

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Versuch einer Darstellung der relativen Besiedlungsdichte in den Oberflächenschichten des Atlantischen Ozeans.¹⁾

Von HERMANN FRIEDRICH.

In zahlreichen Einzeluntersuchungen liegt ein umfangreiches Zahlenmaterial über die quantitative Besiedlung des Atlantischen Pelagials vor. Mit Ausnahme der Angaben der „Meteor“-Expedition, die in einer geschlossenen Untersuchung den Gesamttraum des Südatlantischen Ozeans umfassen, beziehen sich die Angaben auf getrennte Meeresgebiete oder auf die Schnittlinien entlang der Fahrtstrecke der einzelnen Expeditionen. Die zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse der „Dana“-Expedition durch JESPERSEN 1924 gibt einen Einblick in den Gesamttraum des mittleren Nordatlantik, doch fehlt eine Darstellung, welche die Ergebnisse der verschiedenen Untersuchungsreihen unter einem einheitlichen Gesichtspunkt auszuwerten versucht.

Eine Verknüpfung dieser Einzeldaten und Zahlenreihen scheint auf den ersten Blick aus folgenden Gründen unmöglich: 1. Die bei den einzelnen Untersuchungen angewandten Fangmethoden sind außerordentlich verschieden. So arbeitete z. B. die Planktonexpedition in erster Linie mit Stufenfängen. LOHMANN 1912 verwertete zentrifugierte Schöpfproben. HENTSCHEL 1924 gewann die zu untersuchende Wassermenge durch Heraufpumpen mit der Decks-Waschpumpe, so daß durch ein Planktonnetz gefiltert werden konnte, während die „Dana“-Expeditionen ein großes Stramnetz von 1,5 bzw. 2 m Öffnungsdurchmesser verwandten. Den Angaben der „Meteor“-Expedition liegen Zentrifugen-, Schließnetz- und Stufenfänge zugrunde, von englischer Seite wurde mit dem „Plankton-Recorder“ gearbeitet, und HARVEY entwickelte 1934 eine kolorimetrische Methode zur Bestimmung der Phytoplanktonmengen. Jede dieser Methoden leistet etwas Spezifisches, da aber keine Normierung vorgenommen wurde, können ihre Ergebnisse nicht ohne weiteres miteinander verglichen werden. 2. Den verschiedenen Methoden entsprechend ist auch die Zusammensetzung der untersuchten Organismen und Organismengruppen sehr verschieden. Teilweise handelt es sich um einzelne Arten oder Gattungen, teilweise um die Gesamtheit des Nanno-, Netz- oder Makroplanktons. 3. Schließlich beziehen sich die Zahlenangaben entsprechend den angewandten Methoden auf ganz verschiedene Maßeinheiten. Beim Nanno- und Phytoplankton wird allgemein die Zahl der Zellen pro Liter Wasser angegeben. In anderen Fällen ist die Menge der lebenden Substanz in ccm pro Stunde Fangdauer ermittelt, z. B. bei den „Dana“-Expeditionen, während bei Untersuchungen einzelner Tiergruppen vielfach die Individuenzahlen pro Flächen- oder Raumeinheit angegeben sind. Aufnahmen mit dem Plankton-Recorder ergeben Individuenzahlen pro Meile Fahrtstrecke, und die kolorimetrische Methode schließlich arbeitet mit sogenannten „Harvey-Einheiten“, d. h. sie bestimmt durch Vergleich mit einer Standardlösung die Menge der Pflanzenpigmente, die nach Abfischung einer bestimmten Wassermenge aus dem Phytoplankton herausgelöst werden können.

Es ist klar, daß unter diesen Umständen ein direkter Vergleich der verschiedenen Untersuchungsergebnisse nicht möglich scheint, und doch schien es erwünscht, nach einer Verknüpfung all der Einzelergebnisse zu suchen, und zwar

¹⁾ Herrn Prof. Dr. Georg Wüst zum 60. Geburtstag gewidmet.

deshalb, weil sich daraus eine kritische gegenseitige Überprüfung der verschiedenen Ergebnisse ergeben konnte, weil erhofft wurde, daß die zahlreichen Einzelergebnisse in einen umfassenderen Gesamtzusammenhang gebracht werden konnten und weil es erstrebenswert schien, für den nördlichen atlantischen Raum ein Bild zu gewinnen, das sich dem von HENTSCHEL für den südatlantischen Ozean entworfenen anschließt und etwas detaillierter ist, als das von HENTSCHEL 1942 in seiner Karte des Atlantischen Ozeans gegebene. Gleichzeitig schien es notwendig, eine Verbindung zwischen den Ergebnissen des „Meteor“ und der „Discovery“ zu suchen, um festzustellen, inwieweit die Einzelangaben repräsentativ für den jeweiligen Ort sind. Daher galt es, eine Methode zu finden, durch die das sehr heterogene Material einigermaßen einheitlich gemacht und so ein Vergleich der recht umfangreichen quantitativen Zahlenreihen gestattet würde.

Da aus den angeführten Gründen die absoluten Zahlen der Einzeluntersuchungen nicht ohne weiteres vergleichbar schienen, ging das Bestreben dahin, die jeweiligen Zahlenreihen zu relativieren und auf einen gemeinsamen Punkt zu beziehen. Der Grundgedanke ist folgender: Wenn eine größere Zahl von Untersuchungen ein bestimmtes Gebiet im Atlantischen Ozean gemeinsam hat, so können die verschiedenen Zahlenwerte der gleichen Reihe aus anderen Gebieten auf das gemeinsame Gebiet bezogen werden, und zwar derart, daß für jede der getrennten Untersuchungsreihen die in dem gemeinsamen Gebiet gewonnenen Werte unabhängig von ihrer Maßeinheit einer bestimmten, beliebig gewählten Zahl gleichgesetzt und alle anderen Gebiete prozentual hierauf umgerechnet werden. Die Zahlen sind damit ihres absoluten Charakters entkleidet und sie haben einen gemeinsamen Bezugspunkt gewonnen.

An das Bezugsgebiet sind zwei wesentliche Anforderungen zu stellen.

1. Es muß von einer möglichst großen Zahl der heranzuziehenden Untersuchungsreihen berührt worden sein, damit aus den umgerechneten Werten auf die Schwankungsbreite der verschiedenen Aufnahmen geschlossen und eine Mittelung der Zahlen durchgeführt werden kann.

