

Limnologische Station
Seon

Akademie für Naturschutz
und Landschaftspflege

Laufen/Salzach

ANL

**Elemente der Steuerung
und Regulation
in der
Pelagialbiozönose**

Franz-Ruttner-Symposion



Laufener Seminarbeiträge 2/86



Elemente der Steuerung und der Regulation in der Pelagialbiozönose

1. Franz-Ruttner-Symposion

am 25./26. Mai 1986 in Seeon (Oberbayern)
unter der Schirmherrschaft von
Bürgermeister W. Thusbaß

Veranstalter:

Gesellschaft der Freunde und Förderer der
Limnologischen Station Seeon der
Ludwig-Maximilians-Universität München e. V.
(Gemeinnützige Gesellschaft zur Förderung der
Forschung zum Schutz der Gewässer und ihrer
Lebewelt)
Postfach D-8221 Seeon

Tagesleitung:

Prof. Dr. O. Siebeck
Zoologisches Institut der L.-M. Universität München

Herausgeber:

Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege
in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. O. Siebeck
D-8229 Laufen/Salzach, Postfach 1261, Tel. 086 82/7097

LAUFENER SEMINARBEITRÄGE 2/86
Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege
ISSN 0175-0852
ISBN 3-924374-31-7

Für die Einzelbeiträge
zeichnen die Herausgeber verantwortlich.

Die Herstellung von Vervielfältigungen — auch auszugsweise — aus den
Veröffentlichungen der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege
sowie deren Benutzung zur Herstellung anderer Veröffentlichungen bedürfen
der schriftlichen Genehmigung.

Inhalt

Zusammenfassung des Symposions	O. Siebeck	5
Begrüßungsansprache des Tagungsleiters	O. Siebeck	7
Franz Ruttner und die Limnologie seiner Zeit (Festvortrag)	H. J. Elster	8
Elemente der Steuerung und der Regulation in der Pelagialbiocoenose — Eine Einführung in das Thema des Symposions	O. Siebeck	15
Der Einfluß physikalischer Prozesse auf chemisch-biologische Vorgänge im See	D. Imboden	22
Betrachtungen zur Kausalität und Finalität der tagesperiodischen Vertikalwanderungen des Crustaceenplanktons	J. Ringelberg	36
Die Steuerung des Produktionsprozesses des Phytoplanktons	M. M. Tilzer	46
Der Einfluß der Nährstoffkonkurrenz auf die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons	U. Sommer	54
Faktoren der Steuerung und der Regulation in Phytoplanktonpopulationen	M. Dokulil	60
Wer bestimmt die Struktur von pelagischen Biocoenosen? Die Rolle von Phyto- und Zooplankton-Interaktionen	W. Lampert	66
Die diurnale Vertikalwanderung des Zooplanktons im Bodensee und ihre populationsbiologischen Auswirkungen	W. Geller	74
Wie werden Rotatorienpopulationen reguliert? Beziehungen zwischen Rotatorien, Crustaceen und Phytoplankton	N. Walz	80
Beeinflussung des Bakterienplanktons durch seine Konsumenten	H. Güde	91

Programm des Symposions

Sonntag, 25. Mai 1986 – Festliche Eröffnungsveranstaltung

Allegro aus dem Trio G-Dur von Joseph Haydn für Klavier, Flöte und Violoncello

Prof. Dr. O. Siebeck
MdL A. Glück
Bgm. Thusbaß

Eröffnungs- und Begrüßungsansprachen

Andante espressivo aus dem Trio G-Moll von Carl Maria von Weber für Klavier, Flöte und Violoncello

Prof. Dr. H.-J. Elster (Festvortrag) Franz Ruttner und die Limnologie seiner Zeit

Prof. Dr. A. Ruttner-Kolisko Danksagung

Andante und Allegro moderato aus dem Trio G-Dur von Joseph Haydn für Klavier, Flöte und Violoncello

(Klavier: K. Prokopetz; Flöte: W. Siebeck; Violoncello: Dr. M. Schroeter)

Wissenschaftliche Veranstaltung

Prof. Dr. O. Siebeck Einführung in das Symposium: Elemente der Steuerung und der Regulation in der Pelagialbiocoenose

Prof. Dr. J. Dirmhirn Das Strahlungsenergieangebot in der Hydrosphäre

Prof. Dr. D. Imboden Der Einfluß physikalischer Prozesse auf chemisch-biologische Vorgänge im See

Prof. Dr. J. Ringelberg Betrachtungen zur Kausalität und Finalität der tagesperiodischen Vertikalwanderungen des Crustaceenplanktons

Prof. Dr. M. Tilzer Die Steuerung des Produktionsprozesses des Phytoplanktons

Univ.-Dozent Dr. M. Dokulil Faktoren der Steuerung und der Regulation in Phytoplanktonpopulationen

Montag, 26. Mai 1986

Dr. U. Sommer Der Einfluß der Nährstoffkonkurrenz auf die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons

Priv.-Dozent Dr. W. Lampert Was bestimmt die Struktur von pelagischen Biocoenosen?
Die Rolle von Phyto- und Zooplankton-Interaktionen

Dr. W. Geller Die diurnale Vertikalwanderung des Zooplanktons im Bodensee und ihre populationsbiologischen Auswirkungen

Dr. N. Walz Wie werden Rotatorienpopulationen reguliert?
Beziehungen zwischen Rotatorien, Crustaceen und Phytoplankton

Dr. H. Güde Beeinflussung des Bakterienplanktons durch seine Konsumenten

Zusammenfassung des Symposions

Otto Siebeck

1. Aus der elementaren Bedeutung des Energieangebots für die Entwicklung und Erhaltung einer Lebensgemeinschaft ergibt sich deren zentrale Rolle als abiotischer Steuerungsfaktor auf allen Ebenen des biologischen Geschehens (DIRMHIRN).

2. Die auf das Energieangebot in seiner ursprünglichen Form d. h. auf das Strahlungsenergieangebot zurückzuführende Steuerung wirkt entweder unmittelbar als Strahlung bzw. Quantenstrom oder nach erfolgter Absorption im Medium als Wärme (DIRMHIRN, TILZER).

3. Die unmittelbare Wirkung der Strahlung als Steuerungsfaktor ergibt sich

- 1) durch ihre Bedeutung als Energieträger (Photosynthese, Photosensibilität) und
- 2) durch ihre Bedeutung als Informationsträger (Lichtorientierung, photoperiodische Prozesse) (TILZER, RINGELBERG).

4. Der nach erfolgter Strahlungsabsorption im Medium vorliegende Wärmehalt ist ein zentraler Steuerungsfaktor für die Kinetik metabolischer Prozesse (Stoffhaushalt, Entwicklungsdauer, Bewegungsaktivität u. a.) der damit auch zuständig ist für das zeitweilige Auftreten bzw. Verschwinden verschiedener Populationen innerhalb der betreffenden Biocoenose (GELLER).

5. Unter dem Einfluß der physikalischen Eigenschaften des Wassers erhalten folgende Kenngrößen der Strahlung als Steuerungsfaktoren besonderes Gewicht

- 1) die tiefenabhängige spektrale Zusammensetzung
- 2) die an der Wasseroberfläche durch Strahlenbrechung und im Wasser durch Streuung bedingte Strahlungsverteilung im Raum (DIRMHIRN, RINGELBERG).

6. Die mit der Tiefe des Gewässers nach einer Exponentialfunktion abnehmende Strahlungsenergie führt zu einer vertikalen Wärmeverteilung, die unter dem Einfluß von konvektiver und windinduzierter Turbulenz modifiziert wird. In einen saisonalen und m. E. witterungsbedingten Rhythmus eingespannt, sind diese Vorgänge wesentliche zeitabhängige Steuerungsfaktoren für die Verteilung gelöster Gase, Nährstoffe und wenig beweglicher bis unbeweglicher Organismen im Pelagial (DIRMHIRN, IMBODEN).

7. Ein für das gesamte Stoffwechselgeschehen im See wichtiger Steuerungsfaktor ist die Lage der Sprungschicht. Sie wird durch das Verhältnis zwischen Wärmefluß und mechanischem Energiefluß (durch Wind) bestimmt (IMBODEN).

8. Die Nährstoffverteilung wird im allgemeinen von den Durchmischungsprozessen gesteuert. Unter dem Einfluß biologischer und chemischer Prozesse im Tiefenwasser des Pelagials (Hypolimnion) entstehen dort im stark eutrophen See Dichtegradienten, die schließlich dem mechanischen Energiefluß widerstehen und sich daher fortlaufend verstärken (positiver Rückkoppelungseffekt) (IMBODEN).

9. Die Steuerung verhaltensphysiologischer Effekte durch Licht beim Crustaceenplankton, soweit sie für

deren Verteilung im Pelagial wesentlich sind, ergibt sich vor allem aus der Bedeutung der tagesrhythmisch bedingten Lichtintensitätsänderungen/Zeiteinheit. (nach Überschreiten einer definierten Schwelle erfolgt Auslösung der Wanderaktivität) und der Lichtverteilung im Raum. Das experimentell im Laboratorium analysierte Verhalten wird im Freiland zumindest bei einigen Arten nur zeitweise nachgewiesen. Diese aus der Sicht ihres biologischen Effekts plausiblen Veränderungen sind physiologisch unbekannt (RINGELBERG, GELLER).

10. Die Produktivität des Phytoplanktons wird mindestens von 3 Faktoren gesteuert: vom Strahlungsenergieangebot innerhalb des photosynthetisch nutzbaren Spektralanteils vom Nährstoffangebot (wobei das Mengenverhältnis der erforderlichen Nährstoffe, im Extremfall der Minimumstoff die entscheidende Rolle übernimmt) und vom physiologischen Zustand der betreffenden Phytoplankter (TILZER).

11. Das Mengenverhältnis der Nährstoffe steuert innerhalb gewisser Grenzen auch die Zusammensetzung des Phytoplanktons. Unter der Voraussetzung, daß gelöstes Silikat und Phosphat wachstumslimitierende Nährstoffe darstellen, dominieren bei hohem Si/P-Verhältnis pennate Kieselalgen, bei mittleren Si/P-Verhältnissen zentrische Kieselalgen und bei niedrigen Si/P-Verhältnissen Grünalgen. Letztere werden bei hohem N/P-Verhältnis besonders gefördert, während bei niedrigem N/P-Verhältnis die „Blaualgen“ dominieren (SOMMER).

12. Die bei gleichen Nährstoffkonzentrationen gefundenen Konkurrenzeffekte zwischen verschiedenen Phytoplanktonarten fallen bei unterschiedlichen Durchflußarten bzw. unterschiedlich gepulsten Nährstoffzugaben verschieden aus. Damit wird die Komplexität der Steuerung des Wachstums durch Nährstoffe unter dem Einfluß der dynamischen Vorgänge im See besonders herausgestellt (SOMMER, IMBODEN).

13. Die Rolle des Phytoplanktons als Komponenten in Steuerungs- und Regulationsvorgängen wird bisher vor allem aus der Sicht ihrer Funktion als Nährstoffaufnehmer und als Nahrungsquelle der Herbivoren behandelt. Es ist denkbar, daß im Zuge der fortschreitenden verfeinerten Analyse von Regulationsprozessen weitere Eigenschaften des Phytoplanktons ins Gewicht fallen und daher berücksichtigt werden müssen (DOKULIL).

14. Zwischen dem Phytoplankton und dem herbivoren Zooplankton lassen sich neben Beziehungen, die eher einem Steuerungsvorgang gleichen (radikale Dezimierung der Algen bis zum „Klarwasserstadium“) auch Wechselwirkungen nachweisen, die im Sinne einer Regulation wirksam werden (z. B. Nahrungsselektivität einer Zooplanktonart dezimiert die als Nahrung bevorzugten Algen, fördert durch die mit dem Fressen verbundene Nährstoff-Freisetzung jedoch die fraßresistenten Algen. Infolgedessen Verminderung der bevorzugten Nahrung und Abnahme der betreffenden Zooplankter. Die von ihnen bevorzugte Algennahrung kann sich nun wieder erholen, und zwar auf Kosten der fraßresistenten Art, um deren Nährsalze sie konkurriert — da capo al fine) (LAMPERT).

15. Der Einfluß der Fische — als Räuber des Zooplanktons — wird in den regulatorischen Wechselbe-

Zusammenfassung unter ausschließlicher Berücksichtigung der zum Thema des Symposions gehörenden Begriffe. Die in Klammern gesetzten Namen weisen auf die Autoren, deren Beiträge die betreffenden Sachverhalte behandeln.

ziehungen zwischen Phyto- und Zooplankton als übermächtige Störgröße aufgefaßt, die daher nicht durch Gegenaktionen gedämpft werden kann. Dennoch wird postuliert, daß die Fischräuber mehr zur Voraussagbarkeit der Dynamik und der Artenstruktur der Pelagialbiocoenose beitragen als die vermuteten regulatorischen Beziehungen zwischen Phyto- und Zooplankton (LAMPERT).

16. Bisher ist anscheinend keine Verringerung der Fischdichte als Reaktion auf eine durch Fraß dezimierte Zooplanktonpopulation nachgewiesen worden. Wenn eine Abnahme der Fischdichte überhaupt erfolgt, so wird sie erst im darauffolgenden Jahr erwartet. Diese durchaus denkbare starke Verzögerung einer Rückwirkung auf das relativ kurzfristige Ereignis der Zooplanktondezimierung durch Fischfraß mit nachfolgendem Nahrungsmangel ist ein Beispiel, das zeigt, wie schwierig die Analyse derartiger Beziehungen und ihre Bewertung als Funktion in Regelkreisen ist (LAMPERT).

17. Als Beitrag zur Stabilisierung der Zooplankton-Populationsdichte kann auch deren Verhalten im Verlauf der tagesperiodischen Vertikalwanderung betrachtet werden. Es läßt sich im Sinne der Optimierung des Energiebudgets dieser Organismen deuten: durch Anpassung an niedrige Temperaturen bei Tag (Wanderung in die Tiefe) und intensive Nahrungsaufnahme im warmen Oberflächenwasser bei Nacht (Aufwärtswanderung) (GELLER).

18. Die Anwendung von Korrelations- und Regressionsanalysen mit und ohne Verzögerung auf die Populationsdynamik von Rotatorien, Crustaceen und Phytoplanktern sind ein erster Schritt zur Aufdeckung von Beziehungen und Interaktionen wie sie z.B. durch Räuber-Beute-Verhältnisse bestehen können. Sie lassen plausible Erklärungsmöglichkeiten unter Anwendung der in Rückkoppelungskreisen definierten Begriffe zu, müssen aber im Einzelfall experimentell überprüft werden (WALZ).

19. Das Bakterienplankton wird in erster Linie durch seine Konsumenten, das herbivore Zooplankton und

Pelagialprotozoen gesteuert. Eine Rückkoppelung besteht insofern, als die Phytoplanktonkonsumption die Nährstoff-Freisetzung fördert und damit auch das Bakterienwachstum. Ohne herbivores Zooplankton wird das Bakterienwachstum gehemmt (GÜDE).

20. Die Zusammensetzung der Bakterienpopulationen wird vom Verhalten der Bakterienfresser gesteuert. Fehlen Letztere, so dominieren die homogen suspendierten Einzelzellen, die ausschließlich vom Nährstoffangebot gesteuert werden. In Gegenwart von Protozoen dominieren hingegen fädige Kolonien und flockige Aggregate (GÜDE).

21. Seen mit Biocoenosen, deren saisonale Unterschiede voraussagbar sind, lassen sich als homöostatische Systeme auffassen, zumal sie auf kurzfristige Störungen (z. B. Nährstoffschübe) oft sehr elastisch reagieren. Es ist aber derzeit völlig offen, ob ein derartiges dynamisches Gleichgewicht wirklich realisiert ist und ob es zutreffendenfalls als Ergebnis einer Selbstregulation des ganzen Systems angesehen werden könnte (LAMPERT).

22. Die aus der Technik stammenden schon frühzeitig in die Physiologie eingeführten Begriffe Steuerung und Regulation bzw. Selbstregulation als Funktionsprinzip eines Wirkungskreises mit negativer Rückkoppelung und ihre Komponenten stellen ein methodisch hilfreiches Instrumentarium dar, das sich auch in der Ökologie bzw. Limnologie bewähren kann. Seine Anwendung muß jedoch mit äußerster Vorsicht erfolgen, um zu verhindern, daß vorschnelle Zuordnungen Wege verbauen, die bei sachgemäßer Anwendung eröffnet werden können.

23. Eine Konsequenz für die Praxis: Der Besatz unserer Seen und Fließgewässer mit zooplanktonfressenden Fischen bzw. Raubfischen darf nicht allein aus der Sicht eines möglichen drastischen Eingriffes in das betreffende Ökosystem gesehen werden, der einerseits die Folgen der Eutrophierung verstärkt und andererseits einen Beitrag zur Ausrottung kleiner Friedfischarten darstellt.

Begrüßungsansprache

Tagungsleiter O. Siebeck

Meine sehr verehrten Mitglieder unserer Gesellschaft, sehr verehrte Gäste, sehr verehrte Damen und Herren, liebe Kolleginnen und Kollegen,

hiermit eröffne ich das „1. FRANZ RUTTNER SYMPOSION“ unserer „Gesellschaft der Freunde und Förderer der Limnologischen Station Seon der Ludwig Maximilians Universität München“ und heiße Sie alle sehr herzlich willkommen.

Ich begrüße ganz besonders den Schirmherrn unserer Veranstaltung, Herrn Bürgermeister Werner Thusbaß. Ich danke Ihnen, Herr Bürgermeister, daß Sie die Schirmherrschaft übernommen und uns die Möglichkeit eröffnet haben, in diesem schönen Raum des ehrwürdigen, über 990 Jahre alten Klosters Seon zu tragen.

Ich freue mich über das große Interesse, das die Eröffnungsveranstaltung unseres Symposions bei Ihnen gefunden hat und begrüße insbesondere den Vorsitzenden des Ausschusses für Landesentwicklung und Umweltfragen im Bayerischen Landtag, Herr Landtagsabgeordneten A. Glück, Herrn Landtagsabgeordneten G. Starzmann und den ehemaligen Bürgermeister von Seon, Herrn Johannes Hofer.

Ich begrüße die Referenten unseres Symposions und die vielen Studentinnen und Studenten, die sich zum Lernen und Diskutieren hier eingefunden haben und die Vertreter der Bayerischen Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege. Ich darf an dieser Stelle mit großem Dank hervorheben, daß sich die Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege bereit erklärt hat, die Vorträge unseres Symposions in einer ihrer Schriftenreihen zu publizieren.

Unsere heutige Veranstaltung zum Thema „Elemente der Steuerung und der Regulation in der Pelagialbiocoenose“ ist die Erste einer Veranstaltungsreihe unserer Gesellschaft, die den Namen „FRANZ-RUTTNER-SYMPOSION“ tragen soll. Wir erinnern mit diesem Namen an einen der bedeutendsten Limnologen aus der Zeit zwischen 1900-1960, die man als die Pionierzeit der Limnologie bezeichnen kann.

Prof. Dr. Franz Ruttner war über 30 Jahre lang Leiter der in der ganzen wissenschaftlichen Welt bekannten Biologischen Station Lunz in Niederösterreich, die heute ein Institut der Österreichischen Akademie der Wissenschaften ist.

Die Einheimischen unter Ihnen wird es sicherlich ganz besonders interessieren, daß Franz Ruttner seinerzeit auf Anregung von Prof. Dr. Richard Woltereck nach Lunz berufen worden ist. Professor Woltereck hatte sich, aus Leipzig kommend, in Seon niedergelassen und hier im Jahre 1926 auf dem Neubichl eine kleine hydrobiologische Station aufgebaut, in welcher noch nach dem 2. Weltkrieg unter der Leitung des Münchner Botanikers Professor Fritz Gessner und des Münchner Zoologen Dr. Rudolf Zahner viele Kurse für Studenten abgehalten worden sind. Man kann diese kleine Station als die Vorgängerin unserer heutigen, seit 1972 bestehenden Limnologischen Station bezeichnen, die dem Zoologischen Institut der Universität München angeschlossen ist.

Als Leiter dieser Station und als letzter Schüler von Franz Ruttner freue ich mich daher auch persönlich sehr darüber, die Mitglieder der Familien Ruttner und Woltereck unter uns begrüßen zu dürfen!

Über Franz Ruttner, seine Leistung und damit zugleich auch über eine wichtige Episode der Limnologie werden wir von Herrn Prof. Dr. H.-J. Elster in seinem Festvortrag informiert. Ich möchte Ihnen, sehr verehrter Herr Elster, auch von dieser Stelle aus nochmals sehr herzlich danken, daß Sie diese Aufgabe übernommen haben.

Franz Ruttner gehörte nicht zu den Wissenschaftlern, deren Wissen jeweils nur einen kleinen Kreis von Mitarbeitern oder Experten desselben Arbeitsgebietes interessiert hat. Seine Ergebnisse ließen auch die Vertreter der Nachbardisziplinen aufhorchen und seine umfassende Bildung schuf den Kontakt zu vielen der bedeutendsten Naturwissenschaftler seiner Zeit, wie Otto Hahn und Max Hartmann, die oft zu seinen Gästen gehörten.

Wir — seine damaligen Studenten — waren immer wieder von seinem universellen Wissen fasziniert, aber nicht zuletzt auch von seiner Einstellung zum Leben. Sie bildete die Grundlage für seine Weltoffenheit, seine unerschütterliche Menschenfreundlichkeit und seine Ausstrahlung auf alle, die ihn kannten. Wir verehrten ihn damals und wir verehren ihn im Andenken auch heute noch nicht nur als Wissenschaftler, sondern auch, und dies ganz besonders, als Menschen.

Wenn wir uns entschlossen haben, unser „1. FRANZ RUTTNER SYMPOSION“ festlich zu eröffnen und den Vortrag von Herrn Professor Elster über Franz Ruttner, dessen Todestag am 17. Mai 1986 gerade 25 Jahre zurückliegt, musikalisch zu umrahmen, so geschieht das im Andenken an diese besondere Eigenschaft Franz Ruttners. Sie hat sein Lunzer Institut nicht nur zu einer Stätte der limnologischen Forschung, sondern auch zu einem Zentrum der Begegnung gemacht.

Franz Ruttner und die Limnologie seiner Zeit

Hans-Joachim Elster,

Zunächst möchte ich für die Einladung danken, hier auf dem 1. Ruttner-Symposium einige Worte über die Persönlichkeit und die Bedeutung von Franz Ruttner sagen. Ich habe diese Aufforderung gern angenommen, denn Franz Ruttner war einer der Großen aus der Gründerzeit der Limnologie, und ich verbinde meine Erinnerung an ihn mit großer Dankbarkeit für viele Gespräche, Ratschläge und praktische Hilfen.

Lassen Sie uns zuerst den persönlichen und den wissenschaftlichen Weg Franz Ruttners betrachten: Er wurde am 12. Mai 1882 als Sohn eines Forstmeisters in Schönfeld in Nordböhmen geboren, besuchte die Höhere Schule in Prag und studierte dann an der Deutschen Universität in Prag Naturwissenschaften, besonders physiologische Botanik bei Molisch, dem der begabte Student schon frühzeitig auffiel. Aufgrund einer Dissertation über die Mikroflora der Prager Wasserleitung wurde er 1906 in Prag zum Doktor der Philosophie promoviert.

Schon vorher hatte Molisch den Studenten Ruttner zu hydrobiologischen Studien in Triest, Helgoland und schließlich in Plön angeregt, wo ihm Zacharias die Aufgabe stellte, die tagesperiodischen Vertikalwanderungen des Zooplanktons im Großen Plöner See zu untersuchen, auf welche einige Zeit vorher August Weismann nach Untersuchungen im Bodensee hingewiesen hatte.

Und ebenfalls noch vor seiner Promotion wurden die Weichen für seinen zukünftigen wissenschaftlichen Lebenslauf gestellt: In Lunz hatte der österreichische Mäzen, Dr. Carl Kupelwieser — ein Sohn des aus dem Freundeskreis von Franz Schubert bekannt gewordenen Malers Leopold Kupelwieser — eine Biologische Station gegründet. Dies einerseits, weil er ein feines Gespür für zukunftsreiche neue Forschungsgebiete besaß, andererseits wohl auch Woltereck, der in Leipzig Hydrobiologie lehrte und später in Seon eine hydrobiologische Station betrieb, eben den Vorläufer unserer heutigen Gastgeberin! Vater und Sohn Kupelwieser holten Richard Woltereck nach Lunz. Dieser bot Franz Ruttner schon einige Monate vor dessen Promotion eine Assistentenstelle an, die Ruttner 1906 annahm. Als Woltereck wegen anderer Verpflichtungen 1908 die Leitung der Station aufgab, übernahm Dr. Hans Kupelwieser die Nachfolge und Franz Ruttner wurde sein Stellvertreter. 1924 wurde Ruttner zum Leiter der Station ernannt. Er habilitierte sich im gleichen Jahr an der Universität Wien und wurde bald darauf zum Professor ernannt.

Betrachten wir nun kurz die Hauptarbeitsgebiete von Franz Ruttner: Nach Gründung der Station oblag Ruttner im Rahmen einer „Inventur-Aufnahme“ des Arbeitsgebietes die Planktonstatistik und die Mikrobiologie. Hier mußten zunächst geeignete Methoden und Apparate entwickelt werden. Es entstand der Ruttner'sche Wasserschöpfer, und es wurden Filter und Zentrifugen in die limnische Planktonforschung eingeführt — rund 15 Jahr vor Utermöhl's umgekehrtem Mikroskop! Heute, da wir oft viel raffinierte und uns selbstverständliche Methoden haben, erscheint uns manches aus der damaligen Zeit primitiv, aber Ruttner war damals vor 80 Jahren auf vielen limnologischen Arbeitsgebieten ein Pionier und mußte mit geringen Mitteln Methoden improvisieren, um die von ihm als wichtig erkannten Probleme zu lösen.

Von 1906 bis zum 1. Weltkrieg hat Ruttner unermüdlich Material zusammengetragen und nur kleinere

Arbeiten veröffentlicht. Während des 1. Weltkrieges war er als Bakteriologe im Feld tätig. Nach dem Krieg veröffentlichte Ruttner dann mehrere zusammenfassende Arbeiten mit einer großen Fülle von Beobachtungsmaterial.

1926 erschien die gemeinsam mit Vincenz Brehm verfaßte Arbeit über die Biocoenosen der Lunzer Gewässer.

Es folgte 1929 die große Arbeit über „Das Plankton des Lunzer Untersees, seine Verteilung in Raum und Zeit während der Jahre 1908 bis 1913“ mit einem umfangreichen Beobachtungsmaterial und mit kritischen Diskussionen über die Vertikalwanderungen des Planktons und die sie beeinflussenden Faktoren über die Jahreszyklen der einzelnen Planktonarten und die sie steuernden Ursachen, sowie über die Uferflucht der pelagischen Crustaceen — ein Problem, das im Anfang völlig rätselhaft erschien und zu verschiedenen Deutungen Anlaß gab, bis schließlich Ruttners letzter Doktorand, unser heutiger Gastgeber Otto Siebeck, dieses Phänomen durch glänzende Experimente und Freilandbeobachtungen kausal erklären konnte.

Sehr früh schon fesselten Ruttner als Pflanzenphysiologen Fragen der Photosynthese, so die Abhängigkeit der photosynthetischen Leistung von den Lichtbedingungen im Wasser und die Frage der Kohlenstoff-Versorgung der höheren Wasserpflanzen und der Algen. Die Untersuchung der Organismen in verschiedenen Wassertiefen führte ihn zur Entdeckung der „rotbunten Tiefenbiocoenosen“, einer Lebensgemeinschaft, in der sich viele Organismen durch auffällige Farben an die in tieferen Wasserschichten qualitativ und quantitativ veränderten Lichtverhältnisse angepaßt hatten.

Ich erinnere mich noch an lebhaftige Diskussionen in Lunz, wobei Ruttner darauf hinwies, daß die Entwicklung einer verlässlichen Methode zur Messung des Unterwasser-Lichtklimas eine fundamentale Voraussetzung für die Messung und für das Verständnis des Produktionsprozesses und des Energieflusses im See sei. Viel später hat er sich dann in enger und freundschaftlicher Zusammenarbeit mit Franz Sauberer diesem Problem intensiv gewidmet, und das 1941 mit Sauberer veröffentlichte Buch: „Die Strahlungsverhältnisse der Binnengewässer“ war seinerzeit bahnbrechend. Noch nach seiner Emeritierung beherrschte er im Wechselgespräch mit Sauberer die Diskussion auf einem Symposium in Lunz, das der Verbesserung der Lichtmeßmethoden galt. Franz Sauberer starb bald darauf unerwartet, und Ruttner hat ihm einen warmherzigen Nachruf gewidmet. Damals war auch Sauberers seinerzeitige Mitarbeiterin, Frau Dr. Inge Dirmhirn dabei, und ich freue mich, daß wir heute von Frau Professor Dirmhirn die Fortschritte auf diesem so wichtigen Gebiet hören dürfen!

Die andere soeben erwähnte Frage nach der Kohlenstoffversorgung der Wasserpflanzen ging Ruttner selbst experimentell an, und mit ihr hat er sich bis in seine letzten Lebensjahre beschäftigt. Seine Beobachtungen und Experimente führten ihn zur Aufstellung von zwei verschiedenen Assimilationstypen: Gewisse Algen können das im Wasser gelöste Bicarbonat in Kohlensäure (CO_2) und OH-Ionen spalten, von denen sie die CO_2 weiterverarbeiten, die OH-Ionen aber in das Wasser ausscheiden und dadurch den PH-

Wert kräftig erhöhen, während andere Algen nur das im Wasser gelöste CO₂ verwerten, wodurch sie zwar das Kalk-Kohlensäure-Gleichgewicht verschieben, aber nur eine geringe PH-Erhöhung auslösen.

Als 1928 August Thienemann seinen Plan einer „Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition“ verwirklichen konnte, Franz Ruttner zur Teilnahme einlud und ihm die physikalisch-chemische und botanische Untersuchung der zu besuchenden tropischen Gewässer anvertraute, begann für Ruttner ein neuer Arbeitsabschnitt und eine äußerst interessante und spannende Afugabe: Alle bis dahin erzielten limnologischen Ergebnisse basierten auf Untersuchungen in der gemäßigten Klimazone in Europa und Amerika, aber die Verhältnisse in den tropischen Gewässern waren kaum oder überhaupt nicht bekannt. Ruttner, begleitet und assistiert von dem unvergessenen Lunzer Mechaniker Karl Herrmann, stürzte sich mit großer Energie und Umsicht in dieses limnologische Abenteuer, von dem er mit reichem Material nach Lunz zurückkehrte. Bereits 1931 veröffentlichte er eine umfangreiche Arbeit über „Hydrographische und hydrochemische Beobachtungen auf Java, Sumatra und Bali“. Es folgten gemeinsam mit den entsprechenden Spezialisten Arbeiten über einzelne Pflanzengruppen und schließlich noch 1952 eine 274 Seiten umfassende Auswertung der Planktonstudien der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition.

Aus den Expeditions-Ergebnissen Ruttners seien drei kurz hervorgehoben: Ruttner stand damals in lebhaftem Gedankenaustausch mit dem Direktor der Meteorologischen Zentralanstalt in Wien Prof. Dr. W. Schmidt, der in Lunz — etwa gleichzeitig wie Birge in Amerika —, bahnbrechende Arbeiten über die Stabilität der Wasserschichtung in Seen und über den Austausch zwischen den einzelnen Schichten durchgeführt hatte. Nun zeigte sich, daß die Stabilität der Schichtung in den Tropenseen trotz der absolut geringen Temperaturdifferenz, aber infolge der größeren Dichtegradienten im höheren Temperaturbereich von etwa gleicher Größenordnung war wie in unseren temperierten Seen mit vertikalen Temperaturdifferenzen von 4 bis über 20°C.

Noch bedeutender für die Limnologie wurde Ruttners Befund, daß sich die Beziehungen zwischen Morphologie und Trophiegrad der Seen wie sie von Thienemann aufgrund seiner Untersuchungen in der gemäßigten Klimazone der Seetypenlehre zugrunde gelegt waren, nicht auf die Verhältnisse in den Tropen übertragen ließen, da hier durch die höheren Temperaturen die Umsatzgeschwindigkeit beträchtlich erhöht war und zu schnellerer und intensiverer Sauerstoffzehrung mit allen Folgen in den Tiefenschichten (Hypolimnion) auch der tieferen Seen führte. Die unterschiedlichen Standpunkte von Ruttner und Thienemann in der sich über viele Jahre hinziehenden lebhaften Diskussion über den Produktions- und Trophie-Begriff störte die Freundschaft zwischen diesen beiden großen Limnologen keineswegs, förderte und vertiefte aber den Ausbau der Seetypenlehre und führte schließlich auf dem IVL-Kongreß 1956 in Helsinki zum Vorschlag einer dynamischen Einteilung mit mehrdimensionalen Skalen, was den Pragmatiker Ruttner zu dem Vorschlag veranlaßte, die Trophie-Diskussion für 5 bis 10 Jahre zu unterbrechen und zunächst einmal mehr Tatsachenmaterial zu sammeln.

Und noch ein praktischer Vorschlag Ruttners sei hier kurz erwähnt: Er hatte gefunden, daß sich in der Tiefe mancher Seen große Nährstoff-Vorräte, besonders an Phosphor, angereichert hatten, während die unterhalb der Seen gelegenen Reisfelder an Nährstoffmangel litten. Da schlug er vor, man solle doch durch ein Rohr nach dem Prinzip der kommunizierenden Röh-

ren das nährstoffreiche Tiefenwasser zur Bewässerung und Düngung der Felder ableiten. Viel später hat der polnische Kollege Olzschewski diesen Vorschlag verwirklicht, allerdings in erster Linie zur Sanierung der eutrophierten Seen und nicht zur Sanierung der Felder, aber wenn seitdem stets nur vom Olzschewski-Rohr die Rede ist, muß ich immer an Ruttners viel früheren Vorschlag denken.

Auch in seiner österreichischen Heimat widmete sich Ruttner Fragen der Angewandten Limnologie: So führte er gemeinsam mit Neresheimer fischereibiologische Untersuchungen im Traunsee im Rahmen eines umfassenden Gutachtens aus und untersuchte den Einfluß der Abwässer eines Magnesitwerkes auf den Millstädter See.

Mit einem von ihm entworfenen fahrbaren Laboratorium für limnologische Untersuchungen sammelte er umfangreiches Vergleichsmaterial vor allem aus Seen der Ostalpen, wobei er auch auf die chemischen Ursachen der von Findenegg 1933 entdeckten Meromixis — d. h. fehlender Vollzirkulation —, hinwies, wie auch in verschiedenen Tiefenstufen der Seen lebende Ökotypen bekannter Algenarten beschrieb, — ein Problem, welches — soweit ich es übersehen kann —, auch heute noch Untersuchungs-Anregungen für die Limnologen enthält.

Übrigens galt Ruttners Interesse nicht nur dem Pelagial, sondern dem gesamten Ökosystem See. So betonte er oft die wichtige Rolle der Untersuchungen der litoralen Algen, und er schätzte und förderte besonders die Arbeiten von Frau Dr. Kann, die diese bis in die Gegenwart fortgeführt hat und heute hier unter uns weilt.

Nun ist es natürlich in diesem Rahmen hier nicht möglich, alle 90 Veröffentlichungen Ruttners gebührend zu würdigen, doch zeigt wohl schon die erwähnte Auswahl, daß Ruttner zu den großen Limnologen aus der Gründerzeit der Limnologie zählt.

Dennoch reichen all seine wissenschaftlichen Veröffentlichungen **allein** nicht aus, um die tiefe Verehrung zu erklären, welche ihm die Kollegen in der ganzen Welt entgegenbrachten, wie dies vor allem während des Internationalen Limnologenkongresses 1959 in Wien und besonders während der Schlußveranstaltung in Salzburg zum Ausdruck kam. Österreich als Land für den I.V.L.-Kongreß 1959 war in England 1952 gegen starke Konkurrenz anderer Länder als Ehrung für Franz Ruttner beschlossen worden, um ihm nach seiner Emeritierung nochmals die Verehrung und Freundschaft der Internationalen Limnologen-Gemeinschaft zu zeigen.

Diese Verehrung und Freundschaft galt nicht nur dem Wissenschaftler, sondern vor allem auch dem Menschen Franz Ruttner, der mit lebhaftem Interesse und persönlicher Anteilnahme die zahlreichen Gäste der Lunzer Station betreute und mit Rat und Tat unterstützte. Am intensivsten haben wohl die vielen Teilnehmer der Lunzer limnologischen Sommerkurse diese menschliche Wärme und das umfassende, weit über limnologische Fachfragen hinausgehende Wissen Ruttners erfahren und in Lunz als AHA-Erlebnis begriffen, wie eng im See, bzw. in der Natur die im akademischen Unterricht getrennt naturwissenschaftlichen Einzeldisziplinen zusammenwirken und zusammengehören. Ein großer Teil der deutschsprachigen oder deutschverstehenden Limnologen, die in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts studierten, haben an diesen Lunzer Kursen teilgenommen und sind dort wissenschaftlich geprägt worden. Ruttners »Grundriß der Limnologie« ist in drei ständig erweiterten Auflagen aus den Lunzer Kursen hervorgewachsen, er war jahrzehntelang mit seiner einfachen, aber präzisen

Darstellung die wichtigste Einführung in die kausale Limnologie und hat auch in Amerika und Kanada eine weite Verbreitung gefunden, nachdem in den USA David Frey und W. D. Edmondson und in Kanada E. J. Frey das Buch ins Englische übersetzt hatten. Als Ruttner gerade mit der Korrektur der 3. Auflage fertig war, ereilte ihn ein plötzlicher sanfter Tod am 17. Mai 1961. Das Buch ist längst vergriffen, und eine von vielen erhoffte 4. Auflage ist bis heute ein unerfüllter Wunsch geblieben, da sich kein Nachfolger gefunden hat, der die inzwischen gewaltig angeschwollene limnologische Literatur gesichtet und ihre wichtigsten Resultate so bewertet und so konzentriert dargestellt hätte, daß das Buch ein echter „Ruttner“ geblieben wäre!

Betrachten wir nun noch die Rolle Ruttners und der europäischen Limnologie im Rahmen der Naturwissenschaften in der 1. Hälfte unseres Jahrhunderts bis zu seinem Tode und erlauben Sie mir, daß ich hierbei einige persönliche Erinnerungen einfließen lasse.

Wenden wir den Blick zunächst einmal von Ruttner ab und lassen Sie mich etwas weiter ausholen:

Als Galilei das Experiment in die Naturwissenschaft eingeführt hatte, begann der Siegeszug der sogenannten „exakten“ Wissenschaft: Die Natur wurde in zahllose Kausalketten zerlegt, deren ursprünglicher Zusammenhang in der Fülle des sich ansammelnden Tatsachenmaterials bald nur noch in immer engeren Fachbereichen gesehen und untersucht wurde: Aus der Wissenschaft von der Natur wurden die Naturwissenschaften, d. h. einzelne naturwissenschaftliche Disziplinen, und der Blick des einzelnen Forschers konzentrierte sich auf immer engere Spezialgebiete, die im akademischen Unterricht von Spezialisten und meist ohne Verbindung zu den Nachbarfächern gelehrt wurden, wobei man übersah, daß die Natur sich nicht aus fachbereichlich voneinander isolierten einzelnen Fragestellungen erforschen läßt, sondern durch die Analyse der Wechselwirkungen der miteinander verflochtenen dynamischen Prozessen. Als ich 1925 mein Studium begann, waren auf den zoologischen Exkursionen die Pflanzen und auf den botanischen die Tiere tabu. Und niemand versuchte, uns als Biologiestudenten ein Verständnis für interdisziplinäre Zusammenhänge in Wald, Feld und Wiese zu eröffnen, obwohl Woltereck, bei dem ich damals in Leipzig hörte, schon über die Systemordnungen in der Natur nachdachte und den heutigen Begriff des „Ökosystems“ vorformulierte.

Doch da nun in den Binnengewässern, vor allem in den Seen, diese interdisziplinären Zusammenhänge ganz besonders offenkundig sind, so ist es kein Wunder, wenn es gerade die Seenforscher waren — in den USA Forbes, in Europa Forel, — die in ganzheitlicher Schau den See als „Mikrokosmos“ bezeichneten und seine interdisziplinäre Untersuchung als „Ökosystem“ zu einer neuen Wissenschaft, der Limnologie, erhoben.

In Deutschland war August Thienemann der aktivste Verfechter der neuen Konzeption.

In ihrem „Vorschlag zur Gründung einer internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie“ schreiben Naumann und Thienemann (1922) über die Limnologie folgendes: „Sie ist die Wissenschaft vom Süßwasser im Ganzen, umfaßt alles, was das Süßwasser betrifft, und zerfällt daher in zwei Hauptteile, die limnische Hydrographie und die limnische Biologie“ ... „die limnische Biologie oder Hydrobiologie des Süßwassers ... ist ... in erster Linie eine ökologische Wissenschaft ...“; „und zwar arbeitet sie sowohl auf autökologisch ... wie synökologisch“ „und gerade in ihrem synökologischen Teil entfaltet die limnische Biologie ihre tiefste Eigenart“ ... „doch zeigt die Literatur, daß sich auch jetzt noch alle

möglichen anderen wissenschaftlichen Arbeiten speziell — zoologischer oder — botanischer Art unter dem Titel „limnologisch“ oder „hydrobiologisch“ verstecken und so das ihrem Wesen nach klare und einheitliche Bild unserer Wissenschaft trüben. Dies stellt aber für die Weiterentwicklung der Limnologie ein schweres Hindernis dar; denn sie ist eine synthetische Wissenschaft, für die solche rein botanisch-zoologischen Einzeluntersuchungen nichts anders als — allerdings notwendige — Vorarbeiten sind“

In dem folgenden „Aufruf“ zur Gründung der IVL, der aufgrund der vielen Zuschriften überarbeitet worden war, wird ausdrücklich der Begriff „Limnologie“ über die Seenkunde hinaus auf alle Binnengewässer erweitert. Es heißt dann ferner (Seite 592): „Synthese aber bedeutet Zusammenarbeit! Wenn eine Wissenschaft wie die Limnologie sich kräftig weiterentwickeln soll, so müssen sich all ihre Teildisziplinen ihrer Zusammengehörigkeit stets bewußt bleiben“

Diese Leitsätze und der Aufruf zu übernationaler Zusammenarbeit fanden sofort die Zustimmung der meisten damaligen Fachgenossen.

Die Limnologie verdankt ihren schnellen Aufschwung in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts in erster Linie der Tatsache, daß vor allem in den Seen die gegenseitigen Wechselwirkungen zwischen Biotop und Besiedlung so offenkundig und quantitativ faßbar sind. Es wurde sehr schnell klar, daß ein volles Verständnis auch der Details — sowohl auf dem geomorphologisch-hydrographischen als auch auf dem biologischen Sektor nur aus ganzheitlicher, synoptischer Sicht gewonnen werden kann, wenn Biotop und Besiedlung als Einheit, in heutiger Sprache als „Ökosystem“ betrachtet werden.

