

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.

Die Biomasse des marinen Planktons.¹⁾

Von Johannes KREY.

Vor etwa 65 Jahren hat zuerst Victor HENSEN (1887) versucht, durch vergleichende Zählungen an vergleichbaren Wassermengen den Gehalt an schwebenden Organismen zu bestimmen. Nachdem Johannes MÜLLER bereits 1845 das Riesenreich des Planktons, von ihm genannt „pelagischer Auftrieb“, auf Helgoland entdeckt hatte und damit einer Welle qualitativer Planktonforschung den Impuls gab, war hierdurch ein Grundstein für die moderne Planktonforschung gelegt worden. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung dieser selbständigen Wissenschaft wurde nicht nur nach der rein artlichen Zusammensetzung des marinen Planktons gefragt, sondern auch nach der Kausalität in der Systematik, Faunistik, Morphologie und Tiergeographie und deren ökologischen Verflechtungen, und weiter nach der Anzahl der einzelnen Individuen. Bald stand nicht mehr allein die Art im Mittelpunkt der Untersuchungen, sondern auch die Anzahl der Individuen, mit besonderer Rücksicht auf die ökologische Bedingtheit der Besiedlungsdichte. In einer der klassischen Untersuchungen hat LOHMANN (1908) die Ziele und Methoden der auf die Quantität des Planktons zielenden Forschungsrichtung dargestellt. Auf den verschiedenen Ozeanexpeditionen sowie bei Untersuchungen in den Küstengebieten konnte man sowohl starke räumliche und zeitliche Schwankungen in der Anzahl der Individuen einer Art, wie auch in der Summe aller überhaupt vorkommenden, feststellen und den Ursachen dieser Heterogenität nachgehen. Diese Schwankungen erreichen in relativ kurzer Zeit bzw. in unmittelbarer räumlicher Nachbarschaft Größenordnungen von 6—8 Zehnerpotenzen. Im weiteren Verlaufe dieser Forschungen wurden die Grundzüge der Lebensbedingungen vieler mariner Plankter aufgeklärt, sowie ihre zeitliche und räumliche Verteilung festgelegt. Besondere Erwähnung verdient in diesem Zusammenhang die „Meteor“-Expedition, die es E. HENTSCHEL (1936) möglich machte, Karten und Isolinien des Planktons der horizontalen und der vertikalen Dimension des Südatlantik zu zeichnen. In neuester Zeit hat H. FRIEDRICH (1950) eine Relativkarte der Besiedlung des gesamten Atlantik auf der Grundlage der Individuenzahlen gezeichnet, so daß wir heute über ein Übersichtsbild der Besiedlungsdichte zumindest für den Atlantischen Ozean verfügen.

Aber schon LOHMANN fragte nicht nur nach der Anzahl der Organismen in einem bestimmten Wasservolumen als Ausdruck für die produzierte lebende Substanz, sondern er suchte nach einem absoluten Maß für die Erfüllung des Raumes mit Lebewesen, welches unabhängig von den besonderen individuellen und artlichen Eigenschaften der Plankter ist. Hinter seinen Arbeiten stand u. a. die Frage, welche Menge an lebender Substanz in einem bestimmten Volumen oder unter einer bestimmten Fläche jeweils vorhanden ist oder im Maximalfalle vorhanden sein kann. Bei seinen Arbeiten war ihm klar geworden, daß man für diese Fragestellungen nicht alle Individuen unabhängig von ihrer Größe zusammenzählen kann. Auf dem Wege über die quantitativen Planktonzählungen mit mikroskopischer Ausmessung der Zellen und anschließenden Volumberechnungen fand er auf äußerst mühselige Art einen Ausdruck für die Erfüllung eines Raumes mit leben-

¹⁾ Herrn Prof. Dr. August THIENEMANN zum 70. Geburtstag gewidmet.

der Substanz. LOHMANN (1908) schließt aus seiner Volumbestimmung alle umhüllenden Skelette, alle Vakuolen und Safräume aus, so daß „nach Möglichkeit die Masse der lebenden Substanz und der dem Stoffwechsel dienenden Stoffe im Volumen zum Ausdruck gebracht werden“. Da LOHMANN's Methode einen außerordentlichen Aufwand an Zeit verlangt, hat es später nicht an Bemühungen gefehlt, das Ziel auf schnellere Art zu erreichen. Hierher gehören die Methoden zur Bestimmung des Absatz- bzw. des Verdrängungs-Volumens, des Trockengewichtes, des Plankton-Phosphats, des Plankton-N, des Chlorophylls usw., wobei die letzteren nur als Repräsentanten für das Gesamtplankton oder nur für die Produzenten gelten. Parallel zu diesen physikalischen und chemischen Bestimmungen ging die rein systematisch-qualitative Bestimmung der vorherrschenden Arten.