2. Das Bezugsgebiet muß eine relative Stabilität besitzen, damit die Ausgangswerte für die Rechnung mit einiger Sicherheit als quasi stationär angesehen werden können. Es ist bekannt, daß die quantitative Zusammensetzung des Planktons teilweise sehr große Schwankungen mit tages- und jahreszeitlicher Amplitude aufweist, daß an nahe benachbarten Stellen große Unterschiede auftreten und daß am gleichen Ort in aufeinanderfolgenden Jahren zu gleichen Jahreszeiten starke Verschiedenheiten beobachtet werden können. Je geringer diese verschiedenen Schwankungen im Bezugsgebiet sind, um so eher sind die in ihm gefundenen Werte als repräsentativ und reproduzierbar anzusehen.

Da diese Anforderungen nach unseren bisherigen Kenntnissen am ehesten in der Sargasso-See gegeben sind, wurde das 5°-Feld 30 N, 40 W (s. Abb. 1) als Bezugsgebiet gewählt, die hierfür angegebenen Zahlen = 10 gesetzt und alle anderen Zahlen der betreffenden Untersuchungsreihe hierauf umgerechnet. Das treibende Sargassumkraut und seine Fauna blieb dabei völlig unberücksichtigt. Solche Untersuchungen, die dieses Bezugsgebiet nicht berührten, wurden auf 5°-Felder bezogen und berechnet, die den genannten Anforderungen am meisten entsprechen. Auf diese Weise ist also gewissermaßen ein Nivellement der Prozentzahlen auf das genannte 5°-Feld in der Sargasso-See durchgeführt worden. Für die nordischen Gewässer zwischen Schottland, Island und Grön-

land ergab sich die Notwendigkeit zur Anwendung eines anderen Bezugssystems, und zwar deshalb, weil dieses Gebiet nur von wenig Expeditionen berührt wurde, die gleichzeitig die Sargasso-See befuhren, weil in dem Gebiet zwischen Süd-Island und den zentralen Teilen des Nordatlantischen eine relativ breite Untersuchungslücke klafft und weil bei den bekannten, sehr starken jahreszeitlichen Schwankungen im nordischen Gebiet eine einmalige Bezugnahme auf andere Gebiete und Weiterführung der Rechnung von diesem Feld aus diese Schwankungen zu stark vernachlässigt haben würde. Die in den nordischen Gewässern durchgeführten Untersuchungen beziehen sich in erster Linie auf das Phytoplankton und geben in den meisten Fällen die Zahl der Zellen für eine bestimmte Wassermenge an, lassen sich also gut auf eine Einheit umrechnen, ohne daß dabei allerdings die in den verschiedenen Fangmethoden liegenden Fehlerquellen ausgeschaltet werden könnten. Da einerseits in den Feldern 10N 25W, 10N 30W, 10N 35W und 10N 45W relativ stabile Verhältnisse vorliegen und größere jahreszeitliche Schwankungen nicht zu erwarten sind, und da andererseits durch HENTSCHEL im „Meteor“-Werk für diese Felder quantitative Angaben gemacht sind mit durchschnittlich 551 Zellen auf 100 ccm = 8,9 ‰, wurden die aus den nordischen Gewässern mitgeteilten Zahlen auf dieser Basis umgerechnet. Im einzelnen komme ich darauf zurück.

In entsprechender Weise wurden die für Copepoden aus den nordischen Gewässern angegebenen Zahlen auf die von HENTSCHEL 1925 während seiner Atlantik-Überquerung in den 4 Feldern 30N 40W bis 30N 55W ermittelten Mengen umgerechnet.

Die so gewonnenen Prozentzahlen sind in 5°-Felder eingetragen und dann für die Auswertung gemittelt. Für die Darstellung erfolgt die Bezeichnung der 5°-Felder durch 2 Zahlen in der Weise, daß in den 4 durch Äquator und 0-Meridian gegebenen Sektoren im Nordwesten die erste Zahl die Breite, die 2. Zahl die Länge der rechten unteren Ecke des 5°-Feldes angibt. Entsprechend bezeichnen die Zahlen im Südwesten die rechte obere, im Südosten die linke obere und im Nordosten die linke untere Ecke, so daß z. B. die um den Schnittpunkt Äquator—0-Meridian gelegenen 4 Felder die Bezeichnung ONOW, ONOE, OSOW und OSOE tragen. So kann jedes im Text genannte Feld ohne komplizierte Umschreibung aufgefunden werden. Entsprechendes gilt für die 10°-Felder, die z. B. von der „Dana“-Expedition allein angegeben sind.

Mit Hilfe dieser Methode wird im Grunde nur das Bestehen eines Gefälles zwischen benachbarten Gebieten erfaßt, und nur günstigenfalls kann die Größe dieses Gefälles ermittelt werden. Dieses Prinzip ist keineswegs neu, wird vielmehr in der Pflanzensoziologie und -geographie vielfach angewandt. Natürlich lassen sich gegen diese Methode zahlreiche Bedenken verschiedener Art geltend machen. Es wurde daher, einer Anregung von Herrn Kollegen WUST folgend, zu ermitteln versucht, ob die verschiedenen Zahlenwerte irgendwelche bestimmte Korrelationen aufweisen. Zu diesem Zwecke wurden sie, sofern sich nur einigermaßen genügend gemeinsame Punkte fanden, in Koordinatensysteme eingetragen, meist unter Anwendung der log.-Werte. Dabei ergaben sich trotz des relativ geringen Zahlenmaterials gewisse Gesetzmäßigkeiten, welche die Anwendung der geschilderten Methode rechtfertigen, auf die jedoch an anderer Stelle eingegangen werden soll.

Alle jahreszeitlichen Differenzen sowie die täglichen Schwankungen, die sich aus den Tagesrhythmen der verschiedenen Organismen ergeben, blieben zu-

nächst ebenso unberücksichtigt, wie die vielfach beobachteten Differenzen zwischen den benachbarten Stationen. Fänge von der Oberfläche wurden mit solchen aus ca. 200 m Tiefe und allen Zwischenstufen gleichartig behandelt, um ein Bild der gesamten Deckschicht zu erhalten. Detaillierte Einzelergebnisse der verschiedenen Expeditionen gehen damit in einer sehr summarischen Gesamtbeurteilung unter, und aus dem Resultat der vorliegenden Untersuchung wird niemand den Schluß ziehen wollen, daß an einem bestimmten Ort zu einer bestimmten Zeit die den Karten und Kurven entsprechenden Verhältnisse wiedergefunden werden. Spezielle Untersuchungen über Arten oder Artengruppen mit beschränkter geographischer Verbreitung, sei es mit polarem oder äquatorialem Schwergewicht, werden sich dem gefundenen Schema nicht eingliedern, (vgl. TESCH 1946, p. 75) und für die biozönotischen Verhältnisse läßt sich daraus nichts folgern. Das kann und soll aber auch nicht der Sinn dieser Darstellung sein, der vielmehr auf eine großräumige Erfassung zeitlicher Durchschnittswerte relativer Größen abzielt und daher nur solche allgemeinen Relativwerte enthalten kann. Als Ziel der Untersuchung ist der Versuch anzusehen, diese Werte in Beziehung zu setzen zu den physikalischen, chemischen und dynamischen Gegebenheiten des Raumes und daraus eine Deutung der Verhältnisse zu gewinnen, welche die zahlreichen verstreuten Einzelergebnisse zusammenfaßt.

