

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.

Quantitative Aspekte des Kreislaufes der organischen Substanz im Meere

Von KARL BANSE¹⁾ und JOHANNES KREY

Einleitung

Es ist schwer, in Kiel über den Stoffkreislauf des Meeres zu sprechen, ohne einen historischen Rückblick zu geben. Der Name, der zuerst genannt werden muß, ist der VIKTOR HENSENS; von ihm stammt der Versuch, eine Physiologie des Meeres (im heutigen Sprachgebrauch eine Ökologie im weiteren Sinne) zu geben. Der Gedanke war um so bemerkenswerter, als es am Anfang der achtziger Jahre des letzten Jahrhunderts unbekannt war, ob der Hauptkreislauf der vom Phytoplankton produzierten organischen Substanz von den Diatomeen bis zu den Protisten reicht oder ob ein nennenswerter Teil den Wirbeltieren und damit auch den Menschen zur Verfügung steht.

Wir können heute sagen, daß wir das von HENSEN gesteckte Ziel noch nicht erreicht haben. Um einen Überblick über Probleme des Kreislaufes der organischen Substanz im Meere zu vermitteln, seien zuerst Zahlen über die Menge des Kohlenstoffs auf der Erde genannt (vergl. DIETRICH & KALLE, 1957). Von den schätzungsweise 55 t/m² Kohlenstoff der Erdkruste sind 1,25 kg in der Atmosphäre, 0,53 kg in Pflanzen und 0,007 kg in Tieren enthalten. 75 kg werden im Meere gelöst gefunden, von denen der größte Teil als Karbonate vorliegt und 2—3 kg organisch gebunden sind (in Anlehnung an DUURSMAN, 1960). Die mittlere sommerliche Verteilung des organischen Kohlenstoffs in den oberen 50 m des Golfes von Alaska (Tabelle 1, nach BANSE, 1961) gibt ein Beispiel für die Zusammensetzung der organischen Substanz im Meere.

Tabelle 1

Zusammensetzung der suspendierten organischen Substanz in den
oberen 50 m des Golfes von Alaska im Sommer (mg C/m³).

Nekton	ca.	
Netzplankton Gaze 3 (0,33 mm Maschenweite)		6
Phytoplankton		≤ 20
Kleines Zooplankton und Partikel (<0,33 mm)	ca.	125

Den rund 150 mg/m³ partikulären Kohlenstoffs steht sicher 1 g/m³ gelöster Kohlenstoff gegenüber. Da die im Golf von Alaska gefundene Menge von suspendierter organischer Substanz nicht besonders niedrig ist (BANSE, 1. c.) und außerdem gegen die Tiefe abnimmt, kann man folgern, daß der größte Teil der 2—3 kg/m² Kohlenstoff im Meer gelöster organischer Kohlenstoff ist. Die lebende Zelle stellt also im Meere (und auf der ganzen Erde) die Ausnahme dar, ist aber der Motor des Kohlenstoffkreislaufes. Zuzufolge DIETRICH und KALLE (1957) werden von den ungefähr 600 g C/m² in der lebenden Substanz jährlich rd. 85 g auf- und abgebaut.

Die Urproduktion des Meeres, nach Berücksichtigung der Respiration der Pflanzen (Nettoproduktion), beträgt knapp 50 g/m² (STEEMANN NIELSEN & AABYE JENSEN, 1957).

¹⁾ Contribution No. 271 from the Department of Oceanography, University of Washington, Seattle. — Die Teilnahme von K. BANSE an dem Meeresbiologischen Symposium wurde durch die Reisebeihilfe No. G—19227 der National Science Foundation, Washington D.C., ermöglicht.

Andere Autoren geben höhere Werte, die aber unter 100 g C/m^2 bleiben. Von der Produktion des gesamten Meeres wird der größere Teil im offenen Ozean hervorgebracht. Obwohl die Großalgen im flachen Wasser ebenso wie die benthische Mikroflora der Korallenriffe jährlich mehrere Kilogramm Kohlenstoff/ m^2 produzieren können, ist der Anteil der flachen Gebiete im Areal der Ozeane so klein, daß er bei der folgenden globalen Betrachtung vernachlässigt werden kann. Auch die Planktonproduktion der Schelfmeere soll bei diesem Überblick unberücksichtigt bleiben.