Nun sind die Lebewesen, welche das Pelagial besiedeln, von einer außerordentlichen morphologischen und funktionellen Vielfalt. Es kann deswegen als ein sehr kühnes Unternehmen gelten, wenn man es wagt, alle diese Lebewesen zusammenzuzählen. Dabei kommt es freilich ganz auf die Begrenzung der Fragestellung an, ob überhaupt ein summarisches Verfahren sinnvoll bleibt. Als eine Hauptfrage steht die im Vordergrund, wieviel Lebendsubstanz der Urproduzenten einen bestimmten Raum bevölkern kann und wie groß deren Netto-Produktion an organischer Substanz in bestimmter Zeit ist. Wir unterscheiden dabei zwischen lebender und organischer Substanz: letztere umfaßt alle Produkte des lebenden Organismus, soweit sie nicht anorganische Anlagerungs- bzw. Abbaustoffe darstellen, einerlei, ob diese noch an Lebensvorgängen teilnehmen oder nicht. Die lebende Substanz verstehen wir hier aber vom physiologischen Standpunkt her als die lebenstragende Materie, welche Stoff-, Energie- und Formenwechsel zeigt bzw. als deren Initiator wirkt. Man geht wohl nicht fehl, wenn man diese Substanz als die Biomasse im engeren Sinne bezeichnet.

Der Begriff der Biomasse tritt in der neueren Literatur häufig auf, besonders in der limnologischen. Er wird durchweg in dem Sinne gebraucht, daß man damit das Gewicht der lebenden Organismen, u. U. bezogen auf eine Flächen- oder Raumeinheit bezeichnet. So spricht z. B. DEMOLL (1927) von der Biomasse der Gammariden, welche in einem kleinen Versuchsbehälter während längerer Zeit — unabhängig vom Alter der Tiere — gleich blieb. THIENEMANN (1931) übernimmt diesen Begriff in folgender Formulierung: „... es ist sicher, daß wir bei der Betrachtung der Produktivität eines Biotops . . . unbewußt . . . an die Maximalentfaltung des Lebens denken, d. h. an die z. Z. des jährlichen Lebensoptimums vorhandene Organismenmenge (= Biomasse nach Demoll).“ Auch in neueren zusammenfassenden Untersuchungen, wie z. B. in der Einführung in die Limnologie von RUTTNER (1952) oder die allgemein ökologischen Betrachtungen von MACFADYAN (1949) oder HARVEY (1950) wird die Biomasse als Ausdruck für die Besiedlung eines Raumes mit Organismen gebraucht, und dabei z. T. als Maß dafür das Lebendgewicht eingesetzt, z. T. die Menge an organischer Substanz benutzt (HARVEY). Auch die Amerikaner benutzen diesen Begriff im Sinne des Gewichts der lebenden Organismen, entweder angewandt auf eine Gesamtbesiedlung oder mit allen Zwischenstufen auf eine einzelne Art. (ALLEE et al. 1950.) Während bei solchen ökologischen Arbeiten oft die Mangelhaftigkeit in der Verwendung der Anzahl der gefundenen Individuen betont wird und besonders von MACFADYAN ein Ersatz durch ein energetisches Maß gefordert wird, fehlt es nicht an Mahnungen, auch der Anzahl der Individuen einen gewissen Raum zu belassen. Es kommt dabei selbstverständlich ganz auf das Ziel der Untersuchungen an.

