

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.

Chemie und Autökologie bei produktionsbiologischen Untersuchungen des Planktons

Von KARL BANSE¹⁾

Zusammenfassung: In der folgenden Besprechung veröffentlichter Beobachtungen wird betont, daß die chemischen und autökologischen Methoden in der Produktionsbiologie einander ergänzen müssen. Am Beispiel der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons wird darauf hingewiesen, daß bessere Kenntnisse der Umweltansprüche der dominanten Algen ein besseres Verständnis des Eintritts der Blüte ermöglichen würden. Eine Planktongemeinschaft kann wegen des Wechsels der Größe der Organismen nicht durch Individuenzahlen von Arten allein charakterisiert werden; die in Organismen gebundene Biomasse muß durch mikroskopische Messung abgeschätzt werden. Allerdings gibt erst die chemische Bestimmung die Gesamtmenge des suspendierten Eiweißes oder der suspendierten Substanz.

Chemistry and autecology in investigations on the productivity of plankton (Summary): It is shown by a discussion of published studies on the spring bloom of phytoplankton that more data on the ecology of the dominant species of algae are wanted in order to understand details of the timing of the bloom. Because of the variation of cell size of diatoms it is necessary to calculate plasma volumes or cell surface areas; cell numbers will not suffice. This holds for zooplankton as well. In addition to the calculations, the total biomass present must be estimated chemically.

Einleitung.

Wenn man den Begriff „Produktionsbiologie des Planktons“ weit faßt, kann man bei Untersuchungen auf diesem Gebiet zwei Arbeitsrichtungen unterscheiden: einmal die autökologische Methode, die den Stoffkreislauf des Meeres von der Untersuchung des Stoffumsatzes einzelner Arten her zu verstehen sucht, zum anderen die chemische Methode, die dasselbe Ziel mit Durchschnittswerten zu erreichen strebt, wie sie durch chemische Analysen der ganzen Gemeinschaft erhalten werden. Gegenwärtig leidet die autökologische Methode unter dem Mangel an Kenntnissen über die Umweltansprüche der Arten; außerdem wird es immer schwierig bleiben, den gesamten Artbestand zu erfassen. Der Nachteil der chemischen Untersuchung beruht auf ihrem unbiologischen Grundzug, die Qualität der so vielgestaltigen Lebensgemeinschaften zu verwischen oder ganz zu übergehen.

In diesem Vortrag wird betont, daß in der Produktionsbiologie beide Methoden benutzt werden müssen. Am Beispiel der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons wird gezeigt, daß zu ihrem besseren Verständnis die Kenntnis der artlichen Zusammensetzung des Phytoplanktons erwünscht ist und weiter führt als die Messung des Chlorophyllgehaltes. An sommerlichen Beobachtungen aus den gemäßigten Breiten wird dargelegt, daß bei der Verwertung von Zellzählungen der Wechsel der Zellgrößen innerhalb der Arten in Betracht gezogen werden muß. Schließlich wird darauf hingewiesen, daß ein beträchtlicher Teil von organischer Substanz mit den bisher üblichen Zählmethoden nicht erfaßt werden kann. In diesem Bereich der Produktionsbiologie scheint die chemische Analyse unentbehrlich zu sein.

Frühjahrsblüte des Phytoplanktons

Die Frühjahrsblüte ist das auffallendste Ereignis des Jahreskreislaufes des Phytoplanktons in den gemäßigten und höheren Breiten. Trotz jahrzehntelanger Unter-

¹⁾ Contribution No. 262 from the Department of Oceanography, University of Washington, Seattle. — Die Teilnahme an dem Meeresbiologischen Symposium wurde durch die Reisebeihilfe No. G-19227 der National Science Foundation, Washington D.C., ermöglicht.

suchungen vieler Forscher ist eine Formel, welche die Zeit des Eintritts der Blüte voraussagen erlaubt, erst von SVERDRUP (1953) gegeben worden. Als Information werden in der Formel nur das Lichtangebot an der Wasseroberfläche, der Extinktionskoeffizient, die Dicke der durchmischten Schicht und die Beleuchtungsintensität in der Kompensationstiefe benötigt. SVERDRUP hat für die Beleuchtungsintensität in der Kompensationstiefe nur die Ergebnisse von Experimenten an einer *Coscinodiscus*-Kultur und an gemischten Planktonbevölkerungen verwenden können, und die biologische Grundlage des Modells muß daher dem Ökologen sehr schmal erscheinen. Trotzdem dürfte es jetzt möglich sein, die großen Züge der Phänomenologie der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons rechnerisch darzustellen und mindestens den Eintritts-Monat vorauszusagen. Bei wöchentlicher Probenahme muß aber auf die Zusammensetzung des Phytoplanktons Rücksicht genommen werden, wie die Beobachtungen von CONOVER (1956) im Long Island Sound zeigen. Die Frühjahrsblüte 1954 trat etwa 3 Wochen eher ein als 1953; da die beiden Jahre hinsichtlich der Sonnenscheindauer und der Stabilität des Wassers nicht sehr verschieden waren, begann die frühe Blüte unter ungünstigeren Lichtverhältnissen als die späte Blüte. CONOVER konnte durch Experimente wahrscheinlich machen, daß das kalte Frühjahr 1954 (die Wassertemperaturen waren 1,5 bis 2° C niedriger als 1953) die Massenentwicklung von *Thalassiosira nordenskiöldii* begünstigte, während im Frühjahr 1953 *Skeletonema costatum* dominierte. Experimentell konnte ferner gezeigt werden, daß *Thalassiosira* einen niedrigeren Lichtbedarf als *Skeletonema* hat. Infolgedessen ist in einer *Thalassiosira*-Blüte die Beleuchtungsintensität in der Kompensationstiefe niedrig. Die frühe Blüte von 1954 scheint nach CONOVER dadurch verursacht worden zu sein, daß die niedrige Temperatur eine Art begünstigte, die hinsichtlich des Lichtbedarfes wenig anspruchsvoll ist.