Pflanzliche Urproduktion

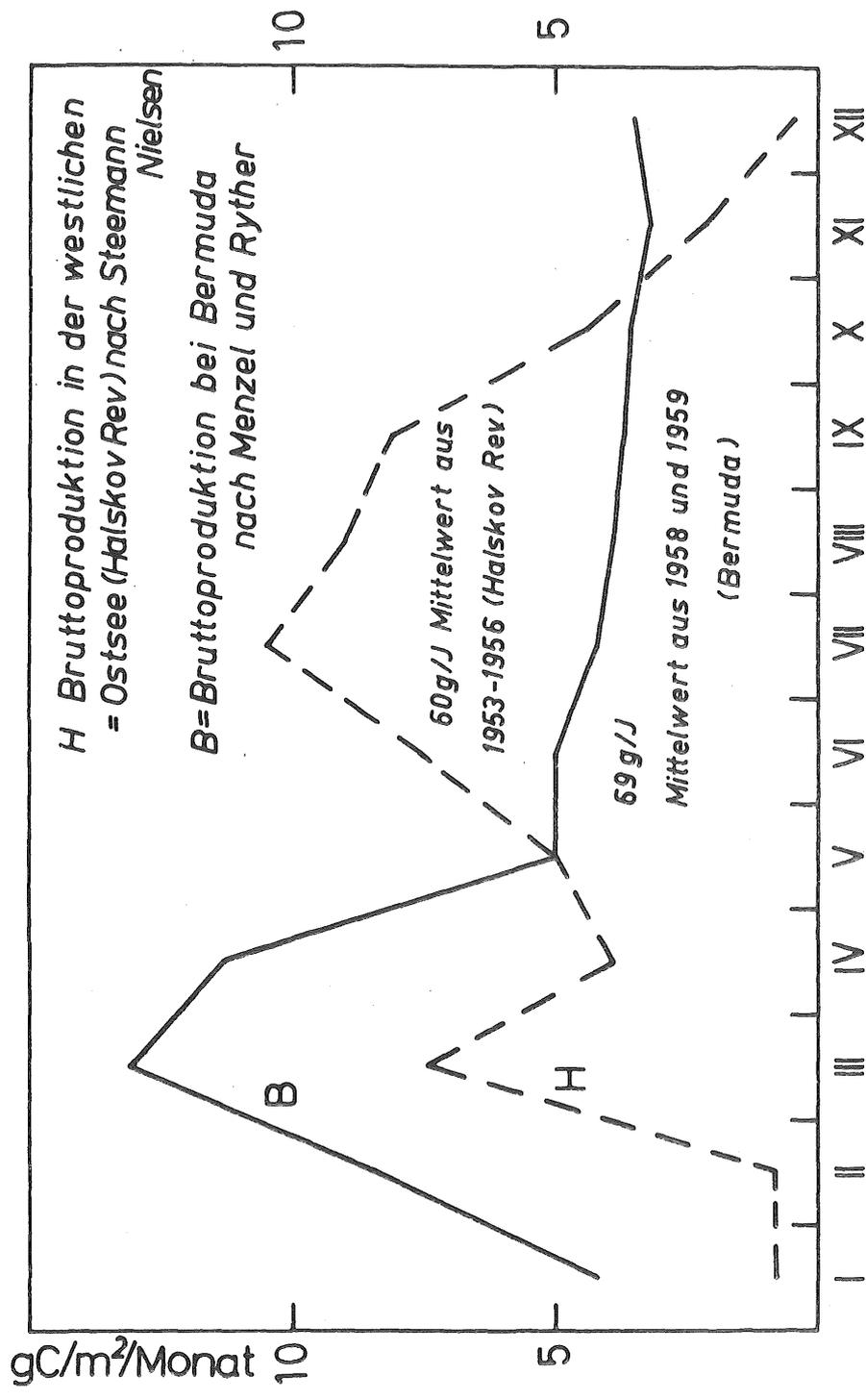
Wie in einem Referat von ANDERSON & BANSE (1961) dargelegt, ist die pflanzliche Urproduktion im offenen Ozean durch Licht- und Nährstoffzufuhr begrenzt und kontrolliert; die bisher vorliegenden Studien zeigen, daß die Regeneration der Nährstoffe innerhalb der durchleuchteten Zone im offenen Meere von geringer Bedeutung ist. Auf die Zusammenfassung von KETCHUM (1961) sei aber hingewiesen.

In den gemäßigten Breiten begrenzt das Licht die Produktion im Winter, in den höheren Breiten während eines großen Teils des Jahres. In den anderen und wesentlichen Teilen des Ozeans ist es der Vertikalaustausch im weiteren Sinne, welcher die Nährstoffe nach oben führt und die Produktionsgröße bestimmt. Während in den gemäßigten Breiten sowohl die jahreszeitlich bedingte Vertikalkonvektion als auch die Größe des Austausches durch die sommerliche Sprungschicht den Nährstofftransport regeln, sind es in den niedrigeren Breiten der Austausch durch die Sprungschicht und noch mehr das dynamisch oder windbedingte Aufsteigen von Tiefenwasser in Divergenzen und Auftriebsgebieten. Das Rückgrat der ozeanischen Produktion in den warmen Meeren ist die ozeanische Zirkulation. An die bekannte Verteilung des Phosphats und des Planktons im Atlantischen Ozean (HENTSCHEL & WATTENBERG, 1930) sei erinnert. Die Quellen für die entsprechenden Ergebnisse aus dem tropischen Pazifik sind bei ANDERSON & BANSE (1961) genannt. Eine kartographische Darstellung unserer Vorstellungen von der globalen Verteilung der ozeanischen Produktion ist von KREY (1960, nach KESTEVEN & LAEVASTU) gegeben worden. Karten dieser Art beruhen teilweise auf direkten Messungen der Assimilation, teilweise auf Beobachtungen der Verteilung der Biomasse des Phytoplanktons. Wegen der Temperaturadaptation (für das Phytoplankton vergl. STEEMANN NIELSEN & HANSEN, 1959) kann man annehmen, daß eine gegebene Phytoplanktonmenge in erster Näherung die gleiche Stoffmenge sowohl bei hoher als auch bei niedriger Temperatur produzieren kann, wenn die übrigen Umweltbedingungen gleich sind. Daher kann für weite Flächen der Ozeane, aus denen direkte Messungen noch nicht vorliegen, die jährliche Produktion über die pflanzliche Biomasse geschätzt werden. Jedoch sind deshalb die Angaben über die Gesamtproduktion des Meeres als vorläufig zu betrachten.

Es ist sehr bemerkenswert, daß die bis jetzt bekannten Schwankungen der Produktion, sowohl in regionaler Hinsicht als auch beim Vergleich verschiedener Jahre am selben Beobachtungsort, mit Änderungen der Umweltfaktoren und nicht mit Verschiedenheiten des Artbestandes erklärt werden können. Jedoch wird das Verarbeiten eines vergrößerten Beobachtungsmaterials in den nächsten Jahren mehr als bisher spezifische Kenntnisse der Planktonzusammensetzung erfordern.