Die Biomasse im engeren Sinne wird ganz überwiegend durch den chemischen Stoffkomplex der Eiweiße repräsentiert. Allein die Eiweiße nehmen unmittelbar an den Lebensvorgängen teil, im Gegensatz zu den übrigen organischen Stoffen, wie den Kohlehydraten und Fetten, welche als Stütz- und Vorratssubstanzen sowie Energielieferanten mehr passive Hilfsfunktionen übernehmen. Bei diesen Überlegungen bleibt außer Betracht, daß Eiweiße u. U. auch in begrenztem Umfange als Vorratssubstanzen auftreten können. Wenn wir die Biomasse in diesem Sinne charakterisieren, so wollen wir diesen Begriff nur auf einen relativ engen Problemkreis anwenden. Es handelt sich dabei vor allem um Fragen des Stoffwechsels im Meere, welcher von den Lebewesen unter Ausnutzung der Sonnenenergie verursacht wird. In dem Stoff- und Energie-Kreislauf des Meeres — oder allgemein auch des Wassers wie des Landes — wirkt die Biomasse im Sinne eines Auf-, Um- und Abbaues organischer Substanzen sowie der Reduktion und Oxydation von anorganischen Stoffen. Eine tiefere Kenntnis dieser stoffumwandelnden Rolle der Biomasse hat über die allgemein meereskundliche Bedeutung auch Interesse für spezielle ökologische Probleme, z. B. die, die sich mit der Nahrung der Organismen befassen. Denn es gehört im Rahmen der Ökologie auch das quantitative und qualitative Angebot von Nahrung an die Organismen des Pelagial wie des Benthos zu den Umweltfaktoren. Dieser Faktor ist von gleichem Rang wie andere ökologische Faktoren, z. B. Salzgehalt, Temperatur, Substrat-Beschaffenheit. Ohne organische Substanz kann kein heterotropher Organismus leben, und diese Nahrung verschafft ihm die Assimilationstätigkeit der pflanzlichen Biomasse.

Wenn wir den gesamten Meeresraum ansehen, so tragen alle Organismen, einerlei ob sie die organische Substanz vorwiegend auf- oder abbauen, zu diesem Stoffkreislauf bei, ohne Unterschied auf ihren jeweiligen Standort im Pelagial oder im Benthos und ihre Größe. Wenn wir hier eine Organismengruppe, die sich nur in ihrer relativen Bewegung von anderen unterscheidet, das Plankton, herausnehmen, so geschieht das zur Vereinfachung der experimentellen Untersuchungen. Wenn wir ferner unsere Untersuchungen zunächst auf das Plankton der Hochsee beschränken, in welcher die sonst sehr intensiven Wechselbeziehungen zwischen Pelagial und Benthos stark reduziert sind, dann kann eine Behandlung der Biomasse des Planktons wesentlich erleichtert werden. Die Bedeutung, welche das Nekton für die Biomasse des Planktons besitzt, ist zeitweilig groß, soll aber hier nicht behandelt werden. Es ist selbstverständlich erforderlich, daß man bei einer umfassenden Untersuchung der Biomasse eines Flachmeeres auch die Biomasse des Benthos einbezieht.

Wie bereits angedeutet, hat die Biomasse außerordentlich unterschiedliche Eigenschaften in Hinsicht auf ihre Rolle im Stoffwechsel des Meeres. Es sind da zunächst zwei große Gruppen zu unterscheiden: die Biomasse, welche assimiliert, also unter Energieaufnahme organische Stoffe aus anorganischen synthetisiert, was stets mit einem weit vorherrschenden Reduktionsvorgang verbunden ist. Die Organismen dieser Gruppe spielen im Meeresplankton die Rolle der Urproduzenten organischer Substanz. Auf der anderen Seite kennen wir die in ihrem Artenreichtum wesentlich größere Gruppe der Konsumenten organischer Substanz. Diese Konsumenten kann man auch als Oxydanten oder Remineralisatoren bezeichnen, denn sie decken ihren Energiebedarf durch die Oxydation vorgegebener organischer Substanz. Die Biomasse der Urproduzenten oder Reduzenten baut die organische Substanz auf, die unumgänglich notwendig ist zum Leben der Biomasse der tierischen Konsumenten oder Oxydanten. Dabei bleibt die Frage offen, wie-

weit die Reduktions- bzw. die Oxydationstätigkeit der Biomasse ihrer Substanzmenge proportional ist. Wir können erwarten, daß es erhebliche Unterschiede in der Aktivität der Biomasse gibt.