Daher war die IVL besonders attraktiv für solche Wissenschaftler, die sich den naiven Blick für die Einheit der Natur — sei es gefühlsmäßig oder aufgrund ihrer wissenschaftlichen Arbeitsweise — erhalten hatten, und spürten, daß nach dem Zerfall der Naturwissenschaft in divergierende akademische Einzelfächer eine Einzeldisziplin diese Einheit der Natur nicht bewältigen konnte und sie daher vernachlässigte. Die scharfe Trennung zwischen speziell zoologischen oder botanischen Arbeit einerseits und limnologischen andererseits im Gründungsauftrag ist wohl nur aus dieser historischen Sicht verständlich. Mit der starken Betonung des „synthetischen“ Charakters der Limnologie und Ökologie erregte nun aber Thienemann den Widerstand und die Ablehnung u. a. eines damals führenden Biologen innerhalb der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft, bzw. der späteren Max-Planck-Gesellschaft, Max Hartmann. Um diesen Gegensatz und später die Rolle Ruttners in diesem Spannungsfeld zu verstehen, seien zunächst noch einige Zitate von Thienemann und Hartmann angeführt. Die Zitate von Thienemann kennzeichnen den damaligen Standpunkt vieler Ökologen, da sie auch Ausführungen z.B. des Forstökologen Friedrichs und des mit Thienemann befreundeten Hamburger Naturphilosophen, Biologen und Ökologen Meyer-Abich (Senior) enthalten. Max Hartmann aber kann als Repräsentant der Experimentar-Biologen aus dieser Zeit gelten.

Im Vorwort zu seinem Buch „Leben und Umwelt“ heißt es bei Thienemann (1941): „Schon vor dem Weltkrieg, als der Ruf nach Synthese noch ganz vereinzelt nur erklang, hat die Limnologie als eine der ersten unter den Naturwissenschaften in vollem Bewußtsein synthetisch gearbeitet und so auf ihrem Sachgebiet Brücken geschlagen zwischen den verschiedenen Teilen der Biologie und Physiographie, d. h. der nichtbiologischen Naturkunde. Ihr Aufschwung in den Nachkriegsjahren — eine Entwick-

lung, wie sie nur wenige andere Naturwissenschaften erlebt haben —, ging parallel dem allgemeinen, immer stärker zum Durchbruch gelangenden Bedürfnis, vor allem der jungen Generation, aus der Spezialisierung heraus zu einheitlicher Auffassung des Wirklichen zu gelangen“

Im Kapitel „Lebensgemeinschaft und Lebensraum“ im selben Buch sagt er unter Benützung von Zitaten von Kranichfeld, Woltereck, Friedrichs und Ernst Jünger: „Wie im Grund diese „gemeinschaftsdienliche Zweckmäßigkeit“ (Kranichfeld) alles Lebens und wie diese allseitige Verflechtung in der Natur, diese Harmonie und Ordnung zu verstehen ist, dies zu untersuchen, ist nicht mehr unsere Sache. Wir Naturforscher müssen sie als gegeben hinnehmen, genauso wie etwa „die Existenz des Chlors, oder der Grundeigenschaften des Wassers, des Dreiecks, des Identitätssatzes, der einsinnigen „Zeit“ (Woltereck 1932, Seite 233)“

„Solche Betrachtung der Natur ist „Ökologie“ in ihrer größten Auffassung. Friedrichs hat dies (1934, Seite 281) so formuliert: „Bleibt zwar fast immer das Leben im Mittelpunkt der Betrachtung, da der Beobachter selbst Lebewesen ist und letzten Endes alles auf sich bezieht, so gelangt man doch auf dem Wege der Ökologie schließlich zur totalen Weltanschauung, zur Schau einer Welt, in der alles zu allem in Beziehung steht, alles auf alles direkt oder indirekt wirkt und in der alles gleichzeitig in Bewegung und Veränderung ist. Dieses Weltbild des fließenden Denkens ist unanschaulich, aber dem Wesen der Dinge näher als jede vorhergehende Vorstellung. In dieser Art wird Ökologie bisher nur von Einzelnen aufgefaßt, aber „der Rang eines Geistes wird sich in voraussichtlich naher Zukunft danach bestimmen, in welchem Maße er in dieser Weise (in „Gestalten“) zu denken vermag“ (E. Jünger). Die Entstehung einer Wissenschaft von der Natur kündigt sich an.“

Etwas später fährt Thienemann dann fort: „Gewiß steht auch heute noch die Mehrzahl der Biologen solcher Naturauffassung fremd gegenüber, ja sieht wohl gar in ihr etwas Unklares, Verschwommenes, Unwissenschaftliches. Und doch liegt hier eine wirkliche „allgemeine Biologie“ vor. (Das Hauptwerk von M. Hartmann hat den Titel „Allgemein Biologie“) Es ist eine sonderbare Tatsache, daß der analytisch gerichtete Forscher so selten dem Synthetiker gerecht wird, während dieser die Bedeutung des analytischen Schaffens stets anerkennt und auf ihm aufbaut“

„So zeigt auch der Ökologe in seiner Forschertätigkeit, daß er sich der Notwendigkeit eines analytischen Unterbaues in seiner Wissenschaft bewußt ist. Doch zur Bewältigung seiner eigentlichen, ganzheitlich orientierten Aufgaben geht er neue Wege, schafft sich neue Methoden. Intuitiv schaut der Forscher, wie der Künstler, das Ganze; und mit Recht hebt Karl Escherich in seiner schönen, „Termiten-Wahn“ betitelten Rektoratsrede hervor (1934): „Künstlertum und Forschertum stehen sich nahe; sie bedingen einander. Je größer der Künstler im Forscher ist, desto fruchtbarer, bahnbrechender, weitgreifender und dauernder werden seine Schöpfungen sein“ Thienemann aber fügte hinzu: „Aber es ist ebenso eine psychologische Tatsache, daß der schöpferische Gedanke meist erst aus dem breiten Grund sorgfältiger, liebevoller Einzelarbeit aufsteigt. Ohne „Andacht zum Kleinsten“ kein wahrer Naturforscher!“

Ebenfalls im gleichen Buch sagt Thienemann in den „Grundzügen einer allgemeinen Ökologie“ mit Bezug auf Friedrichs § 46: Ökologie ist eine ausgesprochen aufbauende Wissenschaft: Synthetisch in erster Linie ihrem Wesen nach, die Totalität des Seins erfassend, zeitnahe, naturnahe, von höchster Wichtigkeit für die Erkenntnis und noch mehr für die Praxis. Ihr

Wirkungsbereich ist so weit gezogen, daß sie alle speziellen Naturwissenschaften ohne Ausnahme einschließt, zu einer Gestalt verbindet. Gegenstand der Ökologie ist die Naturwissenschaft überhaupt, aber nicht ihr gestriger, abstrakter summativer Begriff, sondern die Naturwissenschaft als Gestalt, als Einheit“

In § 48 der „Grundzüge einer allgemeinen Ökologie“ sagt er: „Umschließt die allgemeine Ökologie alle Naturwissenschaften, so treten auch die Methoden aller Naturwissenschaften in den Dienst allgemein — ökologischer Forschung. Ihr eigen aber ist ganzheitliches Denken: „Immer wird von der Natur als Ganzem ausgegangen und alles darauf bezogen“ (Friedrichs). Daher hat sie nicht nur ihre „Breiten“ —, sondern auch „Tiefenprobleme“, bei denen die Einzelfrage in ihrem Verfolg einen Weg durch die ganze Natur bedeutet (Friedrichs). Und daher sollte eine Darstellung der „Grundzüge einer allgemeinen Ökologie“ eigentlich nicht den Weg von den Einzelgliedern zum Ganzen, sondern den umgekehrten, vom Ganzen zu den Gliedern, einschlagen. Aber in einer Zeit, in der ein Großteil der Biologen dieser Naturauffassung noch fremd gegenübersteht, in ihr wohl gar etwas Unklares, Verschwommenes, ja selbst Unwissenschaftliches sieht, wirkt die von uns hier eingeschlagene Wegrichtung wohl überzeugender“

Und der letzte Satz dieses Buches heißt § 60: „Über allem Beweis steht das Erleben der Einheit der Natur. Wer das nicht vermag, dem wird auch das Buchstabenwissen darum wenig nützen“ (Friedrichs).

Auf der anderen Seite nun Max Hartmann, den ich 1935 in Neapel kennengelernt hatte, als ich experimentell die Bastardierungsfähigkeit der verschiedenen dortigen Seeigelarten in Abhängigkeit vom Alter ihrer Gameten und der Stärke ihrer von Hartmann Gamone, heute als Pheromone bezeichneten Exkrete untersuchte, was enge Beziehungen zu Max Hartmanns Vorstellungen einer „realitiven Sexualität“ hatte, und dahier der Ausgangspunkt einer lange freundschaftlichen Verbindung zwischen uns war. Max Hartmann stand im Kampf gegen den Vitalismus und zusammen mit Max Planck, von Laue und anderen Physikern gegen die „akausale“ Deutung der Quantenphysik. Sein Ziel war, die Biologie zu einer „exakten“ Wissenschaft nach dem Vorbild der klassischen Physik zu machen. Er hat mir gegenüber nie einen Hehl aus seinem Gegensatz zu Thienemann gemacht, aber immer wieder seine Freundschaft zu Franz Ruttner betont.

Seinem Hauptwerk, der „Allgemeinen Biologie“, stelle M. Hartmann ein Zitat aus Kants „Kritik der reinen Vernunft“ voran: „Ins Innere der Natur dringt Beobachtung und Zergliederung der Erscheinungen, und man kann nicht wissen, wie weit diese mit der Zeit führen kann“

Sowohl die „Allgemeine Biologie“ wie auch seine spätere Buch „Die philosophischen Grundlagen der Naturwissenschaften“ schließen mit der Feststellung: „Naturerkenntnis kann eben nur mit der Kategorie der Kausalität errungen werden; und es gibt keine anderen Methoden, Naturwissenschaft zu treiben, als die Methoden der generalisierenden exakten Induktion, die Einzelfälle unter allgemeinen Gesetzmäßigkeit bringen.“

Jede Naturwissenschaft beinhaltet nach Max Hartmann ein vierfaches Methodengefüge: Analyse und Synthese, Induktion und Deduktion. Die Induktion aber wird unterschieden in „reine oder generalisierende“ und „exakte“ Induktion. Die generalisierende Induktion ist die Methode des Vergleiches, wobei durch Abstraktion von Gemeinsamkeiten und Ähnlichkeiten aus einer Vielzahl von Fällen ein System, bzw. eine Gesetzmäßigkeit erschlossen wird, was

umso besser gelingt, je wesentlicher die erfaßten Merkmale für das System sind. Max Hartmann betont (Philosophische Grundlage der Naturwissenschaften, Seite 131): „Die Formulierung von wirklichen Gesetzmäßigkeiten mittels generalisierender Induktion bleibt immer hypothetisch. Sie lassen sich zwar durch weitere Analysen und Synthesen immer wahrscheinlicher machen. Aber auf diese Weise können sie nie exakt bewiesen werden. Dazu wäre es notwendig, das induktive Verfahren durch Analysen sämtlicher Einzelfälle zu sichern, was unmöglich ist. Durch generalisierende Induktion werden zwar Gesetzmäßigkeiten aufgestellt, aber nicht sicher bewiesen. Ein sicherer Beweis läßt sich durch diese Methode nicht erbringen, da es unmöglich ist, das Verfahren auf alle Einzelfälle anzuwenden; man kann nur Regeln von großer Wahrscheinlichkeit aufstellen.“

Exakte Induktion: Während so die durch rein generalisierende Induktion ermittelten Gesetzmäßigkeiten, die stets auf der Vergleichung vieler Fälle beruht, trotzdem immer mit einem größeren oder kleineren Unsicherheitsfaktor belastet sind, ermöglicht die exakte Induktion, die kausalanalytische experimentelle Methode, die Galilei zugleich mit der Entdeckung des Fallgesetzes aufgefunden hatte, durch die Analyse eines einzigen Falles eine erheblich zwingende Beweisführung. Zwar müssen auch hier vergleichende Betrachtungen und induktive Verfahrensweisen vorausgehen, indem zunächst auch hier besondere ganzheitliche Vorgänge und Beziehungen durch Analyse in Teile zerlegt und dann synthetisch die Gesetzmäßigkeit des Systemgefüges daraus aufzubauen und zu formulieren versucht wird, also genau wie auf der höchsten Stufe der generalisierenden Induktion. Aber nun wird ein neuer einmaliger Schritt von weittragender Folge vollzogen. Von dem hypothetisch angenommenen Kausalzusammenhang wird streng logisch deduktiv, vom Allgemeinen zum Besonderen schreitend, ein neuer spezieller Fall abgeleitet, durch Analyse der allgemeinen Gesetzmäßigkeit, und durch gleichzeitige neue Synthese einzelner westlicher Teile ein besonderer neuer Fall gedanklich (streng logisch) konstruiert. Dieser streng logisch deduktiv abgeleitete und konstruierte Einzelfall kann dann unter beschränkten, vereinfachten, genau kontrollierbaren Bedingungen experimentell künstlich herbeigeführt werden. Erfüllt dieser streng deduktiv erschlossene analytisch-synthetisch konstruierte Einzelfall im Experiment die gefolgerten Voraussagen, so wird dadurch das zunächst hypothetisch angenommene Allgemeine als allgemeines Gesetz bewiesen und so im Prinzip durch die Analyse eines einzigen Falles die gesetzliche Konstitution aller besonderen Fälle und Zusammenhänge der gleichen Art erbracht“ — und Hartmann zitiert dann einen Satz von Riehl (1911): „Die Ermittlung dieses Gesetzes in dem einen Falle bringt also das Verständnis aller Fälle derselben Art mit sich, und die Verallgemeinerung ist hier die Folge der Erkenntnis, nicht umgekehrt die Erkenntnis die Folge der Verallgemeinerung“

Und auf der nächsten Seite seiner „Philosophischen Grundlagen“ faßt M. Hartmann zusammen: „Endziel aller naturwissenschaftlichen Forschung ist aber die Aufdeckung von Gesetzeszusammenhängen, und somit erweist sich die exakte Induktion (also das Experiment) als die tiefeschürfende und einen höheren Grad von Erkenntnis ermittelnde Methode.“

Hier stehen wir nun vor einer prinzipiellen Schwierigkeit der Ökologie und damit auch der Limnologie. Doch bevor ich darauf eingehe, sei noch betont, daß der Streit zwischen Thienemann und Max Hartmann, der schließlich zu einem Schlaganfall Thienemanns während einer heftigen Diskussion in der Max-Planck-Gesellschaft führte, auf einem beiderseitigen

Mißverständnis beruhte: Weder betrieb Thienemann nur Synthese (sondern er war gleichzeitig ein hervorragender Analytiker, der allerdings fast ausschließlich generalisierende Induktion betrieb, wie das im Anfangsstadium einer Wissenschaft zur ersten Ordnung ihrer Objekte notwendig ist — wobei hier auf Thienemanns Seetypenlehre und Chironomiden-Forschung als Beispiele hingewiesen sei), noch war andererseits Max Hartmann ein reiner Analytiker (sondern gerade er hat in seinen Hauptwerken der Sexualität, der „Philosophischen Grundlagen der Naturwissenschaften“ und vor allem in seiner „Allgemeinen Biologie“ eine bewundernswerte Synthese geschaffen!) Allerdings taucht in der „Allgemeinen Biologie“ bei Hartmann das Wort „Ökologie“ überhaupt nicht auf — ein typisches Beispiel für die damalige Einschätzung der Ökologie!

Aber auf die grundsätzliche Schwierigkeit der Ökologie haben meines Wissens weder Thienemann noch Max Hartmann besonders hingewiesen, und völlig verkannt hat dieses Problem ein anderer bekannter Biologe der Max-Planck-Gesellschaft (Melchers) der, wie mir berichtet wurde, gesagt haben soll: „Ökologie ist überflüssig, das mache ich im Laboratorium“!

All jenen Biologen, die es der Physik gleichtun und die Biologie zu einer „exakten“, d.h. experimentellen Wissenschaft machen wollten, muß man heute entgegenhalten, daß der experimentellen Methode in der Biologie und vor allem in der Ökosystemforschung gewisse Grenzen gesetzt sind. Denn ein Experiment beweist einen kausalen Zusammenhang eindeutig und zwingend nur dann, wenn sich der Experimentator Gewißheit verschafft hat, daß alle Faktoren zu Beginn in Versuch und Kontrolle völlig identisch sind, so daß nur der experimentell veränderte Faktor als einzige Ursache für den Unterschied zwischen Versuchs- und Kontrollsystem am Ende des Versuches in Frage kommt. Jeder experimentell arbeitende Biologe weiß, wie schwer es wegen der individuellen Variabilität ist, diese Voraussetzung bei Versuchen z.B. mit einzelnen Organismen oder mit Populationen zu erfüllen. Eine gesicherte experimentelle Untersuchung komplexer Gefüge noch höherer Ordnung, d. h. noch höherer Komplexität, wie sie Ökosysteme, z.B. die Gewässer darstellen, ist von vornherein unmöglich, da es nicht zwei völlig gleiche Objekte gibt und jeder Eingriff zur Herstellung der Uniformität, selbst wenn er möglich wäre, das ursprüngliche Objekt verändern würde. Es tritt uns hier gewissermaßen eine experimentell-ökologische Unsicherheitsrelation entgegen! Es bleibt also nur übrig, einzelne kausale Beziehungen unter experimentellgerecht vereinfachten Bedingungen zu prüfen. Da aber für die Übertragbarkeit eines solchen experimentellen Ergebnisses auf das natürliche System grundsätzlich dieselbe Identitätsforderung zu stellen ist wie für Versuchs- und Kontrollsystem, besagt ein Experiment umso weniger über die natürlichen ökologischen Beziehungen in einem System, je exakter es ist, und wir stehen wieder vor der experimentell-ökologischen Unsicherheitsrelation!

Zwar kann der Einfluß eines aus dem Gefüge isolierten einzelnen Faktors auf ein Teilsystem, dessen Identität im Versuch und Kontrolle noch „kontrollierbar“ ist, im Experiment, bzw. in einer Serie von Experimenten kausal bewiesen werden. Da aber derselbe Einzelfaktor bei einer anderen Kombination mit anderen Faktoren, auch wenn diese in Versuch und Kontrolle wiederum identisch sind, eine andere Wirkungskurve ergeben kann, müßten theoretisch in einem vieldimensionalen System unübersehbar viel Einzelversuche zur experimentellen Klärung aller möglichen Faktorenkombinationen durchgeführt werden. Das ist in der Praxis der Forschung unmöglich, und außerdem fehlt uns ein vollständiger Katalog

aller im zu untersuchenden System wirkenden Einzel-faktoren, weshalb auch Computer nur beschränkt Hilfe leisten können.

An dieser Stelle wird uns wiederum bewußt, daß die Herauslösung von Kausalketten aus natürlichen Systemen — nicht nur in der Limnologie und Ökologie! — eine Simplifizierung der Wirklichkeit ist, die nicht nur im Ökosystem, sondern in der gesamten Natur aus einem Gefüge von Wechselwirkungen besteht, wobei für alle Wissenschaften gilt, daß man den genauen Effekt aller „Seitenketten“, d. h. des gesamten „Wirkungsfeldes“, experimentell, d. h. durch „exakte“ Induktion, nur näherungsweise ermitteln kann. Unsere unmittelbare Anschauung, bzw. Übersicht ist offenbar für die Integration eines Natur-Ausschnittes adaptiert, mit dem sich der Mensch in seiner prähistorischen Evolution täglich auseinanderzusetzen hatte, reicht aber für die durch die Wissenschaft sowohl im Mikro- wie im Makrobereich neu erschlossenen Dimensionen und Maßstäbe nicht aus.

Kehren wir nun zurück zu Franz Ruttner! Welche Stellung hatte er im Spannungsfeld zwischen Thienemann und Max Hartmann eingenommen, wobei zunächst zu bemerken ist, daß er an diesem Streit nie teilgenommen, sondern stets ausgleichend gewirkt hat, da er sowohl mit Thienemann als auch mit Max Hartmann befreundet war. In einer Veröffentlichung der „Akademie der Wissenschaften“ in Wien aus dem Jahre 1946 beschreibt er die Aufgaben der Lunzer Station und damit seine eigene Auffassung folgendermaßen:

„Die Eigenart des Arbeitsgebietes hat der Lunzer Station auch ihre besonderen Aufgaben im großen Rahmen der biologischen und speziell limnologischen Wissenschaft vorgeschrieben. Die von den anderen Seengebietern abgesonderte Lage, die beschränkte räumliche Ausdehnung und die bei aller Mannigfaltigkeit relativ geringe Zahl der Gewässer, insbesondere der Seen, verlockt weniger zu extensiv vergleichenden Untersuchungen als zur intensiven Durcharbeitung typischer Beispiele, mit dem Endziel, zu einer Analyse der in jeder Biocoenose wirkenden Faktoren zu gelangen. Entsprechend dieser schon von der Natur vorgeschriebenen Arbeitsrichtung mußte sich in Lunz ein verstärktes Streben entwickeln, durch den Versuch im Laboratorium die in der freien Natur gewonnenen Beobachtungen zu ergänzen, zu erweitern und zu verallgemeinern. So wurde es die Hauptaufgabe unserer Anstalt, weniger die vergleichende, deduktive Richtung (nach M. Hartmann also die „generalisierende Induktion“ der Limnologie zu pflegen als vielmehr durch eine Verknüpfung von Freilandbeobachtungen mit dem Experiment auf induktivem Wege zu einem Verständnis des Zusammenhanges von Lebensbedingungen und Lebenserscheinungen zu gelangen. Eine scharfe Trennung ist jedoch umso weniger durchführbar, als beide Betrachtungsweisen gleichwertige und unentbehrliche Grundlagen der limnologischen Forschung bilden. So wurden, in späterer Zeit, auch von Lunz aus vergleichende Untersuchungen durchgeführt.“

„Neben diesem engeren Arbeitsprogramm, welches die Angestellten der Biologischen Station selbst und ihre mit bestimmten Aufgaben betrauten wissenschaftlichen Mitarbeiter auf lange Sicht beschäftigen sollte, erwuchs unserer Anstalt noch eine zweite, nicht minder wichtige Aufgabe, nämlich jene, auswärtige Forscher der verschiedensten Richtungen, welche die Station aufsuchten, weil sie hier geeignetes Material oder günstige Arbeitsmöglichkeiten für ihre Untersuchungen erwarteten, bei der Bearbeitung ihrer selbstgewählten Themen weitgehend zu unterstützen. Die Zahl dieser Gäste, die aus dem In- und Aus-

land nach Lunz kamen, war von Anfang an sehr groß. Es war unser Wunsch, daß Lunz, wenn auch in ganz bescheidenem Rahmen, zum Vermittler jenes so fruchtbaren Kontaktes zwischen den Forschern der verschiedensten Richtungen und Völker werden möge, der Neapel so berühmt gemacht hat. Die Arbeiten dieser Gäste der Station stehen oft in keinem oder nur in einem losen Zusammenhang mit limnologischen Problemen. Sie erstreckten sich auf alle Gebiete der Biologie und darüber hinaus auch auf solche der Meteorologie, Geologie und Geomorphologie, kurz auf Themen, für deren Bearbeitung unser Gebiet und unsere Anstalt Vorteile bietet.“ (Das heißt, in Lunz wurde auch „Allgemeine Ökologie“ betrieben, wie sie von Thienemann definiert und gefordert worden war).

„Als dritte Aufgabe unseres Institutes entwickelte sich frühzeitig eine Lehrtätigkeit. Ab 1912 wurde diese in den Rahmen mehrwöchiger hydrobiologischer Kurse gebracht, welche alljährlich im Sommer abgehalten wurden und den Zweck verfolgten, das Interesse für die Limnologie zu wecken und zur Erziehung eines Nachwuchses von jungen Forschern unter der Studentenschaft beizutragen. Außerdem wurde die Station ein beliebtes Ziel von Exkursionen wissenschaftlicher Hochschulinstitute, von Fortbildungslehrgängen für Lehrer sowie auch für Fischer“

Schon aus diesem kurzen Zitat ist ersichtlich, welche fruchtbare Mittelstellung zwischen Thienemann und Max Hartmann Franz Ruttner und die Lunzer Station eingenommen haben, und daß Lunz eine für die Geschichte der europäischen Limnologie sehr glückliche Ergänzung der damaligen Plöner Limnologie gewesen ist. Von den experimentellen Arbeiten habe ich Ruttner's eigene Untersuchungen über die Kohlenstoff-Versorgung der Wasserpflanzen bereits erwähnt, und gleich in den ersten Jahren nach Gründung der Lunzer Station hat Krätschmar seine experimentellen und beschreibenden Untersuchungen über den Zyklus von Morphologie und Fortpflanzung bei Rädertieren durchgeführt, die in alle zoologischen Lehrbücher übernommen wurden und die erst in neuerer Zeit von Frau Professor Ruttner-Kolisko wieder aufgegriffen, revidiert und durch aufsehenerregende neue Ergebnisse ergänzt wurden. Auch das von Ruttner gefundene Phänomen der Uferflucht pelagischer Crustaceen, so unscheinbar es anfangs zu sein schien, führte, wie bereits erwähnt, zu den glänzenden experimentellen Arbeiten Siebecks, wobei sowohl erstaunliche biologische als auch vorher unbeobachtete physikalische Details zu unserer Kenntnis gelangten.

Wer zu Ruttners Zeiten häufiger in Lunz war und dort die freundschaftlichen und fruchtbaren Diskussionen mit den zahlreichen Gästen aus verschiedenen Wissensgebieten unter der gemeinsamen Schirmherrschaft Ruttners und die lebendigen Unterhaltungen bei dem mittäglichen „schwarzen Kaffee“ in Herrn und Frau Ruttners neben der Station gelegenen Privathaus erlebt hat, und dabei die liebevolle Gastfreundschaft des Ehepaares Ruttner und die vielseitigen Interessen, Anregungen und humorvollen Bemerkungen von Franz Ruttner erfahren durfte, dem werden diese Aufenthalte in Lunz dauernd in Erinnerung bleiben. Wenn Thienemann einst formuliert hatte, „Ökologie ist eine synthetische Wissenschaft, und Synthese bedeutet Zusammenarbeit“, hier in Lunz war es Wirklichkeit geworden, und zwar weit über den Rahmen der eigentlichen Limnologie hinaus, denn auf fast allen Gebieten der allgemeinen Ökologie wurde von den zahlreichen Gästen in Lunz gearbeitet, wobei Franz Ruttner sehr häufig in angeregten und anregenden Diskussionen die Querverbindungen zwischen den auf verschiedenen Wissensgebieten arbeitenden Gästen der Station vermittelte.

Kein Wunder also, daß er nicht nur mit August Thienemann, sondern auch mit Max Hartmann eng befreundet war, und Max Hartmann ist es gewesen, welcher der Lunzer Station nach dem 1. Weltkrieg und nach der Entwertung des Kupelwieser'schen Vermögens aus einer kritischen Existenzkrise half, indem er den Kontakt zur Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft herstellte, so daß die Biologische Station Lunz unter Führung von Franz Ruttner ab 1924 sowohl von der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft als auch von der Wiener Akademie der Wissenschaften und den Bundesregierungen von Österreich und Deutschland unterstützt wurde. Auch ich persönlich glaube Franz Ruttner und Max Hartmann während einer Existenzkrise des Langenargener Institutes für Seenforschung viel zu danken zu haben: Ich war Ende 1931 von Geheimrat Demoll mit der Leitung des Langenargener Institutes beauftragt worden und hatte bald danach von der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft, der heutigen Deutschen Forschungsgemeinschaft, Mittel und Ausrüstung sowie bis zu 12 Mitarbeiter für eine umfassende ökologische und fischereibiologische Untersuchung des Bodensee-Pelagials erhalten. Als 1936 diese Mittel infolge der veränderten Lage plötzlich aufhörten, bat ich das damalige Reichskultusministerium in Berlin bei einem Besuch um Hilfe, um nicht diese Ökosystemforschung aufgeben und alle Mitarbeiter entlassen zu müssen. Der damalige Referent im Kultusministerium versprach mir, die Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft um Hilfe zu bitten. Ich hielt dies für aussichtslos. Wenn trotzdem und anfangs gegen den Willen von Thienemann das Langenargener Institut Ende 1936 in die Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft aufgenommen und damit mein Arbeitsplan und alle Mitarbeiter gerettet waren, so haben sicherlich Max Hartmann und vor allem Franz Ruttner, der wissenschaftliches Mitglied der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft war, daran als Gutachter entscheidenden Anteil gehabt. Der anfängliche Widerstand von Thienemann wich sehr schnell einer freundschaftlichen, harmonischen Zusammenarbeit in unserem Kuratorium, dem auch Franz Ruttner angehörte.

Fragen wir uns nun zum Schluß, ob Franz Ruttner für uns heute nur noch eine persönliche oder limnologisch-historische Erinnerung ist, oder ob er und seine Arbeitsweise für die Gegenwart noch aktuelles Vorbild sein könne.

Wenn wir uns die widersprüchlichen Äußerungen so-

wohl von Fachexperten als auch von (meist selbsternannten) Pseudoexperten im gegenwärtigen Gutachter-Dschungel zu so aktuellen ökologischen Fragen wie das Waldsterben oder die Auswirkungen und Vermeidungsmöglichkeiten radioaktiver Belastungen vor Augen halten, dann wird uns erschreckend klar, wohin uns die immer noch fortschreitende Spezialisierung und Zersplitterung der Wissenschaft geführt hat und wie sehr uns eine umfassende Ökologie-Wissenschaft fehlt, die auch den Menschen in seiner vollen Existenz miteinbezieht. Ökologie aber — das hoffe ich deutlich gemacht zu haben —, kann nur im Sinne Ruttners durch eine ständige Kombination von Freilandbeobachtungen und Experiment erfolgreich betrieben werden. Da aber Wissensinhalt und -Methodik auf jedem Teilgebiet heute so umfangreich und kompliziert geworden sind, daß der einzelne Forscher nur einen kleinen Ausschnitt der jeweiligen aktuellen Situation überblicken und evtl. beherrschen kann, ist eine enge Zusammenarbeit und ein ständiger Erfahrungsaustausch der verschiedenen Spezialisten notwendig, — und auch hier kann uns die Biologische Station Lunz unter dem Einfluß Ruttners überragender und ausstrahlender Persönlichkeit ein Vorbild sein.

Die Limnologie ist seit etwa 100 Jahren eine Pionierwissenschaft im Rahmen einer allgemeinen Ökologie, die besonders anschaulich und konkret unseren Studenten und Kollegen sowie der Öffentlichkeit die enge Verflechtung aller wissenschaftlichen Einzeldisziplinen in der Biosphäre demonstrieren und beweisen kann. Das aber ist heute notwendiger denn je zuvor! Daher kann ich der Universität München nur gratulieren, daß sie diese traditionsreiche Station hier in Seon als Forschungs- und Ausbildungsstätte zur Verfügung hat, und Herrn Kollegen Siebeck möchte ich von ganzem Herzen wünschen, daß er als Schüler von Franz Ruttner hier im Geiste seines Lehrers die alte Lunz-Seeoner Tradition erfolgreich fortsetzen und erweitern kann.

Anschrift des Verfassers:
Prof. Dr. Hans-Joachim Elster
Limnologisches Institut der
Universität Konstanz
Postfach 5560
D-7750 Konstanz

Elemente der Steuerung und der Regulation in der Pelagialbiocoenose

Eine Einführung in das Thema des Symposions

Otto Siebeck

Das Thema des Symposions nennt 4 Begriffe, die wir zu definieren haben: Pelagialbiocoenose, Regulation, Steuerung und Elemente.

Unter der Pelagialbiocoenose verstehen wir die Lebensgemeinschaft des Pelagials d.h. der Freiwasserzone in Seen. Zu ihr gehören überwiegend Organismen, die sich aufgrund ihrer Schwebefähigkeit und/oder ihrer, das Absinken kompensierenden ausdauernden Schwimmfähigkeit in diesem Seebereich aufhalten, in welchem es im Gegensatz zu allen anderen Biotopen in Gewässern wie an Land keine Gelegenheit gibt, sich auf festem Substrat niederzulassen. Wir fassen alle diese Organismen, die autotrophen und die heterotrophen als Plankton zusammen und stellen sie dem Nekton gegenüber d.h. den Organismen, die zu weiten Ortsbewegungen fähig sind. Im Seepelagial sind das fast ausschließlich die Fische.

Was den Begriff der Regulation betrifft, so halten wir uns an die Definition derer, die ihn in den wissenschaftlichen Sprachgebrauch eingeführt haben. Das waren die Techniker. Für sie ist Regulation ein Vorgang, durch welchen ein bestimmter Zustand eines Systems trotz Störungen aufrecht erhalten wird. Wesentlich ist hierbei, daß die Regulation durch das System selbst erfolgt, während die Störungen von außerhalb auf das System einwirken. Mit anderen Worten: Die von außen kommenden Störungen bewirken innerhalb des Systems Gegenaktionen. Man bezeichnet die hierdurch zustandekommende Regulation daher auch als selbsttätige Regelung oder als Selbstregulation.

Der erste bekannte Mechanismus einer Regelung ist von einem Techniker (James WATT) erfunden worden. Ihm war es gelungen, die Drehzahl seiner Dampfmaschine mit einem sogenannten Fliehkraftregler aufrechtzuerhalten d.h. störungsbedingte Abweichungen nach unten oder nach oben zu vermeiden.

Wir wollen diesen Vorgang anhand eines besonders einfachen Beispiels kurz erläutern: bei der mechanischen Regulation des Wasserstandes in einem Behälter, dem fortlaufend Wasser zu- und abgeführt wird (Abb. 1).

Das Niveau des Wasserstandes kann durch einen Schwimmer angezeigt werden. Verbinden wir ihn starr mit einem Hebel, an dessen anderem Ende sich ein Schieber befindet, so bestimmt die Lage des Schwimmers die Position des Schiebers, damit aber auch den Querschnitt des Zulaufes und damit den Wasserzustrom.

Wenn aus irgendeinem Grund, der außerhalb des Systems liegt, die Wasserzufuhr zunimmt oder der Abfluß eingeschränkt wird, so steigt der Wasserpegel im Behälter über das gewünschte Niveau, wodurch der Wasserzustrom in der geschilderten Weise herabgesetzt wird. Der Übertragungsmechanismus zwischen Schwimmer und Schieber ist demnach so beschaffen, daß eine Aufwärtsbewegung des einen eine Abwärtsbewegung des anderen bewirkt. Man bezeichnet dies als Wirkungsumkehr; sie erfolgt — wie man der Abb. 1 entnehmen kann — innerhalb eines Wirkungskreises, woraus sich der Begriff Regelkreis mit negativer Rückkoppelung herleiten läßt.

Nach diesen Ausführungen können wir uns nun von

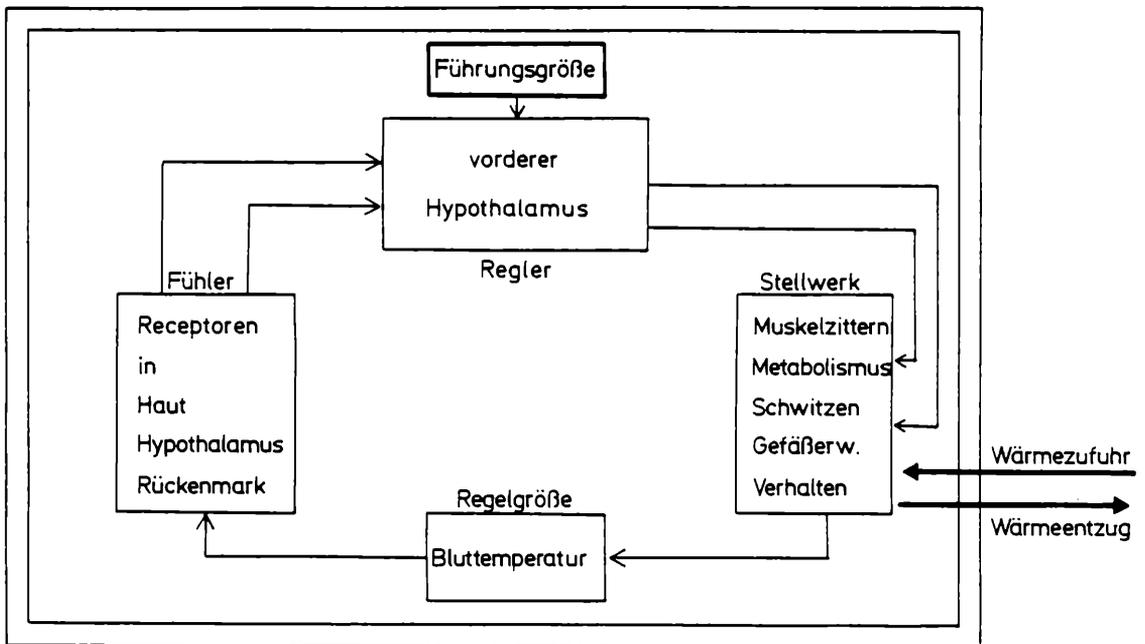
dem gewählten Beispiel lösen und die Kennzeichen des Regelkreises mit negativer Rückkoppelung allgemein betrachten (Abb. 2).

Mit Regelgröße wird derjenige Zustand des Systems bezeichnet, dessen Größe, der Sollwert, aufrecht zu erhalten ist. Eine von außen kommende Störung kann eine Abweichung vom Sollwert bewirken. Das ist der sogenannte Istwert, der vom Fühler aufgenommen und dem Regler zugeleitet wird. Der Regler veranlaßt die kompensierende Gegenaktion, die über das Stellglied wirksam wird.

Dieser Regelkreis mit negativer Rückkoppelung wird häufig als Vorstellungshilfe d.h. als Modell für physiologisch beschreibbare Vorgänge herangezogen, bei welchen analog des genannten Beispiels ein bestimmter Zusatz trotz Störeinflüsse durch Gegenaktionen aufrecht erhalten wird. Ein derartiges Modell ist nichts anderes als eine besonders anschauliche Hypothese, derzufolge die Abhängigkeitsbeziehungen der beteiligten Strukturen geprüft werden können. Das Modell bietet die Möglichkeit, den beteiligten Strukturen Funktionen zuzuordnen, nicht jedoch, diese Funktionen auf physiologischer Basis zu erklären (vgl. HASSENSTEIN 1966).

Dieser Sachverhalt könnte nun an vielen Beispielen demonstriert werden z.B. bei der Regulation des Blutzuckerspiegels, beim CO₂-Fluß zu den photosynthetisch aktiven Mesophyllzellen des Blattes und bei der Regulation der Bluttemperatur. Der zuletzt genannte Fall sei kurz beschrieben (Abb. 3). Die zu regelnde Größe ist die Bluttemperatur, die unter Normalbedingungen 37°C beträgt. Das ist der Sollwert. Gemessen wird die Bluttemperatur über Fühler, die in verschiedenen Teilen des Körpers liegen z.B. im Hypothalamus, im Rückenmark und in der Haut. Die Informationen dieser Fühler müssen dem Modell nach einem Regler zugeleitet werden. Diese Informationsübertragung erfolgt über bestimmte Nervenbahnen. Als Regler kann das ebenfalls im Hypothalamus gelegene Temperaturverarbeitungszentrum aufgefaßt werden, da man weiß, daß von hier aus thermoregulatorische Reaktionen ausgelöst werden, sobald die Bluttemperatur vom Sollwert abweicht. Es gibt verschiedene Strukturen mit sehr unterschiedlichen Funktionen, die man als Stellglieder betrachten kann: Bei zu niedriger Temperatur wird durch erhöhten Stoffwechsel und/oder Muskelaktivität (Muskelzittern) Wärme produziert; bei zu hohen Temperaturen wird die Schweißbildung gefördert (Schwitzen), um durch Verdunstung Wärme abzuführen und durch vasomotorische Reaktionen die Hautdurchblutung zu fördern d.h. vermehrt Wärme zur Körperperipherie zu transportieren. Diese Vorgänge, welchen sehr unterschiedliche Mechanismen zugrunde liegen, werden zusätzlich durch komplexe Verhaltensweisen des betreffenden Individuums unterstützt.

Dieses stark vereinfachte Beispiel (vgl. ECKERT 1986) möge genügen, um einerseits die Hilfestellung des Modells zu demonstrieren, indem es die Möglichkeit schafft, funktionelle Zusammenhänge und die ihnen zugrundeliegenden Strukturen gezielt zu suchen und andererseits aber auch, um zu zeigen, daß es keinerlei Hilfestellung bieten kann, um die beteiligten Mechanismen auf physiologischer Basis zu verstehen.



Regulation der Bluttemperatur

Abbildung 3

Beispiel aus der Physiologie für die Anwendung des Regelkreises

einer Art in einem zusammenhängenden Biotop) und Biocoenose (=Gemeinschaft sämtlicher Populationen der verschiedenen Arten in einem zusammenhängenden Biotop) gibt es Phänomene, die als Gleichgewichte gedeutet werden können. Wenn man sich überlegt, wie diese Gleichgewichte zustande kommen und wie sie über längere Zeit erhalten bleiben, erweist sich die Anwendung des Regelkreises mit negativer Rückkoppelung oft als hilfreiches Modell, obgleich die Komplexität der beteiligten Komponenten detaillierte Analogieschlüsse kaum zuläßt.

Das hier vereinfachend wiedergegebene Beispiel der Regulation der Bluttemperatur hat gezeigt, wie komplex die Beziehungen bereits innerhalb eines Organismus im Vergleich zu dem eingangs erläuterten technischen System sind. Dennoch bestand die Möglichkeit, Funktionseinheiten aufzusuchen, die formal jenen des technischen Systems (Fühler, Regler, Stellglied vgl. Abb. 3) entsprechen. Es ist auch noch ohne weiteres möglich, das betreffende System als Funktionseinheit von seiner Umgebung abzugrenzen. Bei einer Population ist das nicht mehr so einfach (Abb. 4).

Oft beobachten wir über erheblich lange Zeitschnitte eine innerhalb gewisser Grenzen liegende Populationsdichte trotz anhaltender Vermehrung oder anhaltender Mortalität. Wenn hier ein Gleichgewicht zu fordern ist, wie wird es geregelt? Läßt sich die Population als funktionelle Einheit auffassen? Wenn ja, was liegt innerhalb dieses Systems, was außerhalb? Wo befindet sich das Kontrollsystem? Welcher Natur ist es? Wo liegt der Regler, wo das Stellglied?

Der Versuch diese Begriffe zuzuordnen, stößt meist auf derart große Schwierigkeiten, daß es fraglich erscheint, ob diese Methode schon sinnvoll anzuwenden ist, bevor wir nicht wesentlich mehr über die vielfältigen Wechselbeziehungen der verschiedenen Populationen in ihrer Biocoenose wissen.