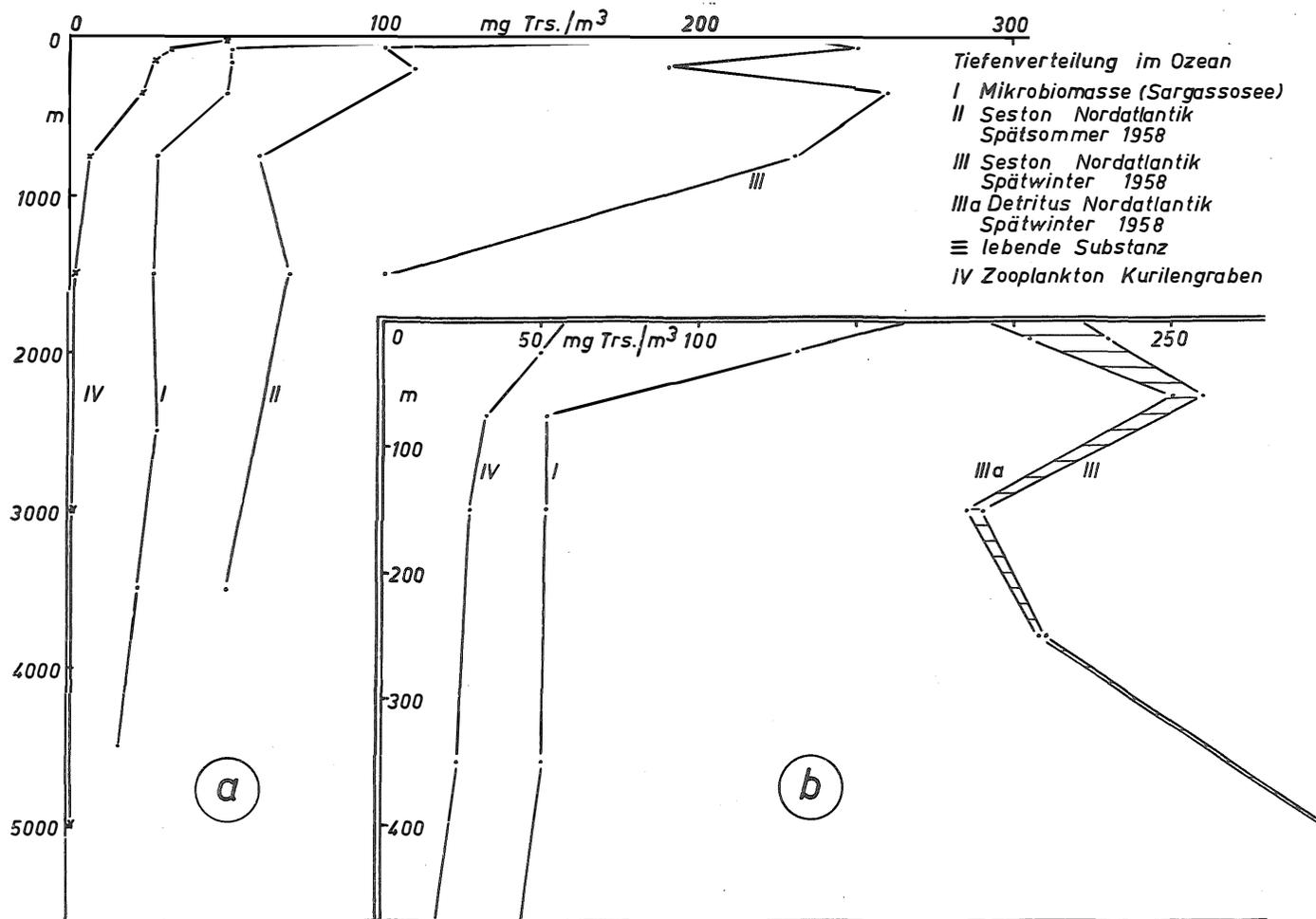
Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 1)

- Abb. 1: Mittlerer Jahresgang der Brutto-Urproduktion in g l/m^2 Monat
H = Jahresgang im Großen Belt (Halskov Rev) nach STEEMANN NIELSEN (1958)
B = Jahresgang bei Bermuda nach MENZEL & RYTHER (1960, 61)



Tafel 1 (zu K. Banse und J. Krey)

Tafel 2 (zu K. Banse und J. Krey)



Monatliche Mittelwerte aus mehrjährigen Beobachtungsreihen für den jährlichen Gang der Urproduktion werden in Abb. 1 für eine Station in der nördlichen Sargasso-See, 15 sm südöstlich von Bermuda (nach MENZEL & RYTHER, 1960, 1961) und für eine Station in der Beltsee, FS „Halskov Rev“ (nach STEEMANN NIELSEN, 1958) gegeben. Obwohl die Messungen mit der C^{14} -Methode an beiden Stationen nicht ganz gleichartig ausgeführt worden sind, werden die Ergebnisse für den vorliegenden Zweck als gleichwertig betrachtet und unverändert von den Autoren übernommen. Zwei Kurventypen stehen sich gegenüber: die Kurve aus der Sargasso-See ist eingipflig mit einem Maximum im April, die Kurve aus der Beltsee ist zweigipflig mit einer kurzen Zeit hoher Produktion im März und einer sehr ausgedehnten Zeit hoher Produktion vom Juni bis September mit einem Maximum im Juli.

Diese Unterschiede sind durch die Umweltbedingungen erklärlich: in der Nähe von Bermuda wird von Februar bis April durch oberflächliche Abkühlung und gewöhnlich stärkeren Wind (über 30 Knoten) in der kühlen Jahreszeit die Dichteschichtung bis zu 300—400 m Tiefe weitgehend aufgehoben. Die dadurch bewirkte Beimischung von Tiefen- zum Oberflächenwasser und Zufuhr von Minimumstoffen wie Phosphat und Nitrat dienen nach der Stabilisierung dem Aufbau einer sehr beträchtlichen Phytoplanktonbevölkerung im April. Nach dem Verbrauch dieser Nährsalzanhäufung lebt ein wesentlich kleinerer Phytoplanktonbestand von der geringen laufenden Zufuhr von Minimumstoffen. Diese Zufuhr besteht aus Material, das im kleinen Kreislauf in der Oberschicht remineralisiert wurde und aus dem durch vertikalen und horizontalen Austausch herbeigeführten Nährsalz. Die jährliche Urproduktion beträgt 136 g C/m² und Jahr (Mittelwert für 1958 und 1959).

Bei der Station aus den gemäßigten Breiten bestimmt neben den Nährstoffen auch das Licht die jährliche Produktion. Weil durch den Ausfluß salzarmen Wassers aus der Ostsee die Wassersäule immer geschichtet ist, reicht die Lichtmenge bereits im März aus, die vom Winter her angehäuften Nährstoffe durch eine Planktonblüte aufzubreuchen. Größere Nährsalzmengen stehen erst wieder zur Verfügung, wenn die Wassertemperatur und damit die Geschwindigkeit der Remineralisation steigt (STEEMANN NIELSEN, 1958). Weite Gebiete flachen Wassers umgeben den Beobachtungsplatz, so daß die freigeordneten Nährsalze von der Seite herangeführt werden können. Die Lage des Maximums der Produktion im Sommer anstelle des Frühjahrs, ist wahrscheinlich dadurch bedingt und in der offenen See nicht zu erwarten (ANDERSON & BANSE, 1961). Die Jahresproduktion bei „Halskov Rev“ ist mit durchschnittlich 60 g C/m² niedrig, weil die ständige Dichteschichtung dem Aufsteigen von Tiefenwasser großen Widerstand entgegengesetzt.