Ins einzelne gehende örtliche Untersuchungen werden das sich ergebende Gesamtbild jederzeit mehr oder weniger modifizieren, so daß sich im Laufe der Zeit eine stärkere Differenzierung der gefundenen großräumigen Einheiten ergeben wird. Gerade deshalb halte ich den hier verfolgten rein induktiven Weg für gerechtfertigt, um aus dem umfangreichen Einzelmaterial überhaupt ein anschauliches Bild für den gesamten Atlantischen Raum zu gewinnen. Die Richtigkeit der angewandten Methode halte ich dann für erwiesen, wenn sich zwischen den mit ihr erzielten Ergebnissen keine logischen Widersprüche zeigen, wenn diese Ergebnisse nicht anderen allgemein-biologischen Kenntnissen widersprechen und wenn sich die angestrebte Deutung aus den Eigenschaften des Raumes zwanglos ergibt.

Auf das insgesamt verarbeitete Material kann im einzelnen nicht näher eingegangen werden; die herangezogenen Quellen sind im Schriftenverzeichnis angeführt. Der zu besprechende Raum reicht von 70° N bis 70° S, er wird im O und W durch die Kontinente, südlich davon durch die Längengrade 20° E und 70° W begrenzt. Die Nebenmeere sind nicht in die Untersuchung einbezogen worden. Für die in diesem Raum enthaltenen 366 5°-Felder sind insgesamt 1141 quantitative Zahlenangaben zusammengestellt, von denen die meisten aber Durchschnittswerte aus den im gleichen Feld gelegenen Stationen der einzelnen Untersuchungen sind, so daß das tatsächlich verarbeitete Zahlenmaterial um ein mehrfaches größer ist. Trotz dieser Größenordnung ist, auf die Ausdehnung des Raumes gesehen, das Material recht klein und zudem unregelmäßig verteilt. Während für eine Anzahl von 5°-Feldern keine oder nur einzelne Angaben vorliegen, erscheinen bei anderen die Werte einigermaßen statistisch gesichert, da bei 10 oder mehr Werten die Schwankungsbreite wesentlich kleiner ist als etwa eine 10er-Potenz. So lauten z. B. die Zahlen für 10 N 35 W und 10 N 45 W: 9, 6; 3, 6; 9, 8; 11,5; 9,2; 18,5; 8,9; 16,6 bzw. 6; 4; 8; 6; 6; 6,7; 11,3; 20,6; 9,9. Andererseits ergeben sich z. B. für 30 S 15 E die Zahlen: 277,4; 5,9; 72,7; 10,1; 5,7; für 60 N 10 W: 162; 141; 12,8; 0,8; 36,3; 2,1; 104; 1914; 1200; 1; 1; 1,8; 14,5.

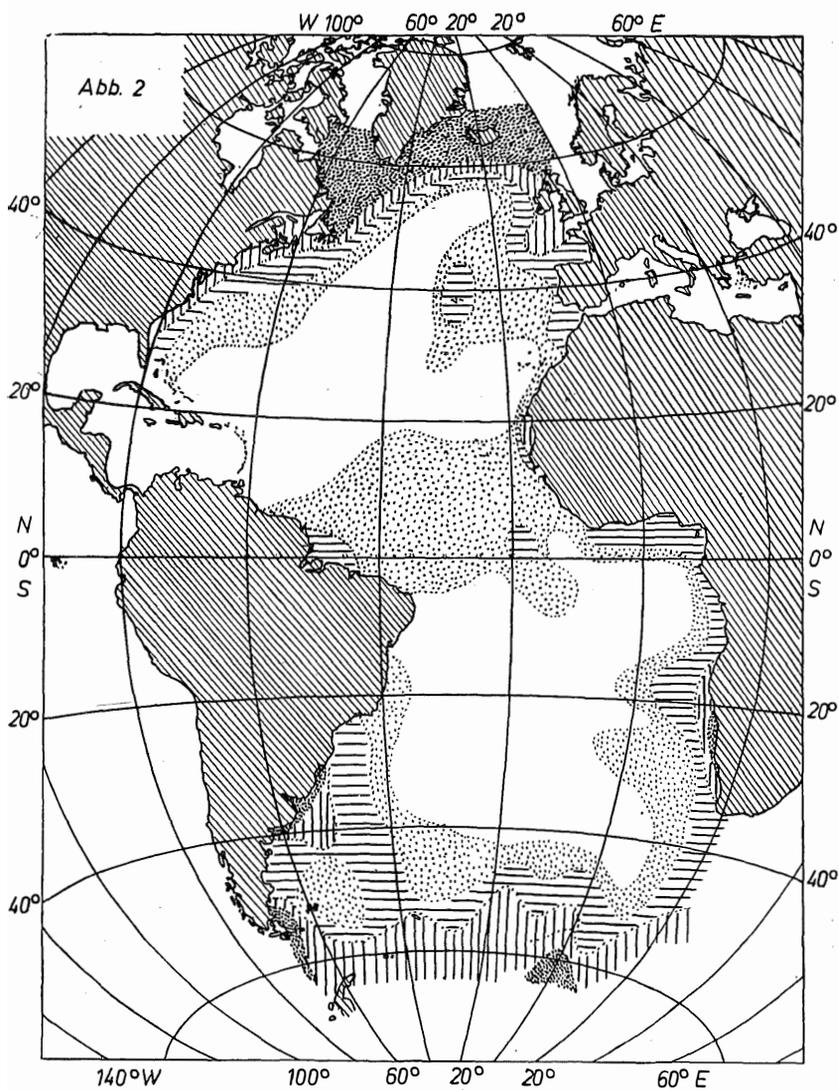


Abb. 2. Verteilung der relativen Besiedlungsdichte im Atlantischen Ozean, ausgedrückt in ‰-Werten. Weiß = 1–15 ‰; fein punktiert = 15–30 ‰; waagrecht schraffiert = 30 bis 60 ‰; senkrecht schraffiert = 60–200 ‰; grob punktiert = über 200 ‰.