Die Aktivität der Biomasse dokumentiert sich in einer Veränderung ihrer selbst und der Umgebung. Diese Änderungen sind wahrnehmbar durch substantielle Zustandsdifferenzen, sie sind aber stets begleitet durch nicht unmittelbar sichtbare Veränderung des Energiegehaltes, denn die Aktivität der Biomasse ist eng verbunden mit endothermen und exothermen Prozessen. Die rein substantiellen Veränderungen der Umwelt durch die Organismen sind uns im Meere durch zahlreiche Bestimmungen einzelner Elemente bzw. Verbindungen relativ gut bekannt. Zunächst wären als unmittelbare Gradmesser für die Produktion oder den Verbrauch organischer Substanz die Abgabe von O_2 bzw. CO_2 zu nennen. Aus der O_2 -Differenz eines Wasservolumens innerhalb bestimmter Zeit können wir auf die Intensität von Lebensvorgängen schließen, wenn wir die Biomasse kennen. Das Verhältnis beider zueinander, der respiratorische Quotient ($RQ = \Delta O_2 / \Delta CO_2$), gibt einen Hinweis auf die Natur der umgewandelten Stoffe (Kohlehydrate, Fette, Eiweiße). Wenn wir z. B. an einem bestimmten Wasserkörper die Menge der Biomasse — gemessen als Eiweiß — kennen und dazu O_2 und CO_2 pro Tag bestimmen, dann können wir auf die Intensität des Stoffumsatzes sowie auf die Art der umgesetzten Stoffe schließen. Bei derartigen Untersuchungen kann es sich nur um Durchschnittswerte handeln, und zwar um eine räumliche, zeitliche und funktionelle Integration einer Vielzahl zeitlich paralleler oder kurzfristig aufeinanderfolgender Teilprozesse. All diese Prozesse sind kausal an die Biomasse geknüpft und können bei homogenem Material und gleichbleibenden Umweltbedingungen dieser proportional sein. Dieser Stoffumsatz ist freilich von sehr vielen Außenfaktoren abhängig, wie wir es besonders gut am Phytoplankton verfolgen können. Wir kennen hierbei besonders die Abhängigkeit der Aktivität von der Lichtintensität und -qualität, von Temperatur und Salzgehalt und vom Nährstoffangebot. Solche Durchschnittswerte sind aber zu fordern, da es sich bei unseren Fragestellungen nicht so sehr um die Biologie oder Physiologie einer bestimmten Art bzw. Gattung handelt, sondern mehr um das physiologisch-chemische Problem der Stoffumwandlung, das biologisch bedeutsam ist für den ökologischen Faktor des Nahrungsangebotes und der Nahrungskette. Da uns aber auch viele Einzeluntersuchungen der Stoffwechselphysiologie einzelner Organismengruppen fehlen, so wäre es wünschenswert, neben den Durchschnittswerten zumindest auch solche von charakteristischen Vergesellschaftungen von Planktern zu erhalten (z. B. Chaetoceras-Plankton oder Biddulphia, Ceratium, Tintinnen, Copepoden u. a.).

Die Veränderungen, die während der angedeuteten Prozesse innerhalb der durch die Biomasse repräsentierten Organismen vor sich gehen, sind qualitativ und quantitativ außerordentlich vielfältig. Wir beobachten hier innerhalb der Organismen einen komplizierten Auf-, Um- und Abbau von organischen Substanzen, die teils unmittelbar zur Biomasse gehören (z. B. die Vermehrung der Eiweiße) oder dieser mittelbar als Hilfsstoffe, d. s. Skelett-, Betriebs- und Vorratsstoffe, dienen. Diese organischen Substanzen, die aus den drei Hauptklassen der Kohlehydrate, Fette und Eiweiße bestehen, sind ein Ausdruck für die Stoff- und Energiebilanz der Tätigkeit der Biomasse, d. h. der individuelle Bestand stellt das materielle und das energetische Nettoergebnis der Lebenstätigkeit der Einzelindividuen dar. Die organische Substanz wird meistens als Glühverlust oder als elementaranalytisch bestimmtes C angegeben oder auch an Stelle des abstrakten Ausdruckes als C durch

dessen äquivalente Menge von Glukose. Solche analytisch bestimmte Menge an organischer Substanz braucht aber nicht unbedingt an lebende Organismen gebunden zu sein; sie kann zu wechselnden Anteilen aus totem Material bestehen.