Die jährlichen Unterschiede in der Urproduktion bei „Halskov Rev“ sind mäßig (Tabelle 2). Für die Station in der Sargasso-See haben MENZEL & RYTHER (1961) hervorgehoben, daß die Unterschiede in der Produktion der Beobachtungsjahre vor allen Dingen durch das Wetter während der kühlen Jahreszeit bestimmt werden.

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 2)

Abb. 2: Mittlere Tiefenverteilung planktischer Substanz in mg Trockensubstanz/m³

a) Verteilung von 0—450 m

b) Verteilung von 0—450 m

I = Mikrobiomasse im Westatlantik berechnet nach v. BRAND (1938)

II = Seston im Nordatlantik (KREY, 1961) im Spätsommer 1958

III = Seston im Nordatlantik im Spätwinter (KREY)

IIIa = Detritus im Nordatlantik im Spätwinter

IV = Zooplankton im Nordwestpazifik (VINOGRADOV 1960).

Tabelle 2
 Jährliche Bruttoproduktion im Großen Belt (STEEMANN NIELSEN, 1958)

Jahr	g C/m ² u. Jahr	Jahr	g C/m ² u. Jahr
1953	57	1955	66
1954	60	1956	56

Verbleib der Urproduktion

STEEMANN NIELSEN & AABYE JENSEN (1957) haben angenommen, daß im zentralen Südatlantik 95% des erzeugten Phytoplanktons in den oberen 200 m gefressen werden. Im Gegensatz zu den Gebieten auf dem Schelf erreicht offenbar der überwiegende Teil der pflanzlichen Urproduktion des tiefen Ozeans nicht den Boden, sondern wird in den oberen Wasserschichten, oberhalb von 1000—2000 m Wassertiefe, verbraucht. Diese Tatsache wird durch einige Kurven der mittleren Vertikalverteilung verschiedener Planktonklassen und durch Beobachtungen der quantitativen Armut der Besiedlung des Tiefseebodens unterstützt (ZENKEVITICH et al., 1960). Die Deep Scattering Layer könnte dabei produktionsbiologisch dem Zoobenthos der Schelfmeere entsprechen (CUSHING, 1959). Es muß aber bei Beurteilung aller dieser Daten im Auge behalten werden, daß unbekannt ist, wieviel Biomasse durch die Maschen der in der Tiefsee verwendeten Planktonnetze hindurchschlüpft und wieviel Biomasse beim Waschen der Bodenproben verloren geht. Die Mengenangaben über das Bathypelagial und die Bodenfauna sind mit Vorsicht zu betrachten.

Durch die Darstellungen in Abb. 2 und 3 gewinnt man einen Eindruck von der schnellen vertikalen Abnahme aller Lebenssubstanz mit zunehmender Tiefe. Um diese schon lange bekannte allgemeine Gesetzmäßigkeit mit neuen Beobachtungen zu belegen, wurden aus einem größeren Zahlenmaterial Mittelwerte (Trockensubstanz pro 1 m³) für einzelne Tiefenstufen errechnet. Kurve I wurde aus einem durch v. BRAND (1938) an verschiedenen Punkten im Westatlantik gewonnenen Material, das den geformten Stickstoff quantitativ wiedergab, erhalten. Der Autor hat mit seiner Methode die sogenannte planktische Mikrobiomasse, die aus Phytoplankton, kleinem Zooplankton und paraplanctischen Bakterien von der Größenklasse 1—1000 μ besteht, erfaßt. Der stärkste Schwund dieser Mikrobiomasse erfolgt in der Deckschicht von 0—100 m (Abb. 2). Ähnliches ersieht man aus den Kurven II und III, in denen die Verteilung der gesamten partikulären Substanz der Größenordnung 2—1000 μ , also des Sestons, dargestellt wird. Auch hier ist der Schwund in Tiefen über 500 m meist gering. Der Verlauf der Kurve III scheint zwar das Gegenteil zu beweisen, da die Mengen des Sestons in den einzelnen Tiefenstufen bis 400 m anwachsen und erst von dieser Tiefe ab schnell abnehmen. Die mikroskopischen Untersuchungen von Dr. GILBRICHT (Manuskript) ergaben hier jedoch einen außerordentlich geringen Anteil an lebender Substanz — vorwiegend Phytoplankton — von nur wenigen Prozent des Gesamtgewichtes des Sestons. Die leblose partikuläre Substanz wird also erst in größeren Wassertiefen, d. h. nach längerer Absinkzeit weiter abgebaut. Auf ähnliche Befunde von HAGMEIER (1961) im Seegebiet um Island sei hingewiesen.

Auch die Menge des Zooplanktons nimmt mit der Tiefe schnell ab, wie aus Kurve IV, die aus Werten von VINOGRADOV errechnet wurde; ersichtlich wird. Zwar ist der Schwund nicht derart schnell wie bei der Mikrobiomasse (I) oder dem Sommerseston (II), doch sind bereits in 1000 m weniger als 10% des Oberflächenwertes vorhanden.