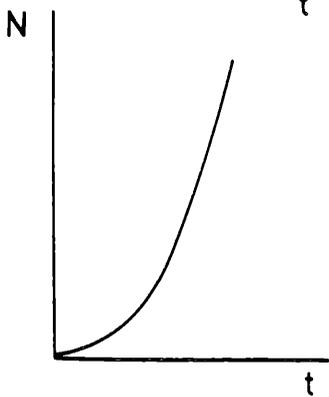
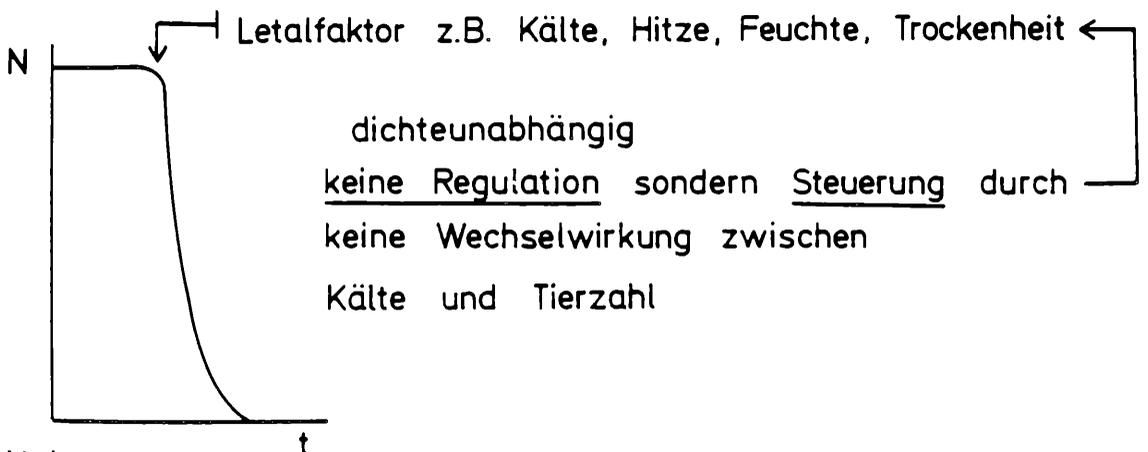
Das folgt auch aus den betreffenden Diskussionen in der Literatur (z.B. STUGREN 1978) und die Referate dieses Symposiums werden dies nur bestätigen können. Insofern erscheint das gewählte Thema unseres Symposiums beinahe vermessen!

Nun ist aber bekannt, daß die Pelagialbiocoenose vergleichsweise einfach strukturiert ist. Aus diesem Grund ist sie unter den Limnologen nicht nur ein bevorzugtes Studienobjekt, sondern auch das am besten bekannte. So sollte man erwarten, daß das Studium der Wechselbeziehungen innerhalb dieser Lebensgemeinschaft am ehesten zu neuen Erkenntnissen führt. Diese Argumentation darf aber nicht darüber hinwegtäuschen, daß es kaum Freilanduntersuchungen gibt, die sich gezielt mit der Frage von Regelungsvorgängen befassen. In fast allen Fällen stehen andere Fragen im Vordergrund wie z.B. Konkurrenzbeziehungen und Räuber-Beute Beziehungen, wobei die Komplexität meist dazu zwingt, sich auf Zweierbeziehungen zu beschränken. Auch in diesen Fällen besteht kein Zweifel, daß sie als wichtige funktionelle Elemente in Regelungsvorgängen wirksam sind. Damit ist auch gesagt, was wir unter Elementen der Regulation verstehen wollen: Es sind Funktions- bzw. die Struktureinheiten, die an irgendeiner Stelle des Wirkungskreises stehen.

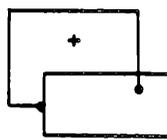
Man wird dem gegenwärtigen Stand der Forschung einschlägiger Themen wohl am ehesten gerecht, wenn man das Bemühen hervorhebt, die Art der unterschiedlichen Beziehungen zwischen den Gliedern der Pelagialbiocoenose zu analysieren. Das geht in der Regel aber nicht, ohne Berücksichtigung der physikalischen und der chemischen Umweltfaktoren, womit auch Beziehungen behandelt werden, die nicht zu den Regelungsvorgängen gehören, zu deren Verständnis aber untentbehrlich sind.

Das Spektrum unterschiedlicher Beziehungen, die in den Referaten dieses Symposiums zur Sprache kommen werden, reicht somit von den ersten Andeutungen von Beziehungen wie sie sich aus dem Nachweis von Korrelationen ergeben, über kausal begründbare Beziehungen, unter welchen die Steuerungen eine besondere Rolle spielen, bis zu den Wechselwirkungen, die als positive oder negative Rückkoppelungen zu verstehen sind.

Eines ist unbestreitbar: die Komplexität der Beziehungen zwingt zur eindeutigen Anwendung der Begriffe bzw. zur strengen Beachtung der gültigen Defi-

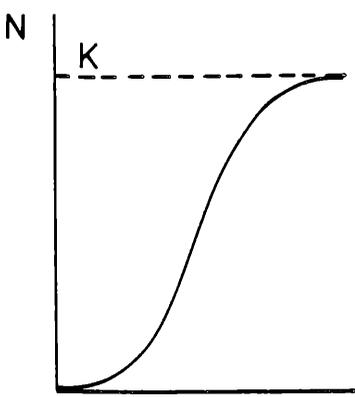


dichteabhängig
keine Regulation
 Wechselwirkung: positive Rückkoppelung

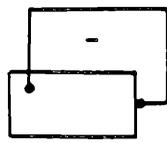


$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N$$

exponentielles Wachstum

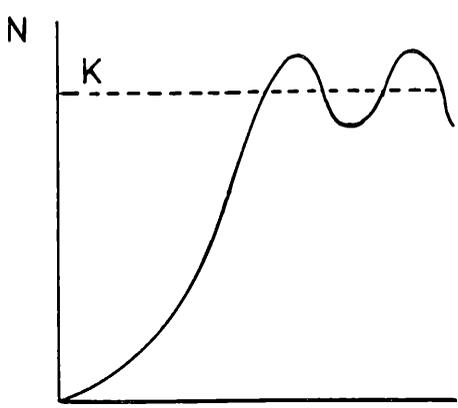


dichteabhängig (Hemmfaktor K)
Regulation: negative Rückkoppelung

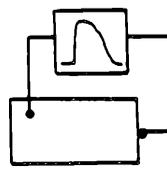


$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \frac{K-N}{K}$$

logistisches Wachstum



dichteabhängig (Hemmfaktor K)
Regulation: negative Rückkoppelung
 mit Reaktionszeitverzögerung



$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \frac{K-N(t-\tau)}{K}$$

Abbildung 4

nitionen. Da die Begriffe aus der Technik übernommen worden sind und seit langem in der Physiologie angewendet werden, liegen auch die Bedingungen für ihre Anwendung in der Ökologie fest. Es darf nicht von Regelung die Rede sein, wenn Steuerung gemeint ist und umgekehrt. Die Unterschiede zwischen den gebräuchlichsten Begriffen sind klar (Abb. 5): Von

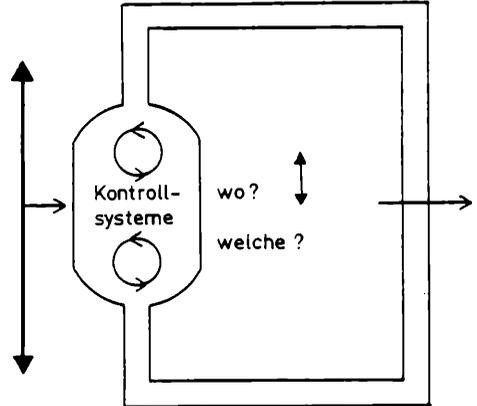
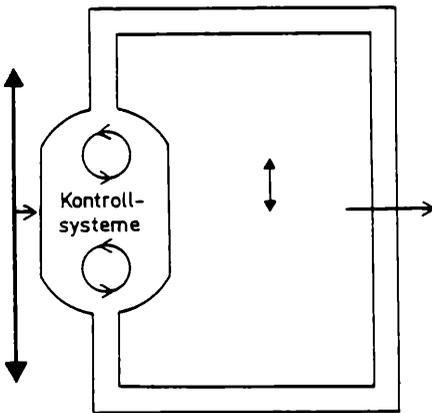
Steuerung spricht man in der Ökologie bei dichte-unabhängigen Wirkungen. Es liegt somit eine einsinnige Wirkung vor. Niedrige Temperatur kann z. B. zu hoher Mortalität führen, doch steigt die Temperatur nicht mit der Zahl der Toten. Die allgemeine Definition lautet: Steuerung ist ein Vorgang, bei welchem die von außen kommenden Eingangsgrößen die Aus-

Physiologische Funktionseinheit

Ökologische Funktionseinheit

Regelgröße: Chemisches Milieu
Temperatur u. a.

Regelgröße: Populationsdichte



Außen: Große Änderungen
Innen: Kleine Änderungen } entsprechender Parameter

Außen: ?
Innen: ?

Homöostase
inneres Milieu

Homöostase
Populationsdichte

System: Zelle, Organismus

System: Population ?

Abbildung 5

gangsgrößen des Systems in Richtung und Geschwindigkeit beeinflussen, ohne daß eine Rückmeldung auf die Eingangsgrößen erfolgt.

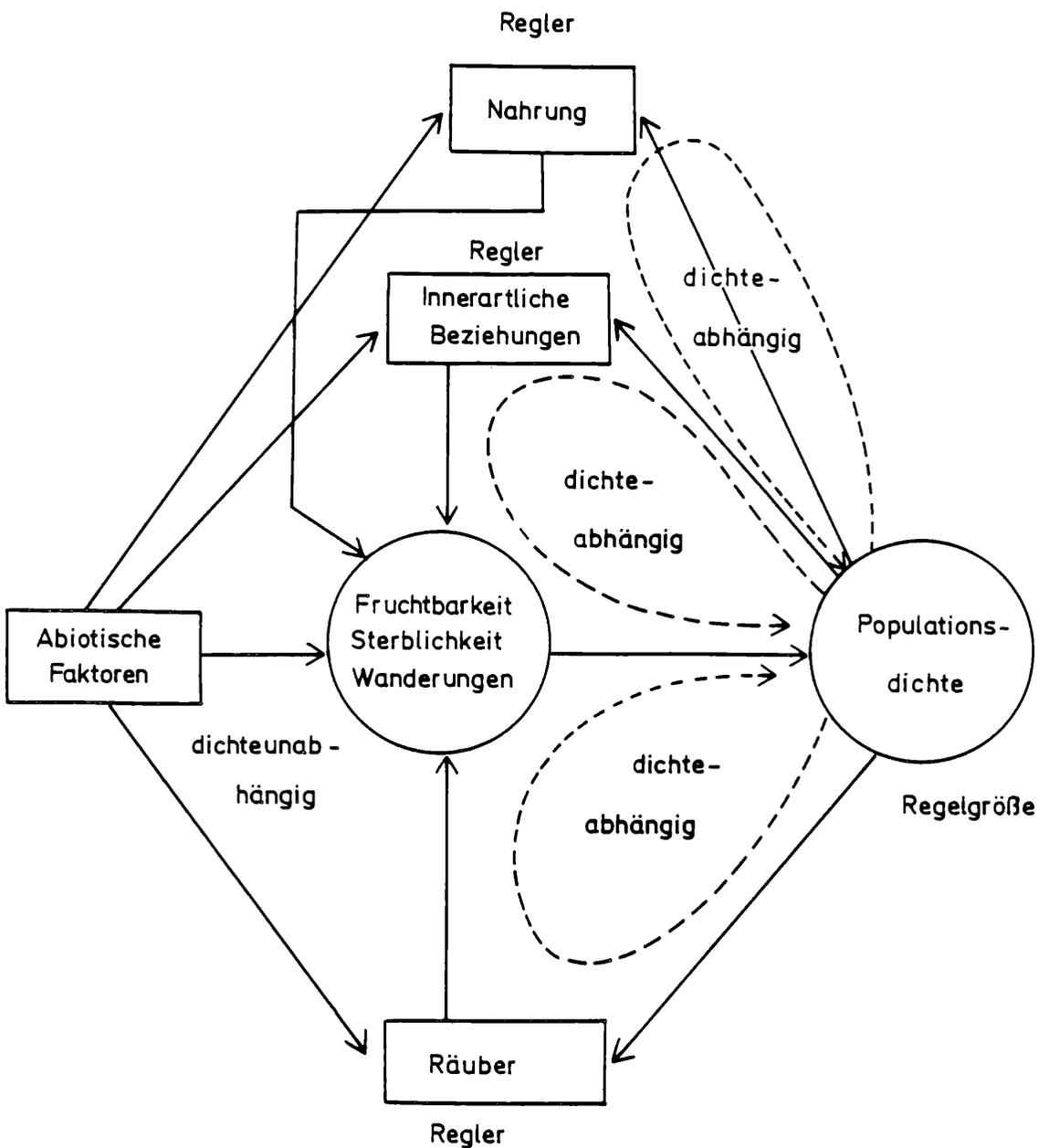
Dichteabhängige Wirkungen lassen sich durch Rückkoppelungen beschreiben. Sie können positiv sein — wie in der exponentiellen Wachstumsphase — oder sie können negativ sein — wie im Falle des sogenannten logistischen Populationswachstums, das in Abhängigkeit verschiedener Eigenschaften (z. B. Reaktionszeitverzögerungen) einen innerhalb gewisser Grenzen unterschiedlichen Verlauf zeigt.

In der Literatur (z. B. REMMERT 1978) wird sehr häufig auf das Beispiel des Populationswachstums der Amerikanischen Feldmaus (*Microtus pennsylvanicus*) hingewiesen, um einen in diesem Zusammenhang wichtigen Sachverhalt zu erläutern. Wenn trotz anhaltender rasanter Vermehrungsphase die Population dieser Mäuseart nicht weiter ansteigt, so soll dies nach MYERS und KREBS (1974) daran liegen, daß bevorzugt solche Weibchen auswandern, die besonders fortpflanzungsträchtig sind. Sie reagieren auf die beginnende Überbevölkerung mit größerer Empfindlichkeit als die zurückbleibenden Weibchen, die sich durch eine relativ niedrige Fortpflanzungsrate und erhöhte Aggressivität auszeichnen. So verlangsamt sich die Wachstumsrate der Population mit zunehmender Dichte durch die Trennung der sich unterschiedlich verhaltenden Weibchen. Das ist eine dichteabhängige Reaktion, deren besondere Komponente darin besteht, daß sie anscheinend unabhängig von Außenfaktoren wie z. B. Nahrungsmangel erfolgt. Falls dies zutrifft, würde der Regler innerhalb der Population bzw. seiner Mitglieder liegen. Durch diese Besonderheit spricht man von einer Selbstregulation (vgl. STUGREN 1978): die Regulation erfolgt durch das System selbst. Diese Betonung erscheint aber nicht zwingend, da der geschilderte Fall dem Typ der selbst-

tätigen Regelung — wie im Beispiel der Regelung des Wasserniveaus — entspricht.

Häufiger sind anscheinend die Fälle, bei welchen das Populationswachstum vom Nahrungsangebot reguliert wird. Ist das Nahrungsangebot groß, so wächst die Population. Mit zunehmender Populationsdichte wird der Fraßdruck auf das Nahrungsangebot immer größer; das Nahrungsangebot schrumpft daher. Mit einem sich vermindernenden Nahrungsangebot sinkt aber auch die Populationsdichte, und so nimmt der Fraßdruck auf das Nahrungsangebot wieder ab. Zwischen Populationsgröße und Nahrungsangebot pendelt sich somit eine Art Gleichgewichtslage ein. Nun liegt der Regler nicht wie im zuvor genannten Beispiel innerhalb der Population des Konsumenten, sondern außerhalb: im Nahrungsangebot. Das gilt umgekehrt aber auch für das Nahrungsangebot, das für die herbivoren Zooplankter u. a. das Phytoplankton darstellen würde. Dieses wird von den Konsumenten reguliert. Diesen Fall — von welcher Seite man ihn auch betrachtet, stellt man als äußere Regelung der Selbstregulation gegenüber. Es liegt auf der Hand, daß solche Unterscheidungen lediglich davon abhängig sind, wo man die Grenzen der betrachteten Funktionseinheit (= System) zieht. Weshalb muß die Population der Konsumenten die Funktionseinheit sein bzw. das Phytoplankton und nicht beide zusammen durch die bestehende enge Nahrungsbeziehung eine gemeinsame Funktionseinheit? Der gegenwärtige Stand unseres Wissens läßt viele verschiedene Denkmöglichkeiten zu, eigentlich noch viel zu viele, und das ist immer ein untrügliches Zeichen dafür, daß es zu große Wissenslücken gibt.

Möglicherweise sind die für die Selbstregulation und äußere Regulation genannten Beispiele gewissermaßen Extremfälle, indem die genannten Beziehungen überpointiert werden. Es spricht jedenfalls einiges da-



vereinfachendes Schema zu dichteabhängigen Wechselwirkungen und dichteunabhängigen Einflüssen welche die Populationsdichte beeinflussen bzw. regeln

Abbildung 6

für, daß sie ihren Rang bei Berücksichtigung aller anderen bestehenden Wechselwirkungen nicht immer beibehalten würden.

In Abb. 6 wird angedeutet, daß die Größe einer Population, um bei diesem Beispiel zu bleiben, in ein Netz von Abhängigkeiten eingebettet ist, unter welchen sich dichteabhängige und dichteunabhängige befinden. Hinzu kommt, daß diese Beziehungen sich unter saisonal bedingten Unterschieden immer wieder neu gestalten, nicht zuletzt durch die sich ändernde Artenzusammensetzung. Aber auch dieser Wechsel erfolgt in intakten Lebensgemeinschaften nicht zufällig, sondern in vorhersagbarer Weise, woraus auf Regulationsvorgänge geschlossen werden muß, die auf einer

ganz anderen Ebene liegen müssen, als die bisher betrachteten Fälle.

Die Vortragsthemen unseres Symposions lassen erwarten, daß ein großer Teil der verschiedenartigen Beziehungen zwischen ausgewählten Populationen und ihrer abiotischen und biotischen Umwelt zur Sprache kommen wird.

In dem Vortrag von Frau Kollegin DIRMHIRN: „Das Bestrahlungsenergieangebot in der Hydrosphäre“ und in dem Vortrag von Herrn Kollegen IMBÖDEN: „Der Einfluß physikalischer Prozesse auf chemisch-biologische Vorgänge im See“ werden vor allem solche Faktoren behandelt, die einen steuernden Einfluß auf die Biocoenose und ihre Teile haben. Wie diese

steuernden Einflüsse von Planktoncrustaceen verarbeitet werden und welche Folgen sich daraus für das Verhalten dieser Tiere ergeben, wird Herr Kollege RINGELBERG in seinem Vortrag „Betrachtungen zur Kausalität und Finalität der tagesperiodischen Vertikalwanderung des Crustaceenplanktons“ darlegen. Wie das Phytoplankton in seiner Gesamtheit auf den steuernden Einfluß des Energieangebots photosynthetisch nutzbarer Strahlung und auf das Nährstoffangebot reagiert, wird von Herrn Kollegen TILZER unter dem Thema „Die Steuerung des Produktionsprozesses des Phytoplanktons“ abgehandelt. Auf ein besonders wichtiges Element der Regulation, nämlich auf das Phänomen der Konkurrenz wird Herr Kollege SOMMER eingehen. Sein Thema lautet: „Der Einfluß der Nährstoffkonkurrenz auf die Artenzusammensetzung der Phytoplanktons“, und Herr Kollege DOKULIL wird mit dem Thema „Faktoren der Steuerung und der Regulation in Phytoplanktonpopulationen“ weitere Aspekte heranziehen.

Bei den folgenden Vorträgen geht es dann um Interaktionen zwischen Phytoplankton und Zooplankton, zwischen den Vertretern des Zooplanktons untereinander und schließlich zwischen den Bakterien, dem Phytoplankton und dem Zooplankton. Während Herr Kollege GELLER in seinem Vortrag „Die diurnale Vertikalwanderung des Zooplanktons im Bodensee und ihre populationsbiologischen Auswirkungen“ die Steuerungseinflüsse in den Vordergrund stellt, behandelt Herr Kollege LAMPERT u. a. typische Regulationsvorgänge. Sein Thema lautet: „Was bestimmt die Struktur von pelagischen Biocoenosen? Die Rolle von Phyto- und Zooplankton-Interaktionen“ Herr Kollege WALZ diskutiert in seinem Vortrag „Wie werden Rotatorienpopulationen reguliert?

Beziehungen zwischen Rotatorien, Crustaceen und Phytoplankton“ Hinweise auf Regulationsvorgänge, mögliche Komponenten der Regulation und der Einnischung, während der letzte Vortragende, Herr Kollege GÜDE unter dem Thema „Beeinflussung des Bakterienplanktons durch seine Konsumenten“ auf die Interaktionen zwischen Phytoplankton, Zooplankton und Bakterien eingehen wird.

Damit werden zahlreiche wichtige Themen der Pelagialforschung behandelt, fast schon zu viele für die Kürze der Zeit. Packen wir die Aufgabe an, die wir uns gestellt haben!

Literatur:

- ECKERT, R. (1986):
Tierphysiologie; pp. 697;
Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- HASSENSTEIN, B. (1966):
Kybernetik und Biologische Forschung;
In: Handbuch der Biologie; Herausg.: F. Gessner;
Bd. I, S. 629-712;
Akad. Verlagsgesellsch. Athenaion, Frankfurt.
- MYERS, J. und KREBS, C. J. (1974):
Population Cycles in Rodents.-
Sci.Amer., S. 38-46
- REMMERT, H. (1978):
Ökologie; pp. 269;
Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- STUGREN, B. (1978):
Grundlagen der allgemeinen Ökologie; pp. 312;
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Otto Siebeck
Zoologisches Institut der Universität München
Seidlstraße 25
D-8000 München 2

Der Einfluß physikalischer Prozesse auf chemisch-biologische Vorgänge im See

Dieter M. Imboden

1. Energieflüsse im See

Die Physik spielt in der Diskussion ökologischer Selbstregulation eine wichtige Rolle, nicht als Regelement, sondern als die wichtigste äußere Störung, welche durch das Ökosystem abgefangen, reguliert werden muß. Diese äußeren Störungen, gleichsam das Testgelände der Selbstregulation, sind die Folge von zeitlich sich ständig wandelnder Energieflüsse.

Die Wirkung dieser Flüsse ist im See stark anisotrop, d.h. in der Horizontalen weit direkter als in der Vertikalen. Entsprechend wird sich deren Regulation als verschieden erweisen, wobei der „langsameren“ Vertikalrichtung eindeutig größere ökologische Bedeutung zukommt. Beginnen wir also mit einer Diskussion über Energieflüsse:

Im Prinzip wirken zwei Arten von Energie auf den See, thermische und mechanische. Die thermischen Energieumsätze, welche im vorangehenden Kapitel über das Strahlungsangebot in Atmosphäre und Hydrosphäre zur Sprache kommen, sind zwar um einige Zehnerpotenzen größer als die mechanischen (Abb. 1); so beträgt auch während einer sehr starken Sturmes der Eintrag an kinetischer Energie in Form von Wellen und Strömungen kaum mehr als einige Hundertstel Watt pro m^2 . Doch Strömungen, so klein ihr Anteil an der Energiebilanz des Sees auch sein mögen, stellen geordnete Bewegung dar, welche Stoffe und Wärme im See über größere Distanzen transportieren und somit die Partner für die chemischen und biologischen Prozesse zusammenführen sowie via Oberflächentemperatur den thermischen Energiehaushalt indirekt mitbeeinflussen.

Der mechanische Energieinhalt umfaßt erstens das gesamte Spektrum von Bewegungsenergien (kinetische Energie), angefangen bei den großräumigen Seeströmungen über lokale Wirbel bis hinunter zur kleinräumigen Turbulenz; auch die Energie der Oberflächen- und internen Wellen ist dazu zu zählen. Zweitens gehört zum mechanischen Energiefluß die Veränderung der potentiellen Energie der Wassermassen, wie sie als Folge von vertikaler Temperatur- bzw. Dichte-Schichtung auftritt.

Als Illustration für die potentielle Energie stelle man sich eine Wassersäule der Höhe h vor, welche je zur Hälfte aus Wasser der Temperatur von $10^\circ C$ (unten) und $20^\circ C$ (oben) besteht (Abb. 2a): Infolge der Konzentrierung des schweren ($10^\circ C$) Wassers in der unteren Hälfte liegt der Massenschwerpunkt S_M unterhalb des Volumenschwerpunktes S_V . Wird die Wassersäule vollständig durchmischt, so steigt S_M der jetzt durchgehend $15^\circ C$ warmen Wassermasse auf die Höhe S_V an: Als Folge der Durchmischung hat sich die potentielle Energie der Wassermasse vergrößert; die entsprechende Energie ist dem kinetischen Energieinhalt entzogen worden. Befindet sich hingegen zu Beginn das kältere (also schwere) Wasser in der oberen Schicht — etwa als Folge einer Abkühlung in der Oberfläche-, so liegt S_M über S_V (Abb. 2b). Die Durchmischung läuft spontan ab, wobei sich die frei werdende potentielle Energie in kinetische Energie (Konvektion, Turbulenz) umwandelt.

Der mechanische Energiehaushalt (wie übrigens auch der thermische) wird hauptsächlich von der Seeoberfläche her, nämlich von der Zufuhr kinetischer Energie durch den Wind, beeinflusst. Die sog. Wind-indu-

zierten Strömungen zerfallen (dissipieren) in einer Kette von komplexen Vorgängen bis hinunter zu jenen kleinsten Wirbeln, bei denen alle Energie durch interne Reibung des Wassers (Viskosität) in Wärme umgewandelt wird (vgl. Abschnitt 3). Auch die Zuflüsse führen dem See mechanische Energie zu, welche sich als Strömung, Turbulenz und als Veränderung der vertikalen Temperaturverteilung (potentielle Energie) manifestiert. Die Absorption von Strahlungsenergie in den oberflächennahen Schichten bewirkt einen vertikalen Temperatur- bzw. Dichtegradienten und damit eine Bewegung des Massenschwerpunktes S_M nach unten. Die Windkraft hebt die Schichtung innerhalb einer gewissen Oberflächenschicht der Dicke z_E (dem sog. Epilimnion) wieder auf (Abb. 3) Die Lage von z_E ist somit das Resultat eines dynamischen Gleichgewichtes zwischen Einstrahlung und Wind und damit stark abhängig von der Jahreszeit. Während im Frühling und Sommer als Folge des großen Wärmeflusses von der Atmosphäre in den See die Produktion von potentieller Energie gegenüber der vom Wind induzierten Turbulenz überwiegt und z_E somit sehr klein ist, wird im August oder September der Wärmefluß von der Atmosphäre in den See negativ (der See kühlt sich ab). Die Tiefe des Epilimnions wächst — auch wenn keine mechanische Turbulenz eingetragen wird — nur schon wegen der aus potentieller Energie frei werdenden Turbulenz (konvektive Turbulenz). Ein Beispiel findet sich in Abb. 2b.

Schreitet die Absenkung der Durchmischungstiefe z_E während des Winters so rasch voran, daß z_E noch vor dem Einsetzen der neuen Stagnationsperiode im Frühling die maximale Seetiefe erreicht, so spricht man von einer Vollzirkulation; der See heißt holomiktisch. Ist dies nicht der Fall, so nennt man den See meromiktisch; in solchen Seen bleiben die tiefsten Wassermassen von der Zirkulation ausgeschlossen, was allerdings — wie noch zu zeigen ist — nicht heißt, es bestünde überhaupt kein Austausch mit dem übrigen Seewasser. Kleine Wassertiefen, ein kaltes Klima und starke Winde begünstigen das Auftreten von holomiktischen Seen. Im Vierwaldstättersee, am Nordrand der Zentralschweizer Alpen gelegen, ist beispielsweise als Folge der starken Windeinwirkung (Föhn) das in der N/S-Richtung gelegene Urner Becken holomiktisch, während das benachbarte Gersauer Becken aus topographischen Gründen vom Wind abgeschirmt und deshalb nur fakultativ holomiktisch ist (Vollzirkulation nicht jährlich), dies obschon beide Becken praktisch gleich tief (200 und 214 m) und — abgesehen vom Wind — den gleichen meteorologischen Bedingungen ausgesetzt sind.

Um das bisher Gesagte zu konkretisieren, wollen wir nun die erwähnten Energieflüsse quantifizieren und beginnen dabei mit der Wirkung des Windes. An der Grenze zweier verschiedenartiger, insbesondere nicht mischbarer Medien bilden sich sog. molekulare Grenzschichten aus. Molekular heißt diese dünne Schicht deshalb, weil in ihr nur molekulare Transportprozesse (wie molekulare Diffusion von Wärme und gelösten Substanzen) stattfinden, turbulente Strömungswirbel hingegen nicht in sie vordringen können (Über Turbulenz wird noch im Abschnitt 3 zu sprechen sein). Die wichtigsten Grenzflächen im

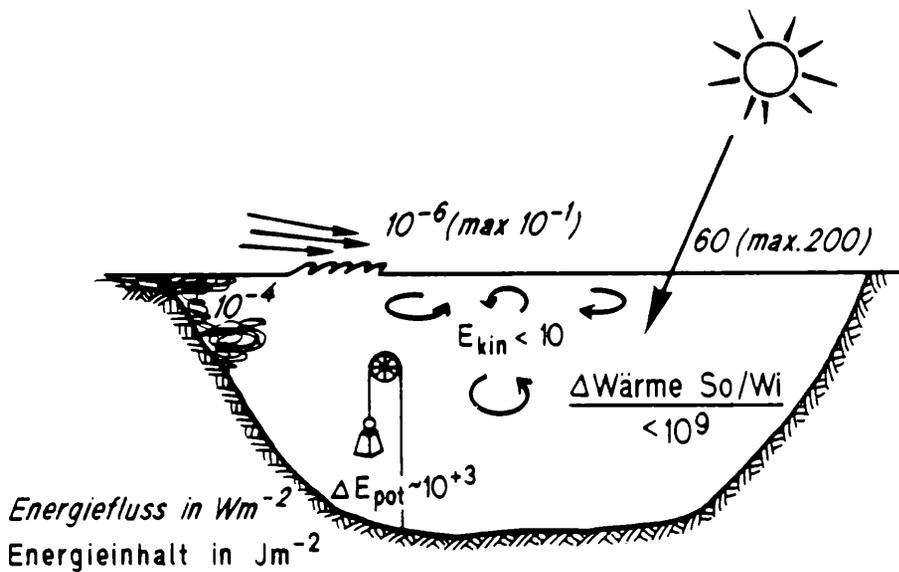


Abbildung 1

Typische Energieflüsse und Energieinhalte in einem See. Flüsse sind Wärmeaustausch (thermische Energie), Wind und Zuflüsse (beide kinetische Energie). In Mitteleuropa beträgt der thermische Energiefluß im Mittel 60 Wm^{-2} , nämlich je rund 6 Monate in den See hinein bzw. aus dem See heraus. Dies entspricht einer Wärmeeinhaltsveränderung zwischen Sommer und Winter von rund 10^9 Jm^{-2} . E_{pot} ist in der Dichteschicht gespeichert, E_{kin} als Bewegungsenergie der Seeströmungen.

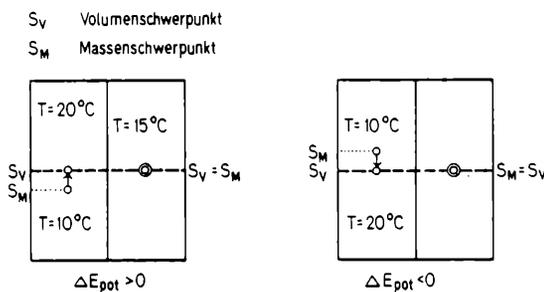


Abbildung 2

a (links): Als Folge einer Durchmischung der beiden Wassermassen unterschiedlicher Temperatur wandert der Massenschwerpunkt (S_M) zum Volumenschwerpunkt S_V hinauf, was einem Anstieg der potentiellen Energie entspricht und somit nur unter Einfluß eines externen mechanischen Energieinputes (Wind, Zuflüsse) abläuft.
b (rechts): Eine inverse Schichtung (kaltes, schweres Wasser auf warmem Wasser) mischt spontan; es wird turbulente kinetische Energie frei.

See sind der Seegrund und die Wasseroberfläche (wo es zwei Grenzschichten gibt, eine in der Luft, die andere im Wasser, vgl. Abb. 4). Man darf sich diese Grenzschicht nun aber nicht zu wörtlich als feste Haut vorstellen. Vielmehr wird sie sich je nach Wind und Wasserbewegung immer wieder verändern. Ihre „scheinbare“ Dicke hängt ferner nicht nur vom Wind, sondern auch von der „Fähigkeit“ der durch die Schicht zu transferierenden Größe ab, in die molekulare Schicht vorzustoßen. Da beispielsweise der Koeffizient der molekularen Wärmediffusion ungefähr 100-mal größer ist als derjenige von gelösten Substanzen (etwa von gelöstem molekularem Sauerstoff), „spürt“ der Sauerstoff eine viel dickere Grenzschicht (typischerweise einige Zehntel Millimeter dick) als beispielsweise der thermische Energiefluß.

Das größte molekulare „Penetrationsvermögen“ (und damit die kleinste Grenzschicht) besitzt die Bewegungsenergie oder genauer der sog. Impulsfluß. Es ist

dieser Fluß, welcher die Energie des Windfeldes auf das Wasser überträgt und damit Wellen, Turbulenz und Seeströmungen erzeugt. Der molekulare Diffusionskoeffizient für Impuls heißt kinematische Viskosität ν . Liegen zwei Flüssigkeitsschichten mit unterschiedlicher horizontaler Geschwindigkeit u übereinander, so wandert bekanntlich als Folge der Viskosität ein Impuls von der schnelleren Flüssigkeit zur langsameren; die Geschwindigkeiten gleichen sich an. Der Geschwindigkeitsunterschied (oder präziser der Geschwindigkeitsgradient, d.h. die Veränderung der Geschwindigkeit pro Distanz senkrecht zur Strömungsrichtung) heißt Schubspannung τ (vgl. Tabelle 1 für Definitionen und Einheiten): Je größer τ , desto größer der Impulsübertrag vom rascheren Medium (Luft) ins langsamere (Wasser). Mit τ und der Dichte von Luft ρ_L kann man eine sog. Reibungsgeschwindigkeit u_* definieren:

$$(1) \quad u_* = (\tau / \rho_L)^{1/2} \quad [\text{m/s}]$$

Da der Impulsfluß (bzw. die Schubspannung) τ durch die beiden Grenzschichten hindurch konstant sein muß (es gibt ja dort keine anderen Bewegungen, welche sonst noch Impuls aufnehmen (oder abgeben) und damit auch bei variierendem τ dem Impulssatz genüge tun könnten!), folgt für die Reibungsgeschwindigkeit in der wasserseitigen Grenzschicht (siehe Abb. 4):

$$(2) \quad \tau = \rho_L u_*^2 = \rho_V v_*^2 \text{ bzw. } v_* = \left(\frac{\rho_L}{\rho_V}\right)^{1/2} u_*$$

Der Energieübertrag durch den Wind an der luftseitigen Grenze (pro Fläche und Zeit, d.h. im Wm^{-2}) ist

$$(3) \quad P_w^* = \tau u_* = \rho_L u_*^3 \quad [\text{Wm}^{-2}]$$

(Beachte für das Verständnis dieser Gleichung, daß τ eine Kraft pro Fläche darstellt, welche — mit einem Weg pro Zeit multipliziert — zu einer Leistung pro Fläche führt!)

Entsprechend gilt für den Energieeintrag an der wasserseitigen Grenze

$$(4) \quad P_w = \tau v_* = \rho_V v_*^3 = (\rho_L^3 / \rho)^{1/2} u_*^3 \quad [\text{Wm}^{-2}]$$

Der kinetische Energieverlust in der Grenzschicht ist also

$$(5) \quad \Delta P_w = P_w^* - P_w = u_*^3 \rho_L (1 - (\rho_L / \rho)^{1/2}) \quad [\text{Wm}^{-2}]$$

Nach Tab. 2 werden somit rund 96.5 % der Energie in der Grenzschicht in Reibungswärme umgewandelt. Ideale Energieübertragung existiert nur für Fluide gleicher Dichte!

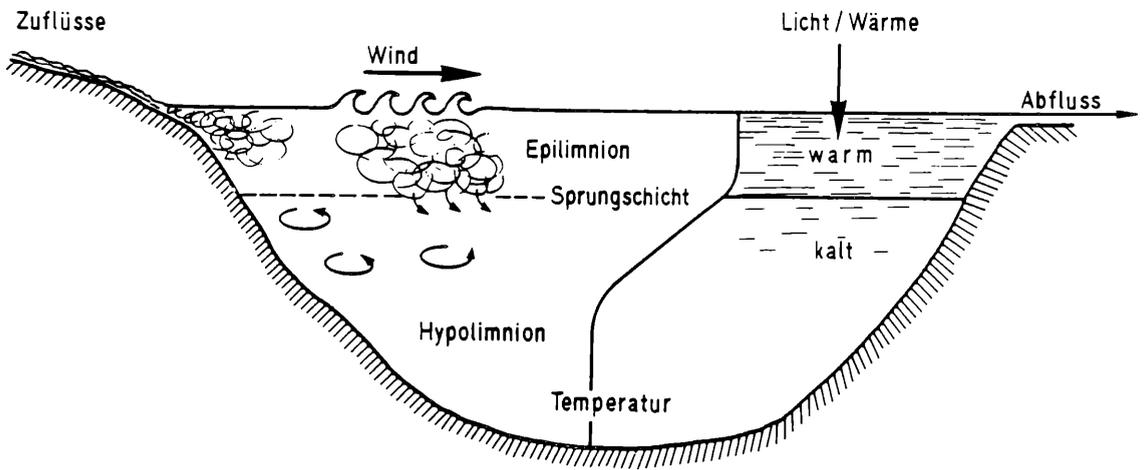


Abbildung 3

Die „Konkurrenz“ zwischen thermischer (rechts) und mechanischer (links) Energie im See: Die Sonneneinstrahlung schichtet den See, Wind und Zuflüsse mischen ihn.

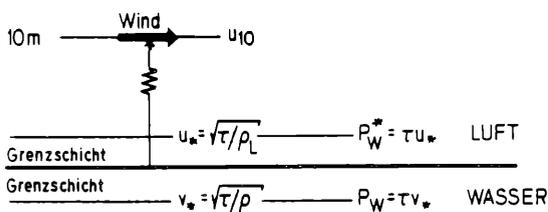


Abbildung 4

Der Eintrag von Bewegungsenergie (Impuls) vom Wind ins Wasser. Die „freie“ Windgeschwindigkeit u_{10} (10 m über der Wasseroberfläche gemessen) bewirkt in der Luft- bzw. Wasserseitigen molekularen Grenzschicht eine Schubspannung τ . u_* und v_* sind die sog. Reibungsgeschwindigkeiten, P_w^* bzw. P_w der Fluß von kinetischer Energie pro Fläche und Zeit.

Da in den wenigsten Fällen u_* aus Messungen bekannt ist oder durch eine Theorie genügend gut berechnet werden könnte, wird üblicherweise eine empirische Formel benutzt, welche die Windgeschwindigkeit in der Höhe z über dem Wasser, u_z , mit u_* verbindet, nämlich

Tabelle 1

Definition der Größen zur Beschreibung der thermischen und mechanischen Energieflüsse an der Seeoberfläche

c	[J kg ⁻¹ °C ⁻¹]	Spezifische Wärme von Wasser bei konstantem Volumen ($c = 4180 \text{ J kg}^{-1} \text{ °C}^{-1}$)
C_z	[—]	Windschubkoeffizient für Windgeschwindigkeit, welche in der Höhe z über der Wasseroberfläche gemessen wird
g	[ms ⁻²]	Erdbeschleunigung ($g = 9.81 \text{ ms}^{-2}$)
H_{tot}	[Wm ⁻²]	Netto-Wärmefluß von der Luft ins Wasser
L	[m]	Monin-Obukhov Länge (siehe Gleichung 12)
u_*, v_*	[ms ⁻¹]	Reibungsgeschwindigkeit in Luft- bzw. Wasser-Grenzschicht
$\alpha = -\frac{1}{\rho} \frac{d\rho}{dT}$	[°C ⁻¹]	thermischer Ausdehnungskoeffizient von Wasser, Näherung für Temperaturen T zwischen 0 und 20 °C: $\alpha = 14 \times 10^{-6} (T - 4 \text{ °C})$
ρ, ρ_L	[kg m ⁻³]	Dichte von Wasser und Luft
τ		Schubspannung in Grenzschicht (siehe Abb. 4)

Tabelle 2

Dichte von Luft und Wasser

	0°C	10°C	20°C
Dichte Luft ρ_L (g cm ⁻³)	1.273×10^{-3}	1.231×10^{-3}	1.189×10^{-3}
$(\rho_L/\rho_w)^{1/2}$	0.0357	0.0351	0.0345

*) H_{tot} ist ein Nettowärmefluß und berechnet sich aus der Differenz zwischen allen ins Wasser hinein und allen aus dem Wasser heraus führenden Wärmeflüssen.

$$(6) \quad u_*^2 = C_z u_z^2$$

Für $z = 10 \text{ m}$ liegt C_{10} , der sog. Windschubkoeffizient, zwischen 0.5 und 2×10^{-3} , ist aber selber noch von u_{10} abhängig. Nach Gl. (4) ist

$$(7) \quad P_w = \gamma u_z^3 \quad \text{mit} \quad \gamma = (C_z^3 \rho_L^3 / \rho)^{1/2}$$

Die Definition der wichtigsten Größen sind in Tab. 1 zusammengestellt.

Wir halten also fest: Der Eintrag an Bewegungsenergie (sog. turbulenter kinetischer Energie, TKE) in den See wächst mit der 3. Potenz der Reibungsgeschwindigkeit u_* . Diese wiederum ist fast proportional zu einer weit weg von der Grenzschicht gemessenen Windgeschwindigkeit u_z .

Wenden wir uns nun dem thermischen Wärmefluß zu: Wrkt während des Zeitintervalls Δt auf eine vollständig durchmischte Wasserschicht der Dicke h pro Fläche ein Wärmefluß der Größe H_{tot} *, so erwärmt sich das Wasser um den Betrag (siehe Tab. 1 für Definitionen)

$$(8) \quad \Delta T = \frac{H_{\text{tot}}}{c_p h} \Delta t$$

Damit ändert sich das Wasservolumen bzw. die Dicke der Schicht (da ja bei gegebener Fläche das Wasser nur in die Senkrechte ausweichen kann!) um den Betrag

$$(9) \quad \Delta h = -\alpha h \Delta T = \frac{\alpha H_{\text{tot}}}{c_p} \Delta t$$

(Der thermische Ausdehnungskoeffizient von Wasser α ist in Tab. 1 definiert). Gleichzeitig wird der Massenschwerpunkt h_{MS} der Wassersäule, welcher sich in der halben Höhe $h/2$ befindet, um den Betrag $\Delta h/2$ angehoben. Die damit verbundene Veränderung der potentiellen Energie ist

$$(10) \quad \Delta E_{pot} = h g p \Delta h_{MS} = \frac{h g \alpha H_{tot}}{2c} \Delta t \quad [Jm^{-2}]$$

Für $\Delta t \rightarrow 0$ folgt für den „potentiellen Energiefluß“ pro Zeit

$$(11) \quad P_{pot} = \frac{\Delta E_{pot}}{\Delta T} = \frac{h \alpha g H_{tot}}{2c} \quad [Wm^{-2}]$$

Wie das Zahlenbeispiel in Tab. 3 zeigt, ist P_{pot} nur ein winziger Bruchteil des Wärmeflusses, aber als mechanischer Energiefluß hat P_{pot} eine Wirkung auf die vertikale Schichtstruktur der Wassersäule, welche direkt mit der vom Wind eingetragenen kinetischen Energie (Gl. 4) zu vergleichen ist. Jene Durchmischungstiefe h , bei der sich potentieller und kinetischer Energiefluß die Wage halten, heißt Monin-Obukhov Länge L . Man erhält sie, in dem man P_w gleich P_{pot} setzt und nach h auflöst:

$$(12) \quad h = L = \frac{2c p v^3}{\alpha g H_{tot}} \quad [m]$$

L ist ein Maß für die Tiefe jener Wasserschicht, welche vom Wind gegen die stabilisierende Wirkung der oberflächlichen Erwärmung homogenisiert werden kann. Ist L negativ, so ist die Wasserschicht instabil; konvektive Mischung führt – auch ohne Wind – zu vertikaler Durchmischung.