Ganz oberflächlich gesehen lassen sich die 5⁰-Felder in folgende Gruppen zusammenfassen: 1. solche mit relativ kleinen Zahlen, deren Schwankungsbreite nicht über das 5—6fache des geringsten Wertes hinausgeht; 2. Felder mit mittleren bis großen Zahlen und ebenfalls geringer Schwankungsbreite; 3. Felder mit größerer Variationsbreite der Zahlenwerte, etwa im 3—5fachen Werte einer Zehnerpotenz; 4. Gebiete mit wesentlich größeren Schwankungen von mehreren Zehnerpotenzen.

Danach wurde die Auswertung des Zahlenmaterials in zweifacher Weise vorgenommen, und zwar einmal nach der Größenordnung der errechneten Prozentzahlen, dann nach der Größe der Variationsbreite. Für den ersten Zweck erfolgte in die Mitte jedes 10⁰-Feldes die Eintragung des Durchschnittswertes für dieses Feld, in die Ecken wurde der Durchschnitt für die entsprechenden 5⁰-Felder gesetzt. Die Prozentwerte wurden in 5 Ordnungsgruppen 0—15, 15—30, 30—60, 60—200 und über 200 zusammengefaßt und danach dann die Karte Abb. 2 gezeichnet. Die Abgrenzung dieser Gruppen ist mehr oder weniger willkürlich, war aber bis zu einem gewissen Grade durch die relative Häufigkeit der Mittelwerte jeder Gruppe geboten.

Die auf diese Weise entstandene Karte zeigt im Nord- wie im Südatlantischen je ein ausgedehntes Minimalgebiet, die durch eine tropische asymmetrisch zum Äquator gelegene Zone etwas größerer Häufigkeiten getrennt sind. Das nordatlantische Minimalgebiet wird im Osten zwischen 30 und 50° N durch eine nach W vorragende breite Zunge eingeengt und in einen nördlichen und südlichen Ast gegabelt. Innerhalb dieser Zunge ist bei den Azoren ein deutliches Häufigkeitsgebiet festzustellen, das in den meisten einzelnen Zahlenreihen klar ausgeprägt und von den meisten Autoren besonders erwähnt ist. Diese Zunge ist der Einmündung des Kanals vorgelagert, und sie setzt sich nach N in die Gebiete größerer Häufigkeiten fort. Relativ schmale Übergangszonen leiten im N und NW in die nördlichen Maximalgebiete über, und auch vor der nordamerikanischen Küste ist ein ausgesprochener Häufigkeitsstreifen ausgebildet. Das südliche Minimalgebiet ist im O durch die aus HENTSCHELS Darstellungen bekannte südwestafrikanische Zunge eingeengt, im SW und S leiten Übergangszonen in die reichen Gebiete über.

Gegenüber den „mehr oder weniger eutrophen Gebieten“ in der Karte HENTSCHELS von 1942 fallen einige wesentliche Unterschiede auf. Im N reicht bei HENTSCHEL das eutrophe Gebiet als nördliches Zwischengebiet bis auf 40° N herunter, während sich auf der vorliegenden Karte ein breiter Arm oligotrophen Charakters weit nach NO bis über 55° N ausdehnt. Das südliche Minimalgebiet reicht mit seinen zentralen und östlichen Teilen weiter nach Süden und schließt noch HENTSCHELS südliche Zwischenzone und subantarktische Grenzzone ein. Die Lage der südwestafrikanischen Zunge ist übereinstimmend, doch finde ich Kongo- und Guinea-Gebiet stark abweichend. Während HENTSCHEL das Guineagebiet dem Minimalgebiet zurechnet, ergeben sich hier relativ hohe Werte, wogegen die Kongozunge weniger ausgeprägt ist als bei HENTSCHEL. Für das längs der Nordküste Südamerikas ausgedehnte eutrophe Orinoco-Amazonasgebiet sind mir keine zwingenden Unterlagen bekannt, wenn auch vor der Mündung des Amazonas eine Zone relativ reicher Entwicklung vorhanden ist. Ein bedeutungsvoller Unterschied besteht darin, daß nach HENTSCHELS Auffassung nord- und südatlantisches Minimalgebiet miteinander

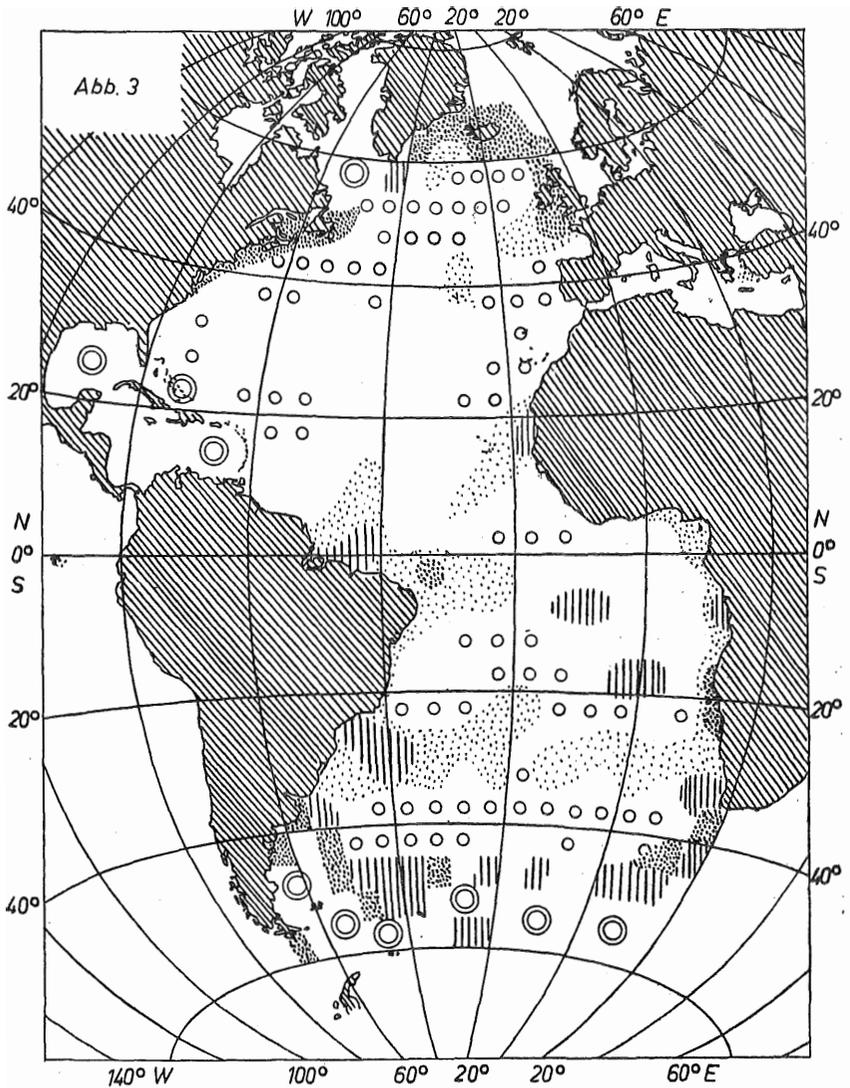


Abb. 3. Variationsbreite der $\frac{1}{4}$ -Werte. Dicht punktiert = 100 bis 1000 fach; senkrecht schraffiert = 30 bis 100 fach; fein punktiert = 10 bis 30 fach; weiß = 1 bis 10 fach. Einfache Kreise = einzelne, doppelte Kreise = mehrere 5°-Felder ohne ausreichende Zahlenunterlagen.

in Verbindung stehen, während ich sie durch eine äquatoriale Häufigkeitszone getrennt finde.

