Maß das Bewuchsmuster.
3. Die Korngröße war – unabhängig vom Härtegrad des Materials – entscheidend für Ausdehnung und Bewuchsdichte einiger Algen. *Enteromorpha* sp. entwickelte sich optimal auf fein- bis mittelkörnigen Substraten (Solnhofener Plattenkalk und Buntsandstein), weniger dicht auf dem vorwiegend feinkörnig auskristallisierten Gesteinsfluß des Säulenbasalts und den feinkörnigen Bestandteilen des Muschelkalks. Das *Codiolum*-Stadium einer *Urospora*-Art überzog ausschließlich die glatte und feinkörnige Fläche von Säulenbasalt, Solnhofener Plattenkalk und entsprechend feinkörnige Stellen im Muschelkalk. *Porphyra* sp., meist *Porphyra purpurea*, bevorzugte die grob strukturierten Substrate Granit, Muschelkalk und die durch Poren zerrissene Oberfläche der Basaltlava. Säulenbasalt wurde an den Stellen besiedelt, wo größere Einsprenglinge den gleichartigen, feinkörnigen Gesteinsfluß durchsetzten. *Ceramium rubrum* reagierte in gleicher Weise wie *Porphyra* sp. Mit Hilfe von Parallelbeobachtungen an aus Quarzsand 5 abgestufter Korngrößen hergestellten Substraten wurde eine Korngrößenabhängigkeit der Algenbesiedlung ermittelt. Die ausgewählten Fraktionsbereiche (< 0,25; 0,25–0,5; 0,5–1,0; 1,0 bis 2,0; 2,0–4,0 mm) konnten in etwa denen der Natursteine gegenübergestellt werden. Unterhalb von 0,5 mm Korndurchmesser entwickelten sich ausschließlich *Enteromorpha*-Arten, oberhalb davon *Porphyra*-Arten und *Ceramium rubrum*. Die Zahl der siedelnden Rotalgen erhöhte sich mit zunehmender Korngröße. Die

- Versuchsergebnisse der Sandsubstrate entsprachen denen der gegenübergestellten Natursteine ähnlicher Fraktionsbereiche und wiederholten sich in den 3 Horizonten.
4. Dichte und Porosität der Substrate bestimmten im Hochwasserbereich nicht nur das Bewuchsmuster, sondern auch die obere Grenze der Algenvegetation. Die obere Grenze befand sich bei Muschelkalk (Zurückhalten des Wassers in der zerklüfteten Oberfläche) und Basaltlava (Wasserspeicherung im Porenraum) über der Mitteltiden-Hochwasserlinie. Bei dem dichten Gestein Säulenbasalt wurde die Mitteltiden-Hochwasserlinie vom Bewuchs nicht mehr erreicht. Im Frühling und Herbst dagegen entwickelte er sich auf Säulenbasalt bei günstigen Lufttemperaturen und Wasserständen bis fast zur gleichen Höhe wie auf Basaltlava. Die obere Grenze der *Enteromorpha*-Besiedlung befand sich auf dem wasserspeichernden Buntsandstein höher als auf Solnhofener Plattenkalk mit seiner geringen Porosität. Auf Granit erreichte der Algenbewuchs die niedrigste vertikale Ausdehnung.
 5. Abhängig von der Farbe bestimmte der Erwärmungsgrad eines Substrates die vertikale Ausdehnung der Vegetation. Im Bereich der Mitteltiden-Hochwasserlinie verschwanden die Algen von dunklen Substraten (Säulenbasalt, Granit), so wie die Wärmestrahlung im Juli/August zunahm und entwickelten sich von neuem im Herbst bei günstigeren Umweltbedingungen.
 6. Das Zusammenwirken von Erosion und Abrasion wurde – ohne Frostsprengung – am Solnhofener Plattenkalk deutlich. Dünne Substratschichten hoben sich plattig zusammen mit Bewuchs von der Oberfläche ab. Im Hochwasser- und Niedrigwasserbereich machte sich eine Abtragung durch Wellenbewegung stärker als auf dem Unterwasserniveau bemerkbar.

Danksagung. Für die Hilfe bei der oft schwierigen Bergung der Versuchsrahmen danke ich den Herren DIETRICH BLOME, JOACHIM BUSSE, WOLFGANG MIELKE und GÜNTER TZSCHASCH, Studenten der Universität Göttingen.