In Abb. 5 ist die Monin-Obukhov Länge für den Vierwaldstättersee mittels über jeweils einen Monat gemittelten Meteodaten berechnet (weiteres Beispiel in Tab. 3). Die Periode mit positivem L (März bis August) zeigt an, daß der See thermisch stabil ist. Zwar wird die oberste Wasserschicht durch den Wind beeinflusst, doch ist im Durchschnitt die Windwirkung sehr klein.

Vom Spetember bis Februar ist $L < 0$, was thermische Instabilität und das Vorherrschen von konvektiver Turbulenz bedeutet. In dieser Zeit sinkt die Sprungschicht ab, bis im ganzen See homötherme Verhältnisse herrschen. Allerdings kann daraus noch nicht auf eine jährliche Vollzirkulation des Sees geschlossen werden; der positive Wert von α zeigt nämlich an, daß die Oberflächentemperatur im 10-jährigen Mittel nie unter $4^\circ C$ sinkt (α wird negativ für Temperaturen unterhalb $4^\circ C$). In einzelnen Jahren ist das Auftreten einer inversen Schichtung im Gersauersee durchaus möglich.

Tabelle 3

Zahlenbeispiel für die Energieflüsse aus Wind und Wärme sowie für die Monin-Obukhov-Länge (Definition in Tab 1)

- Dichte Wasser $\rho = 1000 \text{ kgm}^{-3}$
- Luft $\rho_L = 1.2 \text{ kgm}^{-3}$
- Windschubkoeffizient $C_{10} = 1 \cdot 10^{-3}$
- Spezifische Wärme von Wasser $C = 4180 \text{ Jkg}^{-1}\text{k}^{-1}$
- Erdbeschleunigung $g = 9.81 \text{ ms}^{-2}$
- Thermischer Ausdehnungskoeffizient $\alpha = 2.2 \cdot 10^{-4} \text{ K}^{-1}$ (bei ca. $20^\circ C$)
- Mischungstiefe $h = 5 \text{ m}$
- Mittlerer Nettowärmefluß $H_{tot} = 100 \text{ Wm}^{-2}$
- Potentieller Energiefluß (siehe Gl 11) $P_{pot} = 1.3 \cdot 10^{-4} \text{ Wm}^{-2}$
- Verhältnis $P_{pot}/H_{tot} = 1.3 \cdot 10^{-6}$

Für verschiedene Windgeschwindigkeiten u_{10} :

	1 ms^{-1}	10 ms^{-1}	Gleichung
Reibungsgeschw. im Wasser $v^* [\text{ms}^{-1}]$	$1.3 \cdot 10^{-3}$	$1.1 \cdot 10^{-2}$	(2), (6)
Kinetischer Energieeintrag $P_w [\text{Wm}^{-2}]$	$1.3 \cdot 10^{-6}$	$1.3 \cdot 10^{-3}$	(7)
Monim-Obukhov-Länge L	0.05 m	50 m	(12)
Flux-Richardson-Zahl Rf	100	0.1	(13)

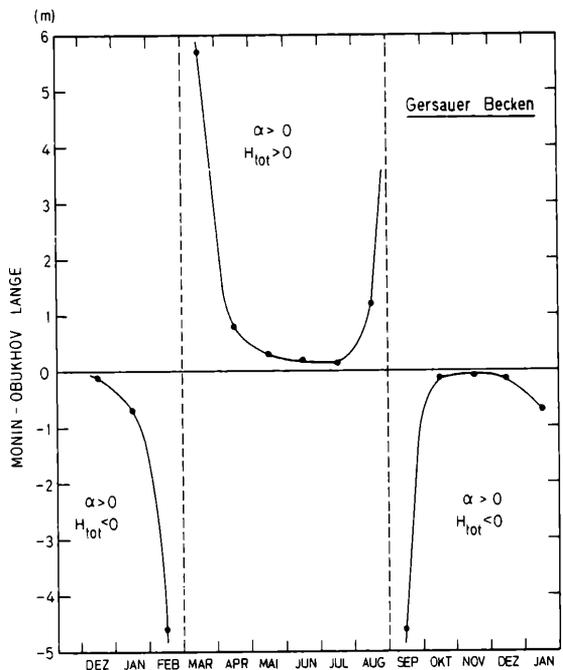


Abbildung 5

Monin-Obukhov Länge L für jeweils über einen Monat gemittelte Meteodaten im Vierwaldstättersee (Gersauer Becken). Der thermische Ausdehnungskoeffizient α ist immer positiv, weil die Wassertemperatur im Mittel nie unter $4^\circ C$ fällt. Der Nettowärmefluß und damit L sind positiv vom März bis August (stabile Schichtung), in der übrigen Zeit negativ (Abkühlung, konvektive Mischung).

Selbstverständlich ist die Monin-Obukhov-Länge stark durch meteorologische Einflüsse geprägt. Tatsächlich ändert L oft im Tages/Nacht-Rhythmus oder auch nur schon als Folge eines Gewitters das Vorzeichen, was im See einen ständigen Wechsel zwischen Stratifikation und konvektiver Mischung zeigt. Ein Beispiel aus dem Sempachersee (im Schweizer Mittelland nördlich von Luzern gelegen) kann dies illustrieren (Abb. 6): Am 19. und 20. Mai 1983, jeweils über Mittag, erreicht L seinen kleinsten positiven Wert, da der Wind klein und H_{tot} groß ist. Nachts führt der Wärmeverlust ($H_{tot} < 0$) zu negativen L -Werten (spontane Mischung durch konvektive Turbulenz). Ein Wind von über 10 m/s verhindert am folgenden Tag (21. Mai) trotz großem Wärmefluß, daß das positive L je kleiner als etwa 20 m wird. Das dem Wind folgende schlechte Wetter schließlich bedingt am 22. und 23. Mai fast immer negative H_{tot} -Werte: in dieser Zeit

wächst die Mischungstiefe des Sees.

Anstelle der Monin-Obukhov Länge wird oft die Flux-Richardsonzahl R_f benützt; diese gibt bei vorgegebener Durchmischungstiefe h_{mi} das Verhältnis zwischen Produktion von potentieller Energie infolge Erwärmung und dem Eintrag turbulenter kinetischer Energie an:

$$(13) \quad R_f = \frac{g \alpha H_{tot} h_{mix}}{2 c_p v_*^3} = \frac{h_{mix}}{L} \quad [-]$$

Natürlich kann v_* mit den früher entwickelten Gleichungen (2) und (6) durch u_* oder u_{10} ersetzt werden. R_f ist dann größer als eins, wenn die Produktion an potentieller Energie gegenüber dem Mischungsbeitrag durch den Wind groß ist (stabile Schichtung). Ist hingegen $R_f < 1$ (siehe Beispiel in Tab. 3), so sinkt die Sprungschicht ab.

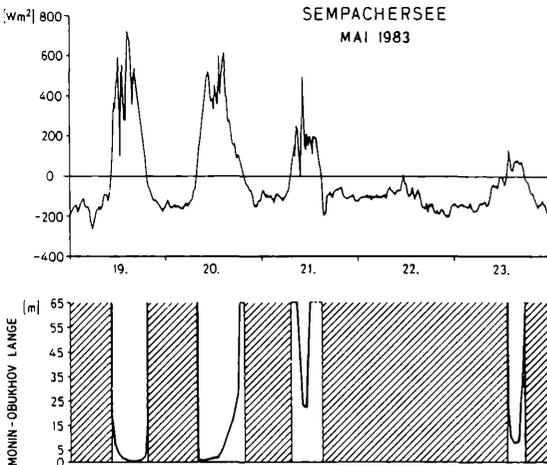


Abbildung 6

Monin-Obukhov Länge für den Sempachersee aus aktuellen Meteodaten berechnet. Schraffierte Flächen: L ist negativ (konvektive Mischung, H_{tot} negativ). Siehe Text für weitere Diskussion.

2. Energieausbreitung im geschichteten See

Die Wirkung der Schwerkraft verhindert, daß im See längerfristig an verschiedenen Orten aber in gleicher Tiefe gleichzeitig Wassermassen verschiedener Dichte existieren können; die Linien gleicher Dichte, die Isopyknen, liegen im Mittel also horizontal. Zu einem bestimmten Zeitpunkt allerdings können die isopyknischen Flächen durchaus von der Horizontalen abweichen, so wie ja auch die freie Wasseroberfläche bei einer Momentaufnahme je nach Windstärke mehr oder weniger stark durch Oberflächenwellen deformiert ist.

Es stellt sich nun die Frage, wie die an der Seeoberfläche durch den Wind eingetragene und durch Dichteänderungen frei werdende Energie im See verteilt wird, wie also Mischungsvorgänge im See ablaufen. Die Physik lehrt, daß sich der zur Erzeugung von Bewegung notwendige Energietransport immer an sogenannten Grenzflächen manifestiert. Im stratifizierten See gibt es drei wichtige Grenzflächen, die Seeoberfläche (wir haben sie bereits eingehend behandelt), die Sprungschicht und den Seegrund (Grenze zwischen Wasser und Sediment).

Betrachten wir also als nächstes die Sprungschicht: Bläst ein Wind über die Seeoberfläche, so werden nicht nur Oberflächenwellen erzeugt, sondern die induzierten horizontalen Strömungen drücken am „windabwärts“ gelegenen See-Ende die Sprungschicht in die Tiefe, am oberen Ende in die Höhe. Setzt der Wind aus, versucht die Sprungschicht sich wieder waagrecht zu stellen, was zu einem Muster von sogenannten stehenden interen Wellen (den internen Seiches) führt. Diese Wellen sind langsamer als Oberflächen-Seiches, haben aber größere Amplituden. Ein

in einer festen Seetiefe verankerter Thermistor (Temperaturfühler) registriert die internen Seiches als periodische Temperaturschwankungen. Die Grundschwingung besitzt in der Seemitte einen Knoten und eine Wellenlänge, die ungefähr der doppelten Länge des Seebeckens entspricht. Die Länge der ersten Oberschwingung ist halb so groß (Abb. 7).

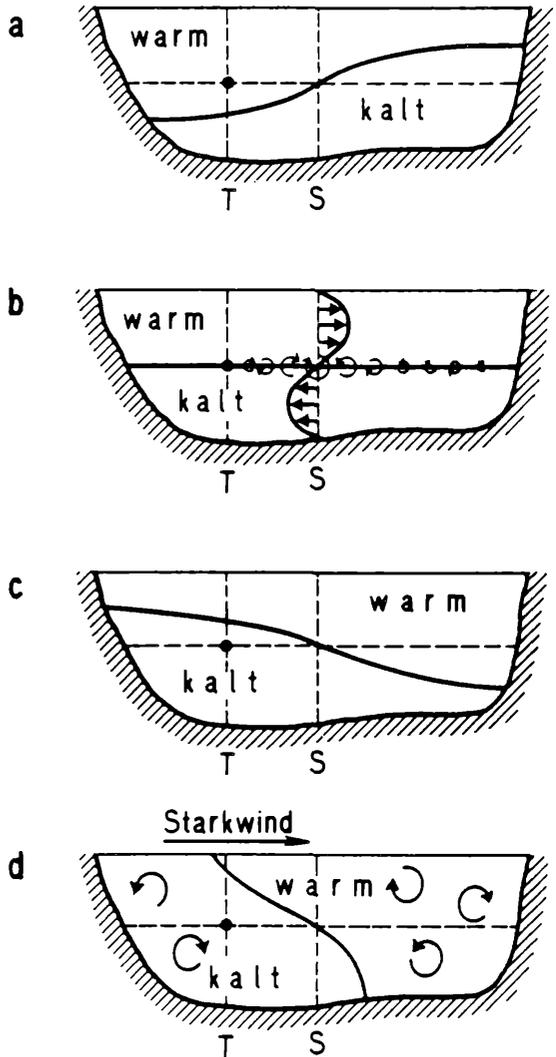


Abbildung 7

a bis c: Drei Situationen einer internen Seiche, im zeitlichen Abstand von je einer Viertelperiode dargestellt. In b sind die Strömungen in Seemitte maximal; sie wechseln an der Sprungschicht das Vorzeichen, was zu Turbulenz führt. d: Bei Starkwind taucht kaltes Wasser am windzugewandten See-Ende an die Oberfläche. S = Ort der Strömungsmessung, T = Ort der Temperaturmessung (siehe Abb. 9).

Natürlich sind interne Wellen den Limnologen schon längstens bekannt. Das Erstaunliche bei den in vielen Seen mit einfacher Beckentopographie (wie beispielsweise dem Schweizer Baldeggersee) gefundenen internen Wellen ist deren äußerst kleine zeitliche Dämpfung. Auch wenn meteorologische Strömungen für zehn oder mehr Tage ausbleiben, sind interne Wellen in fast unverminderter Stärke festzustellen. Auch die im Prinzip stärker gedämpften Oberschwingungen haben eine unerwartet große Lebensdauer. Allerdings muß man, um sie neben dem dominierenden Muster der Grundschwingung sichtbar zu machen, zu einem mathematischen Trick greifen, zur sogenannten Spektral- (oder Frequenz-)analyse, einem Verfahren, bei dem ein beliebiges Schwingungsmuster in die einzelnen reinen Sinustöne zerlegt wird (Abb. 8). Die kleine Wellendämpfung weist auf eine äußerst kleine kinetische Energievernichtung durch Turbulenz hin.

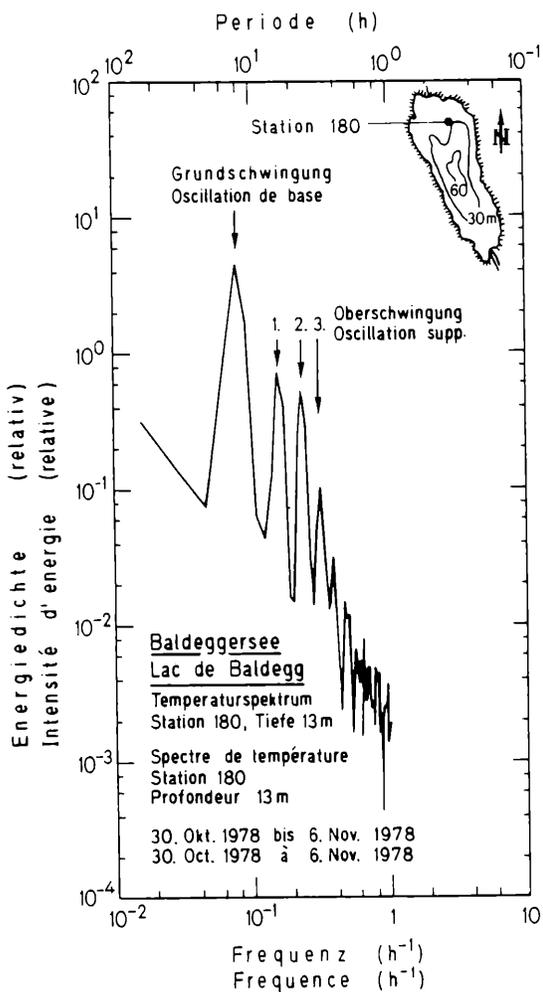


Abbildung 8

Frequenzanalyse (Spektrum) der Bodenströmungen im Baldeggersee. Die Grundschiwingung hat eine Periode von ca. 10 Stunden, was der Periode der internen Seiches entspricht. Diverse Oberschiwingungen sind ebenfalls sichtbar. (Aus D. IMBODEN 1982: EAWAG News Nr. 13, 5-10)

Obschon die Wasserschichten in der Sprungschicht ständig auf und ab schaukeln, verlieren sie ihre Identität kaum; es entsteht höchstens ein minimaler vertikaler Nettotransport von Wasser und darin gelöster Stoffe.

Zwar unterbindet die Sprungschicht den vertikalen Transport von Masse und thermischer Energie sehr stark, doch ist sie via die internen Wellen durchaus transparent für den Fluß von kinetischer Energie ins Hypolimnion. Diese Energie manifestiert sich im Hypolimnion in Form von Strömungen, welche quasi im gleichem Takt das Wasser hin- und herbewegen. Im Baldeggersee kann man dieses Phänomen anhand eines Vergleiches der Bodenströmungen mit den periodischen Temperaturschwankungen in der Sprungschicht (6,5 m Tiefe) beobachten (Abb. 9). Die Lage von Thermistorkette und Bodenströmungsmesser sind in Abb. 7 mit T bzw. S bezeichnet. Aus der Darstellung kann man sehen, daß Temperaturschwankungen und Strömungen mit einer Phasendifferenz von einem Viertel der Schwingungsperiode hintereinander herlaufen: Die Strömungen erreichen ihr Maximum (Abb. 7b) zwischen den Extrempositionen der Sprungschicht (Abb. 7a und c). Die Meßresultate (Abb. 9) bestätigen — zumindest qualitativ — den Zusammenhang zwischen internen Seiches und Bodenströmungen, findet man doch die gleichen Schwingungsperioden in beiden Meßreihen (vgl. auch Abb. 8).

Die horizontalen Strömungen haben ober- und unterhalb der Sprungschicht verschiedene Richtung (Abb. 7b). Wegen der Viskosität des Wasser geht dabei aus dem großräumigen (horizontalen) Strömungsfeld Energie zugunsten des sogenannten turbulenten Strömungsfeldes verloren. Der Energiefluß in Turbulenz ist proportional zu $(\delta u / \delta z)^2$, d.h zum Quadrat des vertikalen Strömungsgradienten. Die „turbulente kinetische Energie“ (TKE) wird sich aber in einer stratifizierten Wassersäule nicht beliebig in der vertikalen Richtung ausbreiten können, da vertikale Strömungen infolge der Auftriebskräfte eingeschränkt werden. Die Stärke der Schichtung kann durch das Quadrat der sogenannten Brunt-Väisälä (oder Stabilitäts-)Frequenz N^2 charakterisiert werden:

$$(14) \quad N^2 = - \frac{g}{\rho} \frac{\delta \rho}{\delta z} \quad [s^{-2}]$$

$g = 9.81 \text{ m/s}^2$: Erdbeschleunigung
 ρ = Dichte des Wassers [kg m^{-3}]
 z = Tiefenkoordinate [m]

N ist jene Kreisfrequenz, mit dem ein Wasserpaket vertikal um seine Gleichgewichtslage schwingt, wobei die Gleichgewichtsposition selbstverständlich in jener Tiefe liegt, wo die Dichten des Wasserpaketes und diejenige des umgebenden Wassers gleich sind. Das Verhältnis zwischen der Wirkung der Schichtung (N^2) und der TKE-Produktion durch die Strömung $(\delta u / \delta z)^2$ heißt **Gradienten-Richardsonzahl** Ri :

$$(15) \quad Ri = \frac{N^2}{(\delta u / \delta z)^2} \quad [-]$$

Damit Turbulenz existieren kann, muß Ri kleiner als ca. 5 bis 50 sein. Größere Ri -Werte deuten auf Situationen hin, in denen die Turbulenz „ausstirbt“ und somit die Mischungsprozesse klein sind.

3. Turbulenz und Mischung

Im vorangegangenen Abschnitt wurde mehrmals von „Turbulenz“ gesprochen, ohne daß dieser Begriff genauer erklärt bzw. quantitativ definiert worden wäre. Diese soll nun nachgeholt werden.

Strömungen in Seen besitzen zwar komplizierte, sich ständig verändernde Strukturen, aber gerade das macht sie einem gewissen Sinne auch einfach: Interessieren wir uns nur für die langzeitliche Wirkung der Strömungen, zum Beispiel für den mittleren Wasser- austausch zwischen Epi- und Hypolimnion, so hilft uns eine statistische Betrachtungsweise, wonach die Bedeutung von „Einzelfunktuationen“ umso stärker hinter dem mittleren Verhalten des Systems zurücktritt, je mehr „Fluktuationen“ am Vorgang beteiligt sind.

Die Existenz von „Strömungsfuktuationen“ hängt damit zusammen, daß Strömungen in Seen nie laminar, sondern immer turbulent sind. Das bedeutet, daß sich benachbarte Wasserpakete nicht auf gleichmäßig nebeneinander herlaufenden Stromlinien bewegen (wie das etwa in einer durchströmten engen Röhre bei kleinen Geschwindigkeiten der Fall wäre), sondern durch unregelmäßig auftretende Wirbel plötzlich getrennt werden und schließlich vollkommen verschiedene Wege gehen. Diese Wirbel sind von unterschiedlichster Größe und existieren nicht als ewige Objekte, sondern stehen in ständigem Wandel. Im Meer kann man heute dank modernster Meßmethoden Wirbel mit Durchmessern von einigen hundert Kilometern identifizieren, die sich beispielsweise vom Golfstrom gelöst haben und dann wie große Wirbelstürme während Monaten umher wandern. In Seen nehmen die größten Wirbel das ganze Seebecken ein. Die kleinsten Wirbel sind sowohl im Meer als in den Seen nur einige Millimeter oder Zentimeter groß, nämlich so klein, daß die innere Reibung des Wassers ihre ganze

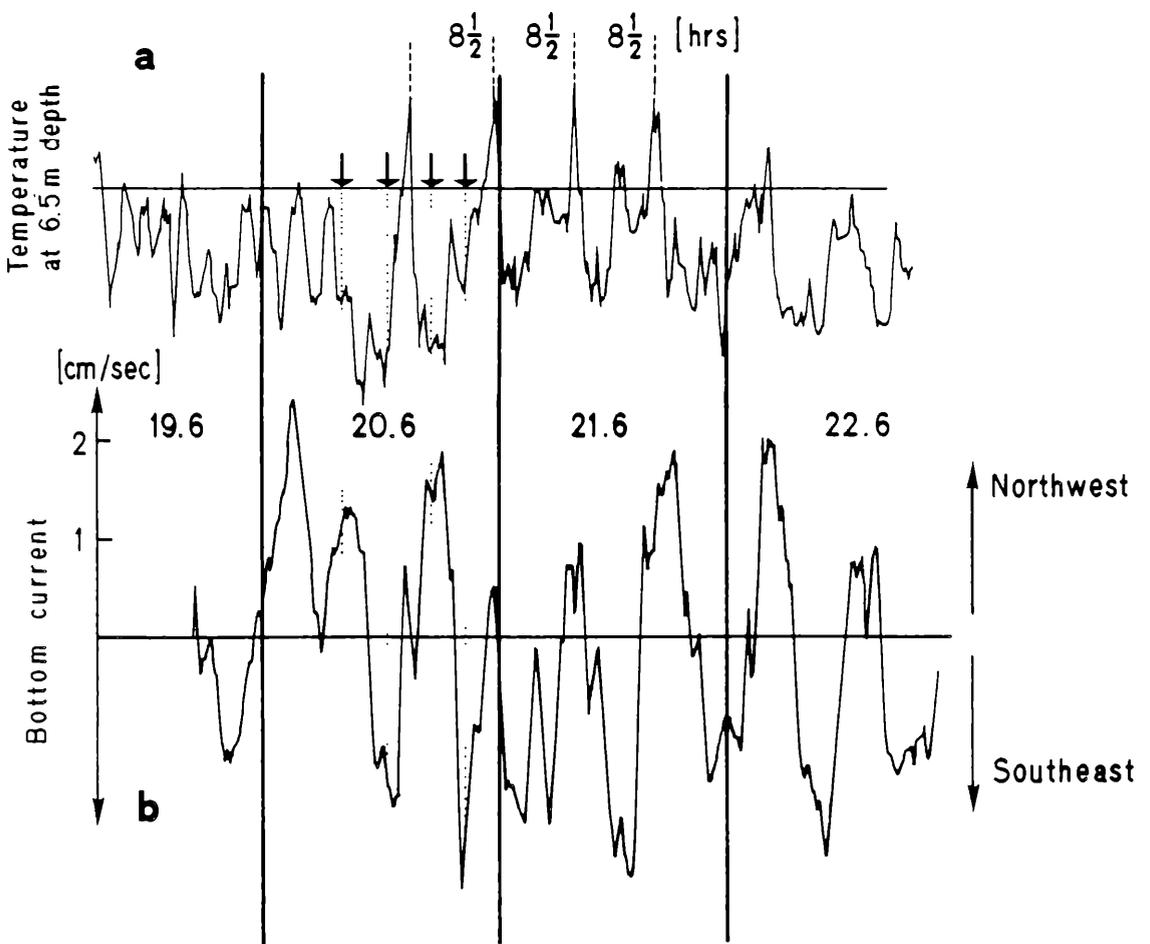


Abbildung 9

Wassertemperatur und horizontale Bodenströmungen im Baldeggersee im Juni 1981. Lage der Meßstationen siehe Abb. 7 (Pfeile zeigen den Zeitpunkt von Strömungsmaxima an. Die Strömungskomponenten sind entlang der Seelängsachse gewählt (Nach D.M. IMBODEN et al. 1983: Schweiz. Z. Hydrol. 45, 11)

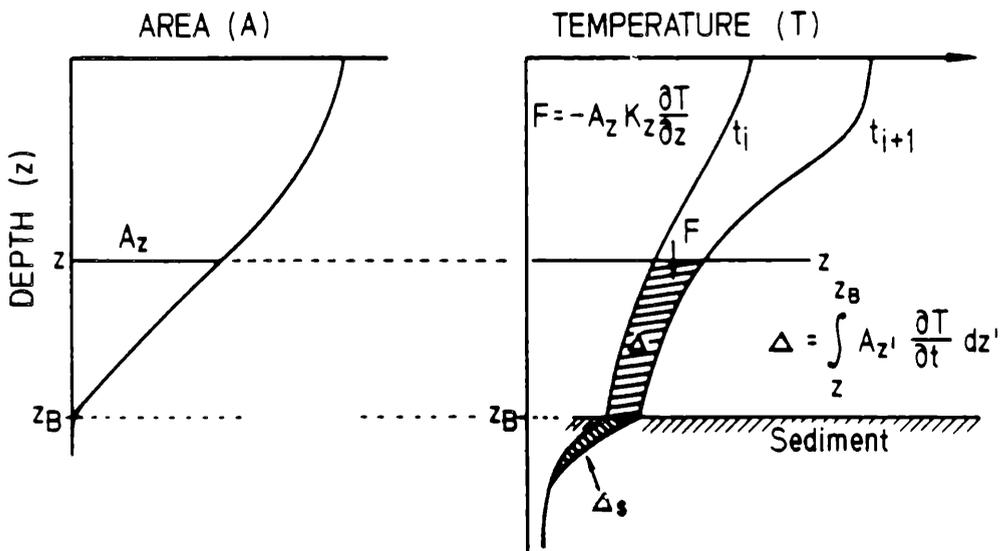


Abbildung 10

Berechnung des vertikalen turbulenten Diffusionskoeffizienten aus der Veränderung der Wassertemperatur im See. Siehe Gleichungen (19) bis (21) für Erklärungen (Nach D.M. IMBODEN et al. 1979: Schweiz. Z. Hydrol. 42.1)

Bewegungsenergie aufrißt und in Wärme verwandelt. Tatsächlich ist dies das Schicksal aller Strömungsenergie: die Umwandlung in Wärme infolge der inneren Reibung der Flüssigkeit (Viskosität). L.F. RICHARDSON - wir haben seinen Namen bereits bei den beiden dimensionslosen Zahlen R_f und R_i kennengelernt — hat diesen Sachverhalt so umschrieben:

„Große Wirbel besitzen kleine Wirbel, welche an ersteren Geschwindigkeit nagen. Und kleine Wirbel haben noch kleinere Wirbel. Und so weiter bis zur Viskosität.“

Die Verteilung der Strömungsenergie (kinetischen Energie) in verschiedene Größen- bzw. Zeitklassen nennt man das Spektrum der Turbulenz. Die größ-

ten Strömungsenergien finden sich bei den großen Wirbeln, während die Energie der kleineren Wirbel nach einem Potenzgesetz abnimmt. Der schließliche Übergang in thermische Energie via Reibung nennt man Energiedissipation.

Turbulenz ist eigentlich ein zeitlich und räumlich variables Strömungsfeld, das man in Prinzip mit den Grundgleichungen der Hydrodynamik beschreiben könnte. Praktisch ist das aber genauso ausgeschlossen wie die Beschreibung der Trajektorien der rund 10^{23} Moleküle in einem Mol Gas. Ebenso wie in der Thermodynamik kann man auch bei der Turbulenz das Problem mit Hilfe einer statistischen Betrachtungsweise umgehen. Wenn man nämlich zeitlich nur lange genug wartet, so werden sich alle Strömungsvektoren durch ein bestimmtes Flächenelement im See, das etwa horizontal liegen soll, zu Null (bzw. zu einer mittleren Translationsgeschwindigkeit) addieren. Von Null verschieden ist hingegen der zeitliche Mittelwert aller Strömungsgeschwindigkeiten im Quadrat u^2 . Er ist ein Maß für die Intensität der Turbulenz, in diesem Fall der vertikalen Turbulenz. Die Wirkung turbulenter Strömungen auf den Transport von Wärme und gelöster Stoffe kann, in Analogie zur Theorie der molekularen Wärme- und Stoffdiffusion, durch eine Beziehung der Form

$$(16) \quad F_x = -K_x \frac{\delta C}{\delta x} \quad [\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}]$$

1. Fick'sches Gesetz

beschrieben werden. F_x ist der Transport entlang der x-Achse pro Fläche und Zeit eines Stoffes mit Konzentration C, K_x der sog. **Wirbeldiffusionskoeffizient** in x-Richtung (Dimension $L^2 T^{-1}$, Einheiten: $\text{cm}^2 \text{s}^{-1}$ oder $\text{m}^2 \text{s}^{-1}$). K_x ist meist um einige Zehnerpotenzen größer als der molekulare Diffusionskoeffizient und unabhängig vom Stoff. Mit Hilfe des Gesetzes der Massenerhaltung kann aus dem 1. Fick'schen Gesetz die Beziehung

$$(17) \quad \frac{\delta C}{\delta t} = \frac{\delta}{\delta x} (K_x \frac{\delta C}{\delta x})$$

bzw. für $K_x = \text{konst.}$

$$(18) \quad \frac{\delta C}{\delta t} = K_x \frac{\delta^2 C}{\delta x^2} \quad [\text{kg m}^{-3} \text{s}^{-1}]$$

2. Fick'sches Gesetz

abgeleitet werden.

Im Gegensatz zum Transport von Wasserinhaltsstoffen durch Strömungen, wo alle Stoffe gleichzeitig in einer Richtung bewegt werden, führt das 1. Fick'sche Gesetz, Gl. (16), immer zu einem Stofftransport vom Ort der höheren zu demjenigen tieferer Konzentration. Diffusion tendiert zu einer homogenen Stoffverteilung. Der Nettotransport kann am gleichen Ort für verschiedene Stoffe je nach ihren Konzentrationsgradienten verschiedene Richtung haben (siehe Abschnitt 5).

Die anfangs erwähnte Anisotropie in der Verteilung eines chemischen Stoffes (z.B. von gelöstem Sauerstoff) ist eine Folge der Anisotropie der Strömungen, welche ihrerseits ein Folge der Dichteschichtung ist. Tatsächlich sind die erwähnten Wirbel ihrer Form nach nicht isotrop, d.h. die Strömungen entwickeln sich nicht in allen drei Raumrichtungen gleichmäßig, sondern hauptsächlich entlang der Linien gleicher Dichte, d.h. in der Horizontalen. Daher ist der horizontale Diffusionskoeffizient (K_x oder K_y) meist um einige Zehnerpotenzen größer als der vertikale (K_z). Der See ist oft vollständig (oder nahezu vollständig) horizontal durchmischt. Dies gilt insbesondere auch für die Wassertemperatur: In einer bestimmten Tiefe herrscht (zumindest im zeitlichen Mittel) überall die

gleiche Temperatur T. Wäre das nicht der Fall, so würde in gleicher Tiefe Wasser unterschiedlicher Dichte existieren, was sofort sog. horizontale Dichteströmungen einleiten würde (schwereres Wasser schiebt sich seitlich unter das leichtere, leichteres Wasser über das wärmere).

Dies kann man sich zur Bestimmung des hauptsächlich interessierenden vertikalen Diffusionskoeffizienten K_z zunutze machen. Unter der Annahme horizontaler Homogenität kann man nämlich aus einem zur Zeit t_1 gemessenen vertikalen Temperaturprofil $T(z, t_1)$ und aus der Seeform (ausgedrückt durch die Querschnittfläche des Sees als Funktion der Tiefe: A_z) den Wärmehalt des Sees zur Zeit t_1 unterhalb der Tiefe z_0 zu berechnen (Abb. 10):

$$(19) \quad W(z_0, z_1) = c_p \int_{z_0}^{z_{\max}} A_z T(z, t_1) dz \quad [J]$$

Entsprechend ist der Wärmehalt zum späteren Zeitpunkt t_2 : $W(z_0, t_2)$. Falls angenommen wird, der Anstieg des Wärmehaltes W sei nur die Folge von Wirbeldiffusion durch die Fläche in der Tiefe z_0 ($= A_0$), so folgt nach dem 1. Fick'schen Gesetz

$$(20) \quad -A_0 K_z \frac{\delta T}{\delta z} \Big|_{z_0} c_p (t_2 - t_1) = W(z_0, t_2) - W(z_0, t_1)$$

oder mit $(t_2 - t_1)$ gegen Null

$$(21) \quad K_z = \frac{\int_{z_0}^{z_{\max}} A_z \frac{\delta T}{\delta t} \Big|_z dz}{A_0 \frac{\delta T}{\delta z} \Big|_{z_0}} \quad [\text{m}^2 \text{s}^{-1}]$$

Weil die Temperatur ein sog. konservativer Tracer*) ist (keine Prozesse, welche im Inneren der Wassersäule die Temperatur verändern), ist diese Methode zur Berechnung der vertikalen Diffusionskoeffizienten relativ einfach. Allerdings benötigt man Temperaturmeßgeräte, welche über Wochen und Monate hinaus auch absolut genaue T-Werte liefern, da die zeitlichen Temperaturveränderungen im Hypolimnion sehr klein sind (siehe Abb. 15). Die klassischen limnologischen Standard-Messungen erfüllen diese Anforderungen oft nicht. Sind Meßreihen über mehrere Jahre vorhanden, so kann Gl. (21) auch aus der mittleren jahreszeitlichen Entwicklung der Wassertemperatur berechnet werden. Ein Beispiel für den Zürichsee ist in Abb. 11 dargestellt.

Da die vertikale Komponente der turbulenten Geschwindigkeiten mit zunehmender Stärke der Dichteschichtung abnehmen dürfte, ist zu erwarten, daß zwischen K_z und dem Dichtegradienten eine inverse Beziehung besteht. Tatsächlich kann man dies in Abb. 11 sehen, hat doch K_z in der Sprungschicht, d.h. dort, wo die Schichtung maximal ist, ein Minimum. Auf Grund theoretischer Überlegungen schlagen diverse Autoren eine Korrelation der Form

$$(22) \quad K_z = a (N^2)^{-b}$$

vor. a und b sind zwei empirische Parameter, und N^2 ist das Quadrat der Brunt-Väisälä Frequenz (Gl. 14).

Dieses Modell basiert auf theoretischen Überlegungen von P. WELANDER (1968: Acta R. Soc. Litt. Gothob. Geophys. 1,1), wonach zwar K_z von der Richardsonzahl Ri (Gl. 15) bestimmt wird, letztere aber - je nach Art der Turbulenz-Erzeugung - selber in einfacher Art von N^2 abhängt.

*) Tracer (von engl. „trace“): Spurenstoff zur Bestimmung von Mischungs- und anderen Prozessen.

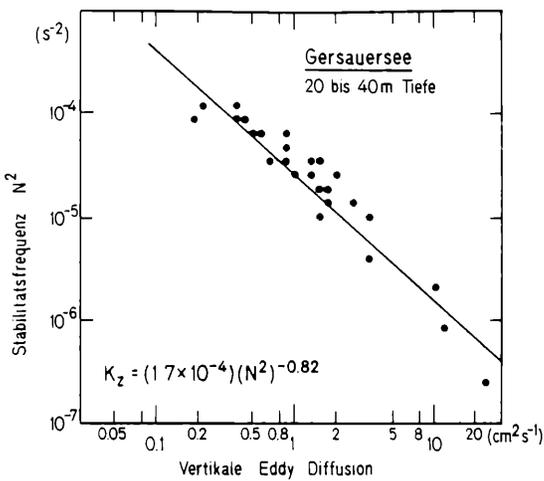


Abbildung 12

Beziehung zwischen vertikaler turbulenter Diffusion (Eddydiffusion) und Stabilitätsfrequenz im Quadrat N^2 (siehe Gl. (22)). N ist ein Maß für die Stärke der Schichtung.

In Abb. 12 ist der Zusammenhang zwischen Stabilitätsfrequenz und K_z für den Gersauersee (einem See teil des Vierwaldstättersees) dargestellt.

Neben der Temperatur werden auch andere natürliche Tracer zur Bestimmung der Diffusion verwendet. Dazu ein Beispiel:

In Zusammenarbeit mit dem Institut für Umwelphysik der Universität Heidelberg gelang uns die Anwendung einer für die Limnologie neuen Methode, der Messung von Helium-3. Dieses seltene Helium-Isotop ist in der Luft nur in kleinsten Mengen vorhanden. Im Wasser entsteht es durch Zerfall von Tritium, dem seit den atmosphärischen Kernwaffenversuchen fast überall vorhandenen hyperschweren Wasserstoff-Isotop. In einem von der Atmosphäre isolierten Wasserpaket wird Helium-3 akkumuliert. Damit gelingt es, das Alter der Wassermassen in einem See und (durch Vergleich mehrere Profile) den vertikalen Austausch zu berechnen (Abb. 13). Zwei Ergebnisse erstaunen: Erstens findet auch während Perioden, in denen die Temperatur das Andauern einer Schichtung anzeigt (Oktober bis Dezember 1979), schon eine signifikante Erneuerung des Tiefenwassers statt. Zweitens ergeben Helium-Messungen einen Austausch, der 5 bis 8 mal größer ist als der aus den Temperaturdaten berechnete Wert. Diese Diskrepanz läßt sich nur damit erklären, daß die klassische Vorstellung der turbulenten Mischung nicht immer zutrifft: Ein Grund könnte damit zusammenhängen, daß der vertikale Austausch nicht ein zeitlich konstanter Prozeß ist, sondern von einzelnen Mischungseignissen dominiert wird.

4. Mischungseignisse

Die im 2. Abschnitt behandelten internen Seiches und das damit verbundene Strömungsmuster kann in extremen Situationen grundsätzlich anders aussehen. Bläst beispielsweise ein extrem starker Wind, taucht an einem Ende des Sees hypolimnisches Wasser bis an die Oberfläche auf; die Sprungschicht kann sich fast senkrecht stellen (Abb. 7 d). Das „Umstürzen“ der Schichtung tritt dann auf, wenn die sog. Wedderburnzahl W

$$(23) \quad W = Ri \cdot \frac{h}{L} \quad [-]$$

(Ri nach Gl. 15, h : Seetiefe, L : Seelänge) einen bestimmten kritischen Wert unterschreitet (IMBERGER and HAMBLIN 1981: Ann. Rev. Fluid Mech. 14, 153).

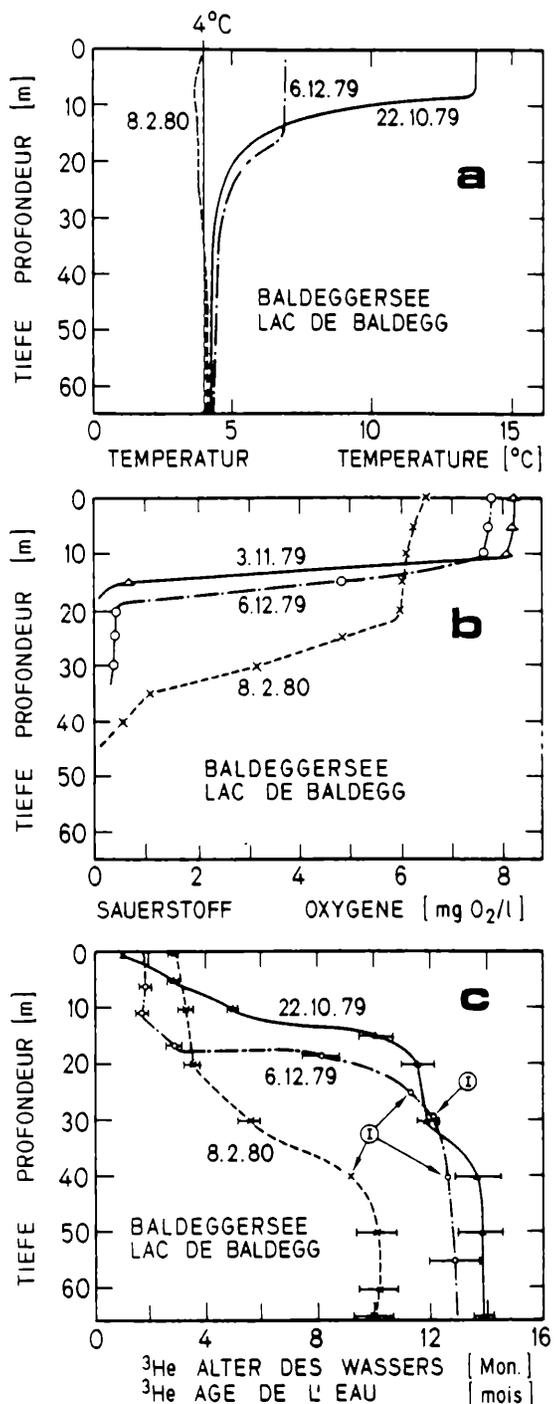


Abbildung 13

Vertikalprofile im Baldeggersee für die Periode Oktober 1979 bis Februar 1980 von a: Temperatur, b: Sauerstoffkonzentration, c: ^3He -Wasseralter. Wenn das Hypolimnion vollkommen isoliert von der Seeoberfläche wäre, müßte das Wasseralter zwischen dem 22.10.79 und 8.2.80 um rund $3\frac{1}{2}$ Monate zunehmen. Daß das Alter abnimmt, weist auf vertikale Mischung hin, welche aber ihrerseits zu klein ist, um die Sauerstoffzehrung im Tiefenwasser soweit zu kompensieren, daß im Tiefenwasser positive O_2 -Werte entstehen können. (Aus D.M. IMBODEN 1982: EAWAG News Nr. 13, p. 5-10)

Wir hatten das Glück, im rund 200 m tiefen Zugersee ein solches Ereignis zu registrieren. Am 7./8. November 1982 wütete auf der Alpennordseite der wohl stärkste Föhnsturm dieses Jahrhunderts. Als Folge davon wurde am Süden des Zugersees (von wo der Wind blies) die 5°C -Isotherme (sie lag vor dem Sturm in 30 m Tiefe) innerhalb einer Stunde bis an die Oberfläche gedrückt, während am anderen Ende die wärmere 7°C -Isotherme unter 43 m Tiefe (untere Grenze unserer Meßkette) abtauchte (Abb. 14).