Obgleich für die meisten 5⁰-Felder die Zahl der Werte relativ klein ist, ergab sich doch wenigstens ein gewisser Eindruck von der Schwankungsbreite der Werte (s. oben). Werden jeweils die Felder zusammengefaßt, in denen bei mindestens 3 vorliegenden Werten der größte gegenüber dem kleinsten das 1—10fache, 10—30fache, 30—100fache und 100 bis über 1000fache ausmacht, so gelangt man zu der kartenmäßigen Darstellung der Abbildung 3. Die Differenzen in den Prozentwerten beruhen einerseits darauf, daß die gleiche Organismengruppe im gleichen Gebiet starken jahreszeitlichen Schwankungen unterliegt, andererseits auf der regionalen Beschränkung einzelner Gruppen. Infolgedessen ist von vornherein keine besonders große Übereinstimmung mit der vorhergehenden Karte zu erwarten, doch zeigt sich insofern eine klare Kongruenz, als in den durchschnittlich reichsten Gebieten auch die größten Schwankungen festgestellt sind, und das sogar bei so kleinen Gebieten wie dem Azorengbiet. Bedeutende Unterschiede zeichnen sich im mittelatlantischen sowie im südatlantischen Raum ab. Trotz der ziemlich gleichartigen Besiedlungsdichte im mittelatlantischen Gebiet zeigen sich hier stärkere Schwankungen, und während das südatlantische Minimalgebiet ziemlich gleichmäßig bis 40° S reicht, treten schon auf einem Gürtel um 30° S starke Fluktuationen hervor.

Ein Erklärungsversuch für das Zustandekommen der verschieden dichten Besiedlungszonen wird sich an die besonders vom „Meteor“ vertieften Erkenntnisse anlehnen, daß ein Zusammenhang zwischen reicher Planktonentwicklung und Nährstoffreichtum besteht. Nährstoffreichtum ist vorhanden in den Aufquell- und Divergenzgebieten, jahreszeitlich sehr verschieden in den nördlichen und südlichen Konvektionsgebieten, im Mündungsgebiet großer Flüsse sowie infolge der Turbulenzerscheinungen in Gebieten vorwiegender Gezeitenströme. Man könnte all diese Gebiete als Bezirke „hydrographischer Instabilitäten“ bezeichnen und kommt zu der Überzeugung, daß jedes Gebiet ozeanischer „Unruhe“, in dem nährstoffreiches Tiefenwasser in die Oberflächenschichten gefördert wird, zu einem biologischen Gedeihgebiet wird, allerdings nur unter rein quantitativem Gesichtspunkt und spezieller Berücksichtigung des Phytoplanktons.

Die Bedeutung der Konvergenzgebiete für die Entwicklung von Planktonreichtum ist im Einzelnen noch nicht untersucht. RUUD 1932 diskutiert die Bedingungen, unter denen sich die Euphausiaceen als Nahrung vieler Bartenwale besonders entwickeln und findet „such concentrations (von Euphausiaceen) are found in the areas of convergence, in backwaters, in the vortices of mixed layers, and at the centre of areas where there is a cyclonic movement“ (p. 99). GRAN 1931 weist darauf hin, daß Wasserkörper verschiedener Herkunft durch die in ihnen enthaltene verschiedene Lebewelt für die Entwicklung und Ausbildung einer anders zusammengesetzten Biocoenose verschiedenartige Bedingungen enthalten. Diese verschiedenartige Faktorenkombination in getrennten oder sich berührenden Wasserkörpern braucht keineswegs mit den üblicherweise angewandten physikalischen und chemischen Methoden erfassbar zu sein oder auf verschiedenem Gehalt an Nährsalzen zu beruhen, sondern kann biogenen Ursprungs sein und zu dem Erscheinungskomplex gehören, den LUCAS 1938 als „biological conditioning“ zusammenfaßt. Damit sind dann aber nicht nur Gebiete aufsteigenden Tiefenwassers, sondern auch alle Konvergenzgebiete im biologischen Sinne „Unruhegebiete“, in denen qualitative und quantitative Änderungen der pel-

gischen Besiedlung eintreten, und die rein physikalisch-chemische Betrachtungsweise wird durch die Einbeziehung spezifisch biologischer Zusammenhänge erweitert. Auf diesen ganzen Fragenkomplex kann jedoch an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden, doch wird von hier aus ein weiterer Unterschied zwischen den beiden entworfenen Karten verständlich. Das quantitativ relativ einheitliche südliche Minimalgebiet reicht bis über 40°S, doch tritt in ihm bei etwa 30° eine Zone größerer Schwankungen auf, die etwa mit der „südlichen subtropischen Grenzzone“ HENTSCHELs zusammenfällt und in der zwar ein Wechsel der qualitativen Zusammensetzung, aber nicht unbedingt eine quantitative Anreicherung zu erwarten ist.

Die Bedeutung der „Unruhegebiete“ wird vielleicht besonders verdeutlicht durch Gegenüberstellung des Gebietes vor der Kanalmündung mit dem vor der Straße von Gibraltar. Im erstgenannten tritt hoher Prozentwert verbunden mit großen Fluktuationen hervor, aller Wahrscheinlichkeit nach bedingt durch starke Mischungsvorgänge, vor und in der Straße von Gibraltar sind dagegen keine besonderen Abweichungen feststellbar. Hier findet ja auch keine Durchmischung statt, da das in das Mittelmeer hineinsetzende atlantische Oberflächenwasser von dem dichterem weil salzreicheren Wasser aus dem Mittelmeer unterlagert ist. Der weit nach NO reichende Vorsprung des nordatlantischen Minimalgebietes im Bereich des Golfstromes spricht ebenso für die angestrebte Deutung wie die Differenzierung der beiden Minimalgebiete durch die von O her hineinragenden Zungen reicher Planktonentwicklung.