In einer umfangreichen Dissertation hat GILLBRICHT (1951) u. a. den prozentualen Anteil des Detritus am Gesamtseston im NW-Teil der Kieler Bucht auf dem FS. „Flensburg“ untersucht. Auf Grund unmittelbarer Sestongewichts- und Chlorophyllbestimmungen sowie der mikroskopischen Untersuchung des Planktons kommt GILLBRICHT für das untersuchte Gebiet zu erstaunlich niedrigen Werten für den Anteil des Phytoplanktons am Gesamtseston. In insgesamt sechs Beobachtungsperioden, die zu allen Jahreszeiten lagen, bestimmte er als Durchschnittswerte von 300 Proben für die gesamte Wassersäule von 28 m einen Anteil des Phytoplanktons am Seston von 0,3 % (Juni 1949) bis 8,0 % (Oktober 1949). Selbst im Bereiche des Planktonmaximums fand er im Mittel nicht mehr als 24,9 % Planktonsubstanz im Seston. Zu einem ähnlichen Ergebnis führten eigene Untersuchungen, die aber nicht mit Hilfe des mikroskopischen Auszählens gewonnen wurden, sondern ausschließlich auf chemischen Methoden basieren. Aus insgesamt 48 Proben, die im April 1951 im Gebiet der Kieler Bucht genommen wurden, ergab sich für die Oberschicht 21,6 % und für die Unterschicht 15,2 % Plankton im Seston. GILLBRICHT fand im März 1950 beim FS. „Flensburg“ für die vergleichbare Oberschicht 5,3 % und für die Unterschicht 7,3 % Plankton im Seston. Aus beiden Untersuchungen ergibt sich also zumindest ein hoher und dazu noch stark wechselnder Anteil des Detritus am Gesamtseston. Untersuchungen aus küstenferneren Gebieten stehen freilich noch aus, doch lassen sie einen relativ hohen Gehalt an Detritus erwarten.

Das häufig untersuchte Produktionsproblem hängt sowohl mit der Bestimmung der Biomasse als auch deren Aktivität bzw. Umsatz sowie der Bestimmung der organischen Substanz eng zusammen. Die Biomasse als Initiator produziert und remineralisiert organische Substanz. Ein Ausdruck für die tägliche Nettoproduktion ist das O_2 , ein Ausdruck für eine langfristige Bilanz, z. B. der Gehalt an organischer Substanz unter einer bestimmten Fläche. Denn die marine Produktion erfolgt nicht wie im terrestrischen Gebiet zweidimensional und im Jahreslauf einschichtig, sondern dreidimensional mit einem vielfachen turnover. Wenn wir also nach der Nettoproduktion innerhalb kurzer Zeit fragen, können wir entweder die stofflichen Veränderungen als Maß benutzen oder auch den kalorischen Wert als präzises Maß für alle Umsatzuntersuchungen heranziehen. Mit dieser Gleichsetzung wird erneut auf die kausale Verknüpfung zwischen den stofflichen und den energetischen Komponenten des Planktons hingewiesen. Für unsere Untersuchungen stellt die organische Substanz den Stoff- und auch den Energie-Akkumulator dar. Wenn wir die Produktionsbilanz über einen längeren Zeitraum ziehen, z. B. über ein Jahr, dann bleibt überraschend wenig von der im Verlaufe eines Jahres gebildeten organischen Substanz übrig. Die Oxydationstätigkeit der Konsumenten hat über eine längere Frist die Tätigkeit der Reduzenten fast wieder eingeholt. Als Bilanzüberschuß bleiben die langlebigen Organismen wie Meeres-säuger, Fische, Mollusken und Großalgen sowie der sich am Boden ansammelnde Faulschlamm übrig. Die Abschöpfung der Produktion organischer Substanz durch den Menschen erstreckt sich vorwiegend auf diesen Bilanzüberschuß.