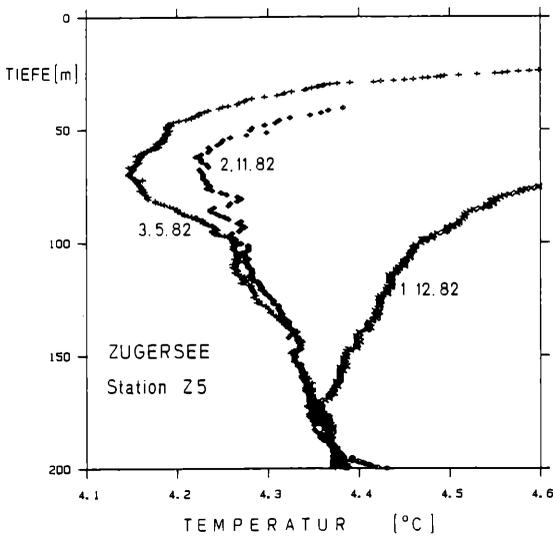


Abbildung 14

Isothermen im Nord- bzw. Südbecken des Zugersees während des Föhnsturmes vom 7./8. November 1982. Am Nordende wird relativ warmes (7° C) Wasser bis unterhalb 43 m hinuntergedrückt, am Südeinde gelangt das hypolimnische Wasser (5° C) an die Seeroberfläche.

Langfristig war die Wirkung dieser knapp 24-stündigen Sturms auf die Tiefenwassererneuerung weit größer als die Wirkung der Turbulenz während des gesamten vorangegangenen Sommers. Wie Abb. 15 zeigt, verändert sich unterhalb 100 m die Temperatur zwischen dem 3. Mai und 2. November 1982 um kaum ein Hundertstel Grad. Nach dem Föhnsturm (1. Dez. 82) hingegen war das Hypolimnin über weite Teile um einige Zehntel Grad wärmer, dies obschon der See auch nach dem Sturm noch geschichtet blieb.

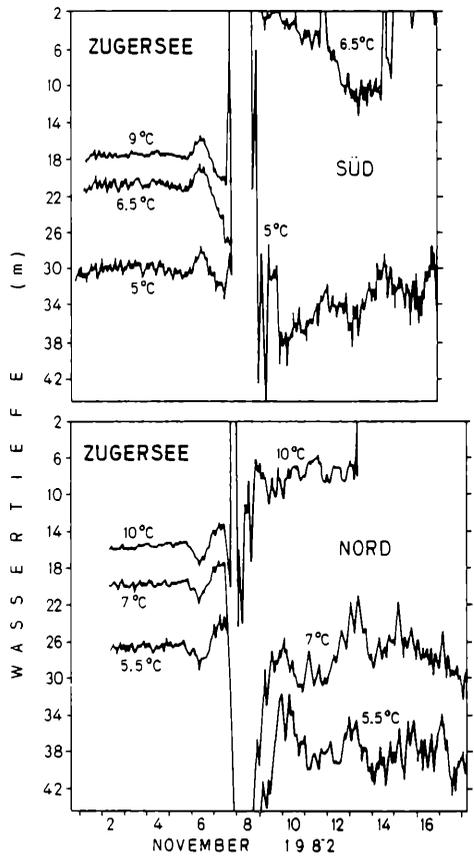


Abbildung 15

Entwicklung der Temperatur des Tiefenwassers im Zugersee während des Sommers 1982 und nach dem Föhnsturm vom 7./8. Nov. 1982. Beachte die hochaufgelöste Temperaturskala.

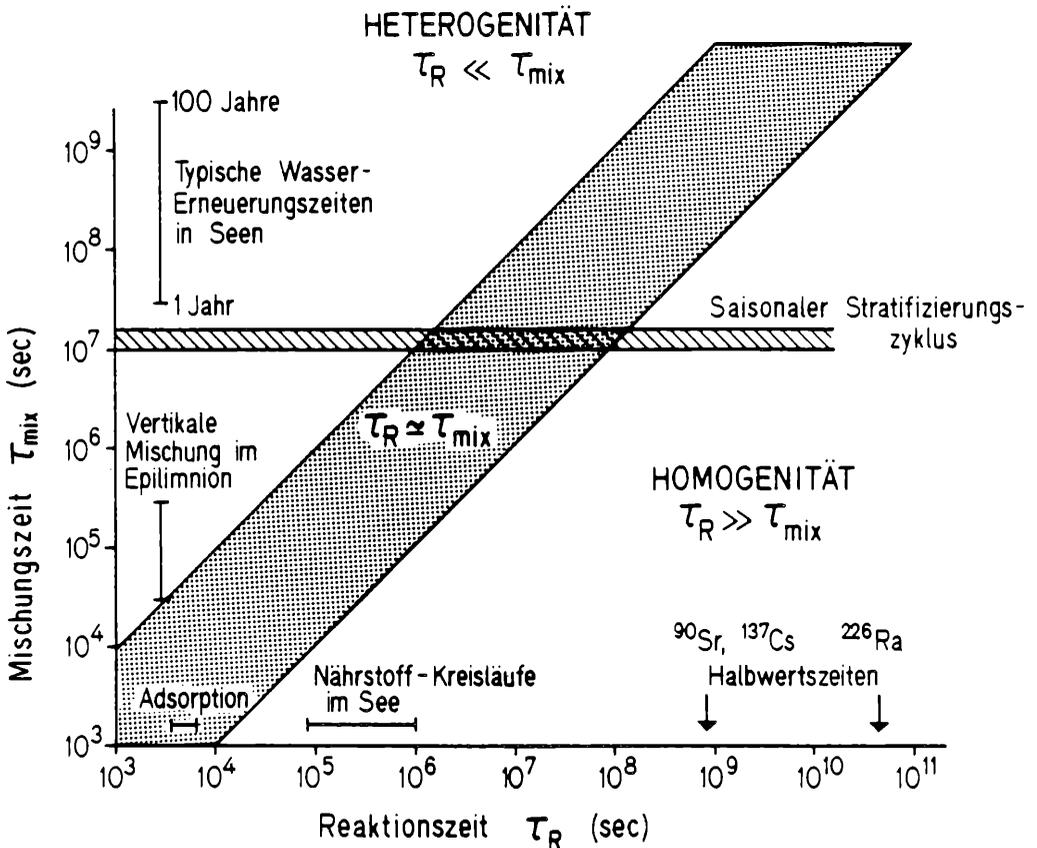


Abbildung 16

Vergleich typischer Mischungszeiten τ_{mix} und Reaktionszeiten τ_R (Nach: D.M. IMBODEN and A. LERMAN 1978: In: A. LERMAN [Ed.], Lakes: Chemistry, Geology, Physics; Spring, New York; p. 341-356).

5. Der Einfluß der Mischungsprozesse auf die chemischen und biologischen Prozesse im See

Die Frage, ob ein Stoff im See gleichmäßig verteilt ist, hängt von der relativen Geschwindigkeit zweier Prozesse ab, der Veränderung des Stoffes durch (biologische oder chemische) Reaktionen und der Vermischung des Stoffes im See. Bei der Mischung unterscheidet man zwischen externen und internen Vorgängen: Als externe Mischung versteht man die Geschwindigkeit von Zufuhr (Zuflüsse, Sediment-Rücklösung, Atmosphäre) und Abfuhr (Abfluß, Sedimentation) des Stoffes in bzw. aus dem See; interne Mischung heißt die Verteilung des Stoffes durch Strömungen und Turbulenz innerhalb des Sees. Sowohl Mischungsprozesse (bzw. Wassererneuerung) als auch Reaktionen kann man durch typische Zeiten (τ_{mix} bzw. τ_R) charakterisieren, welche angeben, wie rasch die Prozesse ablaufen. Gilt $\tau_R \gg \tau_{mix}$, so ist die Reaktion des Stoffes so langsam, daß die Mischung allfällige Konzentrationsunterschiede jederzeit auszugleichen vermag; Der Stoff ist homogen verteilt. Ist umgekehrt $\tau_R \ll \tau_{mix}$, so entstehen als Folge der Reaktion Inhomogenitäten, da die Mischungsprozesse für einen Ausgleich zu langsam sind.

In Abb. 16 sind typische Bereich für τ_R und τ_{mix} dargestellt. Das Diagramm zeigt, daß in einem bestimmten See (d.h. für ein gewisses τ_{mix}) die Mischung für einen ersten Stoff rasch genug sein kann, um das System vollständig zu durchmischen ($\tau_R \gg \tau_{mix}$), während gleichzeitig für einen anderen Stoff mit $\tau_R \ll \tau_{mix}$, die Reaktionen zu Inhomogenitäten führen. Wie erwähnt sind in einem See die horizontalen (h) Mischungsvorgänge meist viel rascher als die vertikalen (v) ($\tau_{mix, h} \ll \tau_{mix, v}$). In Abb. 17 sind drei mögliche Kombinationen zwischen Reaktions- und Mischungszeiten dargestellt, welche jede zu einer besonderen Art der räumlichen Stoffverteilung führt. Beispiel für die 3 Typen sind:

- A: Chlorid (quasi-konservativer Stoff), langlebige, inerte Radioisotope wie Ra-226, Tritium
- B: Temperatur, Algennährstoffe: Nitrat, Phosphat, Sauerstoff
- C: Rasch adsorbierendes Schwermetall (Blei), eventuell im Sommer die unter B erwähnten Algennährstoffe.

Viele Stoffe besitzen während der Stagnationsperiode ausgeprägte vertikale Stoffgradienten in der Sprungschicht. In Kombination mit vertikaler Diffusion können diese Gradienten nach dem 1. Fick'schen Gesetz (Gl. 16) zu beachtlichen vertikalen Stofftransporten führen. In Abb. 18 ist beispielsweise die

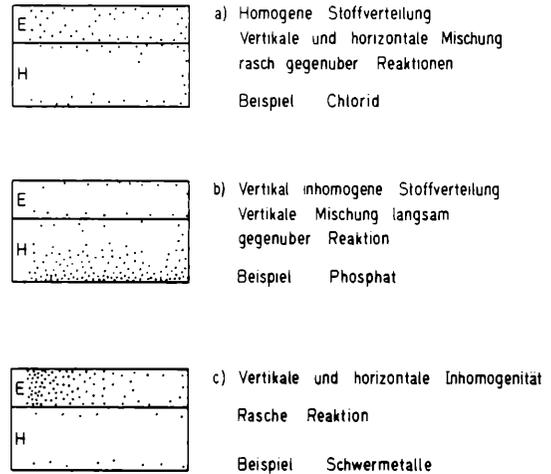


Abbildung 17

Verschiedene Größenverhältnisse zwischen τ_{mix} und τ_R führen zu unterschiedlichen Konzentrationsvariationen im See.

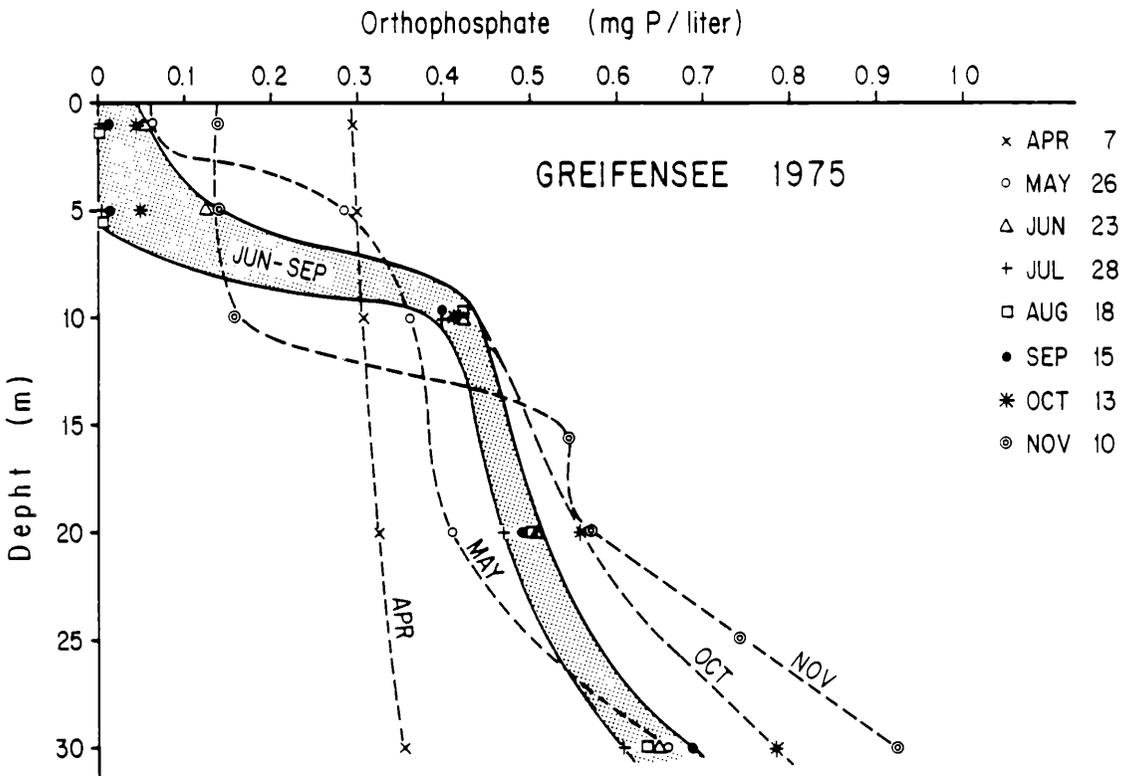


Abbildung 18

Entwicklung des vertikalen Phosphatprofils im Greifensee im Sommer 1975. Der große Gradient in der Sprungschicht führt wegen der turbulenten Diffusion zu einer signifikanten internen Düngung (40 % der externen P-Zufuhr). (Nach D. M. IMBODEN and R. GÄCHTER 1978: Ecol. Modelling 4,77).

Entwicklung der Phosphatkonzentration im Greifensee im Jahre 1975 dargestellt. Mit einem Diffusionskoeffizient in der Sprungschicht von $K_z = 0.2 \text{ m}^2/\text{d}$ ($\approx 0.025 \text{ cm}^2/\text{s}$) und einem Konzentrationsgradienten für die Periode Juni bis September von $\delta C/\delta z = 80 \text{ mg m}^{-4}$ ergibt sich eine sog. interne P-Belastung von $16 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Diese macht, verglichen mit der damaligen externen P-Zufuhr von $24 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, 40% der totalen P-Zufuhr in das photosynthetisch aktive Epilimnion des Greifensees aus. Gegen Herbst steigt die interne Belastung sogar noch an.

Entsprechend zum vertikalen Aufwärts-Transport des Phosphors wird Sauerstoff, der an der Seeoberfläche in weit größeren Konzentrationen vorkommt als im Hypolimnion (im Greifensee und in vielen hocheutrophen Seen ist dort die Konzentration sogar Null), vertikal abwärts transportiert. Dieser Sauerstoffnachschub mag allerdings in stark nährstoffbelasteten Seen die große hypolimnische O_2 -Zehrung meist nicht zu kompensieren.

In stark eutrophen Seen können die Nährstoffe ihrerseits auf die Mischungsprozesse zurückwirken. Tatsächlich beeinflussen die im Hypolimnion akkumulierenden Abbauprodukte der Algen die Dichte des Wassers derart, daß trotz Abkühlung im Winter das Wasser an der Oberfläche leichter bleibt als in der Tiefe und das Absinken der Sprungschicht in einer bestimmten Tiefe stecken bleibt. In Abb. 19 ist ein Beispiel aus dem Baldeggersee dargestellt. Die Temperatur hat in 25 m ein Maximum, was nur dann einer sta-

bilen Wassersäule entsprechen kann, wenn dort die Konzentration gelöster Substanzen (hier summarisch quantifiziert durch die elektrische Leitfähigkeit κ_{20}) ansteigt. Der eutrophe Baldeggersee unterbindet seine Zirkulation im Winter selbst, was umgekehrt den Sauerstoffmangel im Hypolimnion noch verschärft.

Literatur

- IMBERGER, J. und HAMBLIN, P. (1982): Dynamics of lakes, reservoirs and cooling ponds. — A. Rev. Fluid Mech. 14, 153-187.
 IMBODEN, D. M. und GÄCHTER, R. (1978): A dynamic lake model for trophic state prediction. — Ecol. Modelling 4, 77-98.
 IMBODEN, D. M. und LERMAN, A. (1978): Chemical models of lakes; In: A. LERMAN [Ed.]: Lakes: Chemistry, Geology, Physics; Springer, New York, 341-356.
 IMBODEN, D. M., EID, B.S.F., JOLLER, T., SCHURTER, M. und WETZEL, J. (1979): MELIMEX, an experimental heavy-metal pollution study. 2. Vertical mixing in a large limno-corrail. — Schweiz. Z. Hydrol. 41, 177-189.
 IMBODEN, D. M. (1982): Mischungsprozesse im Baldeggersee. — EAWAG News, 13, 5-10.
 IMBODEN, D. M., LEMMIN, U., JOLLER, T., und SCHURTER, M. (1983): Mixing processes in lakes: Mechanisms and ecological relevance. — Schweiz. Z. Hydrol. 45, 11-44.
 JOLLER, T. (1985): Untersuchung vertikaler Mischungsprozesse mit chemisch-physikalischen Tracern im Hypolimnion des eutrophen Baldeggersees; Diss. ETH Zürich, Nr. 7830.

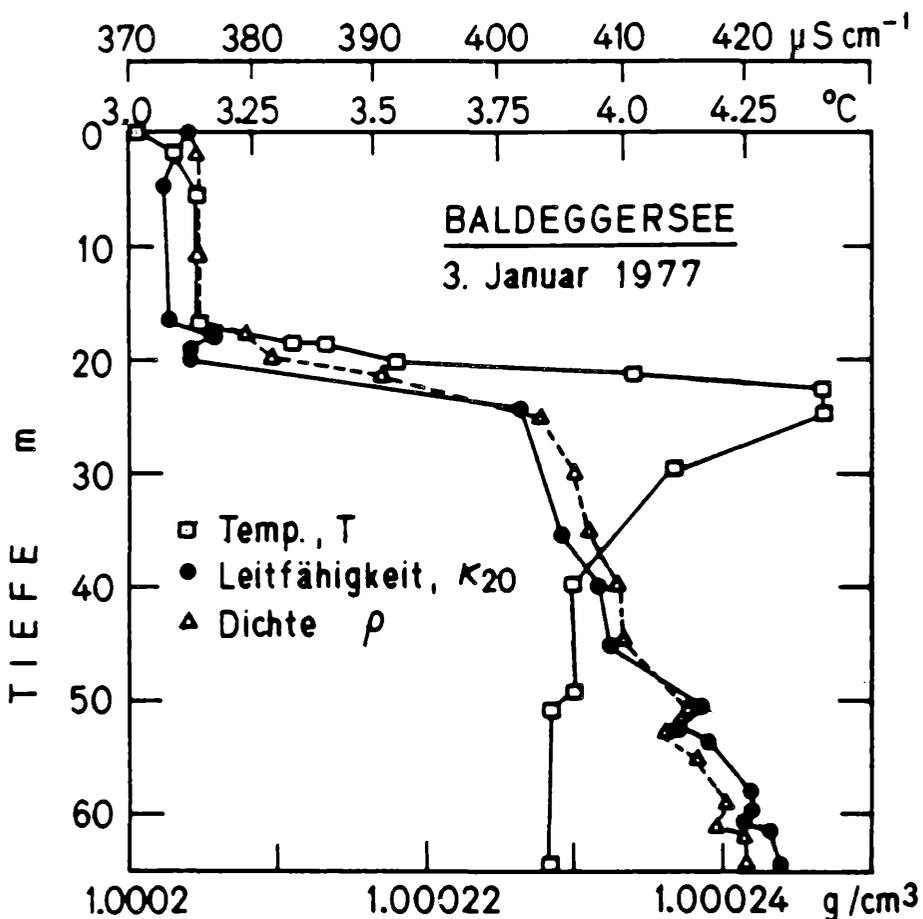


Abbildung 19

Die vertikale Dichteverteilung im Baldeggersee wird im Winter 1977 durch die gelösten Substanzen bestimmt. Die Windmischung führte in diesem Jahr nicht zu einer Vollzirkulation. (Nach T. JOLLER 1985: Dissertation ETH Zürich, Nr. 7830).

LI, Y. H. (1973):
Vertical eddy diffusion coefficient in Lake Zürich. —
Schweiz. Z. Hydrol. 35, 1-7.
WELANDER, P. (1968):
Theoretical forms for the vertical exchange coefficient in
a stratified fluid with application to lakes and seas. — Acta R.
Soc. Sci. Litt. Gothob. Geophys. 1, 1-26.

Anschrift des Verfassers:

Privatdozent Dr. Dieter M. Imboden
Eidgenössische Anstalt für Wasserversorgung, Abwasser-
reinigung und Gewässerschutz (EAWAG) der Eidgenössischen
Technischen Hochschule
CH-8600 Dübendorf

Betrachtungen zur Kausalität und Finalität der tagesperiodischen Vertikalwanderungen des Crustaceenplanktons

Joop Ringelberg

Sowohl im Meer als auch in Binnengewässern zeigen viele Tierarten das bekannte Phänomen der tagesperiodischen Vertikalwanderung. Eine ausführliche Beschreibung erscheint mir an dieser Stelle nicht erforderlich, zumal neben zahlreichen Einzelbeschreibungen auch ausgezeichnete Übersichten vorliegen (RUSSEL 1927; CUSHING 1951; SEGAL 1970; BOUGIS 1976; FORWARD 1976). Ich beschränke mich daher auf einige Punkte, die im Zusammenhang mit meinen Betrachtungen von Bedeutung sind.

Obgleich das Wanderverhalten im Prinzip sehr einheitlich erscheint, ist es im Detail denkbar uneinheitlich. Das betrifft z. B. die Größe der Wanderamplitude, das Vorhandensein oder Fehlen des sogenannten mitternächtlichen Absinkens, das Aufwärtswandern in der sehr frühen Dämmerung usw. Ein besonders auffälliger Unterschied im Verhalten ein und derselben Art wird von CLARKE (1934) beschrieben: Aus Fangserien, die an zwei verschiedenen Stellen des Gulf of Maine durchgeführt worden sind, und zwar an aufeinanderfolgenden Tagen unter sehr ähnlichen Witterungsverhältnissen, ergab sich, daß der Copepod *Calanus finmarchicus* nur im zentralen Teil der Bucht eine Vertikalwanderung durchführte, wobei die Wanderamplitude etwa 100 m betrug. An der anderen Stelle (am Ende der Georges Bank) kam offensichtlich überhaupt keine Wanderung zustande, obgleich die Wassertiefe auch hier noch ca. 60 m erreicht. Dieser auffällige Verhaltensunterschied wird von CLARKE auf Unterschiede in der physiologischen Kondition der Tiere zurückgeführt.

Es ist immer noch weitgehend unbekannt, welche physiologischen Bedingungen das Wanderverhalten beeinflussen bzw. welche Faktoren für diese Bedingung von Bedeutung sind. Aufgrund unseres bisherigen Wissens müssen wir annehmen, daß es viele äußere und innere Faktoren gibt, biotische und abiotische, deren Einfluß sehr unterschiedlich ist. In Abb. 1 wird auf einige dieser Fakten Bezug genommen. Kausale und zweckbestimmende Aspekte sind berücksichtigt. Zu Letzteren gehört die Frage nach der ökologischen Bedeutung des Wanderverhaltens.

In der Biologie — speziell in der Ethologie und in der Ökologie — ist es stets legitim und für die Diskussionen auch immer fruchtbar gewesen, wenn diese beiden Aspekte Berücksichtigung gefunden haben, obgleich sie auch Anlaß zu Mißverständnissen gaben, wie z. B. im Falle der Theorie der „optimalen Lichtintensität“, die über Jahre hinweg unumstößlich schien. Ein Beispiel sei angeführt (KAMPA und BODEN 1954; BODEN und KAMPA 1967) mit der Beobachtung, daß die wandernden Tiere innerhalb eines mehr oder weniger engen Intensitätsbereiches blieben. Man nahm daher an, daß es die Verlagerung dieses Intensitätsbereiches sei, welcher die Vertikalwanderung auslöst, wobei die Verlagerung im Rhythmus der täglichen Helligkeitsänderungen verläuft (vgl. CUSHING 1951; SEGAL 1970). Ein derartiges Verhalten würde jedoch voraussetzen, daß die Tiere in der Lage sind, die absolute Lichtintensität zu messen. Dagegen sprechen jedoch alle Kenntnisse über die Eigenschaften von Lichtsinnesorganen. Bekannt ist jedoch, daß gerade lichtempfindliche Organe sich sehr schnell an wechselnde Intensitäten anpassen können. Das Mitwandern in einem bestimmten Intensitätsgradienten

bringt somit keinen Hinweis für die Ursache der Wanderung. Es ist jedoch denkbar, daß die beteiligten Mechanismen so ausgelegt sind, daß sie den Aufenthalt der Tiere sichern.

Wenn wir uns nun den Ursachen der Vertikalwanderung zuwenden, so gelangen wir zu zwei zentralen Aspekten, die durch den kinetischen Mechanismus und durch den Orientierungsmechanismus definiert sind (Abb. 1). Beide zusammen sichern die Wanderung, deren Ausmaß jedoch von weiteren verschiedenen abiotischen und biotischen Faktoren beeinflusst werden kann. Die von geeigneten Reizen ausgelöste Schwimmreaktion kann durch eine Hemmung oder Förderung der Motivation des Tieres beeinflusst werden, die ihrerseits z. B. einem circadianen inneren Aktivitätswechsel unterliegt (HARRIS und MASON 1956; RINGELBERG und SERVAAS 1971; ENRIGHT und HAMMER 1967). In ähnlicher Weise können biotische Außenfaktoren, wie der Mangel an Nahrung, zu einem Hungerstatus führen, welcher die Reaktion auf den auslösenden Reiz unterstützt. Was mit Hemmung gemeint ist, sei durch das Beispiel eines Temperatureffekts angedeutet: Die wandernden Tiere können auf ihrem Weg in die Temperatursprungschicht geraten, wo der relativ starke Temperaturgradient den Antrieb zu weiterem Wandern unterdrückt, obgleich der die Wanderung auslösende Reiz unvermindert anhält.

Die tägliche Vertikalwanderung kommt in so vielen Gewässern und bei so vielen verschiedenen Arten vor, daß man kaum davon ausgehen kann, hierin nur einen einzigen ökologischen Effekt zu sehen. In der Darstellung (Abb. 1) sind einige Beispiele angedeutet, wobei ein zweckbestimmender Aspekt hervorgehoben wird. Es ist denkbar, daß die tägliche Vertikalwanderung eine Reaktion auf den Freßdruck ist, der von den visuell sich orientierenden Räubern des Zooplanktons ausgeht. Diese Räuber sind bei hinreichenden Lichtverhältnissen aktiv, d. h. bei Tageslicht und in den oberen Wasserschichten. Wenn der Freßdruck auf nichtwandernde Tiere besonders groß und bei wandernden Tieren nur noch minimal ist, so muß eine entsprechende Auswahl zwischen den betreffenden Arten stattfinden. Im zweiten Teil meines Referates werde ich auf ein entsprechendes Beispiel zurückkommen.

1. Kausale Aspekte

Die tagesperiodische Vertikalwanderung ist — wie der Name sagt — orientiert. Neben einem kinetischen Mechanismus muß somit auch ein Orientierungsmechanismus wirksam sein. Für beide Mechanismen müssen adäquate Reize gefordert werden. Ich möchte zunächst auf den kinetischen Mechanismus eingehen. Schon zu Beginn dieses Jahrhunderts hat man den täglichen Wechsel der Lichtintensität als wesentlichen Faktor für die Auslösung der Vertikalwanderung betrachtet. Über längere Zeit hinweg fehlen jedoch präzise Angaben hierzu. Das ist aber unumgänglich, da Licht auf unterschiedliche Weise wirksam sein kann. Mit dem Begriff „tägliches Lichtwechsel!“ liegt jedenfalls keine hinreichende Definition vor. Der wesentliche Sachverhalt ergibt sich aus Abb. 2. Hier sind als Ergebnis der erfolgten Abwärtswanderung die Tagestiefen angegeben, die an zwei Tagen mit sehr unterschiedlicher Witterung erreicht worden sind. Nur

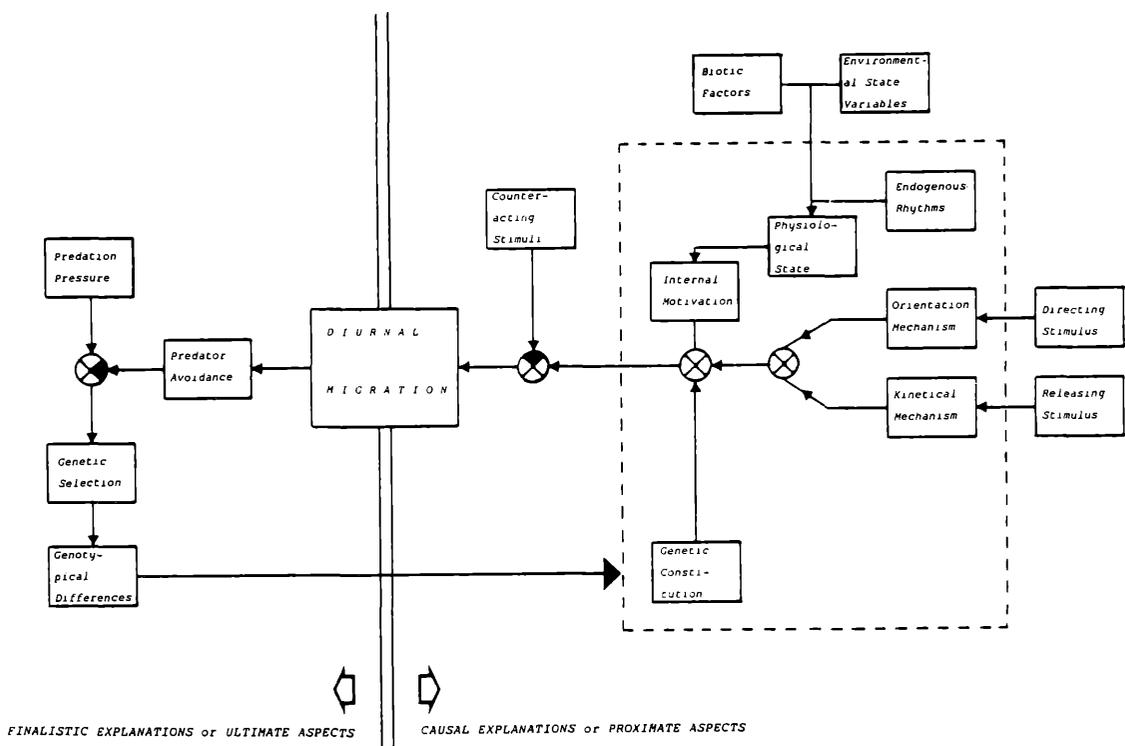


Abbildung 1

Bezugsdiagramm der verschiedenen Faktoren und Mechanismen, die an der tagesperiodischen Vertikalwanderung beteiligt sind.

an sonnigen Tagen sind auch artspezifische Unterschiede im Verhalten nachweisbar, nicht aber bei Nebel. Für beide Untersuchungstage sind drei Eigenschaften, die Strahlung betreffend, angegeben: 1) die absolute Intensität, 2) der Intensitätsunterschied/Zeiteinheit und 3) der relative Intensitätsunterschied/Zeiteinheit. Diese drei Eigenschaften sind an beiden Tagen jeweils verschieden und so gibt es keinen Grund, eine von ihnen für die gefundenen Unterschiede im Verhalten der Tiere verantwortlich zu machen.

Von allgemeinen sinnesphysiologischen Überlegungen ausgehend haben RINGELBERG (1964) und McNAUGH (1964) unabhängig voneinander die relative Änderung der Lichtintensität/Zeiteinheit als wesentliche Reizgröße herausgestellt. Diese Definition ist nun allgemein akzeptiert und gilt somit als Basis für weitere Analysen (HANEY et al. 1983). Die Beziehungen zwischen der relativen Änderung der Lichtintensität/Zeiteinheit und den Größen, durch die das Verhalten beschrieben werden kann, wie z. B. Reizschwelle, Schwimmgeschwindigkeit und Schwimmdauer, sind bei *Daphnia magna* herausgearbeitet worden (RINGELBERG 1964). Die Ergebnisse dieser Experimente sollen anhand einiger weniger Beispiele behandelt werden.

Sowohl Cladoceren als auch Copepoden beantworten überschwellige Reize — Zu- oder Abnahme der Lichtintensität — mit einer einzigen phototaktischen Aufwärts- und Abwärtswanderung von jeweils begrenzter Dauer. Eine Folge derartiger plötzlicher Änderungen führt zu einer entsprechenden Serie derartiger Reaktionen. In der Natur ändert sich die Lichtintensität meist ununterbrochen. Bei *Daphnia* konnte gezeigt werden, daß die Schwimmtantworten aus getrennten Reaktionen bestehen, wenn man die Intensitätsänderungen nicht zu groß wählt. Mit zunehmender Geschwindigkeit der relativen Änderung der Lichtintensität werden die getrennten Reaktionen

schließlich zu einer kontinuierlichen Bewegungsreaktion verschmolzen.

Bei kontinuierlichen Änderungen der Lichtintensität ist das Konzept des Schwellenwertes etwas komplexer. In Abb. 3 wird die Beziehung zwischen Reizstärke und Reizdauer zur Auslösung einer Reaktion ersichtlich. Die sich aus dieser Beziehung ergebende Kennlinie ist charakteristisch und gut bekannt, denn sie trifft im Prinzip auch für andere Systeme zu, z. B. für Muskeln und für Nerven. Wesentlich ist, daß die jeweilige Reizstärke eine bestimmte Zeit wirksam sein muß, um eine Reaktion auszulösen. Würde sich diese Beziehung durch eine Hyperbel darstellen, so wäre der Schwellenwert eine Konstante, die sich aus dem Produkt von Reizstärke und Reizdauer ergibt.

Dieser Betrachtung liegt das bekannte Weber'sche Gesetz zugrunde. In der Literatur kann man aber viele Beispiele dafür finden, daß das Verhältnis der Reizgrößen nicht konstant ist, sondern von der Adaptation an irgendwelche beteiligte Faktoren abhängig ist. Das gilt auch für die Wirkungen, welche durch die Änderungen der Lichtintensität zustandekommen, z. B. die Schwimmreaktionen bei Cladoceren und Copepoden. Hinsichtlich der Bedeutung der Adaptationsintensität und des Schwellenwertes der Reaktion auf plötzliche Intensitätsabnahmen findet man eine auffallende Ähnlichkeit zwischen *Daphnia magna* und *Acartia tonsa* (Abb. 4). Beiderseits einer Adaptationsintensität für welche der Schwellenwert eine minimale Größe erreicht, wächst der Schwellenwert rasch an. Aus Beobachtungen und Lichtmessungen im Newport River Ästuar zogen STEARN und FORWARD (1984) den Schluß, daß *Acartia tonsa* mit der Aufwärtswanderung am Nachmittag immer dann beginnt, wenn gerade diese Intensität, bei welcher der minimale Schwellenwert erforderlich ist, im Bereich des Grundes erreicht wird, d. h. dort, wo sich diese Tiere während der Tagestiefe aufhalten. Unter Freilandbedingungen ist es aber schwierig, die Bedingungen hinrei-

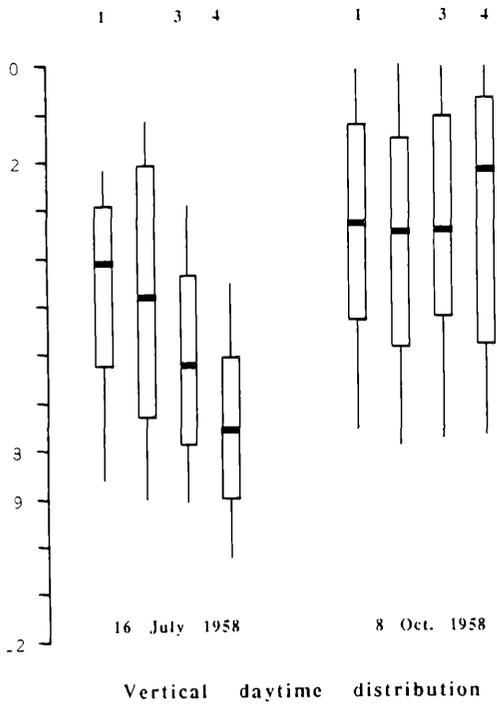


Abbildung 2

Vertikale Tiefenverteilung der Weibchen von *Eudiaptomus gracilis* (1), *Cyclops taticus* (2), *Daphnia longispina* (3) und *Bosmina longispina* (4) im Lunzer Untersee. Die Balken repräsentieren 50% der Population, die Linien 80%. Witterungsbedingungen: klarer Himmel (linke Serie), trüber, wolziger Tag (rechte Serie). Für beide Tage sind die absoluten Lichtintensitäten, die Veränderungen der absoluten Lichtintensitäten und die relativen Lichtintensitäten angegeben. (Zusammengesetzt aus Daten in SIEBECK 1960).

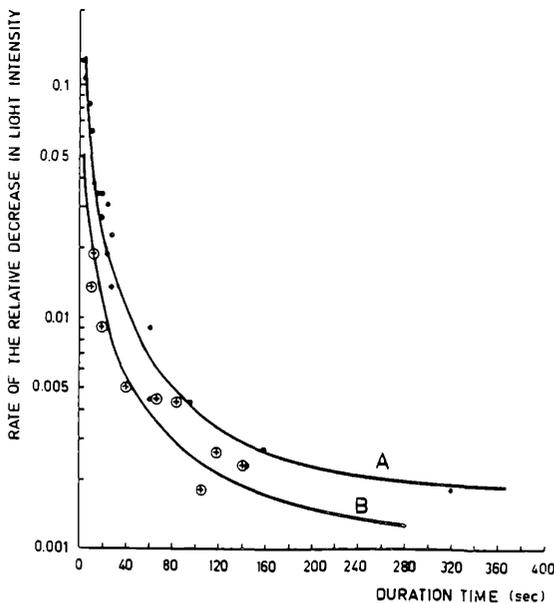
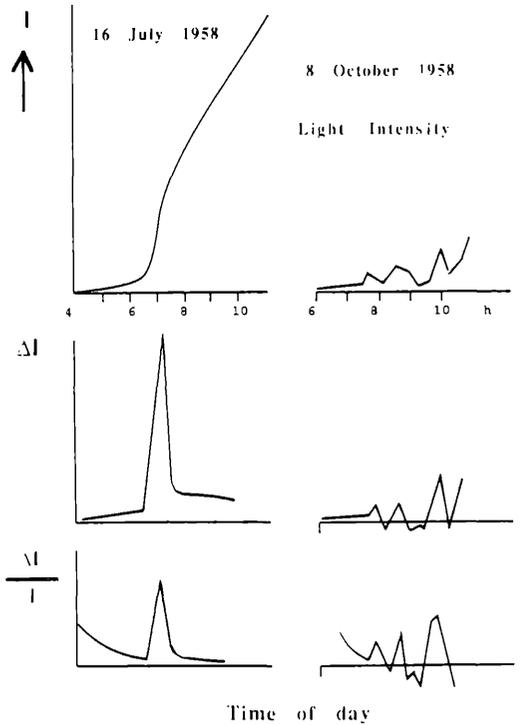


Abbildung 3

Reizwirksamkeitskurven für die positiv phototaktische Reaktion von *Daphnia magna* bei kontinuierlicher Abnahme der Lichtintensität (nach RINGELBERG 1964).

chend genau zu messen, unter welchen die Wanderung beginnt oder endet.



Aus fortwährenden Registrierungen der Bewegung einer stark lichtstreuenden Zone (hervorgerufen durch den Pulk wandernder Organismen) zog man den Schluß, daß etwa 15 — 45 Minuten nach Sonnenuntergang eine beschleunigte Aufwärtswanderung einsetzte (CLARKE und BACKUS 1956; BARY 1967). Im New Port Ästuar wandert *Acartia tonsa* ebenfalls zwischen 20 — 50 Minuten nach Sonnenuntergang. Um diese Zeit sind — wie sich aus Abb. 3 ergibt — die absoluten Änderungen der Lichtintensität bereits überschritten, die maximalen relativen Änderungen kommen aber nach Sonnenuntergang bzw. vor Sonnenaufgang vor. Das tägliche Muster der Lichtintensitätswechsel hängt von der geographischen Breite und von der Jahreszeit ab, wenn witterungsbedingte Unterschiede ausgeschlossen werden. In der nördlichen Hemisphäre werden die höchsten Werte im März und September, die niedrigsten im Juni gefunden. In Abb. 5 ist der Verlauf der Reizstärke, wie sie sich aus Abb. 3 ergibt, als strichlierte Linie eingetragen. Die relative Änderung der Lichtintensität müßte ad infinitum verlängert werden, um eine positive phototaktische Reaktion bei *Daphnia magna* auszulösen. Geht man von diesem Wert und unter Berücksichtigung der natürlichen Lichtänderungen aus, so kommt man zu dem Schluß, daß der Schwellenwert zwischen der zweiten Hälfte des Mai bis zur zweiten Hälfte des Juli nicht überschritten wird. Aus diesem Grunde ist innerhalb dieser Zeitspanne eine Vertikalwanderung nicht zu erwarten. Der Vergleich zwischen den experimentell im Labor bestimmten Schwellenwerten und den in der Natur gemessenen Lichtintensitätsänderungen bzw. der unter ihrem Einfluß zustandekommenden Ausdehnung der Wanderamplitude setzt aber weitere Beobachtungen voraus.