Das Verständnis dieses Teilgebietes der Produktionsbiologie ist soweit vorangeschritten, daß Einzelfälle erfolgreich untersucht werden können. Wesentlicher als die Vermehrung der Freilandbeobachtungen dürfte daher für die Erweiterung unserer grundlegenden Kenntnisse die experimentelle Untersuchung der ökologischen Ansprüche der dominierenden Phytoplanktonarten sein. Die Notwendigkeit experimenteller Beobachtungen wird betont, weil bei Freilandbeobachtungen nur selten ein bestimmter Umweltfaktor als begrenzend erkannt werden kann; erst das erlaubt eine Verallgemeinerung der Ergebnisse. Experimentelle Untersuchungen an ozeanischem Phytoplankton sind allerdings sehr problematisch, wenn Absolutwerte der Umweltansprüche erstrebt werden. Vielleicht ist es am einfachsten, Relativwerte an einer ökologischen Reihe von Arten experimentell zu ermitteln, und das eine Ende der Reihe an Beobachtungen unter extremen Naturverhältnissen (monospezifische Planktonblüten) anzuknüpfen, um die Relativwerte der Reihe auf die Natur anwenden zu können.

Das Plasma-Volumen

Im Long Island Sound wurden durch CONOVER (1956) auch Messungen der Assimilation ausgeführt. Die tägliche Bruttoproduktion war im Frühling nicht wesentlich höher als im Sommer, obwohl die Zellzahlen (und auch der Chlorophyllgehalt) im Frühjahr bedeutend höher gewesen waren. Die Verhältnisse in der Beltsee sind ähnlich (vergl. LOHMANN, 1908, mit STEEMANN NIELSEN, 1958). Es ist nicht nötig, erneut darzulegen, daß Zellzahlen ein ungeeignetes Maß für die Menge an lebender Substanz im Wasser sind. Hinsichtlich der Produktivität der lebenden Substanz fragt es sich, ob es nach der Ermittlung der autökologischen Konstanten der dominanten Arten des Phytoplanktons möglich sein wird, die Produktionsverhältnisse durch Multiplikation der Zellzahlen mit den spezifischen Konstanten abzuschätzen. Zumindest bei den Diatomeen wechselt aber das Zellvolumen innerhalb der Arten über eine Zehnerpotenz, so daß nicht

die Zahl, sondern das Volumen der Zellen berücksichtigt werden sollte. Weil aber bei den Diatomeen große Vakuolen in das Zellvolumen eingeschlossen werden, die für die Assimilation ohne Interesse sind, hat LOHMANN (1908) die Berechnung des Plasma-Volumens eingeführt. Gegenwärtig stellt das Plasma-Volumen die beste rechnerische Annäherung an den organischen Gehalt der Gemeinschaft auf der Grundlage mikroskopischer Zählungen dar (vergl. auch HAGMEIER, 1961). Seine Berechnung fußt auf verschiedenen, schwer prüfbareren Annahmen und ist außerordentlich zeitraubend. Doch zeigt der Vergleich der jährlichen Verteilung des Plasma-Volumens vor Laboe (LOHMANN, 1908) mit der Verteilung der Assimilation im Großen Belt (STEEMANN NIELSEN, 1958), daß die Annahmen sinnvoll sind: die Assimilation folgt ungefähr der Verteilung der Plasma-Volumina. Das ist nicht selbstverständlich, weil — abgesehen von der Ungenauigkeit der Berechnung — es möglich ist, daß das Plasma verschiedener Arten eine verschiedene Aktivität repräsentiert. Die wenigen vorhandenen Beobachtungen deuten darauf hin, daß der Gehalt an organischer Substanz in einer Population kleiner Arten schneller als in einer Population großer Arten zunimmt (vergl. PAASCHE, 1960). Bei den gemischten Bevölkerungen der Beltsee wirken sich diese Unterschiede offenbar so stark aus, wie man erwarten könnte.