Da die Urproduktion organischer Substanz außer von den Umwelteinflüssen auch von dem jeweiligen Bestand an Biomasse abhängig ist, und da diese Biomasse eine außerordentlich verschiedene Aktivität besitzt, müssen wir den Begriff der spezifischen Leistung hier einführen. Dieses würde bedeuten, daß man

die pro Zeiteinheit produzierte organische Substanz auf eine Masseneinheit der Biomasse bezieht. Die spezifische Leistung ist sowohl abhängig von den Umwelteinflüssen als auch von der „Natur“ der jeweils zur Untersuchung gelangenden Biomasse, dessen Leistungsfähigkeit bei gleichbleibenden Außenfaktoren artspezifisch und auch altersgebunden ist. Für die Konsumenten gilt Entsprechendes hinsichtlich der Intensität ihrer Oxydation und ihrer allgemeinen Remineralisationstätigkeit.

Wenn wir für den gesamten Raum eines Meeres den Stoffumsatz untersuchen wollen, dann müssen wir besonders in den Flachmeeren die Biomasse der langlebigen Organismen, welche dem Nekton oder dem Benthos angehören, mit einbeziehen. Bei einem Verwertungsfaktor der organischen Substanz von nur 10% (vgl. MAC GINITY, 1948) und bei der Annahme, daß die Oxydanten des Nektons bzw. des Benthos Konsumenten 2. Grades sind, entspricht ein Teil organischer Substanz der Oxydanten hundert Teilen dieser organischen Substanz von Reduzenten. So würde also auf einer Fläche von 1 ha der Bestand von 10 kg Fischen (als Trockensubstanz) 1000 kg organischer Substanz der Urproduktion zu seinem Aufbau benötigen. Dabei ist aus der leichtvergänglichen Substanz der Urproduzenten eine relativ langlebige der Konsumenten geworden. Wir haben hier einen Akkumulationsvorgang vor uns, bei welchem durch die Biomasse der Zehrer organische Substanz in eine andere überführt wurde, die biologisch gesehen, größere Haltbarkeit hat. Bei diesem Vorgang ist ferner zu beobachten, daß die Biomasse der Zehrer 2. Grades wesentlich an Substanz zugenommen hat. Hierbei hat also die gesamte organische Substanz durch den Energiewechsel wesentlich abgenommen, andererseits fand aber eine Verschiebung zugunsten der Biomasse statt.

Rein produktionsbiologisch gesehen ist die gesamte Besiedlung des Pelagials und Benthals nur in kleinen abgeschlossenen Räumen miteinander in Beziehung zu bringen, d. h. besonders mit der unter einer Bezugsfläche produzierten organischen Substanz. In größeren Bereichen wie in unseren Meeren und Ozeanen gelten die Beziehungen untereinander wegen der Verfrachtung durch Strömungen nur in größeren Räumen. Wenn z. B. im Raume der Kieler Bucht im Jahre 20 mg organische Substanz unter 1 cm² vorwiegend durch das Phytoplankton produziert wird, so muß man damit rechnen, daß ein wesentlicher Teil dieser Urproduktion mit dem Oberstrom aus diesem Gebiet heraus verfrachtet wird, ohne daß dafür eine gleiche Menge wieder eingeführt wird. Denn die Zufuhr an Urproduzenten bzw. deren Folgeprodukten mit dem Unterstrom ist ebenso wie die mit dem Ausstrom der Ostsee durch den Fehmarnbelt und den Großen Belt verhältnismäßig gering. Ebenso verhält es sich mit der Biomasse, nur verschiebt sich das Verhältnis von organischer Substanz zu Biomasse zugunsten der letzteren infolge des größeren Reichtums des Bodenstroms an Zooplankton. In dieser Hinsicht verfügen wir bislang noch nicht über das genügende Beobachtungsmaterial zur Aufstellung einer Bilanz. Aus methodischen Gründen müssen wir uns vorläufig mit der Untersuchung des Planktons begnügen, da die quantitative Abfischung der gesamten Besiedlung eines begrenzten Pelagialbezirkes erhebliche Schwierigkeiten bereitet.