Es muß betont werden, daß die Beziehung zwischen Lichtreiz und Reaktion noch komplexer ist als es hier zum Ausdruck gekommen ist. So ist z. B. die Bedeutung der absoluten Lichtintensitätsänderungen für die Größe des Schwellenwertes bei kontinuierlichen Lichtintensitätsänderungen noch nicht untersucht worden. Die vorgetragenen Vorstellungen sind aber

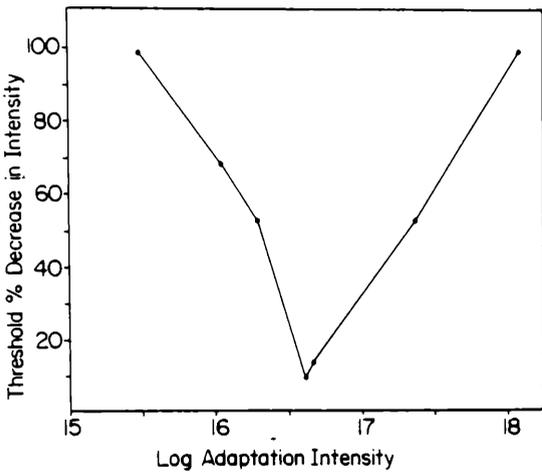
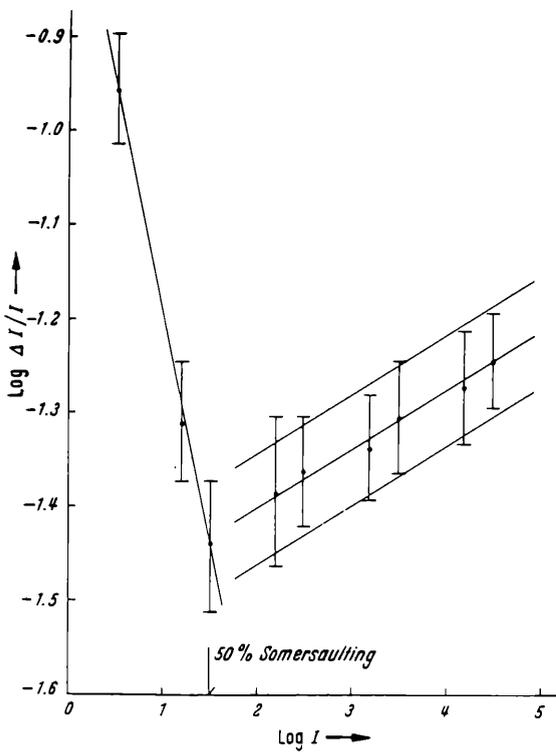


Abbildung 4

Schwellenwerte für spontane Lichtintensitätsabnahme als Funktion der Adaptationsintensität. Obere Kurve *Daphnia magna* (nach RINGELBERG 1967). Untere Kurve *Acartia tonsa* (nach STEARNS 1984).

sicherlich eine gute Ausgangsposition für weitere Untersuchungen zu den hier anstehenden Fragen.

Da die Wanderung gerichtet erfolgt, muß es auch einen orientierenden Reiz geben. Bei *Daphnia magna* konnte gezeigt werden, daß die normale Körperposition und damit die Fähigkeit, gerichtet zu schwimmen, von der Existenz einer Hell-Dunkel-Grenze in der optischen Umgebung abhängig ist (RINGELBERG 1964). In einer homogenen Lichtverteilung, d. h. in Abwesenheit von Hell-Dunkelgrenzen machen die Daphnien Purzelbäume oder sie liegen am Boden.

Unter Wasser ist jeder Punkt die Spitze eines umgekehrten Lichtkegels, der durch den Grenzwinkel der Strahlenbrechung ($48,6^\circ$) definiert ist. Es gibt somit Hell-Dunkelgrenzen bei etwa 49° Abweichung vom Zenit. Die Position dieses Kontakts ist tiefenunabhängig. Infolge der Streuung nimmt jedoch die Schärfe dieser Grenze mit zunehmender Tiefe ab. Ob nun

vom lichtempfindlichen Apparat Helligkeitskontraste wahrgenommen werden können oder nicht, hängt z. B. vom Öffnungswinkel des optischen Systems ab. Darüber hinaus müssen die neuronalen Voraussetzungen erfüllt sein, um eine Kontrastorientierung zu ermöglichen oder zu unterstützen, wie man das durch Untersuchungen an anderen Crustaceen gelernt hat z. B. bei *Limulus* (HARTLINE und RATLIFF 1972).

Aufgrund ihrer guten Sichtbarkeit in einer sonst ziemlich einheitlichen Umgebung und ihrer definierten Lage stellen diese Kontraste hervorragende optische Marken für die vertikale Orientierung im Freiwasserraum dar. Die Orientierung nach ihnen und ihre Bedeutung für die Lage der Körperachse wurden bei *Daphnia magna* analysiert. Der fundamentale Mechanismus sei zuerst erläutert. Dann soll gezeigt werden, daß auch bei Copepoden eine Kontrastorientierung möglich ist.

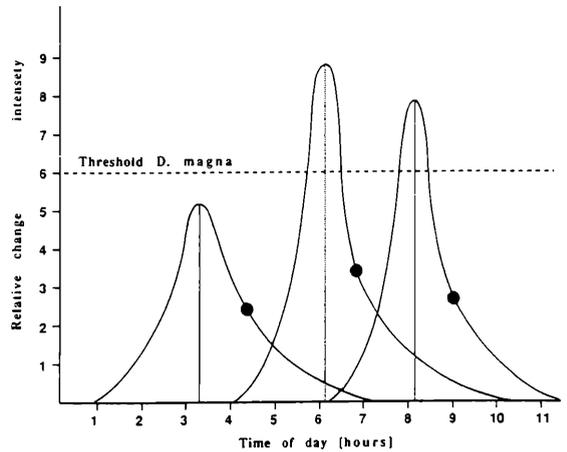


Abbildung 5

Die relative Änderung der Lichtintensität/Sekunde als Funktion der Tageszeit und (von links nach rechts) am 21. Juni, 21. März/23. September und 21. Dezember. Geograph. Breite 53° NB (Amsterdam). Die Zeit des Sonnenaufgangs ist durch die schwarzen Punkte angezeigt (aus unpubl. Berechnungen von S. DAAN).

Die Untersuchungen wurden durchgeführt, indem die Daphnien mit einer durch den Brutraum geführten Nadel fixiert worden sind. Das so befestigte Tier konnte in einer sagittalen Ebene ringsum gleichstark beleuchtet werden. Solange man ein homogenes Lichtfeld bietet, rotieren die Tiere anhaltend um die Nadel. Man kann dieses Verhalten mit den Purzelbäumen vergleichen, die man unter entsprechenden Bedingungen mit freibeweglichen Tieren beobachtet hat. Sobald aber das Licht teilweise abgeschirmt wird, kommen die Daphnien zur Ruhe, wobei die Körperlängsachse eine von zwei anscheinend prinzipiell möglichen Stellungen bevorzugt (Abb. 6). Durch Bewegungen der Hell-Dunkelgrenze konnte gezeigt werden, daß diese für das beobachtete Verhalten ausschlaggebend ist. (RINGELBERG 1964). Darüber hinaus konnte gezeigt werden, daß das Komplexauge ein spezielles Orientierungsfeld enthält, das aus drei Paaren von Ommatidien besteht, die dicht beieinander in der medianen Ebene des Auges liegen, während sich zwei weitere Ommatidien dazwischen und auf beiden Seiten der Medianen befinden (RINGELBERG 1975).

Auf die Freilandsituation übertragen bedeutet dieses Ergebnis, daß die Tiere — wenn sie nach oben schwimmen — in einem Winkel zwischen 0° — 20° zur vertikalen Achse orientiert sind. Bei schrägem Abwärtsschwimmen liegt die Körperlängsachse zwi-

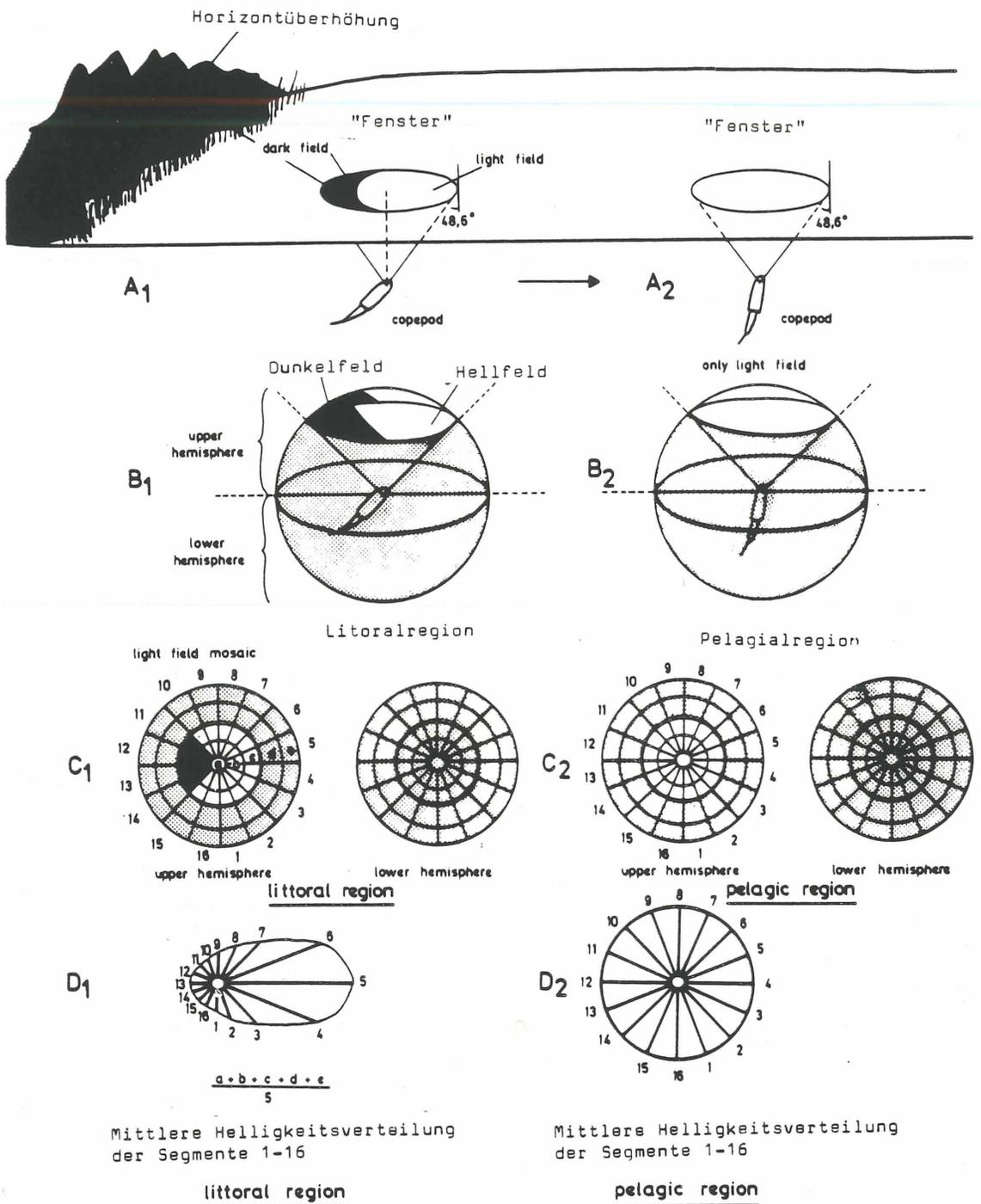


Abbildung 6

- A 1: Skizze des Snellius-Kreises in der Litoralzone mit dem von der Horizontüberhöhung bewirkten Dunkelfeld.
 A 2: Dasselbe für die uferferne Freiwasserzone.
 B 1 und B 2: Helligkeitsmuster in der Mitte einer um den Copepoden gedachten Kugel.
 C 1 und C 2: Obere und untere Halbkugel auf die Ebene projiziert.
 D 1 und D 2: Licht-Vektor-Diagramme. Die Vektorlänge repräsentiert mittlere Intensitätswerte aus den oberen fünf Sektoren der Halbkugel (nach SIEBECK 1980).

schen 130° — 150°. Tatsächlich beschreibt auch SCHRÖDER (1962) aufgrund von Freilandbeobachtungen, daß die Abwärtswanderung in Spiralen oder in schräger Richtung erfolgt.

Die Orientierung von Cladoceren und Copepoden ist von SIEBECK (1964, 1968, 1980) intensiv untersucht worden, und zwar im Zusammenhang mit dem Phänomen der sogenannten Uferflucht. In der Mor-

gendämmerung schwimmen pelagische Crustaceen, die in der Nacht in die Litoralregion gelangt sind, mehr oder weniger horizontal in Richtung zum offenen Wasser. Sowohl für die Cladoceren als auch für die Copepoden hat sich die Horizontüberhöhung als für die optische Orientierung wesentlich erwiesen. Das Helligkeitsmuster, das bei homogener Helligkeitsverteilung des Himmels im uferfernen Pelagial radiärsymmetrisch ist, zeigt in Ufernähe ein bilateralsymmetrisches Muster, dessen Symmetrieebene etwa senkrecht zum Ufer verläuft. Innerhalb dieser Symmetrieebene bevorzugen die Tiere eine horizontale Schwimmrichtung, die sie vom uferwärts gelegenen Dunkelfeld wegführt. Nach SIEBECK (1968) ist für das vom Ufer wegwandernde Tier die Helligkeit auf beiden Seiten gleich. Diese Orientierung bezeichnet man seit KÜHN (1919) Tropotaxis (vgl. auch FRAENKEL und GUNN 1961). Im Falle von *Daphnia* erklärt RINGELBERG (1969) die Neigung der Körperlängsachse in eine horizontale Richtung

mit Hilfe des erwähnten Mechanismus der Orientierung nach dem Kontrast. In Richtung des Ufers ist die Position des Kontrastes nicht mehr bei 49° , sondern mehr in die Nähe des Zenits gerückt. Für eine Daphnie, die vom Ufer wegwandert, ist dieser Kontrast somit dorsalwärts gelegen. Infolge der Orientierung zum Kontrast muß sich der Körper der Daphnie in eine mehr horizontalisierte Position begeben. Zusammengefaßt: Der optischen Orientierung während der Uferfluchtreaktion liegt eine Tropotaxis zugrunde, die das Tier vom Ufer wegführt und eine Kontrastorientierung, die den Körper in eine horizontalisierte Lage bringt. Weshalb die positive Tropotaxis vorherrscht und nicht die negative, ist bis heute eine offene Frage.

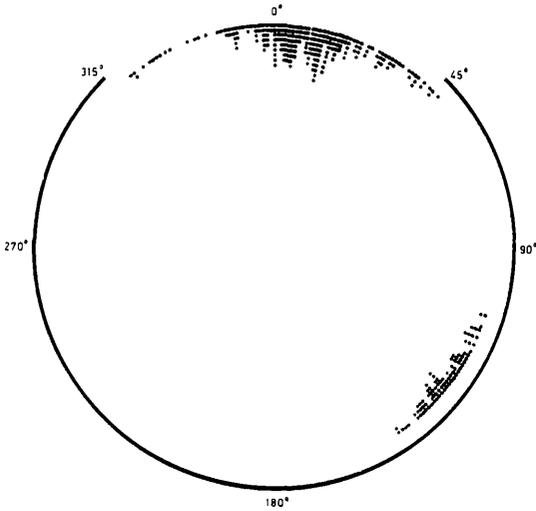


Abbildung 7

Die Körperposition von *Daphnia magna* nach Fixierung im Zentrum einer kreisrunden Leuchtstoffröhre, die bei 270° abgeschirmt ist (nach RINGELBERG 1964).

Aufgrund einer detaillierten Analyse der Helligkeitsverteilung unter einer weißen z. T. mit schwarzen Flächen bedeckten Plexiglasskuppel, deren helle Bereiche homogen ausgeleuchtet waren, begründet SIEBECK (1980), weshalb sich der Copecode *Mixodiaptomus laciniatus*, wo immer er in der unter der Plexiglasskuppel befindlichen Arena eingesetzt wird, an einer ganz bestimmten Stelle versammelt. Die wesentliche Eigenschaft des Helligkeitsmusters am Ort der Tieransammlung ist die Radiärsymmetrie, so wie man sie bei homogener Beleuchtung auch in hinreichender Entfernung vom Ufer antrifft. Die Körperachse ist an diesem Ort mehr oder weniger vertikal orientiert. *Mixodiaptomus* zeigt hier die typische „hop and sink“-Bewegung, die für Planktonorganismen typisch ist. An allen übrigen Orten der Arena ist das Helligkeitsmuster infolge der Anordnung der geschwärzten Bereiche mehr oder weniger bilateralsymmetrisch, d. h. ähnlich wie im Uferbereich. Indem sich die Tiere in der Symmetrieebene bewegen und sich dabei in eine horizontale Bahn begeben, erreichen sie von hier aus den Ort mit radiärsymmetrischer Helligkeitsverteilung (Abb. 8).

Das Modell, das SIEBECK (1980) zur Erklärung dieser Orientierung von *Mixodiaptomus laciniatus* heranzieht, ist nach meiner Meinung mit der Orientierung nach einem Kontrast identisch, wie sie für *Daphnia* angenommen wird. Der Copepodenocellus besteht aus drei getrennten Pigmentbecherzellen mit Sinneszellen. Er führt zitternde Bewegungen aus, die typisch sind für Augen, welche zur Wahrnehmung von Kontrasten geeignet sind. Um darzustellen, wie eine Kontrastorientierung bei Copepoden funktionieren könnte, wurde das Schema, das SIEBECK (1980)

dargestellt hat, für diese Annahme umgeformt, indem anstelle von vier nunmehr drei Orientierungspunkte vorgesehen sind.

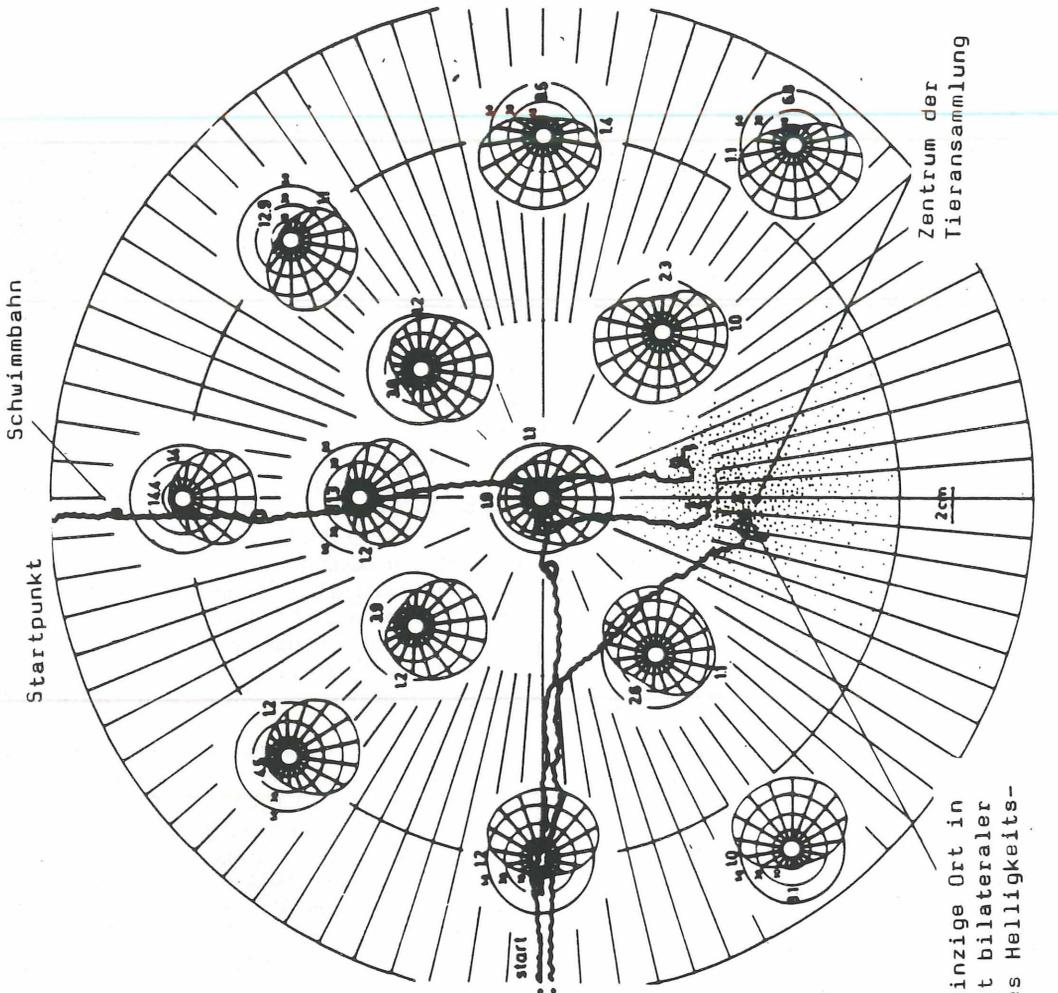
Im Helligkeitsmuster des Pelagials würden demnach alle drei Pigmentbecher auf die Hell-Dunkel-Grenze fixiert sein (Abb. 9). Die Winkel zwischen den drei Bechern (siehe Abb. 9 unten) sind willkürlich festgelegt; sie sind ebenso wenig bekannt wie die Lage der Becher bezüglich der Körperlängsachse. Diese ist mehr oder weniger vertikal orientiert, die Himmelsrichtung spielt in diesem Fall keine Rolle. In Gegenwart einer Horizontsüberhöhung (Abb. 9 rechts) ist einer der beiden Becher bei gleicher Position des Tieres nicht mehr zum Kontrast orientiert, solange das Tier nicht in eine horizontale Lage gerät. Indem es aber eine entsprechende Position einnimmt, verlieren die beiden anderen Becher den Bezug zum Kontrast. Ob dies nun wirklich erfolgt, hängt vom Öffnungswinkel dieser Becher ab, der Amplitude des „Augenzitterns“ und der Lage der Becher im Körper. Aber wie auch immer, die beste Position für eine Orientierung in einer horizontalen Ebene würde diejenige in einer Symmetrieebene sein. Würde eine andere Richtung gewählt, so würden jedenfalls zwei Becher den Bezug zum Kontrast verlieren, es sei denn, daß eine seitliche Rollbewegung des Körpers möglich wäre. Das ist aber unwahrscheinlich. So könnte die Kontrast-Orientierung, wie sie für *Daphnia* angenommen wurde, auch bei *Mixodiaptomus* zu einer Orientierung in der Symmetrieebene führen. In der vertikalen Ebene führt sie zu einer Neigung der Körperlängsachse. Um das beobachtete Verhalten zu erklären, ist demnach die Annahme einer Tropotaxis nicht ungedingt erforderlich. Wenn bei *Daphnia* eine Kontrast-Orientierung ausreicht, um das Schwimmverhalten in Gegenwart der Horizontsüberhöhung zu erklären, so wäre Tropotaxis ebenfalls überflüssig und damit auch die Frage, weshalb die positive Tropotaxis gegenüber der negativen bevorzugt wird.

Sowohl zur Frage des kinetischen Mechanismus als auch zur Frage des Orientierungsmechanismus sind noch viele Aufgaben zu lösen. Die hier vorgetragenen Grundvorstellungen gelten aber wohl für Cladoceren und Copepoden, und sie sind in jedem Fall eine Ausgangsbasis für fortführende Analysen.

2. Finale Aspekte

In letzter Zeit hat sich die Aufmerksamkeit von den kausalen Betrachtungen immer mehr zu den zweckbestimmenden verlagert. Da es sich bei der Vertikalwanderung um ein sehr weit verbreitetes Verhalten handelt, liegt die Annahme nahe, daß sie den betreffenden Organismen erhebliche Vorteile verschafft. Bei Tieren, die sich schnell vermehren, wie es bei den pelagischen Crustaceen der Fall ist, müßte eine Selektion für oder gegen die Vertikalwanderung in relativ kurzer Zeit zum Tragen kommen. Besondere Aufmerksamkeit hat die Vorstellung gewonnen, daß durch die Vertikalwanderung der Fraßdruck durch die Räuber vermieden, zumindest aber wesentlich herabgesetzt wird. Ein Beispiel für diese Art von Überlegungen sei erläutert.

Im Bodensee existieren sowohl *Daphnia hyalina* als auch *Daphnia galeata*. Im Sommer wandert die zuerst genannte Art in auffälliger Weise, während *Daphnia galeata* in der oberen Wasserschicht bleibt (Abb. 10, STICH und LAMPERT 1981). Für viele Stunden am Tag ist demnach *Daphnia hyalina* niedrigen Futterkonzentrationen und niedrigen Temperaturen ausgesetzt. Infolgedessen ist ihre Reproduktionsrate viel geringer als die von *Daphnia galeata*, die sich im Oberflächenwasser aufhält. Dennoch ist die Populations-



"X" ist der einzige Ort in der Arena mit bilateraler Symmetrie des Helligkeitsmusters

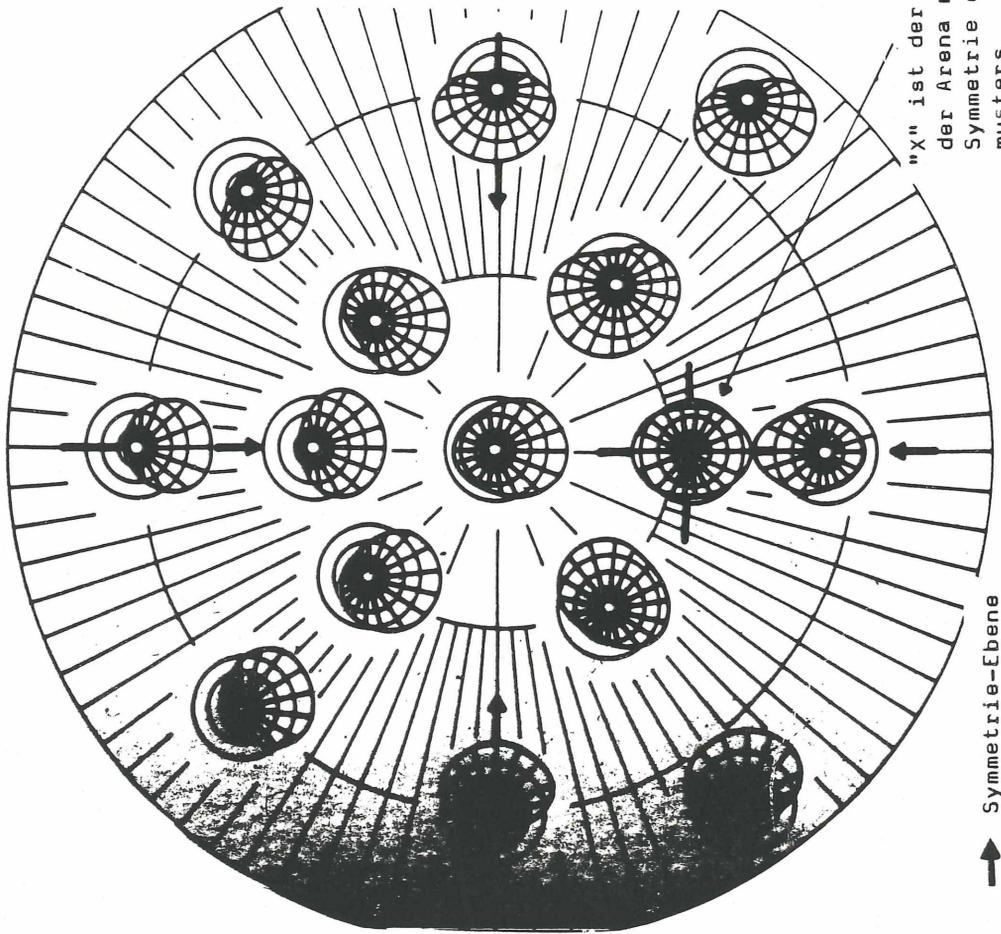


Abbildung 8

Die Orientierung von *Mixodiptomus laciniatus* (nach SIEBECK 1980).

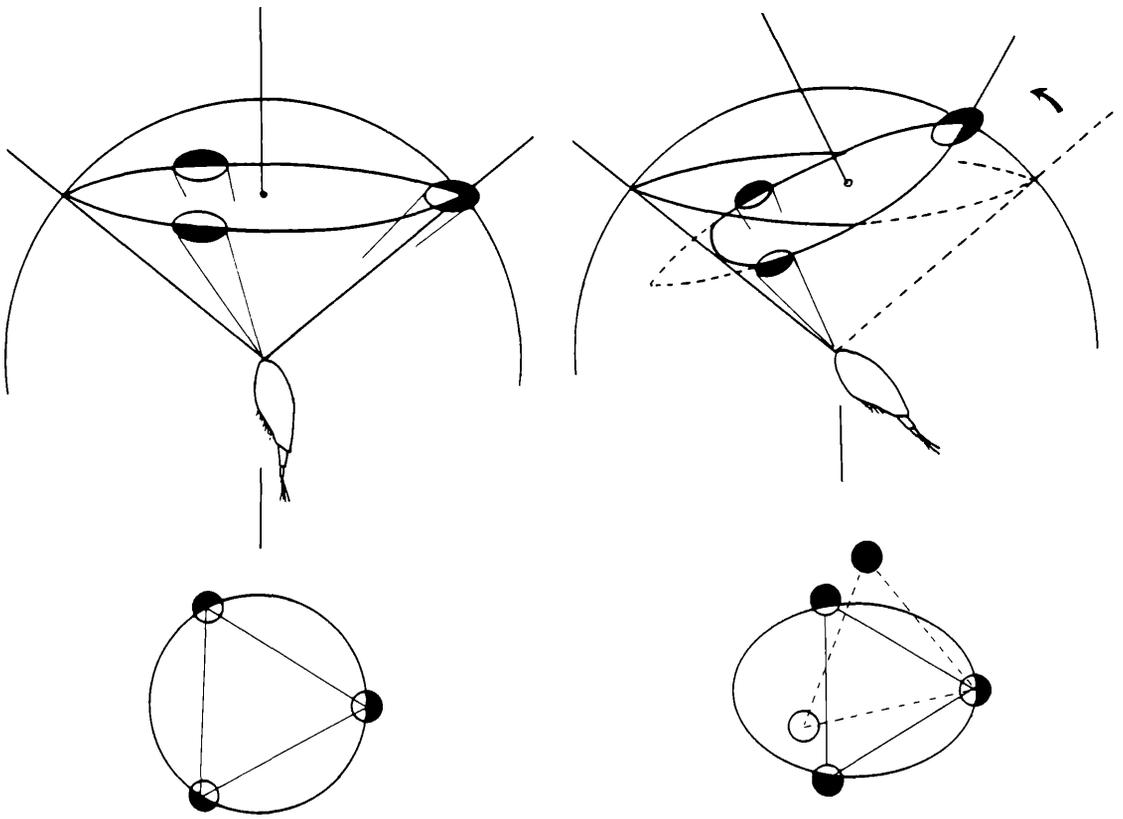


Abbildung 9

Modell der Kontrastorientierung bei einem calanoiden Copepoden in der pelagischen Region (links) und in der Litoralzone (rechts). Der Pfeil zeigt die Lage der Horizontüberhöhung an (auf der Grundlage der Vorstellungen von SIEBECK 1980 entwickelt).

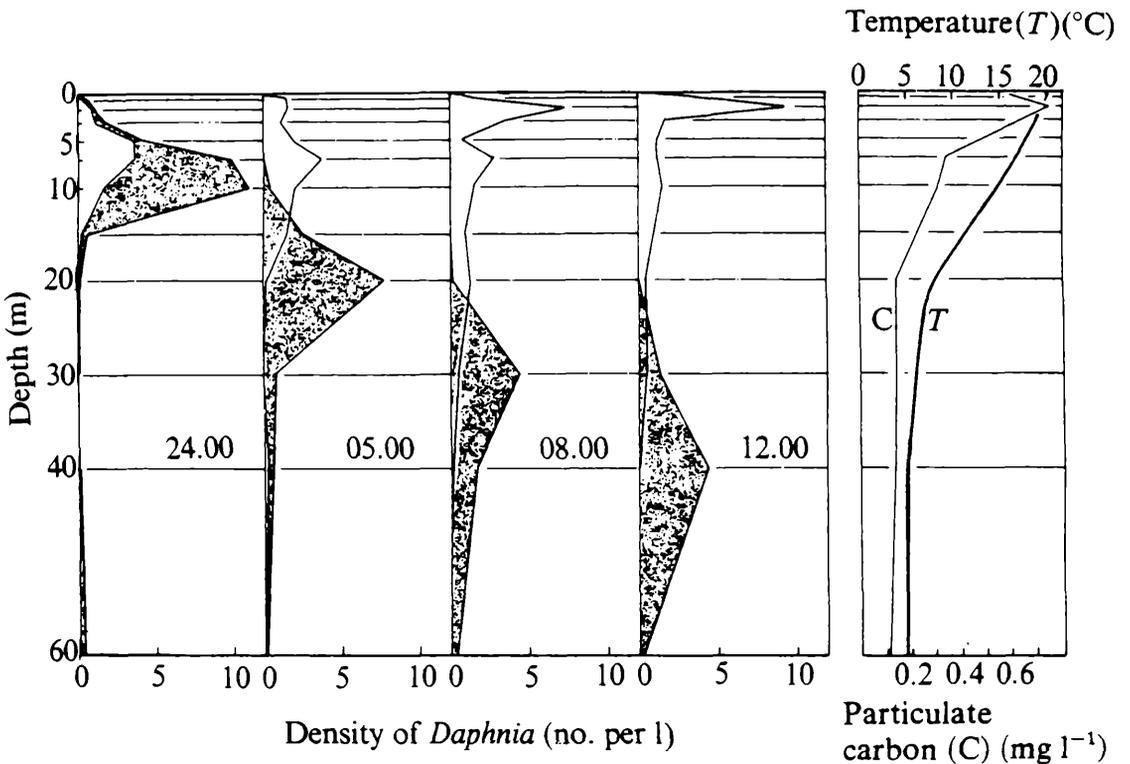


Abbildung 10

Tagesperiodische Vertikalwanderung von *Daphnia hyalina* (schattiertes Feld) und *Daphnia galeata* (freies Feld) im Bodensee. Es werden Tiefenverteilungen zu verschiedenen Tageszeiten gezeigt. Rechts: Temperatur- und Futterangebot in der Wassersäule (nach STICH und LAMPERT 1981).

größe der wandernden Art die meiste Zeit im Jahr größer. Man nimmt an, daß die hohen Freßverluste durch Räuber dafür verantwortlich sind, daß trotz der hohen Geburtenrate im nahrungsreichen Wasser keine große Population aufgebaut werden kann. Von Mai an nimmt die Aufenthaltstiefe am Tag bei *Daphnia hyalina* erheblich zu (Abb. 11). Das ist ebenfalls ein Indiz für den genannten Räubereffekt. Die größere Aufenthaltstiefe bedeutet aber nicht unbedingt, daß sich die Wanderamplitude im Sommer vergrößert hat. Der gleiche Effekt kann auch dadurch zustande kommen, daß ein größerer Anteil der Tiere an der Vertikalwanderung teilnimmt. STICH und LAMPERT (1981) nehmen an, daß es innerhalb derselben Art zwei verschiedene Formen gibt: eine wandernde und eine nichtwandernde. Als Ergebnis des Räuberdrucks — vor allem auf die nichtwandernde Art, würde sich die Zusammensetzung der Population im Sinne einer Zunahme der wandernden Form verändern.

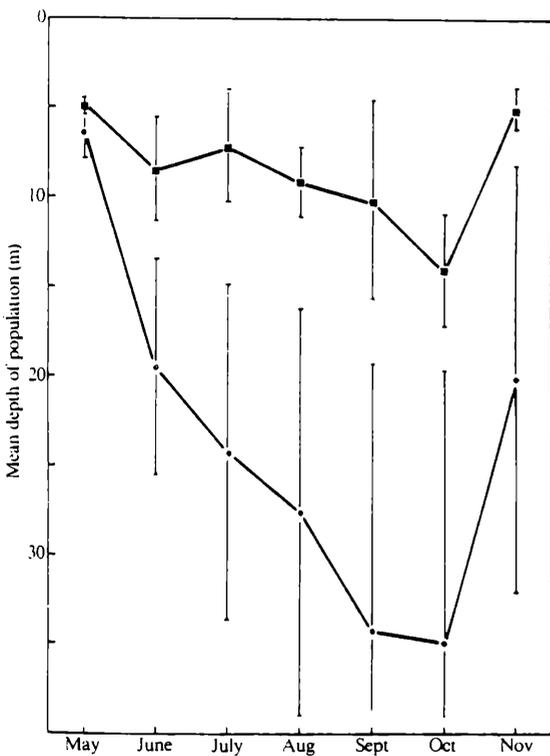


Abbildung 11

Saisonale Unterschiede in der vertikalen Wanderung von *Daphnia galeata* (obere Linie) und *Daphnia hyalina* (untere Linie) (nach STICH und LAMPERT 1981).

Um die Plausibilität des Futter- bzw. Temperatureffektes auf die Reproduktionsrate zu überprüfen, wurden Laborexperimente durchgeführt (STICH und LAMPERT 1984). Beide Arten wurden unter den günstigen epilimnischen Bedingungen gehalten, d. h. bei hoher Temperatur und hoher Futterdichte. Es zeigte sich, daß *Daphnia galeata* in diesem Fall die höhere individuelle Wachstumsrate aufwies und ebenso die höhere Anzahl von Geburten. Unter den simulierten Bedingungen einer Wanderung, wie Futtermangel bei niedriger Temperatur und bei Dunkelheit bzw. reichlichem Nahrungsangebot bei hoher Temperatur und bei Helligkeit erwies sich *Daphnia hyalina* im Populationswachstum als überlegen. Die Autoren schließen daraus, daß diese Ergebnisse die Hypothese, wonach der Fraßdruck die Wanderung bewirkt, indirekt unterstützen.

Die unterschiedliche Fruchtbarkeit als Ergebnis der Verfügbarkeit von Nahrung und als Folge der Umgebungstemperatur bedeutet aber auch, eine Nischentrennung zwischen den beiden Arten. Man kann sich daher auch vorstellen, daß die Wanderung auch bei Fehlen des Räuberdrucks gefördert wurde, und zwar über die Nischentrennung im Sommer (GELLER 1985). Bei hoher Futterkonzentration und hohen Temperaturen des Oberflächenwassers ist *Daphnia galeata* gegenüber der *Daphnia hyalina* im Vorteil; sie könnte daher die nichtwandernde Form der *Daphnia hyalina* durch Konkurrenz unterdrücken. Mit dem Auftreten der Wintertemperaturen und ungünstigen Nahrungsbedingungen ist die wandernde Form aufgrund des erforderlichen Energieaufwands im Nachteil. Sie könnte daher unter diesen Bedingungen durch die nichtwandernde Form verdrängt werden.

Zu diesen zweckbestimmenden Aspekten kommen aber auch interessante kausale Aspekte hinzu. Es fragt sich, inwieweit sich die genannten Arten und Formen voneinander in ihrem physiologischen Mechanismus unterscheiden, soweit er die Vertikalwanderung betrifft. Man könnte sich beispielsweise vorstellen, daß die Schwellenwerte für die relativen Änderungen der Lichtintensität bei der wandernden Form bzw. Art niedriger liegen als bei den nichtwandernden Tieren.

Es ist offensichtlich, daß zur Klärung ökologischer Phänomene sowohl Fragen der Kausalität als auch der Finalität diskutiert werden müssen. Obgleich dies nicht nur für die ökologische Forschung gilt, so ist doch sicher, daß es die Kombination dieser beiden Betrachtungen ist, durch welche ökologische Analysen so faszinierend sind.

Literatur

- BARY, B. Mck. (1967):
Diel vertical migrations of underwater scattering, mostly in Saanich Inlet, British Columbia. — *Deep-Sea Research* 14: 35-50.
- BODEN, B. P. and KAMPA, E. M. (1967)
The influence of natural light on the vertical migrations of an animal community in the sea: In: N. B. MARSHALL (ed.): *Aspects of Marine Zoology*. — Proc. Symp. Zool. Soc. Lond., Academic Press London, 19: 15-26.
- BOUGIS, P. (1976):
Vertical distribution and diurnal migration of zooplankton: In: *Marine plankton ecology*. — North-Holland Publishing Company, Amsterdam, pp. 217-237.
- CLARKE, G. L. (1934):
Further observations on the diurnal migration of copepods in the Gulf of Maine. — *Biological Bulletin* 67: 432-455.
- CLARKE, G. L. and BACKUS, R. H. (1956):
Measurements of light penetration in relation to vertical migration and records of luminescence of deep-sea animals. — *Deep-Sea Research* 4: 1-14.
- CUSHING, D. H. (1951):
The vertical migration of planktonic Crustacea. — *Biological Reviews* 26: 158-192.
- DAAN, N. and RINGELBERG, J. (1969):
Further studies on the positive and negative phototactic reaction of *Daphnia magna* STRAUS. — *Neth. J. Zool.* 19: 525-540.
- ENRIGHT, J. T. and HAMNER, W. M. (1967):
Vertical diurnal migration and endogenous rhythmicity. — *Science* 157: 937-941.
- FORWARD, R. B., Jr. (1976):
Light and diurnal vertical migration: photobehavior and photophysiology of plankton. — *Photochem. Photobiol. Rev.* 157-209.
- FRAENKEL, G. S. and GUNN, D. L. (1961):
The orientation of animals; Dover Publications Inc., New York, 376 pp.

- GELLER, W. (1985):
Production, food utilization and losses of two coexisting, ecologically different *Daphnia* species. In: W. LAMPERT (ed.): Food limitation and the structure of zooplankton communities. — Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol. 21: 69-79.
- HANEY, J. F., BEAULIEU, T. R., BERRY, R. P., MASON, D. P., MINER, C. R., McLEAN, E. S., PRICE, K. L., TROUT, M. A., VINTON, R. A. and WEISS, S. J. C. (1983):
Light intensity and relative change as factors regulating stream drift. — Arch. Hydrobiol. 97: 73-88.
- HARRIS, J. E. & MASON, P. (1956):
Vertical migration in eyeless *Daphnia*. - Proceedings of the Royal Society of London. Bl. 45: 280-290.
- HARTLINE, H. K. and RATLIFF, F. (1972):
Inhibitory interaction in the retina of *Limulus*. In: FUORTES, M.G.F. (ed.): Physiology of photoreceptor organs; Handbook of sensory physiology, Springer Verlag, Berlin, Vol. III/2 pp. 381-447.
- KAMPA, E. M., and BODEN, B. P. (1954):
Submarine illumination and the twilight movement of a sonic scattering layer. — Nature 174: 869-872.
- KÜHN, A. (1919):
Die Orientierung der Tiere im Raum: Jena, 71 pp.
- McNAUGHT, D. C. and HASLER, A. D. (1964):
Rate of movement of populations of *Daphnia* in relation to changes in light intensity. — J. Fish. Res., Bd. Canada, 21: 291-318.
- RINGELBERG, J. (1964):
The positively phototactic reaction of *Daphnia magna* STRAUS: A contribution to the understanding of diurnal vertical migration. — Neth. J. Sea Res. 2: 319-406.
- (1969):
Spatial orientation of planktonic crustaceans. 2. The swimming behaviour in a vertical plane. — Verh. Int. Ver. Limnol. 17: 841-847.
- RINGELBERG, J. and SERVAAS, H. (1971):
A circadian rhythm in *Daphnia magna*. — Oecologia (Berl.) 6: 289-292.
- RINGELBERG, J., FLIK, B.J.G. and BUIS, R. C. (1975):
Contrast orientation in *Daphnia magna* and its significance for vertical plane orientation in the pelagic biotope in general. — Neth. J. Zool. 25: 454-475.
- RUSSELL, F. S. (1927):
The vertical distribution of plankton in the sea. — Biological Review 2: 213-262.
- SCHRÖDER, R. (1962):
Vertikalverteilung des Zooplanktons und Thermokline. — Arch. Hydrobiol./Suppl. 25: 401-410.
- SEGAL, E. (1970):
Light, animals, invertebrates. In: O. KINNE (ed.): Marine Ecology; Vol. I., Part I, Environmental factors. — Wiley-Interscience, London, p. 194-206.
- SIEBECK, O., (1960):
Untersuchungen über die Vertikalwanderungen planktischer Crustaceen unter Berücksichtigung der Strahlungsverhältnisse. — Int. Revue Ges. Hydrobiol. 45: 381-454.
- (1964):
Ist die Uferflucht planktischer Crustaceen eine Folge der Vertikalwanderung? — Archiv. Hydrobiol. 60: 419-427.
- (1968):
Uferflucht und optische Orientierung pelagischer Crustaceen. — Arch. Hydrobiol. Suppl. 35: 1-118.
- (1980):
Optical orientation of pelagic crustaceans and its consequence in the pelagic and littoral zones; In: KEERFOT, W. C. (ed.): Evolution and ecology of zooplankton communities. — Univ. Press of New England, Hannover, p. 28-38.
- STEARNS, D. E. (1983):
Control of nocturnal vertical migration in the calanoid copepod *Acartia tonsa* DANA in the Newport River estuary, North Carolina. — Ph. D. Thesis, Dept. of Zool., Duke Univ. Durham, N. C. 360 pp.
- STEARNS, D. E. and FORWARD, R. B. (1984):
Copepod photobehavior in a simulated natural light environment and its relation to nocturnal vertical migration. — Marine Biol. 82: 91-100.
- STICH, H. B. and LAMPERT, W. (1981):
Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. — Nature 293: 396-398.
- STICH, H. B. and LAMPERT, W. (1984):
Growth and reproduction of migrating and non-migrating *Daphnia* species under simulated food and temperature conditions of diurnal vertical migration. — Oecologia (Berlin) 61: 192-196.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Fr. Joop Ringelberg
Department of Aquatic Ecology,
University of Amsterdam
Kruislaan 320
1098 SM Amsterdam

Die Steuerung des Produktionsprozesses des Phytoplanktons

Max M. Tilzer

Unter Plankton versteht man die Lebensgemeinschaft des freien Wassers, die nur in begrenztem Maße in der Lage ist, sich aktiv fortzubewegen. Schwache Wasserbewegungen reichen bereits aus, um die in ihrer überwiegenden Zahl mikroskopisch kleinen Planktonorganismen zu verfrachten. Unter Phytoplankton versteht man die pflanzliche Komponente der Planktonbiocoenose, die sich photoautotroph ernährt.