Hinsichtlich des Ausnutzungsgrades der pflanzlichen Urproduktion (Quotient gefressene Substanz: neue Körpersubstanz des herbivoren Zooplanktons) deuten neuere

Beobachtungen daraufhin, daß der früher benutzte Wert von 10% zu niedrig ist. Experimente mit *Calanus hyperboreus* (CONOVER, 1961) zeigten einen Ausnutzungsgrad von 13—17%; der Quotient assimilierte Substanz: neue Körpersubstanz des herbivoren Zooplanktons betrug über 50%. JØRGENSEN (1952, zitiert nach JØRGENSEN, 1961) fand für *Mytilus*-Larven sogar 70%. Sicherlich hängt der Ausnutzungsgrad auch von der Futtermenge ab, worauf schon frühere Autoren hingewiesen haben. Bei sehr großem Planktongehalt verdauen die Copepoden offenbar nur Teile der aufgenommenen Nahrung; bei sehr niedrigem Planktongehalt wird viel Energie verbraucht, um die Nahrung zu sammeln, so daß nur ein kleiner Teil der gefressenen organischen Substanz in Körpersubstanz umgewandelt werden kann. Das bedeutet, daß in oligotrophem Wasser Tiere von gleicher Größe und Eizahl eine längere Generationsdauer haben müssen als in eutrophem Wasser, worauf weiter unten eingegangen werden wird. Beim Studium dieser Probleme sind zahlreiche experimentelle Untersuchungen dringend erwünscht. Die bisherigen Daten machen aber wahrscheinlich, daß der Hauptkreislauf der in den Pflanzen gebundenen organischen Substanz nicht sehr weit über die Herbivoren hinausreicht.

Von dem Ausnutzungsgrad der Nahrung hängt ab, wieviel Zooplankton von einer bestimmten Produktion leben kann. Wegen der Parallelität zwischen Produktion und Biomasse des Phytoplanktons kann man auch eine Beziehung zwischen Zooplanktonmenge und Phytoplanktonmenge erwarten. Hierbei ist natürlich nur der Gleichgewichtszustand von Interesse, weil bei der gegenwärtigen, lückenhaften Kenntnis nicht einzelne Situationen betrachtet werden können; der Beweis, daß das Zooplankton sich mit dem Phytoplankton im Gleichgewicht befindet, ist kaum zu führen. Wenn Jahresdurchschnittswerte betrachtet werden, kann man aber annehmen, daß die Verteilung der organischen Substanz am Ende des Jahres derjenigen am Anfang des Jahres entspricht. Jahresmittelwerte müssen dem Gleichgewichtszustand nahe sein. Bisher gibt es keine Studie des Jahresverlaufes der organischen Substanz des gesamten Zoo- und Phytoplanktons, sondern nur eine Beobachtungsserie des Jahresverlaufes des Plasmavolumens des gesamten Planktons: LOHMANN (1908), usw. LOHMANN (1908) fand für eine 16 m tiefe Station vor Laboe ein mittleres Verhältnis zwischen dem Plasmavolumen von Pflanzen und Tieren von ungefähr 1,3 : 1. Benutzt man die Umrechnungsfaktoren von HAGMEIER (1961), entspricht das im Kohlenstoffgehalt einem Verhältnis von ungefähr 1,2 : 1. STEEMANN NIELSEN (1961) hat geschätzt, daß das Verhältnis (Kohlenstoff) zwischen Phytoplankton und herbivorem Zooplankton in eutrophem Wasser 1 : 1,3, in oligotrophem Wasser 1 : 2 sei. Der Grund für die verhältnismäßig große Menge an Zooplankton in nahrungsarmem Wasser könnte sein, daß das Zooplankton langsamer wächst. Die relativ große Menge der Herbivoren in oligotrophen Meeren könnte nach STEEMANN NIELSEN & AABYE JENSEN (1957) auch darauf beruhen, daß wegen der absolut niedrigen Menge der Beutetiere die Carnivoren nicht existieren können und daher die Herbivoren nicht dezimiert werden. Die globale Verteilung des Gesamt-Zooplanktons ist unbekannt, so daß diese Vermutungen durch direkte Beobachtungen noch nicht gestützt werden können. Es muß betont werden, daß eine Karte der weltweiten Verbreitung des Netz-Zooplanktons allein in dieser Hinsicht irreführen würde, weil das Verhältnis zwischen Netzplankton und Gesamtplankton nicht nur von der Maschenweite der verwendeten Netze, sondern auch von der Größenzusammensetzung des Planktons abhängt (LOHMANN, 1908).

STEEMANN NIELSEN (mit AABYE JENSEN, 1957 und später) vertritt die Ansicht, daß in den oligotrophen Gebieten des Ozeans, besonders in niedrigen Breiten, Nährstoffzufuhr, Phytoplankton und Zooplankton sich im wesentlichen im Gleichgewicht miteinander befinden. Der Produktionsvorgang der höheren Breiten mit einer ausgeprägten

Phytoplanktonblüte stellt das Gegenteil dar, so daß hier das herbivore Zooplankton an ein stark wechselndes Nahrungsangebot angepaßt sein muß. Im Gegensatz zu den oligotrophen Gebieten ist allerdings während der Zeit günstiger Produktionsverhältnisse die Nahrung des Zooplanktons in einer verhältnismäßig dünnen Wasserschicht konzentriert und kann leichter ausgenutzt werden als die gleiche Nahrungsmenge pro m² Oberfläche, verteilt über die dicke trophogene Schicht der Subtropen.

Es ist noch unbekannt, ob die winterliche Detritusmenge an der Oberfläche der höheren Breiten die Nahrungsansprüche des Zooplanktons deckt. Bei Populationen, die in einer Tiefe von mehreren hundert Metern überwintern, ist das sicherlich nicht der Fall. Für *Calanus hyperboreus* hat CONOVER (1961) gezeigt, daß die nahrungsarme Zeit während des Aufenthaltes in der Tiefe dadurch überbrückt wird, daß der Grundumsatz auf etwa ein Drittel des Höchstwertes herabgesetzt wird. Die Art baut während eines verhältnismäßig kurzen Aufenthaltes an der Oberfläche zur Zeit günstiger Nahrungsverhältnisse eine Reserve Fett auf, die bei sparsamem Verbrauch das Überwintern ermöglicht.

In neuerer Zeit konnten die Untersuchungen von LOHMANN (1908) durch eine mehrjährige Untersuchungsreihe in der freien Kieler Bucht vervollständigt werden. Auf einer im Laufe von vier Jahren (1958—61) insgesamt 52 mal aufgesuchten Station mit 28 m Wassertiefe wurden neben den hydrographischen Elementen die Gesamt-Mikrobiomasse beobachtet. In Tab. 3 werden die Monatsmittel für die gesamte Wassersäule — deren Errechnung hier notwendig ist wegen des aktiven und passiven Austausches partikulärer Substanz zwischen Boden- und Oberschicht — in Albuminäquivalenten angegeben.