Eine Wanderung der Biomasse erfolgt aber nicht nur in der Horizontalen, sondern auch in der Vertikalen, denn in beiden Richtungen kann die Biomasse der Produzenten ihren Eigentümer wechseln. Das wird besonders auffällig beim Absinken der Biomasse der Reduzenten. In größeren Tiefen über 500 m ist die Menge der Reduzenten-Biomasse gegenüber der an der Oberfläche vorhandenen sehr viel

kleiner geworden, wogegen die Oxydanten-Biomasse zugenommen hat. Es ist bemerkenswert, daß die autochthone Biomasse der Reduzenten und der Oxydanten Wanderungen in fremde Gebiete durchführen kann, also allochthon wird. In den großen Tiefen des Weltmeeres gibt es aber durchaus eine autochthone Biomasse, und zwar die, die sich aus dem von oben langsam herabrieselnden Nahrungsmaterial neu bildet. Diese bathyplanktische Biomasse ist hinsichtlich ihres jeweiligen Trägers völlig autochthon, hinsichtlich ihrer organischen Substanz aber allochthon.

Aus unserer Kenntnis von der heterogenen Verteilung des Planktons und seiner Zusammensetzung können wir heute ohne weiteres die Heterogenität in der Verteilung der Gesamtbio­masse annehmen, wir können dasselbe auch in Bezug auf die Biomasse der Reduzenten und der Oxydanten sagen. Entsprechende Untersuchungen, auch solche auf Grund von Planktonzählungen, liegen bislang noch nicht vor. In diese Fragen eingeschlossen sind die nach den zeitlichen Schwankungen der Biomasse, vor allem ihre jahreszeitliche Maxima und Minima sowie die zeitliche Aufeinanderfolge der Biomasse der Reduzenten und der Oxydanten. Hinsichtlich der organischen Substanz bzw. des an organische Substanz gebundenen Phosphors verfügen wir über zusammenfassende Darstellungen von ARMSTRONG und HARVEY (1950) und KALLE (1950).

Bislang war ausschließlich die Rede von der aktiven Biomasse, die als Initiator für die biologischen Stoff- und Energie­wechselfvorgänge im Meere verantwortlich ist. Als Maß für diese Aktivität bzw. für den Umsatz wäre der CO_2 - O_2 -Wechsel, bezogen auf die Biomasse, anzusehen. Wenn wir dabei auf die erheblichen Unterschiede in der Aktivität der Biomasse hingewiesen haben, dann müssen wir jetzt auch den Grenzfall erwähnen, in welchem die Aktivität auf den Nullwert herabgesunken ist. Diesen Fall haben wir in Ruhezuständen der Biomasse (Cysten und Wintereier) verwirklicht. Im allgemeinen finden wir diese Stadien jedoch in so geringen Mengen bzw. Konzentrationen, daß sie für die Stoffumwandlungen im Meere ohne Bedeutung sind.

Teilfragen dieses Komplexes von Problemen wurden mehrfach untersucht. So bestimmten verschiedene Autoren mit unterschiedlichen Methoden die Aktivität der Urproduzenten, z. B. MARSHALL und ORR (1928), GRAN (1929), RILEY (1946), STEEMANN NIELSEN (1937). Neuerdings berichtet STEEMANN NIELSEN (1951) von der „Galathea“-Expedition über Aktivitäts-Bestimmungen mit Hilfe von markiertem Kohlenstoff. Allen diesen Untersuchungen fehlt aber hinsichtlich der Biomasse die Beziehung auf ein absolutes Maß, d. h. auf die Biomasse der Reduzenten. Erst wenn an die Stelle der Zellzahlen oder auch der Zellvolumina das exaktere Maß der Biomasse tritt, können wir Vergleiche zwischen der Aktivität der jeweiligen Besiedlung mit Urproduzenten anstellen.

Es fragt sich nun, welche Methoden uns zur Verfügung stehen zur Bestimmung der einzelnen Komponenten der Biomasse wie auch ihrer Summe. Wie eingangs bereits erklärt wurde, ist die klassische Zählmethode nur in begrenzten Fällen brauchbar, da sie einen für Serienbestimmungen untragbaren Zeitaufwand erfordert. Zur Bestimmung des Gesamtbestands verfügen wir über die Methode der Trockensubstanz-Bestimmung an kleinen Wasserproben. Die Bestimmung der Masse der Reduzenten erfolgt über das Phytoplankton-Äquivalent des Chlorophylls. Da sich das Chlorophyll jedoch als relativ resistent gegen Verdauungsprozesse erwiesen hat, kann man es nur mit größter Vorsicht als echtes Äquivalent gelten lassen. So hat u. a. GILLBRICHT (1952) auf die großen Mengen von