Solange sowenig über die Aktivität verschieden großer Arten und verschieden großer Zellen der gleichen Art bekannt ist, scheint die an sich unbiologische Addition von Plasma-Volumina (oder von Zelloberflächen, wie sie für das Meer von PAASCHE, 1960, ausgerechnet worden sind), die beste Methode zur produktionsbiologischen Auswertung von Phytoplankton-Zählungen zu sein. Das Gleiche gilt für Zooplankton-Studien, weil die Größe der Copepoden jahreszeitlich erheblich wechselt; Individuenzahlen können sehr irreführend sein.

Planktonzählungen und die gesamte Biomasse

Die wenigen Beobachtungen, aufgrund derer eine Abschätzung des im Wasser suspendierten Eiweißes oder der organischen Substanz möglich ist, deuten darauf hin, daß die gegenwärtigen Methoden der Planktonzählung nicht die gesamte suspendierte organische Substanz im Wasser erfassen; es wurde gezeigt (BANSE, 1961), daß ein Planktonnetz mit einer Maschenweite von ungefähr 0,35 mm zwischen $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{30}$ der vorhandenen nicht-pflanzlichen Biomasse fängt. Vermutlich sind sehr große Verlustquotienten auf kleines Zooplankton zurückzuführen, das durch die Maschen schlüpft. Obwohl der Beweis direkter Beobachtungen noch aussteht, wurde geschlossen, daß es an vielen Stellen im Meer organische, eiweißhaltige Partikel gibt, die im Mikroskop nicht von den anorganischen Teilchen zu unterscheiden sind („organischer Detritus“, einschließlich der Bakterien). Diese organische Substanz nimmt sicherlich am Stoffkreislauf teil und darf daher nicht vernachlässigt werden. Sie muß durch chemische Analyse bestimmt werden.

Die Verhältnisse könnten hinsichtlich der Ökologie der Bodenfauna ähnlich sein. Bisher sind quantitative Studien fast nur an den Tieren ausgeführt worden, die von Netzen von 0,7 bis 1,0 mm Maschenweite zurückgehalten werden. Für Bilanzen des Stoffkreislaufes wird es sich empfehlen, nicht nur die Mikrofauna, sondern auch die organische Substanz der Bakterien und toten Partikel zu berücksichtigen.

Schluß

Drei Beispiele sollten zeigen, daß in der Produktionsbiologie chemische und autökologische Methoden einander ergänzen. Die chemischen Methoden werden von manchen Biologen als Notbehelf betrachtet, der möglichst bald durch die Untersuchung des

Artbestandes ersetzt werden sollte. Nach Meinung des Verfassers stellen sie aber ein vollwertiges Werkzeug dar. Die Produktionsbiologie neigt grundsätzlich dazu, vom Artbestand zu abstrahieren: bei der Frage nach der Größe des Bestandes ist nicht nur die Zahl und Zugehörigkeit der Individuen, sondern auch die Menge der organischen Substanz in der Gemeinschaft von Interesse. Obwohl die organische Substanz in Arten enthalten ist, wird sie in der Nahrungskette als gebundene Energie in Form chemischer Verbindungen weitergereicht, die als solche bestimmt werden können. Die Nahrungskette wird erst verstanden werden, wenn nicht nur bekannt ist, wer wen frißt, sondern wenn die Energiebilanz aufgestellt worden ist.

ELSTER (Freiburg):

GRIM und NAUWERCK haben an Hand von Modellen Umrechnungsfaktoren für die wichtigsten limnischen Phytoplankter angegeben, und wir sind jetzt dabei, Eichkurven für das Volumen der einzelnen Arten bei verschiedenen leicht zu messenden Längen aufzustellen.

Literaturverzeichnis

- BANSE, K., 1961: Net zooplankton and total zooplankton. Symposium on „Zooplankton Production“. Cons. Intern. Explor. Mer, Copenhagen. — CONOVER, S. A. M., 1956: Oceanography of Long Island Sound, 1952—1954. IV. Phytoplankton Bull. Bingham Oceanogr. Coll. **15**, 62—112. — HAGMEIER, E., 1961: Plankton-Äquivalente. Kieler Meeresforsch. **17**, 32—47. — LOHMANN, H., 1908: Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. N.F., Abt. Kiel, **10**, 129—370. — PAASCHE, E., 1960: On the relationship between primary production and standing stock of phytoplankton. J. Cons. Intern. Explor. Mer, **26**, 33—48. — STEEMANN NIELSEN, E., 1958: A survey of recent Danish measurements of the organic productivity in the sea. Rapp. Proc.-Verb. Réun., Cons. Intern. Explor. Mer, **144**, 92—95. — SVERDRUP, H. U., 1953: On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. J. Cons. Intern. Explor. Mer, **18**, 287—295.