Tabelle 3

Mittelwerte der Albuminäquivalente (mg/m³) auf Station Boknis Eck

Monat	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Albumin	58	71	128	136	66	80	52	99	86	106	53	72
Detritus	2600	2800	1800	4200	700	900	1100	800	800	800	1700	1500

Im Gegensatz zu den Bestandskurven von LOHMANN (1908) und der Jahres-Mittelkurve der Urproduktion für den nahegelegenen Großen Belt (Abb. 1) zeigt sich hier das absolute Maximum des Bestandes im März/April. Zwar erfolgt eine Zunahme des Bestandes auch noch im Herbst, doch ist diese wesentlich geringer als im Frühjahr. Möglicherweise erhalten diese gegensätzlichen Befunde in der verschiedenen Methodik ihre Erklärung: mit der Albuminbestimmung werden auch alle Bakterien erfaßt, die in LOHMANN'S Analysen nicht enthalten waren. Man kann annehmen, daß diese im Frühjahr bei geringen Wassertemperaturen zwar in relativ reicher Anzahl vorhanden sind, jedoch wegen der niedrigen Wassertemperaturen (etwa 2—3⁰) keinen derart intensiven Stoffwechsel durchführen wie im Herbst (Temperaturen 14—12⁰). Dieser intensive Stoffwechsel kann im Herbst zur Selbstdezimierung des Bestandes führen, wodurch eine Herabsetzung der Gesamtbioasse erklärbar wäre. Doch auch hier wäre dringend die kritische Experimentalanalyse eines Mikrobiologen angebracht.

In die Tabelle 3 sind Angaben über den mittleren Gehalt an Detritus aufgenommen, da dieser in jedem Falle eine beträchtliche Rolle im Stoffkreislauf, insbesondere für die Ernährung der Filtrierer, spielt. Es ist auffällig, daß er sein Maximum zur gleichen Zeit mit dem der Mikrobiomasse aufweist. Nähere in Gang befindliche Analysen sollen seine Herkunft klären. Auch hier wird wieder deutlich, welch großen Anteil der Detritus an der gesamten partikulären Substanz nimmt.

Ergänzend zu den Beobachtungen der Schwankungen der Urproduktion von Jahr zu Jahr bei „Halskov Rev“ (Tabelle 2) seien in Tabelle 4 Jahresmittelwerte der Albuminäquivalente gegeben.

Tabelle 4
Jahresmittel der Albuminäquivalente (Mittel für die gesamte Wassersäule) auf der Station Boknis Eck

Jahr	1958	1959	1960	1961
mg/m ³	66	74	99	94

Diese Unterschiede von Jahr zu Jahr sind nicht mit Hilfe einfacher hydrographischer Beobachtungen zu erklären. Man muß erst die Dynamik der vielgliedrigen Reaktionskette, in die in starkem Maße auch meteorologische Elemente eingehen, beherrschen.

Das carnivore Zooplankton

Über die quantitative Verteilung des carnivoren Zooplanktons ist nichts bekannt, ebensowenig wie über seine Nahrungsausnutzung. Infolgedessen kann nichts über die Ökonomie der höheren Glieder der Nahrungskette im Meere gesagt werden. Gelegentlich sind die vom Menschen gefangenen Fische zu einer Abschätzung der Ausnutzung der Sonnenenergie in der Nahrungskette benutzt worden. Ein ökologischer Vergleich der Thunfischvorkommen mit der Urproduktion ihres Verbreitungsgebietes erscheint aber ebensowenig sinnvoll wie ein Vergleich der Verbreitung des Netz-Zooplanktons mit der Urproduktion. In beiden Fällen erfaßt man nur einen Teil der Konsumentenmenge, dessen Verhältnis zur Gesamtmenge unbekannt ist und außerdem wechselt. Es ist gegenwärtig nur sinnvoll zu fragen, welcher Teil der dem Meer zugestrahlten Energie dem Menschen über die Nutzfische zugänglich ist. Nach STEEMANN NIELSEN & AABYE JENSEN (1957) werden von der eingangs angeführten Urproduktion des Ozeans größenordnungsmäßig 0,01% vom Menschen genutzt. Für die Nordsee beträgt der Anteil nach den selben Autoren 0,2—0,3%. Der erste Wert erscheint im Vergleich zum zweiten als hoch, wenn man bedenkt, daß weite Gebiete des Ozeans überhaupt nicht befischt und in anderen nur Thunfische gefangen werden. In der sehr stark befischten Nordsee besteht ein bedeutender Teil des Fanges aus Heringen, die als Planktonfresser ein niedriges Glied der Nahrungskette darstellen und daher einen hohen Ausnutzungsgrad der Ernährung gewährleisten müßten. Beide Tatsachen sollten den globalen Mittelwert herabdrücken.

Schluß

Die Ursachen für die großen Lücken in unserem Wissen sind der große Aufwand, den die ozeanischen Expeditionen erfordern, und ebenso die Kosten, welche bei der Aufarbeitung der Sammlungen entstehen. Die Größenklassen des herbivoren und carnivoren Zooplanktons, der wichtigsten Konsumenten im freien Wasser, überschneiden sich, so daß sie nicht mechanisch voneinander getrennt werden können, sondern durch Fachleute sortiert und gezählt werden müssen.

Es ist zu hoffen, daß vermehrte Beobachtungen auch klären helfen, warum der überwiegende Teil des organischen Kohlenstoffs der Erde nicht lebend ist. Die Untersuchungen von DUURSMA (1960) deuten an, daß die obersten Wasserschichten der Entstehungsort des gelösten Kohlenstoffs sind und daß die gelöste organische Substanz unter günsti-

gen Bedingungen schnell abgebaut werden kann. Es mag sein, daß das Verhältnis zwischen lebender und toter organischer Substanz auf der Erde darauf beruht, daß der Ozean wegen der bedeutenden mittleren Tiefe einen großen Teil seines Wasservolumens einer nennenswerten Durchsetzung mit lebender Substanz entzieht. Vielleicht handelt es sich bei dem Mißverhältnis um einen unglücklichen Zufall und nicht um Notwendigkeiten für den Kreislauf der organischen Substanz im Meer.