Eine absolute Kongruenz zwischen den „Unruhegebieten“ und Gedeihgebieten ist aus zwei Gründen nicht zu erwarten: 1. handelt es sich bei den hier dargestellten Werten immer nur um grobe Annäherungswerte, und 2. greifen die Organismen infolge der natürlichen Dispersion über die ozeanographisch gekennzeichneten Gebiete hinaus. Schließlich ist zu berücksichtigen, daß der ozeanische Bereich überwiegend von holopelagischen Formen besiedelt wird, das neritische Plankton dagegen eine sehr große Zahl meropelagischer Formen enthält, besonders in der Form von Jugendzuständen. Meropelagische Formen sind aber in ihrer Entwicklung und ihrem Auftreten starken zeitlichen Schwankungen unterworfen, so daß durch sie im neritischen Bereich einerseits ein größerer Reichtum, andererseits auch eine größere Fluktuation entsteht, die ihre Ursachen nicht so unmittelbar in der „ozeanographischen Unruhe“ haben wie in ozeanischen Bezirken. Zu bedenken ist ferner, daß in den meropelagischen Formen, insbesondere den Eiern und Larven, direkt Material aus dem Boden in das Pelagial eingeführt wird. Es ist bisher nicht möglich, den Anteil der meropelagischen Formen an der quantitativen Entwicklung des Planktons im einzelnen zu erkennen.

Auf einen Unterschied zu der Karte HENTSCHELs sei noch hingewiesen: während HENTSCHEL sein „Guineagebiet“ als planktonarm bezeichnet, tritt es auf unserer Karte als relativ reich in Erscheinung. HENTSCHEL weist darauf hin, daß infolge der Strömungsverhältnisse in der „östlichen Hälfte ein auffallender Wechsel schmaler planktonarmer und planktonreicher Streifen stattfindet“. Die rechnerische Zusammenfassung hat zu den höheren Werten geführt, wie sie hier angegeben sind.

Zusammenfassend zeigt sich also, daß die hier durchgeführten Umrechnungen der sehr verschiedenartigen und verschiedenwertigen quantitativen Angaben der Literatur zu einem in großen Zügen aus den Erscheinungen der ozeanographischen Dynamik deutbaren Bilde der Besiedlungsdichte der Oberflächenschichten führen.

Mehr soll und kann mit dieser Arbeit nicht erreicht werden. Andererseits zeigen sich beim Vergleich der hier gezeichneten Karten Überlagerungen, die auf die besonderen biologischen Beziehungen innerhalb der Biocoenose hinweisen und die bei jeder detaillierten Behandlung noch deutlicher würden. So zeigen z. B. die Corycaeen ihre Maxima dort, wo das Phytoplankton Minima aufweist. Auf eine Vielzahl ähnlicher Fälle haben HARDY und GUNTHER 1935 hingewiesen. Diese Beobachtungen deuten auf ganz spezifische biocoenotische Wirkungszusammenhänge (vergl. LUCAS 1938), die nur dann geklärt werden können, wenn sich aus dem Bau und der Lebensweise der Arten sowie aus experimentellen Untersuchungen Rückschlüsse auf die gegenseitigen Beziehungen ergeben. Damit aber ist die Gegenüberstellung von artlich-qualitativ zu lebensgemeinschaftlich-quantitativ unterschiedenen Gebieten, wie sie HENTSCHEL 1942 ausdrücklich betont, gewissermaßen ad absurdum geführt, denn lebensgemeinschaftlich unterschieden bedeutet gleichzeitig artlich unterschieden, wobei insbesondere den durch die Arten dargestellten Lebensformtypen die größte Bedeutung zukommen muß.

Die gesamte quantitativ orientierte Planktonforschung ist aus dem Streben nach Erkenntnis der Produktionsgrößen entstanden und von daher zu verstehen. Eine Karte über die Verteilung der Besiedlungsdichte sagt noch nichts aus über die Größe der Produktion in den verschiedenen Gebieten, denn in den Produktionsbegriff geht ja als Faktor die Zeitdauer ein. So ist in warmen Gebieten mit einem angenähert gleichmäßigen Fortgang der Produktion zu rechnen, da sie eustabil sind, während in astabilen Gebieten mit stärkeren jahreszeitlichen Schwankungen der ökologischen Bedingungen die Produktion schubweise stattfindet und während der ungünstigen Jahreszeit bis auf 0 absinken kann. Außerdem werden Vergleiche der Produktionsgrößen allein auf Grund von Individuenzahlen dadurch unmöglich gemacht, daß bei fast allen Planktern eine Größenzunahme bei Verringerung der Temperatur beobachtet wird, so daß bei gleicher Individuendichte polare Gebiete gegenüber äquatorialen eine größere Biomasse enthalten. Andererseits ergibt sich aus der Verteilung der Großkonsumenten des Pelagials, nämlich der Fische, Vögel und Säuger, daß in den relativ reichen Gebieten auch die absolute Produktion tatsächlich größer ist als in den relativ armen. Für den Bereich der nordischen Gewässer zwischen den Färöern, Island und Südgrönland ergeben sich im Phytoplankton etwa folgende Verhältnisse: während die Monate September/Okttober und Februar/März Prozentwerte von < 1 zeigen, steigen diese im Juni/Juli teilweise auf 3000 an. Ein Urteil darüber, ob die in den herangezogenen Arbeiten mitgeteilten Maximal- und Minimalwerte tatsächlich die erreichbaren Maxima und Minima sind, ließe sich wahrscheinlich aus gleichzeitigen Nährstoffbestimmungen gewinnen, die aber nicht in genügendem Maße vorliegen. Für die 5⁰-Felder dieses Gebietes, für die eine genügende Anzahl von Angaben vorliegt, wurde eine graphische Darstellung für Phytoplankton und Copepoden gegeben (Abb. 4), und auf das ganze Jahr umgerechnet ergibt sich für diese Felder im Phytoplankton ein Durchschnittswert von 420, d. h., daß hier die Phytoplanktonbesiedlung mindestens rund 50mal größer ist als in den oben genannten Feldern 10N 25W bis 10N 45W, die mit 8,9 ermittelt waren und zum Ausgangspunkt für die Berechnung der nordischen Gewässer genommen wurden. Trotz aller Ungenauigkeiten, die sich aus den Verschiedenheiten der Fangmethoden, der Zählungen und der nur bedingten Vergleichbarkeit der verschiedenen Zahlenwerte ergeben, halte ich es für gerechtfertigt, zunächst einmal diesen vagen Wert als gegeben anzusehen, glaube jedoch, daß er eher zu niedrig als zu hoch ist. In ähnlicher Größenordnung liegen auch die Be-

rechnungen von LOHMANN (1912), wonach die Bevölkerungsdichte der europäischen Flachsee, nordatlantischen und tropisch-atlantischen Hochsee sich wie 1000:120:25 verhalten.