Das Plankton ist die am weitesten verbreitete Lebensgemeinschaft der Erde. Ihr potentieller Lebensraum, der Weltozean, bedeckt 71 % der Erdoberfläche und besitzt eine durchschnittliche Tiefe von etwa 3,8 km. Dennoch ist die Produktivität der Ozeane nur etwa ein Drittel der Gesamtproduktivität der Erde. Die Ursachen dafür liegen in den besonderen Lebensbedingungen des Planktons (KOBLENTZ-MISCHKE et al. 1970, in: Scientific Exploration of the South Pacific.-Nat. Acad. Sci. Washington, 183).

Das Lebensmedium Wasser besitzt besondere Eigenschaften, die planktisches Leben überhaupt erst möglich machen. Die gegenüber der Luft um den Faktor 750 erhöhte Dichte bewirkt einen Auftrieb der Plankter, deren Dichte sich nur wenig von jener des Wassers unterscheiden, der sie zum passiven Schweben befähigt. Die hohe Viskosität des Wassers bewirkt überdies einen erhöhten Reibungswiderstand, der das Absinken des Planktons verlangsamt. Die hohe Dichte des Wassers bewirkt aber auch eine erhöhte Absorption von Wärme- und Lichtstrahlung. Seine hohe optische Dichte hat zur Folge, daß meist nur ein relativ kleiner Anteil des ins Wasser eindringenden Lichtes durch photosynthetische Pigmente absorbiert und energetisch genutzt werden kann. Sie ist der Hauptgrund für die relativ zu Landlebensräumen geringe Produktivität aquatischer Lebensräume (TILZER et al. 1975: Verh. Int. Verh. Limnol 19, 800; KIRK, 1983: Light and photosynthesis in aquatic ecosystems.-Cambridge Univ. Press.).

Die jahreszeitlichen Schwankungen in Gesamtbiomasse und Artenzusammensetzung des Phytoplanktons sind das Nettoergebnis von wachstums- und verluststeuernden Prozessen. Beide sind von abiotischen Umweltfaktoren und der Stoffwechsellaktivität der beteiligten Organismen abhängig (Abb. 1). Wir wollen in diesem Artikel beide Gruppen von Steuerungsfaktoren kurz behandeln und ihre Bedeutung für das Gesamtgeschehen beleuchten.

1. Die Steuerung des Produktionsprozesses durch wachstumssteuernde Faktoren

Der Produktionsprozeß photoautotropher Organismen wird als Primärproduktion bezeichnet. Er gliedert sich in zwei Teilprozesse:

Unter Photosynthese verstehen wir die Reduktion von CO₂ Kohlenhydraten unter Nutzung der Strahlungsenergie der Sonne (photosynthetisch aktive Strahlung PAR) in einem Spektralbereich zwischen 400 und 700 nm (d.h. $4 \cdot 10^{-7}$ bis $7 \cdot 10^{-7}$ m). Die Summenformel dieses Prozesses lautet:



Sauerstoff fällt als Abfallprodukt an und löst sich im Wasser. Meist wird etwas mehr O₂ frei als dem stöchiometrischen Äquivalentverhältnis zu CO₂ nach Gl. 1 entspricht, da (1) die ersten Photosyntheseprodukte stärker reduziert sind und neben CO₂ auch an-

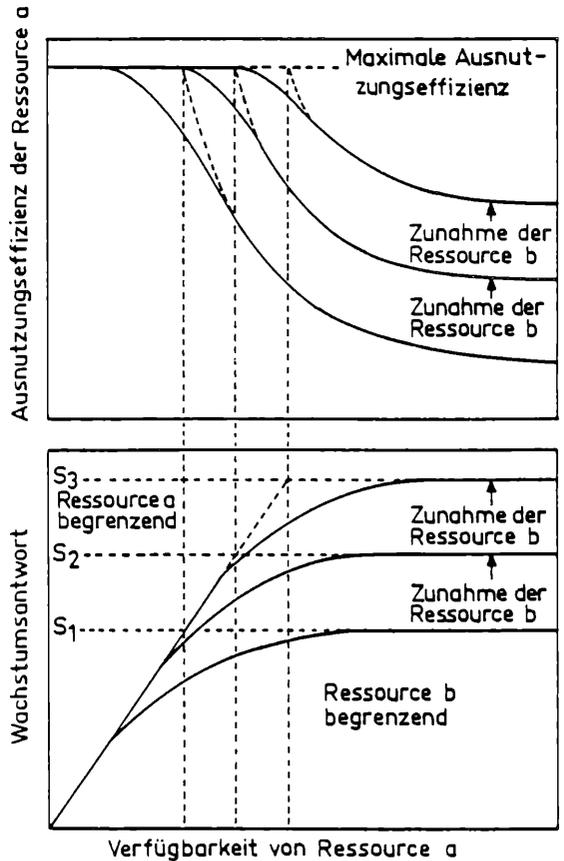
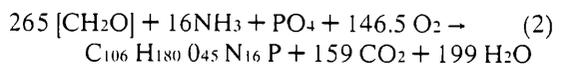


Abbildung 1: Flußschema der die Dynamik des Phytoplanktons steuernden Faktoren.

Die wichtigsten Ressourcen sind das Licht, das Kohlendioxid und gelöste Nährsalze. Der Produktionsprozeß wird durch die am wenigsten verfügbare Ressource begrenzt und ist überdies von der metabolischen Aktivität der beteiligten Organismen abhängig. Die für den Erhaltungsstoffwechsel und die Biosynthese erforderliche Energie wird durch Respiration gewonnen. Weitere Verluste entstehen durch Zooplanktonfraß (Grazing) und Sedimentation alternder und/oder absterbender Plankter. Im Gegensatz zum Wachstum erfolgt die Steuerung der Verluste durch mehrere Faktoren gleichzeitig.

dere Elektronenakzeptoren reduziert werden, vor allem Nitrat. Die Photosynthese liefert Kohlenhydrate, die als Kohlenstoff-Gerüste und als Brennstoff für den zweiten Teilschritt des Primärproduktionsprozesses dienen, der Biosynthese, die nach folgender Summenformel abläuft:



Die Biosynthese liefert die Vielfalt der zellulären Stoffkomponenten, vor allem die Proteine, Lipide und Nukleotide und natürlich auch die die Zellstrukturen aufbauenden Kohlenhydrate. Die dafür erforderliche Energie stammt aus der Verbrennung eines Teils der zunächst durch den Prozeß der Photosynthese gebildeten Kohlenhydrate. Nährstoffe werden aus dem umgebenden Medium aufgenommen. Es wird angenommen, daß der überwiegende Teil der Biosynthese während der Nachtstunden erfolgt. Dementsprechend besitzen die Zellen während des Tages einen höheren Anteil an Kohlenhydraten als während der Nachtstunden.

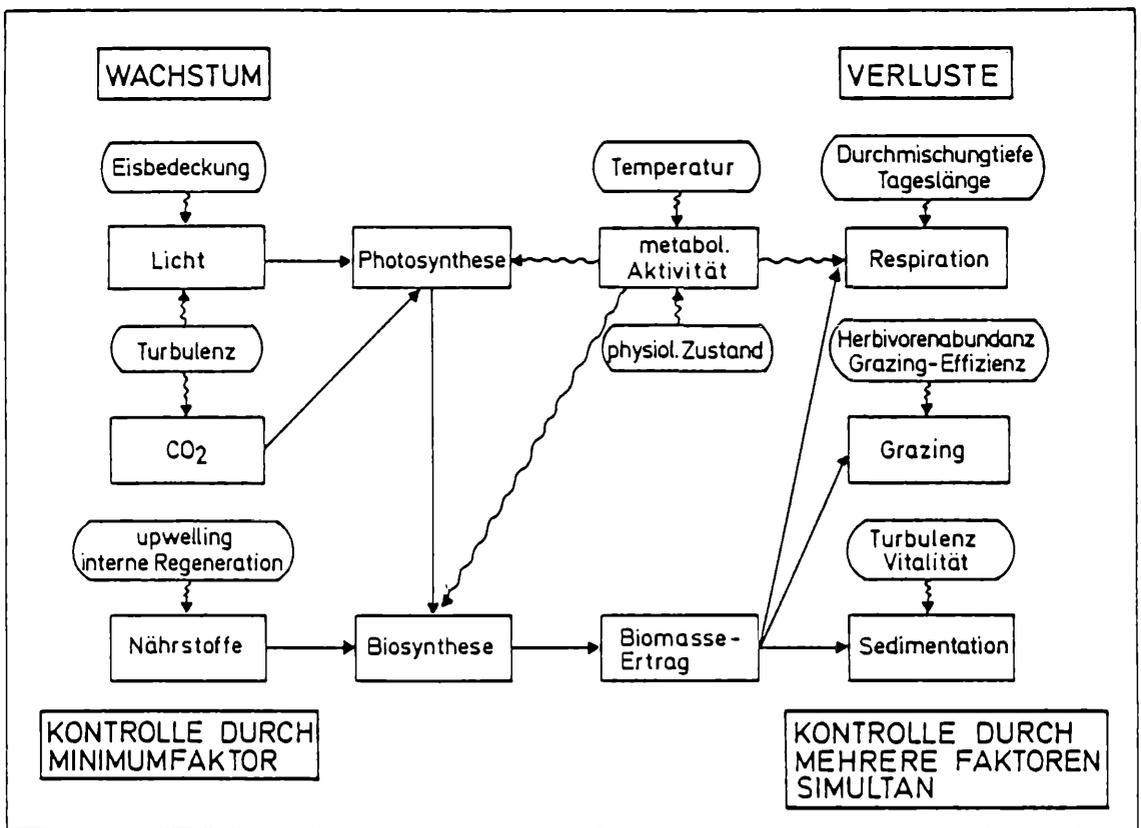


Abbildung 2: Steuerung des Wachstumsertrages durch das Verhältnis zweier essentieller Ressourcen zueinander nach dem Modell von LIEBIG und BLACKMAN unter Annahme einer kurvilinearen Übergangszone zwischen der Wachstumsantwort auf die begrenzende Ressource (in diesem Falle Ressource a) und ihrer Sättigung. Nimmt Ressource b zu, stellt sich das Sättigungsplateau bei einem höheren Ertragsniveau ein (unten). Die Ausnutzungseffizienz der Ressource a ist dann am größten, wenn sie begrenzend ist. Höhere Verfügbarkeit der Ressource b erhöht die Ausnutzungseffizienz der Ressource a bei Sättigung (oben) (nach TILZER 1986). Das Minimumgesetz läßt sich auch auf die Photosynthese-Lichtbeziehung anwenden. Der Ressource a entspricht dann die Lichtintensität. Eine Erhöhung der Wassertemperatur führt zu erhöhter Photosynthese bei Lichtsättigung, während diese bei Lichtbegrenzung temperaturunabhängig ist. Die Effizienz der Ressourcennutzung kann durch die Lichtquantenausbeute der Photosynthese ausgedrückt werden.

1.1. Das Minimum-Gesetz

Die wichtigsten Ressourcen für die Primärproduzenten sind Kohlendioxid, anorganische Nährsalze und kurzweilige Strahlung. Die Ausnutzungseffizienz der Ressourcen hängt von der Effektivität der Aufnahmemechanismen und der Ressourcenverfügbarkeit ab. Der Ertrag des Wachstums hängt von der in geringster Menge verfügbaren Ressource ab. Nimmt ihre Verfügbarkeit zu, kommt es zu einer linearen Zunahme des Wachstums. Diese kann sich so lange fortsetzen, bis die in steigenden Dosen zugegebenen Ressource im Überschuß vorhanden ist und eine andere Ressource die Funktion des Produktionsbegrenzers übernimmt. Welche Ressource in einem konkreten Fall wachstumsbegrenzend ist, hängt nicht so sehr von ihrer absoluten Menge als von dem Mengenverhältnis der Ressourcen zueinander ab, es sei denn, die Konzentrationen sind so niedrig, daß eine aktive Aufnahme der Nährstoffe nicht mehr möglich ist (vgl. 2.3.). Die jeweils begrenzende Ressource wird mit maximaler Effizienz genutzt. Alle übrigen Ressourcen sind im Überschuß vorhanden. Eine Steigerung ihrer Verfügbarkeit hat keinen Einfluß auf das Wachstum. Das Minimumgesetz wurde erstmals von Justus von Liebig im Zusammenhang mit der Nährstoff-Begrenzung formuliert, läßt sich aber auch auf

andere Ressourcen anwenden. Es ist eines der wichtigsten ökologischen Prinzipien da es aussagt, daß eine synergistische Wachstumssteuerung nicht möglich ist. (Abb. 2).

1.2. Die Produktivität als Funktion des Strahlungsenergie-Angebotes

1.2.1. Das Unterwasserlichtklima

Infolge der hohen optischen Dichte des Wassers nimmt die Strahlung mit der Tiefe exponentiell ab. Der vertikale Lichtabfall wird durch das Lambert-Beer'sche Gesetz beschrieben:

$$I_z = I_0 \cdot e^{-kz} \quad (3)$$

wobei I_z und I_0 die Lichtintensitäten (oder die Lichtquantenströme) in der Tiefe Z bzw. an der Wasseroberfläche und k der vertikale Lichtattenuationskoeffizient pro m Wasserschicht ist. Streng genommen ist das Lambert-Beer'sche Gesetz nur für monochromatisches Licht gültig, da die Lichtdurchlässigkeit des Wassers wellenlängenselektiv ist. In reinem Wasser wird blaues Licht am besten durchgelassen, im Wasser mit hohem Anteil an gelöstem organischen Stoffen („Gelbstoff“) wird blaues Licht stark abgeschwächt und die maximale Durchlässigkeit verschiebt sich in den Rotbereich. Anorganische Partikel absorbieren Licht aller Wellenlängen annähernd gleich, es sei denn, sie sind selber stark gefärbt (JAMES & BIRGE 1938: Trans. Wisc. Acad. Sci. Lett. 31: 1). Phytoplankton hat wegen der wellenlängenselektiven Lichtabsorption der Pflanzenpigmente ebenfalls großen Einfluß auf die spektrale Attenuation des Unterwasserlichtes. In phytoplanktonreichem Wasser ist in größerer Wassertiefe blaues und rotes Licht stark herabgemindert und die maximale Lichtmenge tritt im Grünbereich auf. (JEWSON et al. 1983: J. Plankton. Res. 6: 259; TILZER 1986, in: KUMAR, H.D. (ed.): Phycotalk. - Banaras Hindu University Varanasi, India).

Die Abschwächung des Lichtes unter Wasser gemäß Gl. 3 kann daher auf Wasser und nicht-photosyntheti-

sche Inhaltsstoffe k_w und auf die Biomasse (k_b) zurückgeführt werden (TALLING 1960: Wetter und Leben, 12: 133). Die Lichtattenuation durch das Phytoplankton ist von der Chlorophyllkonzentration (C) und der chlorophyllspezifischen Lichtattenuation (k_c) zurückzuführen:

$$k = k_w + k_c C \quad (4)$$

Der chlorophyllspezifische Lichtattenuationskoeffizient kann durch den Absorptionsquerschnitt des Chlorophylls ausgedrückt werden (Dimension: $m^2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chla}$). Er hängt von der Größe und Gestalt der Chloroplasten ab. Er ist umso größer, je homogener das Chlorophyll im Wasser verteilt ist (KIRK 1983).

1.2.2. Steuerung der Photosynthese Lichtbeziehung

Wegen des vertikalen Lichtabfalles mit der Tiefe ist das in einer bestimmten Wasserschicht vorhandene Phytoplankton zu jedem beliebigen Zeitpunkt einem vertikalen Lichtgradienten ausgesetzt, der von der Lichtintensität an der Wasseroberfläche und dem vertikalen Lichtabfall in der Wassersäule abhängt. Die Verteilung der Photosynthese in Abhängigkeit von der Verteilung der Strahlungsintensität zeigt ein charakteristisches Muster, das von der photosynthetischen Antwort der Algen auf verschiedene Lichtquantenströme abhängt. Die photosynthetische Antwort auf verschiedene Lichtintensitäten läßt sich auch im Sinne des Minimum-Gesetzes interpretieren (vgl. Abb. 2).

Bei geringen Lichtintensitäten besteht eine lineare Beziehung zwischen Photosynthese und Lichtmenge. Die in einer bestimmten Wassertiefe beobachtete Photosyntheserate ist von der Menge der durch die Pigmente eingefangenen Lichtquanten und ihrer Ausnutzungseffizienz durch den Photosyntheseapparat abhängig. Aus stöchiometrischen Gründen sind zur Reduktion von einem Molekül CO_2 zu einer „Zuckereinheit“ mindestens 8 Lichtquanten erforderlich. Tatsächlich werden mindestens 11 bis 15 Quanten pro Zuckereinheit benötigt (BANNISTER und WEIDEMANN 1984: J. Plankton Res. 6: 275). Es entspricht dies einer energetischen Ausnutzungseffizienz von etwa 15-20%. Die Lichtquanten werden von photosynthetischen Reaktionszentren eingefangen und führen zur Oxydation der Photosysteme. Die dabei freigesetzten Elektronen werden zur Reduktion des CO_2 genutzt. So lange die Reaktionszentren sich in einem oxydierten Zustand befinden, führen naturgemäß weitere Lichtquanten zu keiner Freisetzung von Elektronen. Die Spaltung des Wassermoleküls liefert Elektronen, die zur Schließung der Elektronenlücken an den Photosystemen dienen. Die dafür erforderliche Zeit wird photochemische Turnoverzeit genannt. Bei geringen Lichtintensitäten muß das Zeitintervall zwischen dem Auftreffen von Lichtquanten länger als die photochemische Turnoverzeit sein. Unter solchen Bedingungen muß die Lichtquantenausbeute ihr Maximum erreichen. Nimmt die Zahl der Lichtquanten zu, nimmt die Photosyntheserate zunächst ebenfalls zu, bis das Zeitintervall zwischen dem Auftreffen der Lichtquanten auf die photosynthetischen Einheiten kürzer als ihre Regenerationszeit wird. Die Ausnutzungseffizienz der Lichtquanten nimmt dann ab und die Photosynthese erreicht ein Sättigungsplateau. Eine weitere Steigerung des Strahlungsangebotes führt dann zu keiner weiteren Steigerung der Photosyntheseleistung. Die Schwellenlichtintensität (I_k) ist danach durch einen Lichtquantenstrom charakterisiert, bei dem das Zeitintervall zwischen den Lichtquanten der photochemischen Turnoverzeit entspricht. Andere Faktoren z. B. die Wassertemperatur kontrollieren bei Lichtsättigung

die Photosyntheserate. Bei noch höheren Lichtintensitäten kann es sogar zu einer Hemmung der Photosynthese kommen (TALLING 1957: New Phytol. 56, 133; DUBINSKY 1980, in: FALKOWSKI, P. G. ed.: Primary Productivity in the sea. - Plenum Press New York, 83; TILZER 1984: Arch. Hydrobiol./Suppl. 69, 169).

An einem sonnigen Tag können in einem Vertikalprofil der Photosynthese gleichzeitig alle 3 Reaktionsmuster des Photosyntheseapparates beobachtet werden. Die Vertikalerstreckung der Photosynthese ist dabei eine Funktion der Lichtdurchlässigkeit des Wassers. Wegen der Lichthemmung in oberflächennahen Wasserschichten tritt die Maximalphotosynthese meist bei einer Lichtintensität von 25-50% des Oberflächenwertes ab. Fällt die Lichtintensität auf unter 10-20% des Oberflächenwertes, ist die Photosynthese auch bei maximalen Strahlungsenergiefluß an der Wasseroberfläche lichtbegrenzt.

1.2.3. Steuerung des Tiefenintegrals durch die Lichtdurchlässigkeit des Wassers

Wird die während eines bestimmten Zeitraumes in verschiedenen Wassertiefen auftretende Photosynthese integriert, so erhält man ein Maß für die Photosynthese pro Flächeneinheit. TALLING (1957) hat gezeigt, daß die Produktivität pro Flächeneinheit (π) eine Funktion der Photosynthese in der Tiefe mit optimalen Lichtbedingungen (A_{opt}), der Lichtdurchlässigkeit des Wassers und der einfallenden Strahlung (I_0) ist:

$$\pi = \frac{A_{opt}}{k} f(I_0) \quad (5a)$$

Die Photosynthese im Lichtoptimum ist von der Biomasse (Chlorophyllkonzentration C) und von der chlorophyll-spezifischen Photosynthese bei optimaler Lichtintensität (maximale Assimilationszahl P_{opt}) abhängig. Die Assimilationszahl wird durch die Zahl der photosynthetischen Einheiten und die photochemische Turnoverzeit (s.o.) bestimmt (FALKOWSKI 1981: J. Plankton Res. 3, 203). Sie ist temperaturabhängig (TALLING 1957, JEWSON 1976: Freshwat. Bio. 6, 551). Außerdem gibt es offensichtlich artspezifische Unterschiede, klare Beziehungen zur Zellgröße sind häufig vermutet, nicht aber überzeugend nachgewiesen worden.

Der vertikale Lichtgradient ist von optischen Eigenschaften des Wassers und Folge der Menge der Wasserinhaltsstoffe abhängig. Für die Produktivität des Phytoplanktons ist insbesondere der Anteil des Phytoplanktons an der Gesamt-Lichtattenuation von Interesse (Gl. 4). Wir können daher Gl. 5a umwandeln zu

$$\pi = \frac{P_{opt} \cdot C}{k_c C + k_w} f(I_0) \quad (5b)$$

Mit zunehmender Biomasse nimmt die Photosynthese bei Lichtsättigung zu, gleichzeitig wird das Profil vertikal komprimiert, da die Lichtdurchlässigkeit des Wassers abnimmt. Bei extrem hohen Biomassen und geringer Wassertrübung durch andere Wasserinhaltsstoffe als Phytoplankton wird die „Hintergrund-Attenuation“ durch nicht-photosynthetisches Material (k_w) vernachlässigbar klein. Unter diesen Umständen müßte das maximale Produktionspotential des Phytoplanktons erreicht werden, weil dann praktisch alles Licht durch photosynthetische Pigmente eingefangen würde:

$$\varphi = \frac{P_{opt}}{k_c} f(I_0) \quad (6)$$

BANNISTER (1974: Limnol. Oceanogr. 19, 1) hat theoretisch gezeigt, daß die Erreichung dieses Pro-

duktionspotentials vom Anteil der durch aktive Photosynthesepigmente eingefangenen Strahlung anhängt:

$$\frac{\pi}{\varphi} = \frac{k_c C}{k_c C + k_w} \quad (7)$$

Diese Beziehung wurde experimentell verifiziert (MEGARD et al. 1978: *Limnol. Oceanogr.* 24, 1038; TILZER 1983: *Limnol. Oceanogr.* 28, 833). Die Abhängigkeit der Produktivität von der Biomassedichte (und damit dem Anteil der chlorophyllbedingten Lichtattenuation) zeigt eine hyperbelförmige Sättigungsfunktion, die sich nach Art einer Michaelis-Menten-Beziehung beschreiben läßt:

$$\pi = \varphi \frac{C}{(k_w/k_c) + C} \quad (8)$$

(MEGARD et al. 1978).

Der Chlorophyllkonzentration kommt dabei die Funktion der Substratverfügbarkeit zu, da sie die Menge des eingefangenen Lichtes bestimmt, der Quotient k_w/k_c bestimmt jene Chlorophyllkonzentration, bei der 50% der in das Wasser eingedrungenen Strahlung durch aktive Photosynthesepigmente eingefangen werden ($k_c C = k_w$) und besitzt die Funktion einer Halbsättigungskonstante.

Das maximale Produktionspotential wird in hypereutrophen Gewässer wie einem hohe Mengen an häuslichen Abwässern erhaltenen Stausee (Hartbeespoort Dam, Südafrika) annähernd erreicht (ROBARTS 1984: *J. Plankt. Res.* 6, 91). Extrem geringe Produktionsraten treten immer dann auf, wenn der Anteil der durch Phytoplanktonpigmente eingefangenen Strahlung gering ist. Es sind dies einerseits extrem nährstoffarme klare ultra-oligotrophe (Lake Tahoe, USA; (GOLDMAN 1981: *Verh. Int. Verein. Ver. Limnol.* 21: 45; TILZER et al. 1975) oder Gewässer mit extrem hoher mineralischer Trübung (z. B. Hendrik Verwoerd Dam, Südafrika, der häufig Sichttiefen von unter 10 cm aufweist). In letzterem Falle kann auch ein relativ hohe Chlorophyllkonzentration zu keiner hohen Produktivität führen (GROBBELAAR 1985: *J. Plankton Res.* 7, 653). Diese lehrreichen Extremsituationen sind jedoch Ausnahmefälle. Die Vielfalt von Seen zeigt einen weiten Bereich von Lichtdurchlässigkeiten, mit stark wechselnden Anteilen des Phytoplanktons an der Gesamt-Lichtattenuation (unter 1-60%). Dementsprechend verändern sich auch die Photosynthese-Vertikalprofile (RODHE 1965: *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 18/Suppl., 134). Im Bodensee schwanken die euphotischen Chlorophyllkonzentrationen im Jahreslauf um den Faktor ca. 100, wodurch es zu weiten Schwankungen des Licht-Attenuationsanteils durch Phytoplankton und damit der Produktivität kommt (TILZER 1983: *Limnol. Oceanogr.* 28, 833).

1.2.4. Die Steuerung des Photosynthese-Tiefenintegrals durch die einfallende Strahlungsmenge

Zu jedem beliebigem Zeitpunkt ist die Lichtintensität auf der Erdoberfläche eine Funktion der Sonnenhöhe und der Bewölkung. Im Jahreslauf ändert sich zudem die Tageslänge. Daher ist die Vertikalverteilung der Photosynthese und damit das Photosynthese-Tiefenintegral raschen Schwankungen unterworfen. TALLING (1957) hat in seinem Modell die Lichtabhängigkeit präzisiert. In homogen verteiltem Plankton kann die integrale Photosynthese durch ein Rechteck beschrieben werden, das durch die Maximal-Photosynthese im Lichtoptimum und die Tiefe mit halbgesättigter Photosynthese (wo die Lichtintensität $0.5 I_k$ beträgt) definiert ist:

$$\pi = \frac{A_{opt}}{K} \ln \left(\frac{I_0}{0.5 I_k} \right) \quad (9)$$

Vorausgesetzt, daß sich die Lichtansprüche des Phytoplanktons nicht kurzfristig ändern, bedeutet diese Beziehung, daß das vertikale Photosyntheseintegral eine geringere Abhängigkeit von der einfallenden Strahlungsintensität besitzt, als man zunächst annehmen würde. Letztere steuert im wesentlichen die Vertikalausdehnung der Wasserschicht mit Lichtsättigung. In Abhängigkeit von der Jahreszeit ändert sich nicht nur die durchschnittliche Lichtintensität sondern auch die Tageslänge. Letztere wirkt sich stark auf die Tagesproduktionsleistung aus.

1.3. Die Produktivität als Funktion des Nährstoff-Angebotes

Wiederholt wurde die Vermutung geäußert, daß die lichtgesättigte Photosyntheserate (P_{max} oder A_{max}) vom Ernährungszustand der Algenzellen abhängig ist (z. B. FINDENEGG 1964: *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 49, 381). Experimentell wurde diese Abhängigkeit nur von SENFT (1978: *Limnol. Oceanogr.* 23, 709) in Chemostatkulturen sicher nachgewiesen.

Die geringe Abhängigkeit der Photosyntheseleistung von der Nährstoffversorgung läßt sich dadurch erklären, daß die Photosynthese nur der erste Schritt des Primärproduktionsprozesses ist, der Kohlenstoffgerüste und Energie für Nährstoffaufnahme und Biosynthese zur Verfügung stellt (vgl. Gl. 1 und 2). Die Nährstoffaufnahme ist daher von der Photosynthese abhängig, nicht aber die Photosynthese von der Ernährungslage. Nur unter extrem nährstofflimitierten Bedingungen könnte es zu einer Anreicherung von Kohlenhydraten in den Zellen kommen (HEALEY & HENDSEL 1975: *J. Phycol.* 11, 303), die durch eine Endprodukthemmung die photosynthetische Aktivität herabsetzt.

Phytoplankton lebt in einer stark verdünnten Nährlösung, aus der Nährstoffe nur durch aktive Aufnahmeprozesse gewonnen und durch aktive Transportprozesse gegen einen Konzentrationsgradienten in das Zellinnere befördert werden können. CAPERON (1967: *Ecology* 48, 715) und DUGDALE (1967: *Limnol. Oceanogr.* 12, 685) haben als erste gezeigt, daß die Nährstoff-Aufnahme im Sinne einer Michaelis-Menten Funktion von der Nährstoffkonzentration abhängig ist:

$$V = V_{max} \frac{S}{K_M + S} \quad (10)$$

Die maximale Aufnahmegeschwindigkeit (V_{max}) ist vor allem von der Oberflächen:Volumsrelation der Zellen abhängig, die die Gesamtmenge der Transportenzyme mitbestimmt. Der Anfangsanstieg V_{max}/K_M ist ein Maß für die Effizienz des Aufnahmesystems bei geringen Konzentrationen (HEALEY 1980: *Microbiol. Ecol.* 5, 281), wobei K_M die Halbsättigungskonstante ist, jene Substratkonzentration bei der die halbmaximale Aufnahmegeschwindigkeit erreicht wird.

Wenn die aufgenommenen Nährstoffe gleichmäßig auf Tochterzellen verteilt werden, müßte die Wachstumsrate ($\mu = (1/x) dx/dt$, wobei x die Zellzahl ist) in dientischer Weise wie die Aufnahmegeschwindigkeit von der Nährstoffkonzentration abhängen. MONOD stellte als erster eine derartige Beziehung auf:

$$\mu = \mu_{max} \frac{S}{K_s + S} \quad (11)$$

wobei K_s die Halbsättigungskonstante des Wachstums ist. Eine direkte Beziehung zwischen Nährstoffaufnahmegeschwindigkeit und Wachstumsrate wurde für Stickstoff nachgewiesen (EPPLEY & THOMAS 1969: *J. Phycol.* 5, 375), während Phosphor bei Überschuß in den Zellen gespeichert wird und daher die Halbsättigungskonstante der Nährstoffaufnahmerate meist höher als jene der Wachstumsrate ist

(FUHS et al. 1972: Limnol. Oceanogr. Special Symp. 1, 113).

DROOP (1974: J. Mar. Biol. Ass. U.K. 55, 541) hat die Nährstoffabhängigkeit der Wachstumsrate durch unterschiedliche zelluläre Nährstoffpools erklärt, die von den Nährstoffkonzentrationen abhängen sollen. Dabei ist der zelluläre Nährstoffpool über einem Minimalwert ($q - q_0$) entscheidend:

$$\mu = \mu_{\max} \frac{q - q_0}{K_q + q - q_0} \quad (12)$$

TILMAN & KILHAM (1976: J. Phycol. 12, 375) kämen zu der Auffassung, daß die Verschiebungen in zellulären Nährstoffpools nur dann auftreten, wenn ein Ungleichgewicht zur Umgebung besteht. RHEE (1978: Limnol. Oceanogr. 23, 10) hingegen konnten in Chemostat-Kulturen (in denen per Definitionen ein Gleichgewicht zwischen Nährstoffangebot und Zellvermehrung besteht) zeigen, daß zelluläre Stickstoff- und Phosphorpools vom N:P-Verhältnis in der Nährlösung abhängen. Die Aufnahme nicht-begrenzender Nährstoffe über den momentanen Bedarf hinaus müßte theoretisch zu ihrer Aufzehrung im Milieu führen. Tatsächlich werden meist nur produktionsbegrenzende Nährstoffe (Phosphor, zeitweise auch Silicium) während der Vegetationsperiode vollständig aufgezehrt. FUHS et al. (1972) haben überdies gezeigt, daß in Algen deren zellulärer P-Pool das sechsfache der Minimalpools ausmachte, 97 % der maximalen Wachstumsrate auftrat. In natürlichen Situationen besteht praktisch stets ein Ungleichgewicht zwischen Nährstoffangebot und Besiedlung, so daß die hier aufgezeigten Meinungsunterschiede von sekundärer Bedeutung sind (RICHARSON et al. 1982: Proc. Nat. Acad. Sci. 67, 1810; SOMMER 1983: Arch. Hydrobiol. 96, 399, und 1985: Bio. Science).

Die Frage, welche Nährstoffe in einer bestimmten Situation produktionsbegrenzend sind, hängt vom Mengenverhältnis ihrer Verfügbarkeit zu jenen des Bedarfs durch die Pflanzen ab, das sich aus ihrer Häufigkeitsverteilung in der Biomasse ergibt (vgl. Gl. 2). Während im Ozean meist Stickstoff der Haupt-Produktionsbegrenzer ist, wird diese Funktion in Binnengewässern meist durch den Phosphor übernommen. Hauptursachen für diesen Unterschied sind:

- (1) Feste Bindung des Phosphors an das Seebodensediment, während Stickstoffverbindungen leicht mobilisiert werden können. Da in Binnengewässern die Oberfläche des Bodensedimentes im Vergleich zum Wasservolumen meist wesentlich größer als im Ozean ist, kommt es in Seen zu vergleichsweise größeren Einträgen von Stickstoff vom Bodensediment in das Freiwasser als im Ozean.
- (2) Stärkerer terrestrischer Input des im Boden ebenfalls mobilen Stickstoffs in Binnengewässern, während Phosphor im Boden festgehalten wird.
- (3) Größerer Umfang von Stickstoff-Fixierung in Binnengewässern relativ zum Ozean durch Cyanobakterien.

Stickstoffbegrenzung kommt in Binnengewässern nur in extremen Situationen vor: in oligotrophen Seen mit extrem nährstoffreichem Einzugsgebiet (z. B. Lake Tahoe; GOLDMAN & CARTER 1965: J. Water Polut. Control. Vet. 37, 1044) und in hyper-eutrophen, durch häusliche Abwasser beeinflussten Seen.

In Anwendung des Liebig'schen Gesetzes des Minimums und der durchschnittlichen Elementarzusammensetzung der Biomasse (REDFIELD 1958: Am. Scient. 46, 205) läßt sich aus der Verfügbarkeit des begrenzenden Nährstoffes auf die maximal mögliche Biomasseakkumulation (Carrying Capacity) schlie-

ßen. Die von SAKAMOTO (1966: Arch. Hydrobiol. 62, 1), DILLON (1975: Limnol. Oceanogr. 29, 28) und VOLLENWEIDER (1976: Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 33, 53) aufgestellten Beziehungen zwischen Phosphorbelastung und Chlorophyllkonzentration stellen im Gegensatz dazu empirische Beziehungen dar, die nicht auf stöchiometrischen Überlegungen beruhen. Außerdem stellt der Chlorophyllgehalt kein direktes Maß für die Biomasse dar. In der Realität sind stöchiometrische Umsetzungen begrenzender Nährstoffe in Biomasse ohnehin nicht zu erwarten, da die Biomasseakkumulation auch von Verlustprozessen abhängig ist (s.w.u.).

2. Die Steuerung der Massenbilanz der Phytoplanktonbiocoenose

Die Akkumulation von organischer Substanz in aquatischen Ökosystemen beruht meist zu einem wesentlichen Teil auf der Produktivität des Phytoplanktons. Die Weitergabe von Kohlenstoff und Energie in der pelagischen Naturkette wird in dem Artikel von Lampert ausführlich behandelt, weswegen hier nur allgemeine Gesichtspunkte, die für das Phytoplankton bedeutsam sind, behandelt werden sollen.

Produktionsmessungen können dazu dienen, das Wachstumspotential einer Population zu bestimmen. Ein Vergleich mit den gleichzeitig beobachteten Biomasseänderungen ermöglicht eine Abschätzung der aufgetretenen Gesamtverluste (TILZER 1972: Arch. Hydrobiol./Suppl. 40, 201, J. Plankt. Res. 6, 309; PETERSON 1978: Limnol. Oceanogr. 23, 178; REDALJE & LAWS 1981: Mar. Biol. 62, 73; FORSBERG 1985: Limnol. Oceanogr. 30, 807). Alle diese Analysen ergeben im Wesentlichen, daß beobachtete Biomasseänderungen relativ schlecht mit gemessenen Produktionsraten korrelieren. Dies bedeutet umgekehrt, daß Biomasseänderungen in stärkerem Maße durch Verluste als durch Produktionsraten beeinflusst zu sein scheinen. Dies trifft auch auf Einzelpopulationen zu, deren Wachstumsraten direkt bestimmt wurden (BRAUNWARTH, unveröff.).

Welche Schlüsse können wir aus der engen Korrelation zwischen Produktions- und Verlustraten ziehen?

1. Ein wesentlicher Anteil der neu gebildeten organischen Substanz geht verloren, noch ehe es zur Neubildung von Biomasse kommt.
2. Beobachtete Biomasseänderungen sind nicht so sehr von der absoluten Höhe der Produktionsraten abhängig, sondern von Verschiebungen in der Massenbilanz zwischen Produktion und Verlusten.
3. Biomassenspezifische Produktionsraten dürfen nicht so sehr zur Voraussage von Wachstumsraten einer Assoziation als vielmehr für ihre Turnovergeschwindigkeit herangezogen werden.

Die in der Nahrungskette weitergegebene Kohlenstoffmenge hängt vom Produkt Biomasse mal Turnoverrate ab. Die Turnoverrate ist im hohen Maße von der Energieversorgung des Phytoplanktons abhängig. Leider gibt es bisher nur ansatzweise Versuche, die Gesamtverluste mit Einzelprozessen in der nachfolgenden Nahrungskette zu vergleichen. Eine grobe Analyse im Bodensee hat gezeigt, daß immer dann, wenn ein Einzelprozeß (Grazing oder Sedimentation) eine dominierende Rolle als Verlustprozeß spielt, die Summe der Einzelverluste recht gut mit der Abschätzung der Gesamtverluste übereinstimmt. Ist dies nicht der Fall, macht die Summe von Grazing, Sedimentation und Auswaschung meist nur 50 - 70 % der Gesamtverluste aus (TILZER 1984).

Aus diesen Beobachtungen kann der Schluß gezogen werden, daß 30 - 50 % der zunächst gebildeten organischen Substanz veratmet werden und zu keiner Bio-

masse führen. Abschätzungen der nächtlichen Respi-
rationsverluste liegen zwischen 30 und 50 % der Pro-
duktion des vorangegangenen Tages. Diese Abschätz-
ungen sind noch niedrig gegriffen, da sie sich ledig-
lich auf die euphotische Zone beziehen (RY-
THER 1954: Deep Sea Res. 2, 134; TILZER &
HORNE 1979: Int. Rev. ges. Hydrobiol. 64, 157; PE-
TERSON 1978: Limnol. Oceanogr. 23, 179; Tilzer,
unpubl.).

Für die Effizienz der Weitergabe von Kohlenstoff und
Energie in der Nahrungskette hat dies weitreichende
Konsequenzen: Nur jener Anteil des Primärproduk-
tes der nicht veratmet wurde, kann von den Konsu-
menten genutzt werden. Der hohe Respiationsanteil
bedeutet, daß 30 - 50 % der zunächst gespeicherten
Energie für den Erhaltungsstoffwechsel und die Bio-
synthese investiert werden muß und die Transfer-Ef-
fizienz von den Produzenten zu den Konsumenten
insgesamt gering ist.

3. Die Steuerung des Jahreszyklus der Primärproduktion

Während das Wachstum des Phytoplanktons ent-
sprechend dem Minimumgesetz stets von einem einzi-
gen Faktor (dem jeweils begrenzenden Faktor) ge-
steuert wird, ist die Steuerung der Verlustprozesse
multiplikativ, d. h. mehrere Prozesse wirken gleich-
zeitig. Da die apparenten Verschiebungen in Dichte
und qualitativer Zusammensetzung der Biocoenose
von Wachstums- und Verlustprozessen abhängen, ist
für den Jahreszyklus des Phytoplanktons eine inter-
aktive Steuerung anzunehmen, die eine Kausalanaly-
se sehr wesentlich erschwert. Im folgenden werden
nur einige wichtige Steuerungsfaktoren kurz disku-
tiert.

Für die pelagischen Biocoenosen ist der Wechsel von
Durchmischung und thermischer Schichtung der
wichtigste Steuerungsmechanismus. Er ist im wesent-
lichen von der Energiezufuhr und damit verbundenen
Verschiebungen in der Energiebilanz abhängig. En-
ergie wird dem System in Form von elektromagne-
tischer Strahlung und kinetischer Energie durch Win-
de zugeführt. Abstrahlung und Verdunstung führt zu
Energieverlusten. Durchmischungsphänomene tre-
ten bei negativer Wärmebilanz und hohen Inputs an
kinetischer Energie auf. Geschichtete Phasen werden
durch positive Wärmebilanzen und geringe Inputs an
kinetischer Energie begünstigt. Da Planktonorganismen
nur in sehr beschränktem Maße zur Eigenbewe-
gung befähigt sind, werden sie über die gesamte
durchmischte Wasserschicht verteilt und durchlau-
fen einen größeren Lichtgradienten mit geringeren
Durchschnittslichtintensitäten als in geschichteten
Wassermassen. Gleichzeitig werden Nährstoffe aus
tieferen Wasserschichten an die Oberfläche transpor-
tiert. Während der Schichtung eines Gewässers erhal-
ten Phytoplankter hohe Mengen an photosynthetisch
verwertbare Strahlung, die Nährstoffzufuhr aus dar-
unter liegenden Wasserschichten wird aber unter-
bunden. Der Effekt der Durchmischungstiefe auf die
Strahlungsenergiezufuhr von Phytoplanktonpopula-
tionen wird durch die gleichsinnig schwankenden
Strahlungsenergieinputs an der Wasseroberfläche
noch verstärkt.