JANNASCH: Diskussionsbemerkung zum Vortrag von Herrn Dr. BANSE und Herrn Prof. KREY

Herr BANSE hat das Problem der Ausnutzbarkeit geringer Konzentrationen gelöster Nährstoffe im Meerwasser angeschnitten. In meinem Vortrag hatte ich auf die Bedeutung der Wachstumskonstanten von Mikroorganismen hingewiesen. Die Substratsättigungskonstante K_s ist ein indirektes Maß dafür, bei welcher geringen Konzentration eines Nährstoffes der betreffende Organismus noch zu wachsen vermag. Die Bestimmung des K_s - und des μ_m -Wertes (μ_m = maximale Wachstumsrate) ermöglicht eine Aussage darüber: a) was für Konzentrationen gelöster Nährstoffe von einem Organismus noch reinkarniert werden können, b) welche Formen sich in bestimmten nährstoffarmen Gebieten des Meeres noch vermehren können, und c) welche Organismen mit Ansprüchen auf höhere Nährstoffkonzentrationen als inaktive und eingeschleppte Formen angesehen werden müssen. Nur die letzteren werden mit der üblichen Methode der Plattenzählung erfaßt.

Diskussionsbemerkungen von Prof. ELSTER zum Vortrag BANSE/KREY:

1. Zur Frage des intrabiocoenotischen Stoffwechsels: Nach unseren Erfahrungen kann der intrabiocoenotische Stoffwechsel innerhalb der trophogenen Zone in Binnenseen eine sehr große Rolle spielen. GRIM hat schon in seiner Dissertation 1939 durch Auffangen absinkender Diatomeen in Sinktöpfen einen täglichen Populationsverlust an das Hypolimnion bis zu 20% festgestellt und die Sinkzeit vom Metalimnion bis zum 250 m tiefen Bodensee-Boden je nach Art mit 1—2 Monaten angegeben. Hierbei zeigten die einzelnen Seen beckenmorphologisch und hydrographisch bedingte „Schwebeschichten“, in denen sich das absinkende Plankton und Detritus besonders lange aufhielten. Die Sinkgeschwindigkeit war entgegen einer häufig vertretenen Meinung in den tieferen Zonen mit niedrigerer Temperatur und infolgedessen höherer Viskosität des Wassers größer als in den oberen wärmeren Schichten, da im Epilimnion der Einfluß der Turbulenz den Einfluß der Viskosität überdeckte. Ferner hat bei uns in Falkau Dr. H. R. KRAUSE experimentell festgestellt, daß sowohl im Labor als auch im Freilandexperiment bereits in den ersten Stunden nach dem Tode ein unerwartet großer Anteil der organischen Stoffe sowie des Gesamtposphors aus den Planktonleichen in das Wasser austritt und dadurch dem weiteren Absinken entzogen wird. Sehr kleine schnell zersetzliche Organismen mit geringer Sinkgeschwindigkeit dürften in turbulentem Medium zu einem großen Teil bereits in der Absterbezone abgebaut werden. Wie RIGLER durch Versuche mit P^{32} festgestellt hat, können frei gewordene Phosphat-Ionen in äußerst kurzer Zeit wieder inkorporiert werden.

2. Die Bemerkung des Vortragenden, daß in den äquatorialen und polaren Meeresgebieten der Umsatz pro Biomasse-Einheit wegen der Temperatur-Adaptation nicht sehr verschieden sei, steht im Gegensatz zu vielen limnologischen Erfahrungen, vielleicht, weil in den räumlich und zeitlich begrenzten Binnengewässern eine solche Dauer-„Anpassung“ nicht möglich war. Eigene Versuche haben z. B. erwiesen, daß Copepoden, welche sowohl bei uns im Norden als auch in Nordafrika vorkommen, durchaus

vergleichbare Kurven der Entwicklungsgeschwindigkeit bei gleichen Temperaturen haben. Sie entwickeln sich also im wärmeren Klima schneller, und die gleiche Anzahl Weibchen produziert in Nordafrika bei gleichen Ernährungsverhältnissen eine sehr viel höhere Nauplienanzahl als bei uns in Mitteleuropa. Auch die weitere Entwicklung und damit die Generationenfolge ist von der Temperatur sowie von den Ernährungsverhältnissen stark abhängig, wie frühere eigene Versuche gezeigt und neuere erweiterte Zuchtversuche von H. ECKSTEIN bestätigt haben.

3. Ausnutzungsgrad des Futters dürfte in manchen Fällen im Binnengewässer höher sein, da vor allem kleinere Filtrierer mit sehr feinem Filter sowie manche Sedimentierer auch Nahrungspartikel unter $10\ \mu$ aufnehmen können. A. NAUWERCK hat mit C^{14} radioaktiv gemachtes Phytoplankton verwendet, um die Filtrierate bei verschiedenen limnischen Copepoden, Cladoceren und Rotatorien zu bestimmen. Unter Berücksichtigung der verschiedenen Körpergröße der Objekte glichen die Ergebnisse größenordnungsmäßig denen von MARSHALL und ORR. Die Filtrierate war abhängig von der Bewegungsintensität und diese wiederum abhängig von der Temperatur (R. SCHRÖDER). Wenn also im Meer Copepoden in der nahrungsarmen Tiefe eine „Sparschaltung“ hinsichtlich ihrer Bewegung einschalten, so sinkt auch ihre relative Filtrierate. Es ist zu vermuten, daß in der Tiefe bei geringerer Turbulenz, niedriger Temperatur und fehlender Lichtstimulation die allgemeine Aktivität und damit auch der Gesamtumsatz der Tiere herabgesetzt ist.