ZITIERTE LITERATUR

- BOALCH, G. T., 1957. Marine algal zonation and substratum in Beer Bay South-East-Devon. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **36**, 519–528.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1951. *Pflanzensoziologie*. Springer, Wien, 631 pp.
- BRINKMANN, R., 1966. *Abriß der Geologie*. Enke, Stuttgart, 345 pp.
- BRUHNS, W. & RAMDOHR, P., 1966. *Petrographie*. Gruyter, Berlin, 141 pp.
- DOTY, M. S., 1967. Pioneer intertidal population and related general vertical distribution of marine algae in Hawaii. *Blumea* **15**, 95–105.
- DURHAM, K., 1957. The influence of interfacial electrical conditions on the desposition of soil particales on the cotton from detergent solutions. *Proc. 2nd Int. Congr. Surf. Actio.* **4**, 60–69.
- FRIEDRICH, H., 1965. *Meeresbiologie*. Borntraeger, Berlin, 435 pp.
- HARTOG, C. DEN, 1955. A classification system for the epilithic algal communities of the Netherlands coast. *Acta bot. neer.* **4**, 126–135.
- 1959. The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. *Wentia* **1**, 1–241.
- HEMPEL, C., 1959. Über das Festsetzen der Larven und die Bohrtätigkeit der Jugendstadien von *Polydora ciliata* (Polychaeta sedentaria). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **7**, 82–92.

- JAMES, A. M., 1957. The electrochemistry of the bacterial surface. *Prog. Biophys. biophys. Chem.* **8**, 95-142.
- KORNMANN, P., 1952. Die Algenvegetation von List auf Sylt. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **4**, 55-61.
- 1961a. Die Entwicklung von *Codiolum gregarium* A. BRAUN. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **7**, 252-259.
- 1961b. Über *Codiolum* und *Urospora*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **8**, 42-57.
- 1961c. Zur Kenntnis der *Porphyra*-Arten von Helgoland. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **8**, 176-192.
- KÜHL, H., 1957. Arbeitsmethoden für die Untersuchung von Bewuchsschutzmitteln. *Veröff. Inst. Küst. u. Binnenfisch.* **16**, 1-11.
- MCLAREN, A. D. & SKUJINS, J., 1968. The physical environment of micro-organisms in soil. In: *The ecology of soil*. Ed. by T. R. G. GRAY & D. PARKINSON. Toronto Press, Toronto, 3-24.
- LEWIS, J. R., 1964. *The ecology of rocky shores*. Univ. Press, London, 323 pp.
- LINSKENS, H. F., 1963. Oberflächenspannung an marinen Algen. *Proc. Acad. Sci., Amsterdam* **66**, 205-217.
- LÜTHER, G., 1976. Bewuchsuntersuchungen auf Natursteinsubstraten im Gezeitenbereich des Nordsylter Wattenmeeres. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **28**, 145-166.
- MOORE, H. B., 1958. *Marine ecology*. Wiley, New York, 493 pp.
- MUNDA, I., 1972. On the chemical composition, distribution and ecology of some common benthic marine algae from Iceland. *Botanica mar.* **15**, 1-45.
- NIENBURG, W., 1925. Die Algenbesiedlung des Felsstrandes und der Klippen von Helgoland, T. II: Die Algen. *Wiss. Meeresunters. (Helgoland)* **15**, 3-15.
- 1927. Zur Ökologie der Flora des Wattenmeeres, T. I: Der Königshafen bei List. *Wiss. Meeresunters. (Kiel)* **20**, 148-194.
- NIENHUIS, P. H., 1969. The significance of the substratum for intertidal algal growth on the artificial rocky shore of the Netherlands. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **54**, 207-215.
- PRIGGE, H., 1957. Die Seepocken im Bereich der ostfriesischen Küste. *Aus der Heimat* **65**, 175-182.
- SANTORO, T. & STROTZKY, G., 1968. Sorption between microorganisms and clay minerals as determined by electrical sensing zome particle analyzer. *Can. J. Microbiol.* **14**, 299-307.
- STEPHENSON, W., 1961. Experimental studies on the ecology of intertidal environments at Heron Island. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.* **12**, 164-176.
- ZOBELL, C. E., 1972. Bacteria, fungi and blue-green algae. In: *Marine ecology*. Ed. by O. KINNE. Wiley-Interscience, London, 1, 1251-1270.

Anschrift der Autorin: Dr. GERTRAUD LÜTHER
Biologische Anstalt Helgoland (Litoralstation)
D-2282 List/Sylt
Bundesrepublik Deutschland