Durch die Verknüpfung der verschiedenen quantitativen Aufnahmen miteinander sowie mit den dynamischen Gegebenheiten des Atlantischen Raumes hat

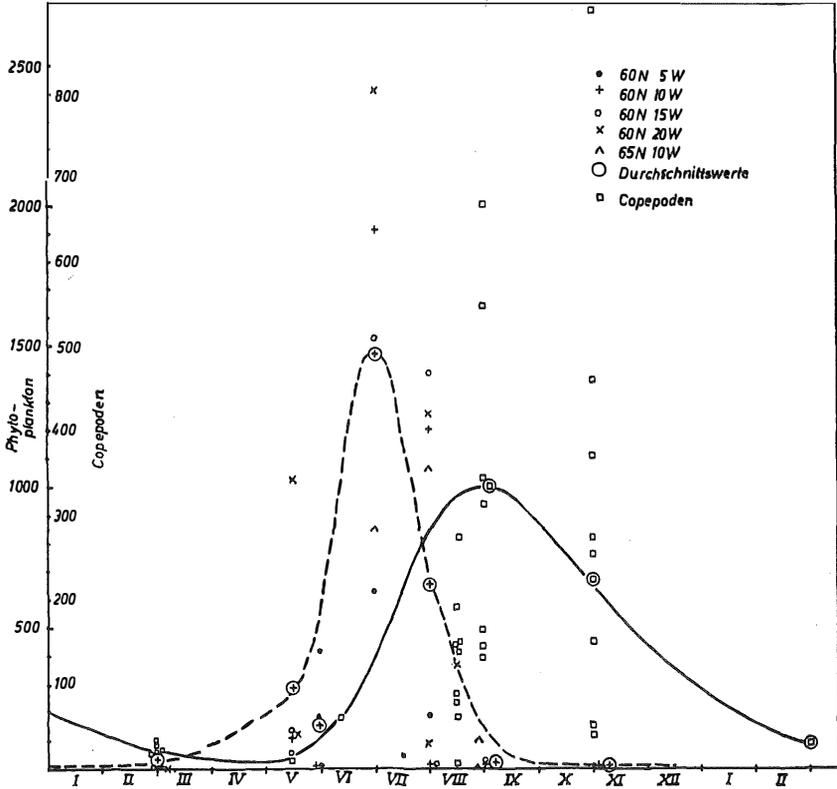


Abb. 4. Jahreszeitliche Entwicklung des Phytoplankton (---) und der Copepoden (—) in den Gewässern zwischen Färöern, Island und Grönland. Zahlen: Phytoplankton pro 100 ccm, Copepoden pro 100 l Wasser. Die mit Kreis umschriebenen Zeichen sind die Durchschnittswerte für die einzelnen Monate. Berechnet nach den Angaben verschiedener Autoren.

sich zwar ein deutbares Bild über die Dichteverteilung der pelagischen Besiedlung ergeben, das sich gewiß auch noch mehr differenzieren läßt und korrekturfähig ist, das als solches aber keinen Einblick in die tatsächlich ablaufenden Vorgänge gestattet. Solche Einblicke sind nur zu erwarten einerseits von der physikalisch-chemischen Seite her, wie sie z. B. von RILEY u. a. vertreten wird, die mit dem

„turn over“ zweifellos einen sehr wichtigen Faktor der Produktionsvorgänge ermittelten, andererseits von der biologisch-ökologischen Seite her, welche die gegenseitigen Beziehungen der Glieder der Biocönose, also einen anderen Teil des inneren Wirkungsgefüges, zu erfassen sucht.

Literaturverzeichnis.

- BIGELOW, H. B. und SEARS, M.: 1939, Studies of the Waters of the Continental Shelf, Cape Cod to Chesapeake Bay. III. A Volumetric Study of the Zooplankton. Mem. Harv. Mus. Compar. Zool., Bd. 54, 4.
- BIGELOW, H. B., LILLICK, L. C. und SEARS, M.: 1940, Phytoplankton and Planktonic Protozoa of the Offshore Waters of the Gulf of Maine. I. Numerical Distribution. Transact. Amer. Philosoph. Soc. N. S. Vol. 31, 3.
- BOHNECKE, G., HENTSCHEL, E. und WATTENBERG, H.: 1930, Über die hydrographischen, chemischen und biologischen Verhältnisse an der Meeresoberfläche zwischen Island und Grönland. Ann. d. Hydrogr. u. marit. Meteorologie, Bd. 58.
- BOGOROV, B. G.: 1934, Seasonal Changes in Biomass of *Calanus finmarchicus* in the Plymouth Area in 1930. Journ. Mar. Biolog. Assoc. Bd. XIX.
- BRAARUD, Tr.: 1935, The "Øst"-Expedition to the Denmark Strait 1929. II. The Phytoplankton and its conditions of Growth. Hvalrådets Skrifter, Nr. 10, Oslo.
- CLARKE, G. L.: 1940, Comparative Richness of Zooplankton in Coastal and Offshore Areas of the Atlantic. Biolog. Bulletin, Bd. 78.
- DEFANT, A.: 1936, Das Kaltwasserauftriebsgebiet vor der Küste Südwestafrikas. Länderkundliche Forschung, Festschrift für Norbert Krebs, Stuttgart.
- DEFANT, A.: 1930 und 1931, Bericht über die ozeanographischen Untersuchungen des Vermessungsschiffes „Meteor“ in der Dänemarkstraße und in der Irmingersee. Sitzber. Preuß. Akad. Wiss. Phys. Math. Kl. 16 und 19.
- GRAHAM, H. W.: 1942, Studies in the Morphology, Taxonomy and Ecology of the Peridinales. Sc. Res. Cruise VII of the "Carnegie" 1928—1929.
- GRAHAM, H. W. und BRONIKOVSKY, N.: 1944, The Genus *Ceratium* in the Pacific and North Atlantic Oceans. Sc. Res. Cruise VII of the "Carnegie" 1928—1929, Biology V.
- GRAN, H. H.: 1929, Quantitative Plankton Investigations carried out during the Expedition with the "Michael Sars", July—Sept. 1924. Rapp. et Procès-Verb. d. Réunions, Vol. 56.
- GRAN, H. H.: 1931, On the Conditions for the Production of Plankton in the Sea. Rapp. et Procès-Verbaux, Bd. 75.
- GUDMUNDSSON, F.: 1937, Das Oberflächennetzplankton der isländischen Küstengewässer. Ber. Deutsch. Wiss. Komm. f. Meeresforschung N. F., Bd. VIII, 4.
- HARDY, A. C.: 1936, Observations on the uneven distribution of oceanic plankton. Discovery Reports, Bd. 11.
- HARVEY, H. W.: 1934, Annual Variation of Planktonic Vegetation, 1933. Journ. Mar. Biolog. Assoc. Bd. 19.
- HENSEN, V.: 1911, Das Leben im Ozean nach Zählungen seiner Bewohner. Ergebn. Plankton-Exped. d. Humboldt-Stiftg. Bd. 5.
- HENTSCHEL, E.: 1932, Die biologischen Methoden und das biologische Beobachtungsmaterial der „Meteor“-Expedition. Wiss. Ergebn. Deutsch. Atlant. Expedition „Meteor“, Bd. 10.
- HENTSCHEL, E.: 1936, Über das Winterplankton im Süden von Island. Rapp. et Procès-Verb. des Réunions, Bd. 99.
- HENTSCHEL, E.: 1938, Über die Herstellung von Planktonkarten des Nordatlantischen Ozeans. Rapp. et Procès-Verb. d. Réunions, Bd. 107, 3.
- HENTSCHEL, E.: 1941, Das Netzplankton des Südatlantischen Ozeans. Wiss. Ergebn. Deutsche Atlant. Exped. „Meteor“, Band 13, 4.
- HENTSCHEL, E.: 1942, Eine biologische Karte des Atlantischen Ozeans. Zoolog. Anz. Bd. 137.
- HENTSCHEL, E.: 1942, Die Planktonbevölkerung der Meere um Island. Ber. Deutsch. Wiss. Komm. f. Meeresforschung, Bd. 10.
- HENTSCHEL, E.: 1944, Das Leben im Atlantischen Ozean in: G. SCHOTT, Geographie des Atlant. Ozeans. Hamburg, 3. Aufl.
- ISELIN, C. O'D.: 1939, Some physical factors which may influence the productivity of New England's coastal waters. Journ. Mar. Research, Bd. 2.
- JESPERSEN, P.: 1924, On the Quantity of Macroplankton in the Mediterranean and the Atlantic. Intern. Rev. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Bd. 12.
- JESPERSEN, P.: 1935, Quantitative Investigations on the Distribution of Macroplankton in different Oceanic Regions. "Dana"-Reports, Nr. 7.