Auch bei den Untersuchungen des Herrn NAUWERCK trat das Problem der Nahrungslücke hervor. Er wird hierüber in Kürze an anderer Stelle berichten. Eigene Versuche und Beobachtungen hatten schon früher ergeben, daß ein sehr hoher Prozentsatz an Nauplien von Copepoden sowie an Blaufelchen-Jungfischen in dem Augenblick abstarb, in dem die Dottervorräte aufgebraucht waren und die Nahrungsaufnahme beginnen mußte. Vor allem in Zirkulationsperioden ist durch die Verdünnung der Futter-schichten das Sterben intensiv. Vor allem im Bodensee-Obersee hat sich gezeigt, daß vor Beginn der starken Eutrophierung des Sees noch etwa zu Beginn der dreißiger Jahre zwar stets ein Angebot von Eiern und Nauplien, z. B. von *Diaptomus gracilis*, im See vorhanden war, daß aber im Jahreslauf durch den limnischen Rhythmus des Sees gewisse „Entwicklungsschleusen“ geöffnet wurden, welche den Beginn einer neuen Generation ermöglichten. Die zahlenmäßige Stärke der neuen Generation hing in diesen Fällen weniger von der Ei- oder Jungtierproduktion der Elterngeneration als von den Entwicklungsmöglichkeiten innerhalb des limnischen Gesamtgeschehens im See ab. Mit steigendem Trophiegrad des Gewässers scheinen die Überlebens-Chancen der Jungtiere in der kritischen Periode wesentlich zu steigen, wie die Untersuchungen einiger Schüler an verschiedenen Gewässern zeigen.

Schließlich muß auf die Rolle der Bakterien auch als mögliche Nahrung für das limnische Zooplankton hingewiesen werden, besonders in den Fällen, in welchen die Filtrierate und der vorhandene Phytoplanktonbestand eine Nahrungslücke ergeben. Vor allem nach Untersuchungen russischer Kollegen (KUSNETZOW und RODINA) ist sehr wohl denkbar, daß sich ein beträchtlicher Teil des Phosphat- Stoffwechsels auf dem Wege über Bakterien und Zooplankton und nicht nur über das Phytoplankton abspielt. Die quantitative Rolle des Detritus, auf die schon E. NAUMANN hinwies, ist nach wie vor unklar.

Literaturverzeichnis

- ANDERSON, G. C. & K. BANSE (1961): Hydrography and phytoplanktonproduction. — MS, Symposium über „Algal Productivity in the Pacific“, IX Pac. Sci. Congr. Honolulu. — BANSE, K., (1961): Net zooplankton and total zooplankton. — MS, Symposium on Zooplankton Production, Intern. Counc. Expl. Sea. — v. BRAND, TH. (1938): Quantitative determination of the nitrogen in the particulate matter of the sea. Journ. Cons. Intern. Explor. Mer, 13, 187—196. — CONOVER, R. J. (1961): Metabolism and growth in *Calanus hyperboreus* in relation to its life cycle. — MS, Intern. Counc. Expl. Sea. — DIETRICH, G. & K. KALLE (1957): Allgemeine Meereskunde. — 492 pp. Berlin, Gebr. Bornträger. — DUURSMAN, E. K. (1960): Dissolved organic carbon, nitrogen and phosphorus in the sea. — Netherl. J. Sea Res. 1 (1/2), 1—148. — HAGMEIER, E. (1960): Untersuchungen über die Menge und die Zusammensetzung von Seston und Plankton in Wasserproben von Reisen in die Nordsee und nach Island. — Diss. Kiel, 168—355. — HAGMEIER, E. (1961): Plankton-Äquivalente. — Kieler Meeresforsch., 17 (1), 32—47. — HENTSCHEL, E. & H. WATTENBERG (1930): Plankton und Phosphat in der Oberflächenschicht des Südatlantischen Ozeans. — Ann. Hydrogr. marit. Meteorol. 58 (8), 273—277. — JØRGENSEN, C. B. (1961): The food of filter feeding organisms. MS, Symposium on Zooplankton Production, Cons. Intern. Explor. Mer. — KETCHUM, B. H. (1961): Regeneration of nutrients by zooplankton. — MS, ibid. — KREY, J., D. HANTSCHMANN & ST. WELLERSHAUS (1959): Der Seston Gehalt entlang eines Schnittes von Kap Farvel bis zur Flämischen Kappe im April und September 1958. — Ergänzungsheft Reihe B, Nr. 3 zur Deutschen Hydrogr. Zeitschr., 73—81. — KREY, J. (1960): Die Urproduktion organischer Substanz im Meere. — Umschau 1960 (24), 737—740. — KREY, J. (1961): The vertical distribution of seston in the northern North Atlantic as observed during the cruises of „Gauß“ and „Anton Dohrn“ in late winter 1958. — Rapp. Proc.-Verb. Cons. Intern. Explor. Mer, 149, 194—199. — LOHMANN, H. (1908): Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. — Wiss. Meeresunters. NF Abt. Kiel, 10, 129—370. — MENZEL, D. W. & J. H. RYTHER (1960): The annual cycle of primary production in the Sargasso Sea off Bermuda. — Deep Sea Res., 6, 351—367. — MENZEL, D. W. & J. H. RYTHER (1961): Annual variations in primary production of the Sargasso Sea off Bermuda. — I bi d., 7, 282—288. — STEEMANN NIELSEN, E. (1961): The relationship between phytoplankton and zooplankton in the sea. MS, Symposium on Zooplanktonproduction, Cons. Intern. Explor. Mer. — STEEMANN NIELSEN, E. & AABYE JENSEN (1957): Primary oceanic production. — The autotrophic production of organic matter in the oceans. — Galathea Rept. 1, 47—136. — STEEMANN NIELSEN, E. (1958): A survey of recent Danish measurements of the organic productivity in the sea. — Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Explor. Mer, 144, 92—95. — STEEMANN NIELSEN, E. & K. V. HANSEN (1959): Light adaptation in marine phytoplankton and its interrelation with temperature. — Physiol. Plant. 12, 353—370. — VINOGRADOV, M. E. (1960): Quantitative distribution of deep-sea plankton in the western and central Pacific. — Trudy Inst. Okeanol. Akad. Nauk SSSR, 41, 55—84. (In Russisch). — ZENKEVITCH, L. A., N. G. BARSANOVA & C. M. BELJAEV (1960): The quantitative distribution of bottom fauna in the abyss of the world ocean. — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 130 (1), 183—186. (In Russisch).