chlorophyllhaltigem Detritus neben dem Phytoplankton hingewiesen. Es liegt also nahe, nach einem anderen Phytoplankton-Äquivalent zu suchen, welches enger an das lebende pflanzliche Plankton gebunden ist. Die Biomasse des Zooplanktons können wir heute durch Differenzbestimmungen aus der Gesamtbio-
 masse (mit Biuret-Reaktion oder gebundenem Stickstoff) und dem Phytoplankton-Äquivalent ermitteln (KREY, 1952). Mit Hilfe dieser Methoden sind wir also heute in der Lage, ein zunächst provisorisches Bild von Menge und Verteilung der Biomasse zu entwickeln.

Literaturverzeichnis

- ARMSTRONG F. A. J. u. HARVEY, H. W.: The Cycle of Phosphorus in the Waters of the English Channel. Journ. of the Mar. Biol. Ass. Plymouth, Vol. 29, 1950.
- ALLEE, O. PARK, EMERSON, Th. PARK, SCHMIDT: Principles of Animal Ecology. Philadelphia 1949.
- DEMOLL, R.: Betrachtungen über Produktionsberechnungen. Arch. f. Hydrobiol., Vol. 18, 1927.
- FRIEDRICH, H.: Versuch einer Darstellung der relativen Besiedlungsdichte in den Oberflächenschichten d. Atlant. Ozeans. Kieler Meeresforschungen, Vol. 7, 1950.
- GILLBRICHT, M.: Produktionsbiologische Untersuchungen in der Kieler Bucht. Dissertation Kiel 1951.
- GILLBRICHT, M.: Untersuchungen zur Produktionsbiologie des Planktons in der Kieler Bucht I. Kieler Meeresforschungen, Vol. 8, 1952.
- GRAN, H. H.: Investigation of Production of Plankton outside the Romsdaljord 1926—27. Cons. Perm. Intern. p. l'Explor. de la Mer, Rapp. Proc. Verb. Vol. 56, 1929.
- HARVEY, H. W.: On the Production of Living Mater in the Sea off Plymouth. Journ. of the Mar. Biol. Ass. Plymouth, Vol. 29, 1950.
- HENSEN, V.: Über die Bestimmung des Planktons. Ber. Komm. Unters. Deutsch. Meere in Kiel, 1887.
- HENTSCHEL, E.: Allgemeine Biologie des Südatlantischen Ozeans. Wissenschaftl. Ergebnisse „Meteor“, Vol. 11, 1936.
- KALLE, K.: Zur Frage der Produktionsleistung des Meeres. Deutsche Hydrographische Zeitschrift, Vol. 1, 1948.
- KREY, J.: Die Untersuchung des Eiweißgehaltes in kleinen Planktonproben. Kieler Meeresforschungen, Vol. 8, 1952.
- LOHMANN, H.: Untersuchungen zur Feststellung d. vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen Kiel, Vol. 10, 1908.
- MACGINITIE, G. E.: Natural History of Marine Animals. New York 1948.
- MACFADYAN, A.: The Meaning of Productivity in Biological Systems. Journal Animal Ecology, Vol. 17, 1948.
- MACFADYAN, A.: Population Ecology. Science Progress Nr. 147, 1949.
- MARSHALL, S. M. und ORR, A. P.: The Photosynthesis of Diatom Cultures in the Sea. Journ. of Mar. Biol. Ass. Plymouth, Vol. 15, 1928.
- RILEY, G. A.: Factors controlling Phytoplankton Populations on Georges Bank. Journal Marine Research, Vol. 6, 1946.
- RUTTNER, Fr.: Grundriß der Limnologie. Berlin 1952.
- STEEMANN NIELSEN, E.: The Annual Amount of Organic Matter produced by the Phytoplankton in the Sound off Helsingör. Medd. Komm. Danm. Fiskeri og Havunders. Serie Plankton, Vol. 3, 1937.
- STEEMANN NIELSEN, E.: Measurement of the Production of the Organic Matter in the Sea by Means of Carbon 14. Nature, Vol. 167, 1951.
- THIENEMANN, A.: Der Produktionsbegriff in der Biologie. Arch. f. Hydrobiologie, Vol. 22, 1931.