- KASLER, R.: 1938, Die Verbreitung der Dinophysiales im Südatlantischen Ozean. Wiss. Ergebn. Deutsche Atlant. Exped. „Meteor“, Bd. 12, 2.
- KLEVENHUSEN, W.: 1933, Die Bevölkerung des südatlantischen Ozeans mit Corycaea. Wiss. Ergebn. Deutsch. Atlant. Exped. „Meteor“, Bd. 12, 1.
- KRUGER, H.: 1939, Die Thaliaceen der „Meteor“-Expedition. Wiss. Ergebn. D. Atlant. Exped. „Meteor“, Bd. 13.
- LELOUP, E. und HENTSCHEL, E.: 1935, Die Verbreitung der Calycophoren Siphonophoren im Südatlantischen Ozean. Wiss. Ergebn. D. Atlant. Exped. „Meteor“, Bd. 12, 2.
- LOHMANN, H.: 1919, Die Bevölkerung des Ozeans mit Plankton nach den Ergebnissen der Zentrifugenfänge während der Ausreise der „Deutschland“ 1911. Arch. f. Biologie, Bd. IV, 3.
- LOHMANN, H. und HENTSCHEL, E.: 1939, Die Appendicularien im südatlantischen Ozean. Wiss. Ergebn. Deutsche Atlant. Exped. „Meteor“, Bd. 13.
- LUCAS, C. E.: 1938, Some Aspects of Integration in Plankton Communities. Journ. du Conseil, Bd. 13.
- MESCHKAT, A.: 1939, Untersuchung über das Herbstplankton im Bereich des „Ostislandstromes“. Internat. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. 38.
- RILEY, G. A.: 1939, Plankton Studies II. The Western North Atlantic, May—June 1939. Journ. Mar. Research, Bd. 2.
- RILEY, G. A. und GORGY, S.: 1948, Quantitative Studies of Summer Plankton. Populations of the Western North Atlantic. Journ. Mar. Research, Bd. 7.
- RUSSELL, F. S.: 1933, The Seasonal Distribution of Macroplankton as shown by Catches in the 2 metre Stramin Ring-trawl in Offshore Waters off Plymouth. Journ. Biol. Mar. Assoc. Plymouth, 19.
- RUUD, J. T.: 1932, On the Biology of southern Euphausiidae. Hvalradets Skrifter, Scient. Res. Marine Biol. Research, Nr. 2.
- SCHOTT, G.: 1944, Geographie des Atlantischen Ozeans, Hamburg, 3. Aufl.
- SCHUMACHER, A.: 1949, Über das subtropische Konvergenzgebiet im Südatlantischen Ozean. Mecking-Festschrift, Hannover.
- STEEMANN NIELSEN, E.: 1935, The Production of Phytoplankton at the Faroe Isles, Iceland, East Greenland and in the waters around. Meddel. Komm. Danmark Fiskeri — og Havundersøg. Ser. Plankton, Bd. III, Nr. 1.
- : 1943, Über das Frühlingsplankton bei Island und den Faröer-Inseln. Meddel. Komm. Danmarks Fiskeri—og Havunders. Ser. Plankton, Bd. III, Nr. 6.
- STUER, A.: 1937, Die Verbreitung der Copepoden-Gattungen Sapphirina, Copilia, Miracia, Pleuromamma, Rhincaalanus und Cephalophanes im Südatlantischen Ozean. Wiss. Ergebn. Deutsche Atlant. Exped. „Meteor“, Bd. 12, 2.
- STORMER, L.: 1929, Copepods from the "Michael Sars" Expedition 1924. Rapp. et Procès Verb. des Réuniones, Bd. 56.
- TESCH, J. J.: 1946, The Thecosomatous Pteropods, I. The Atlantic. — Dana-Reports No. 28.
- THIEL, M. E.: 1935, Die Besiedlung des Südatlantischen Ozeans mit Hydromedusen. Wiss. Ergebn. D. Atlant. Exped. „Meteor“, Bd. XII, 2.
- WHITELEY, G. C.: 1948, The Distribution of larger planktonic Crustacea on Georges Bank. Woods Hole Oceanographic Instit. Contributions Nr. 395.
- WILSON, Ch. B.: 1942, The Copepods of the Plankton gathered during the last cruise of the "Carnegie". Sc. Res. Cruise VII of the "Carnegie" 1928—1929 Biology 1.