Als Ergebnis beider Effekte ergibt sich im allge-
meinen, daß während durchmischter Phasen die En-
nergiezufuhr und während geschichteter Phasen die Nähr-
stoffzufuhr den Produktionsprozeß steuern. Auf der
Verlustseite ergeben sich während der Durchmi-
schungsphase erhöhte Respiationsanteile (SVER-
DRUP 1953: J. Cons. Explor. Meer. 18, 287) und wäh-
rend der Schichtungsphase Verluste vor allem durch
Sedimentation und Grazing (LAMPERT & SCHO-
BER 1978: Arch. Hydrobiol. 82, 364; STABEL

1985: STUMM W. (ed); Chemical Processes in La-
kes; - John Wiley & Son).

Der Übergang zwischen der durchmischten und der
geschichteten Phase bietet optimale Wachstumsbe-
dingungen für Phytoplankton infolge hohen Nähr-
stoffangebotes und rasch zunehmender Strahlungs-
energiezufuhr. Während dieser „Frühjahrs-
explosion“ zeigt das Phytoplankton seine maximale
Wachstumsphase, die durch Nährstoff-Aufzehrung
(Erreichen der Carrying capacity, PECHLANER
1970: Limnol. Oceanogr. 15, 113) oder durch Zoo-
planktonfraß ihr Ende findet (LAMPERT & SCHO-
BER 1978). Das Ende der Schichtungsphase führt zu
einer Abnahme der Biomasse durch Verdünnung
und Verringerung des Lichtangebotes. Die Zunahme
der Nährstoffe in oberflächennahen Wasserschichten
kann zu kurzfristigen herbstlichen Wachstumspha-
sen führen, wenn Phytoplanktonarten mit geringeren
Lichtansprüchen dominieren (SOMMER 1985).

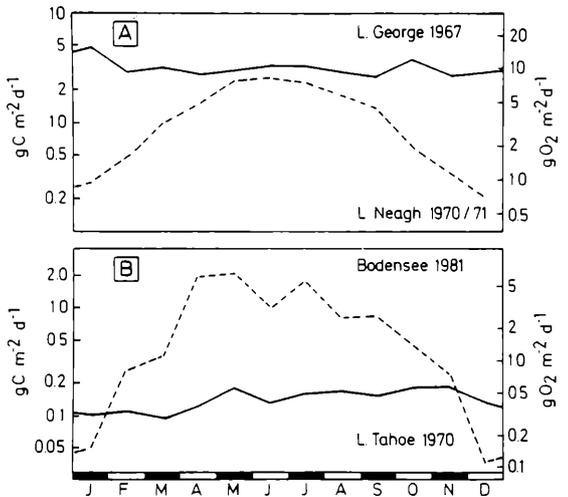


Abbildung 3: Vergleich von Produktivitäts-Jahresgangkurven verschiedener Seen, um den Einfluß verschiedener Faktoren auf den Jahresgang zu demonstrieren.

Gezeigt werden jeweils Monatsmittelwerte von Tages-
Produktionsraten, wodurch die Jahrgangskurven geglättet wer-
den. Lake George ist am Äquator, Lough Neagh ist in Nord-
irland. Beide Seen sind hocheutroph und flach. Der Boden-
see ist meso-eutroph, der Lake Tahoe ist ultra-oligotroph.
Beide Seen sind tief (mittlere Tiefe 100 m bzw. 313 m) (aus
TILZER 1986, leicht verändert). Tagesproduktionsraten
wurden in Lake George und Lake Neagh nach der Sauer-
stoffmethode, im Bodensee und Lake Tahoe nach der Rado-
carbonmethode gemessen. Die Umrechnung beider Ab-
schätzungen (Linke bzw. rechte Skala) erfolgte unter Zu-
grundelegung eines Produktionsquotienten ($mol\ O_2\ produ-
ziert: mol\ CO_2\ aufgenommen$) von 1.2.

Die jahreszeitlichen Amplituden der Schwankungen
von Produktionsraten und Biomassen sind vor allem
von folgenden Faktoren abhängig (vgl. Abb. 3).

- (1) Geographische Breite: Mit zunehmenden
Abstand vom Äquator vergrößern sich die jahres-
zeitlichen Schwankungen des Energieinputs. Ein
dramatische Steigerung ergibt sich durch winter-
liche Schnee- und Eisbedeckung (PECHLANER
1986: Arch. Hydrobiol. 62, 165 und 1967:
Arch. Hydrobiol. 63, 145).
- (2) Trophiegrad: Je höher der Trophiegrad, desto
größer die Carrying capacity des Systems, die die
maximale Biomasseakkumulation während der
Vegetationsperiode bestimmt. Während der Win-
termonate können die Biomassen ebenso gering
wie in oligotrophen Seen sein, da sie dann durch
Energiezufuhr und Verlustprozesse gesteuert
werden.
- (3) Mittlere Tiefe: Je tiefer ein See, desto stärker
der Verdünnungseffekt auf die Biomasse durch
tiefe Durchmischung. Dieser wird durch relative

Zunahme der Respirationsverluste (im Extremfall Überschreiten der kritischen Durchmischungstiefe bei der Respirationsverluste die Produktionsraten überwiegen, SVERDRUP 1953) verstärkt.

Literatur

BANNISTER, T.T. (1974):
Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit to production. - *Limnol. Oceanogr.* 19: 1-12.

BANNISTER, T.T. and WEIDEMANN, A.D. (1984):
The maximum quantum yield of phytoplankton photosynthesis in situ. - *J. Plankton Res.* 6: 275-294.

CAPERON, J. (1967):
Population growth in micro-organisms limited by food supply. - *Ecology* 48: 715-722.

DILLON, P.J. & Right, F.H. (1974):
The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. - *Limnol. Oceanogr.* 19: 767-773.

DROOP, M.R. (1974):
The nutrient status of algal cells in continuous culture. - *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 55:541-555.

DUBINSKY, Z. (1980):
Light utilization efficiency in natural phytoplankton communities; In: Falkowski, P.G. (ed.): Primary productivity in the Sea; 83-98.

DUGDALE, R.C. and GOERING, J.J. (1967):
Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. - *Limnol. Oceanogr.* 12: 196-206.

EPPLEY, R.W. and THOMAS, W.H. (1969):
Comparisons of half-saturation constants for growth and nitrate uptake of marine phytoplankton. - *J. Phycol.* 5: 375-379.

FALKOWSKI, P.G. (1980):
Light-shade adaptation in marine phytoplankton; p. 99-120; in: Falkowski, P.G. (ed.): Primary Productivity in the Ocean. - Plenum Press

FALKOWSKI, P.G. (1981):
Light-shade adaptation and assimilation numbers. *J. Plankton Res.* 3: 203-216

FORSBERG, B.R. (1985):
The fate of planktonic primary production. - *Limnol. Oceanogr.* 30: 807-819.

FUHS, G.W., DEMMERLE, S.D. CANELLI, E. and CHEN, M. (1972):
Characterization of phosphorus-limited plankton algae (with reflections on the limiting-nutrient concept); In: Likens, G.E. (ed.): Nutrients and Eutrophication: The limiting nutrient controversy. - *Spec. Symp. Amer. Soc. Limnol. Oceanogr.* 1: 113-133.

GOLDMAN, C.R. and CARTER, R.C. (1965):
An investigation by rapid carbon-14 bioassay of factors affecting the cultural eutrophication of Lake Tahoe. *California-Nevada. - J. Water Pollut. Control Fed.* 37: 1044-1059.

GROBBELAAR, J.V. (1985):
Carbon flow in the pelagic zone of a shallow turbid impoundment. - *Wuras Dam. Arch. Hydrobiol.* 103: 1-24.

HEALEY, F.P. (1980):
Slope of the Monod equation as an indicator of advantage in nutrient competition. - *Microbiol. Ecol.* 5: 281-286.

HEALEY, F.P. and HENDSEL, L.L. (1975):
Effect of phosphorus deficiency on two algae growing in chemostats. - *J. Phycol.* 11: 303-309.

JAMES, H.R. and BIRGE, E.A. (1935):
A laboratory study on the absorption of light by lake waters. - *Trans. Wisc. Acad. Sci. Lett.* 31: 1-154.

JEWSON, D.H. (1977):
Light penetration in relation to phytoplankton content of the euphotic zone of Lough Neagh, N. Ireland. - *Oikos* 28: 74-83.

JEWSON, D.H., TALLING, J.F., DRING, M.J., TILZER, M.M. HEANEY, S.I. and CUNNINGHAM, C. (1984):
Measurements of photosynthetically available radiation in freshwater: Comparative tests of some current instruments used in studies of primary production. - *J. Plankton Res.* 6: 259-273.

KIRK, J.T. (1983):
Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. - Cambridge Univ. Press.

KOBLENTZ-MISHKE, O.J., VOLKOVINSKY, V.V. and KABANOVA, J.G. (1970):

Plankton primary production of the world ocean, pp 183-193 in: Scientific exploration of the South Pacific. - *Nat. Acad. Sci. Wash.*

LAMPERT, W. and SCHÖBER U. (1978):
Das regelmäßige Auftreten von Algenmaximum und „Klarwasserstadium“ im Bodensee als Folge von klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. - *Arch. Hydrobiol.* 82: 364-386.

MEGARD, R.O., COMBS, W.S., SMITH, P.D., KNOLL, A.S. (1979):
Attenuation of light and daily integral rates of photosynthesis attained by planktonic algae. - *Limnol. Oceanogr.* 24: 1038-1050.

PECHLANER, R. (1970):
The phytoplankton spring out burst and its conditions in Lake Erken (Sweden). - *Limnol. Oceanogr.* 15: 113-130.

PECHLANER, R.:
Die Finstertaler Seen. I, II. - *Arch. Hydrobiol.* 62: 165-230; 63:145-193.

PETERSON, B.J. (1978):
Radiocarbon uptake: its relation to net particulate production. - *Limnol. Oceanogr.* 23: 179-184.

RAVEN, J.A. & RICHARDSON, K. (1984):
Dinophyte flagella: A cost-benefit analysis. - *New Phytol.* 98: 259-276.

REDALJE, D.G. and LAWS, E.A. (1981):
A method for estimating phytoplankton growth rates and carbon biomass. - *Mar. Biol.* 62: 73-79.

RHEE, G.Y. (1978):
Effect N/P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition and nitrate uptake. - *Limnol. Oceanogr.* 23: 10-25.

RHEE, G.Y. (1980):
Continuous culture in phytoplankton ecology; pp. 151-203 in: Droop, M.R. and JANNESCH, H.W. (eds.): Advances in aquatic microbiology; Vol. 2.-Academic Press.

ROBARTS, R. (1984):
Factors controlling primary production in a hypertrophic lake (Hartbees proof Deam South Africa). - *J. Ecol.* 72:

ROHDE, W. (1965):
Stanelarel corrections between pelagic photosynthesis and lighth. - *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 18/Suppl: 265-381.

RYTHER, J. H. (1954):
The rate of photosynthesis to respiration in marine plankton algae and its effects upon measurement of productivity. - *Deep Sea Res.* 2: 134-139.

SAKAMOTO, M. (1966):
Primary production of phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on Lake depth. *Arch. Hydrobiol.* 62: 1-28.

SENFT, W.H. (1978):
Dependence of light-saturated rates of algal photosynthesis on intracellular concentrations of phosphorus. *Limnol. Oceanogr.* 23: 709-718.

SOMMER, U. (1983):
Nutrient competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experiments. *Arch. Hydrobiol.* 96: 399-416.

SOMMER, U. (1985):
Seasonal Succession of Phytoplankton in Lake Constance. *Bio Science* 351-357

STABEL, H. H. (1985):
Mechanisms controlling the sedimentation sequence of various elements in prealpine lakes. p. 143-167 in W. Stumm (ed.), *Chemical Processes in Lakes*, John Wiley & Sons.

SVERDRUP, H.U. (1953):
On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Explor. Mer.* 18:287-295.

TALLING, J.F. (1957 a):
Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytol.* 56: 29-50.

TALLING, J. F. (1957 b):
The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytol.* 56: 133-149.

TALLING, J.F. (1960):
Self-shading effects in natural populations of a planktonic diatom. *Weit. Leben* 12: 133-149.

- TILMAN, D. and KILHAM S.S., (1976): Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatom *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semi-continuous cultures. — J..Phycol.12: 375-383.
- TILZER, M.M. (1972): Dynamik und Produktivität von Phytoplankton und pelagischen Bakterien in einem Hochgebirgssee (Vorderer Finstertaler See, Österreich). — Arch. Hydrobiol. Suppl. 40: 201-273.
- (1983): The importance of fractional light absorption by photosynthetic pigments for phytoplankton productivity in Lake Constance. — Limnol. Oceanogr. 28: 833-846.
- (1984): The quantum yield as a fundamental parameter controlling vertical photosynthetic profiles of phytoplankton in Lake Constance. — Arch. Hydrobiol./Suppl. 69: 169-198.
- (1984 b): Seasonal and diurnal shifts of photosynthetic quantum yields in the phytoplankton of Lake Constance. — Verh. int. Verein. Limnol. 22: 958-962.
- (1984 c): Estimation of phytoplankton loss rates from daily photosynthetic rates and observed biomass changes in Lake Constance. — J. Plankton Res. 6: 309-324.
- (1986): The productivity of phytoplankton and its control by resource availability; In: Kumar P.D., (ed.): Phytotalk. — Varanasi Hindi University, Barares, India.
- TILZER, M.M., GOLDMAN C.R., and de AMEZAGA E., (1975): The efficiency of photosynthetic light energy utilization by lake phytoplankton. — Verh. int. Verein. Limnol. 19: 800-807.
- TILZER, M. M. u. HORNE A.J., (1979): Diel patterns of phytoplankton photosynthesis and extracellular release in ultra-oligotrophic Lake Tahoe. — Int. Rev. ges. Hydrobiol. 64: 157-176.
- VOLLENWEIDER, R.A. (1976): Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. — Mem. 1st. Ital. Idrobiol. 33:53-83.
- Anschrift des Verfassers:**
 Prof. Dr. Max M. Tülzer
 Direktor des Limnologischen Instituts
 der Universität Konstanz
 Postfach 5560
 D-7750 Konstanz

Der Einfluß der Nährstoffkonkurrenz auf die Artenzusammensetzung des Phytoplankton

Ulrich Sommer

Phytoplankter benötigen im wesentlichen dieselben mineralischen Nährstoffe (Ausnahme: der Si-Bedarf der Kieselalgen und einiger Chrysophyceae, sowie die Unabhängigkeit N_2 -fixierender Blaualgen von Nitrat bzw. Ammonium), die sie aus einem gemeinsamen Ressourcen-Pool (im Wasser gelöste Nährstoffionen) beziehen. Daher ist zu erwarten, daß es bei Zehrung eines oder mehrerer Nährstoffe zum Auftreten interspezifischer Konkurrenz kommt. Wegen ihrer leichten Kultivierbarkeit, ihrer kurzen Generationszeit und der Möglichkeit, sie in homogener Suspension zu kultivieren, boten sich die planktischen Algen als Modellorganismen für die Untersuchung des Phänomens der interspezifischen Konkurrenz an, das bereits seit Jahrzehnten die theoretische Ökologie beschäftigt. Dementsprechend standen bei der seit Tilman's Experimenten zur Si- und P-Konkurrenz zwischen *Asterionella* und *Cyclotella* (TILMAN, D. 1977: Ecology 58, 338) mit zunehmender Intensität betriebenen experimentellen Konkurrenzforschung theoretische Fragen im Vordergrund, insbesondere die Auseinandersetzung mit Hutchinson's „Paradoxon des Planktons“ (HUTCHINSON, G. E. 1961: Am. Nat. 95, 137). Die konkrete Vorhersage des Erfolges von bestimmten Arten unter bestimmten Konkurrenzbedingungen war demgegenüber von untergeordneter Bedeutung. Dennoch kristallisierten sich einige eindeutige taxonomische Trends heraus, die im folgenden nach einer Einführung in die theoretischen Grundlagen dargestellt werden sollen.

Theorie: (vg. TILMAN, D. 1982: Resource competition and community structure, Princeton Univ Press)

1. Konkurrenz um einen Nährstoff im steady-state
Die von D. TILMAN, P. KILHAM und S. S. KILHAM entwickelte Konkurrenztheorie geht von Gleichgewichtsbeziehungen aus, wie sie experimentell in der Chemostatkultur (MONOD, J. 1950: Ann. Inst. Pasteur Lille 79, 390) verwirklicht werden. Dabei stellt sich ein Fließgleichgewicht zwischen der Neuproduktion und der Elimination von Organismen sowie zwischen der Aufnahme und der Nachlieferung von Nährstoffen ein. Zwischen der per capita Reproduktionsrate (μ) und der in der gelösten Phase verbleibenden Nährstoffkonzentration (S) besteht ein eindeutiger Zusammenhang:

$$\mu = \mu_{\max} \cdot S / (S + k_s) \quad (\text{Gl. 1})$$

wobei μ_{\max} und k_s artenspezifische Parameter sind. Unter zwei Arten, die um einen Nährstoff konkurrieren, setzt sich diejenige durch, die unter den gegebenen Bedingungen die externe (= verfügbare) Nährstoffkonzentration am tiefsten herabsetzen kann (Abb. 1). Diese Konzentration wird durch den Schnittpunkt der Monod-Kurve (Gl. 1) mit der Verlustrate (=Reproduktionsrate) definiert. Die andere Art kann bei dieser Nährstoffkonzentration nur mehr eine Reproduktionsrate erzielen, die unter der Verlustrate liegt, und wird daher verdrängt. Ein gemeinsamer limitierender Nährstoff erlaubt daher unter Gleichgewichtsbedingungen nur die Persistenz einer Art. Allerdings ist es möglich, daß sich der Konkurrenzvorteil bei veränderten Verlustraten verschiebt, vorausgesetzt die durch Gl. 1 definierten Kurven haben einen Schnittpunkt. Auch bei artenspezifisch verschiedenen Verlustraten setzt sich jeweils die Art durch, die die externe Nährstoffkonzentration unter den gegebenen Bedingungen am tiefsten herabsetzen kann (Abb. 2).

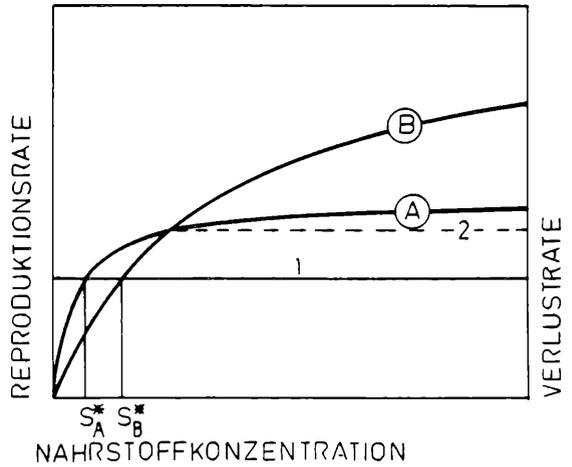


Abbildung 1

Konkurrenz der Arten A und B um einen gemeinsamen limitierenden Nährstoff bei einer gemeinsamen Verlustrate (1). Am Beginn der Besiedlung erzielen beide Arten eine Reproduktionsrate über der Verlustrate. Die Populationen nehmen zu, der limitierende Nährstoff wird gezehrt. Sinkt die Konzentration unter S_B^* fällt die Reproduktionsrate von B unter die Verlustrate. A kann zunächst noch zunehmen und erzielt sein Gleichgewicht bei S_A^* . B wird verdrängt. Steigt die Verlustrate über das Niveau 2, gewinnt A.

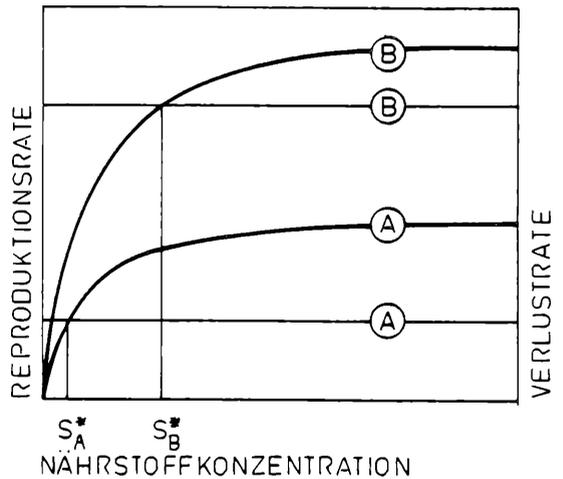


Abbildung 2

Konkurrenz der Arten A und B um einen gemeinsamen limitierenden Nährstoff bei verschiedenen Verlustraten. A gewinnt gegen B, obwohl es bei gleichen Verlustraten für beide Arten nie gewinnen kann (nach Abb. 11 in TILMAN, D. 1982).

2. Konkurrenz um zwei Nährstoffe

Die Reproduktionsrate einer Art wird in einem homogenen Medium stets von dem Nährstoff limitiert der in der gegenüber dem Bedarf relativ geringsten Konzentration verfügbar ist (Liebig's „Gesetz des Minimums“). Das stöchiometrische Verhältnis zweier Nährstoffe, bei dem der Übergang von Limitation durch den einen zu Limitation durch den anderen Nährstoff stattfindet, wird Optimalverhältnis genannt. In einem Koordinatensystem, in dem die beiden Achsen die Konzentrationen zweier potentiell limitierender Nährstoffe darstellen, läßt sich die Gleichgewichtsbeziehung zwischen Nährstoffkonzentration und Reproduktionsrate durch rechtwinke-

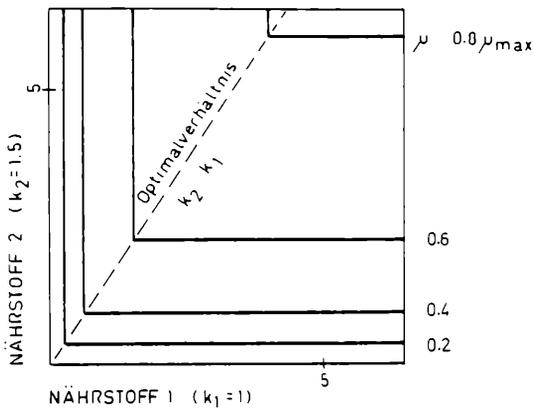


Abbildung 3

Isolethen der Reproduktionsrate

in Abhängigkeit von 2 potentiell limitierenden, nicht substituierbaren Nährstoffen. Definition des Optimalverhältnisses der beiden Nährstoffe (nach Abb. 5 in TILMAN, D. 1982).

lige Isolethen darstellen (Abb. 3). Das Optimalverhältnis der beiden Nährstoffe wird durch die Eckpunkte der Isolethen definiert.

Für die Vorhersage des Konkurrenzenerfolges unter Gleichgewichtsbedingungen kommt es dabei auf jene Isolethe an, die einem Netto-Null-Wachstum entspricht, d. h. die eine Reproduktionsrate bezeichnet, welche mit der Verlustrate im Gleichgewicht ist (ZNGI, „zero net growth isocline“). Haben die ZNGI's zweier Arten keinen Schnittpunkt, ist stets diejenige der Gewinner, deren ZNGI näher bei den Achsen liegt. Haben die ZNGI's jedoch einen Schnittpunkt, bestehen drei Möglichkeiten (Abb. 4). In einem Bereich der kombinierten Nährstoffkonzentrationen (Maximalkonzentrationen vor jedem Konsum durch Organismen), der durch den Schnittpunkt der ZNGI's und zwei Vektoren begrenzt wird, deren Steigung den Optimalverhältnissen der beiden Nährstoffe für beide Arten entspricht, ist Koexistenz im Gleichgewicht möglich. Beide Arten sind dann jeweils durch einen anderen Nährstoff limitiert: d. h. zwei limitierende Nährstoffe ermöglichen die Koexistenz von zwei Arten. Die in Lösung verbleibenden Restkonzentrationen beider Nährstoffe werden durch den Schnittpunkt der ZNGI's definiert. Liegt die kombinierte Maximalkonzentration links vom Koexistenzbereich siegt diejenige Art, deren ZNGI näher bei der y-Achse liegt, rechts diejenige, deren ZNGI näher bei der x-Achse liegt. Es ist auch möglich, daß mehr als zwei Arten den Gradienten des Nährstoffverhältnisses teilen, vorausgesetzt die Rangordnungen der Konkurrenzfähigkeit um beide Nährstoffe sind genau umgekehrt (Abb. 5)

3. Abweichungen vom Gleichgewichtszustand

Unter zeitlich und/oder räumlich variabler Zufuhr von gelösten Nährstoffen bricht der von der Monod-Gleichung postulierte eindeutige Zusammenhang zwischen der Reproduktionsrate und der Nährstoffkonzentration zusammen. Unter sättigenden Bedingungen kann der inkorporierte Pool einiger Nährstoffe (z. B. P und N) schneller verdoppelt werden als die Biomasse und die Zellzahl. Es ist daher möglich einen intrazellulären Reserverpool aufzubauen, der bei nachfolgender Abnahme der externen Nährstoffkonzentration für einige Zeit die Aufrechterhaltung einer Reproduktionsrate ermöglicht, die höher ist, als nach der Monod-Gleichung erwartet werden könnte (DROOP, M. R. 1973: J. Phycol. 9, 264; 1983: Botonica Marina 26, 99). Variable Nährstoffzufuhr ermöglicht daher eine größere Variabilität kompetitiver Strategien als ein konstantes Nährstoffregime:

1) Ausnutzung von Nährstoffpulsen für starke Populationszunahmen (bei hoher μ_{max}), 2) Ausnutzung von Nährstoffpulsen für den Aufbau von Reserverpools, 3) Anpassung an Konkurrenz unter nährstoffarmen Bedingungen. Gleichzeitig kann es in einem System heterogener Nährstoffzufuhr auch zu zeitlicher Variabilität der Nährstoffverhältnisse kommen und damit zu zeitlichen Verschiebungen im Konkurrenzvorteil zwischen Arten, die einen Gradienten des Verhältnisses zweier Nährstoffe teilen. All dies führt dazu, daß unter zeitlich und/oder räumlich variablen Nährstoffbedingungen, mehr Arten koexistieren können, als es limitierende Resource gibt (ARMSTRONG, R. A. und McGEHEE, R. 1976: Theor. Pop. Biol. 9, 317; TILMAN, D. 1982: Resource competition and community structure; Princeton Univ. Press; SOMMER, U. 1984: Limnol. Oceanogr. 29, 633).

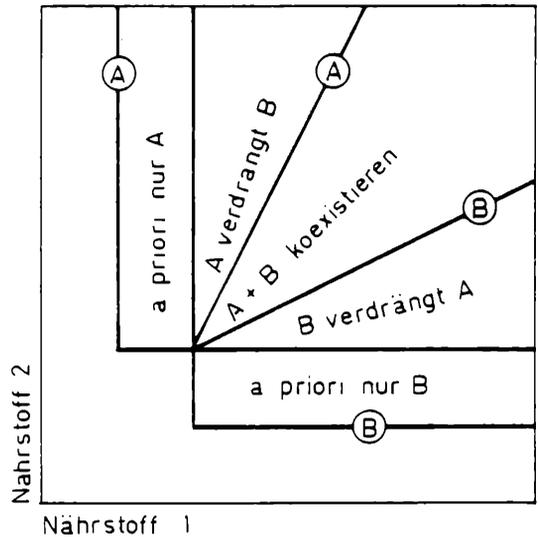


Abbildung 4

Konkurrenz der Arten A und B um zwei Nährstoffe.

A ist der bessere Konkurrent um Nährstoff 1, B um 2. Die rechtwinkligen Linien sind die Netto-Nullwachstumslinien (ZNGI's), die diagonalen Vektoren haben die Steigung des Optimalverhältnisses der beiden Nährstoffe. Koexistenz bzw. Verdrängung hängen von der kombinierten Konzentration beider Nährstoffe vor jeglicher Zehrung durch Organismen ab (nach Abb. 24 in TILMAN, D. 1982).

Ergebnisse der Konkurrenzexperimente in kontinuierlicher Kultur:

4. Allgemeine Ergebnisse

Phytoplankton-Konkurrenzexperimente wurden entweder als 2-Art Experimente mit Algen aus Reinkulturen (z. B. TILMAN, D. 1977: Ecology 58, 338; 1981: Ecology 62, 802; HOLM, N. P. und ARMSTRONG, D. E. 1981: Limnol. Oceanogr. 26, 622; KILHAM, S. S. 1984: Verh. int. Ver. Limnol. 22, 433) oder mit natürlichem Mischplankton (z. B. SOMMER, U. 1983: Arch. Hyddobiol. 96, 399; TILMAN, D. und KIESLING, R. L. 1984, In: KLUG, M. I. und REDDY, C. A. (eds): Current perspectives in perspectives in microbial ecology. — Am. Soc. Microbiol. Washington, 314; KILHAM, S. S. 1986: Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43, 351) durchgeführt. Dabei zeigte sich ein hohes Maß an Übereinstimmung zwischen den an verschiedenen Seen und von verschiedenen Labors durchgeführten Experimenten sowie zwischen den experimentellen Ergebnissen und den aus der Theorie abgeleiteten Erwartungen:

Unter strikten Gleichgewichtsbedingungen (Chemostatkultur) können tatsächlich nur so viele Arten koexistieren, wie es verschiedene limitierende Ressourcen gibt.

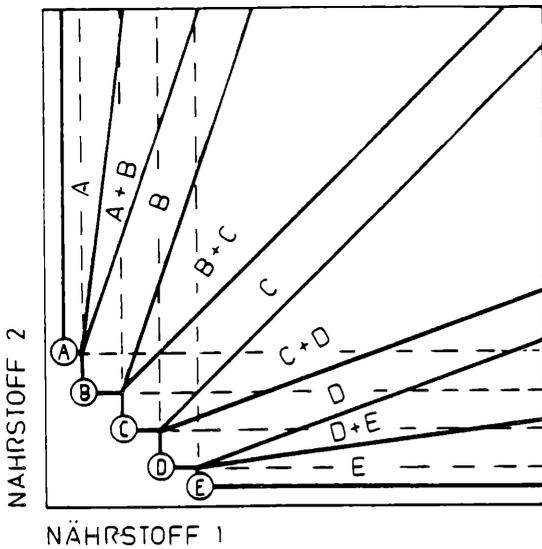


Abbildung 5

Fünf Arten konkurrieren um 2 Nährstoffe.

Die Rangordnungen der Konkurrenzfähigkeit um beide Nährstoffe sind umgekehrt (A ist der beste Konkurrent um 1, der schlechteste um 2, B der zweitbeste um 1, der zweit-schlechteste um 2, ...). Die Regionen der Koexistenz und Dominanz der Arten sind entlang des Verhältnisses Nährstoff 1: Nährstoff 2 sortiert (nach Abb. 36 aus TILMAN, D. 1982).

Das Ergebnis von Konkurrenzversuchen folgt den Vorhersagen, die von den physiologischen Parametern der Monod-Gleichung hergeleitet werden können. Daraus folgt, daß die einzige stattfindende Interaktion der Konsum gemeinsam benötigter Ressourcen ist (also keine Allelopathie).

Das Endergebnis eines Konkurrenzversuches ist unabhängig von der Anfangsabundanz der Konkurrenten; auch eine zunächst sehr kleine Population eines überlegenen Konkurrenten kann eine anfangs zahlen- oder biomassemäßig dominante Population eines unterlegenen Konkurrenten verdrängen (TILMAN, D. und STERNER, R. W. 1984: Oecologia 61, 197).

Viele der bisher untersuchten Arten zeigen weltweit ein konsistentes Verhalten, d. h. sie sind in gleicher Weise entlang konkurrenzrelevanter Umweltgradienten sortiert.

5. Konkurrenzenerfolg von Algenarten in Abhängigkeit vom Verhältnis der limitierenden Nährstoffe

Der bisher am besten untersuchte konkurrenzrelevante Gradient ist der Gradient des Si: P Verhältnisses. Die erste publizierte Versuchsserie waren TILMAN's (1977: Ecology 58, 338) Konkurrenzversuche mit den Kieselalgen *Asterionella formosa* und *Cyclotella meneghiniana*. Dabei konnten die beiden Arten bei stöchiometrischen Si: P Verhältnissen im Medium von 6:1 bis 90:1 koexistieren, mit steigendem Anteil von *Asterionella* bei steigendem Si: P Verhältnis. Oberhalb von Si: P = 90:1 setzte sich *Asterionella* als einzige Art durch, unterhalb von Si: P = 6:1 setzte sich *Cyclotella* durch. Auch bei allen folgenden Experimenten erwiesen sich pennate Kieselalgen aus der Familie Fragilariaceae als konkurrenzstärkste Phytoplankter bei hohen Si: P Verhältnissen (dh. wenn nur mehr P limitierend war: *Asterionella formosa* gegen *Microcysts aeruginosa* (Holm, N. P. und Armstrong, D. E. 1981: Limnol. Oceanogr. 2, 622), *Synedra* sp. gegen *Stephanodiscus minutus* (KILHAM, S. S. 1984: Verh. int. Ver. Limnol. 22, 435), *Synedra acus* in einem natürlichen Planktongemisch aus dem Bodensee (SOMMER, U. 1983: Arch. Hydrobiol. 96, 39), *Synedra acus* in einem natürlichen Planktongemisch aus dem Lake Mephremaggog (SMITH, R. E. und KALFF, J. 1983: Limnol. Oceanogr. 28, 448)

Synedra filiformis in einem natürlichen Planktongemisch aus dem Lake Michigan (KILHAM, S. S. 1986: Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43, 351). Bemerkenswert ist vor allem die Tatsache, daß bei Konkurrenzexperimenten mit natürlichem Plankton sich stets *Synedra* spp. sich in Abwesenheit von Si-Limitation als stärkste Konkurrenten um Phosphor erwiesen.

Ein Vergleich der Anfangssteigungen der Monod-Funktionen (μ_{max}/k_s) für Si-limitiertes und P-limitiertes Wachstum mehrerer Kieselalgen (Abb. 6) zeigt daß für 5 von 6 untersuchten Arten die Rangordnung der Konkurrenzfähigkeit um Si und um P genau umgekehrt sind.

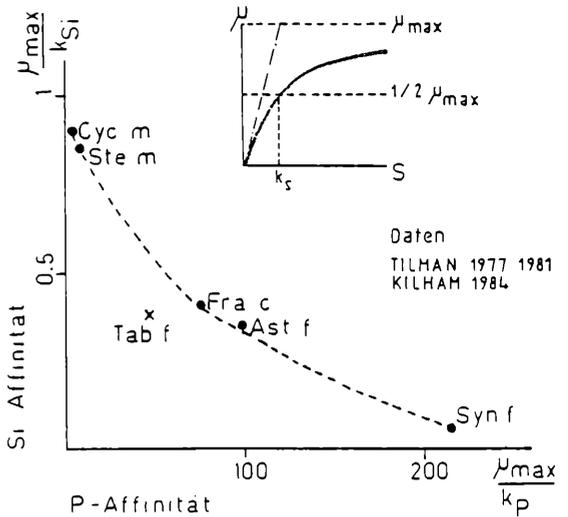


Abbildung 6

Anfangssteigungen der Monod-Funktion für Si- und P-limitiertes Wachstum von 5 Kieselalgen.

Fünf Arten zeigen die in Abb. 5 hypothetisch veranschaulichten umgekehrten Rangordnungen der Konkurrenzfähigkeit (*Cyclotella meneghiniana*, *Stephanodiscus minutus*, *Fragilaria crotonensis*, *Asterionella formosa*, *Synedra filiformis*). Nur *Tabellaria* tanzt aus der Reihe.

Bei sehr niedrigen Si: P Verhältnissen (unter 4:1) setzten sich in Konkurrenzversuchen mit natürlichem Plankton Grünalgen durch: Bei 10° C und einem Inokulum aus dem L. Michigan eine unbestimmte einzellige Chlorococcale (KILHAM 1986: Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43, 351), bei 18° C und einem Inokulum aus dem Bodensee *Mougeotia thylespora* (SOMMER 1983: Arch. Hydrobiol. 96, 399). Der Übergang von Grünalgen- zu Kieselalgen-Dominanz fand in beiden Versuchsserien bei annähernd gleichen Si: P Verhältnissen statt (Abb. 7).

Andere Paare potentiell limitierender Nährstoffe wurden bisher wesentlich seltener untersucht. TILMAN und KIESLING (1984: In: KLUG, M. I. und REDDY, C. A. (eds.): Current perspectives in microbial ecology. — Am. Soc. Microbiol., Washington) fanden, daß bei niedrigen N: P Verhältnissen Blaualgen und bei hohen N: P Verhältnissen Grünalgen dominieren. Die Kombination von Si und N als potentiell limitierende Nährstoffe wurde bisher nur bei antarktischen, marinen Kieselalgen eingesetzt (SOMMER 1986: Marine Biol; im Druck). Ähnlich wie bei der Konkurrenz um Si und P erwiesen sich auch hier die stärksten Konkurrenten um Silikat als die schwächsten Konkurrenten um Phosphat und umgekehrt. Theoretisch können derartige Verhältnisse auch bei der Faktorenkombination Licht mit einem gelösten Nährstoff bestehen, da auch Licht eine aufzehrbare Resource ist („Selbstbeschattung“). Allerdings liegen dazu noch keine experimentellen Untersuchungen vor.

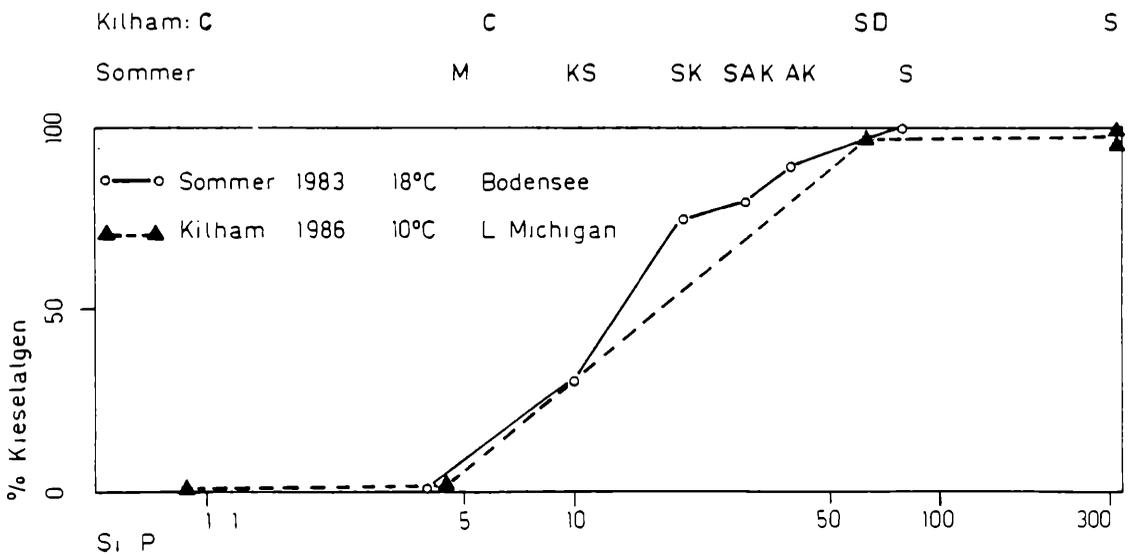


Abbildung 7

Chemostat-Konkurrenzexperimente mit natürlichem Phytoplankton bei verschiedenen Si : P Verhältnissen.

Biomasse-Anteil der Kieselalgen bei Beendigung der Experimente, der Rest waren fast ausschließlich Grünalgen. Abkürzungen in den beiden oberen Zeilen:

C: unbestimmte Chlorococcale, M: *Mougeotia*,

K: *Koliella*, S: *Synedra*, A: *Asterionella*,

D: *Diatoma*.

6. Konkurrenzenerfolg von Algenarten in Abhängigkeit von der Durchflußrate

Chemostatversuche mit konstantem Nährstoffverhältnis, aber variabler Durchflußrate testen, ob die Monod-Kurven verschiedener Arten einen Schnittpunkt haben, d. h. ob Arten, die eine niedrigere maximale Wachstumsrate habe als andere, gleichzeitig eine höhere Anfangssteigung haben können. SMITH und KALFF (1983: *Limnol. Oceanogr.* 28, 448) führten derartige Experimente mit natürlichem Plankton aus dem Lake Mephemagog und Phosphor als limitierenden Nährstoff durch und kamen zur Schlußfolgerung, daß es bei Durchflußraten von 0.06 d^{-1} bis 0.9 d^{-1} zu keiner Verschiebung in der kompetitiven Dominanz kam. Diese Schlußfolgerung wurde jedoch angezweifelt (SOMMER, U. und KILHAM, S. S. 1985: *Limnol. Oceanogr.* 30, 43), da es nach den publizierten Ergebnissen den Anschein hatte, als würde mit der biomassemäßig dominanten *Synedra acus* noch jeweils eine weitere Art koexistieren, was die Behauptung einheitlicher Limitation durch P in Frage stellte. Unter den subdominanten Arten kam es zu einer Aufteilung des Gradienten der Durchflußraten.

Später wiederholte ich dieses experimentelle Programm mit Material aus dem Bodensee (SOMMER 1986: *Oecologia* 68, 503). Dabei wurde in einer Versuchsserie wurde zum totalen Ausschluß von Si-Limitation ein sehr hohes Si : P Verhältnis (800 : 1) geboten; in der anderen Versuchsserie wurde überhaupt kein Si geboten, um Kieselalgen total auszuschließen. In der Si-reichen Serie setzte sich *Synedra acus* bei allen Durchflußraten bis 1.6 d^{-1} als einzige Art durch, bei 2.0 d^{-1} setzte sich *Achnanthes minutissima* durch. In der Si-freien Serie setzten sich bei den Durchflußraten 0.3 und 0.5 d^{-1} *Mougeotia thylespora*, bei 0.7 und 0.9 d^{-1} *Scenedesmus acus* und bei 1.2 und 1.6 d^{-1} *Chlorella minutissima* durch. Das heißt, verschiedene Algenarten können den Gradienten der Durchflußraten teilen, wenngleich die Aufteilung dieses Gradienten nicht so fein zu sein scheint, wie die Aufteilung des Gradienten des Si : P Verhältnisses.

7. Konkurrenz unter fluktuierenden Nährstoffbedingungen

Für Abweichungen vom strengen Fließgleichgewicht,

wie es idealtypisch in der Chemostatkultur verwirklicht ist, trifft die Konkurrenztheorie TILMAN's (1982: *Resource competition and community structure*. — Princeton Univ. Press) zwei Voraussagen: 1) Bei den Fluktuationen des Nährstoffangebots um einen langfristigen Durchschnitt können mehr Arten koexistieren, als es limitierende Ressourcen gibt. 2) Die dominanten Arten bleiben dieselben wie bei einem konstanten Nährstoffregime mit identischem langfristigen Durchschnitt des Nährstoffangebots.

Konkurrenzexperimente mit natürlichem Plankton, bei denen ein (P) oder zwei (P und Si) Nährstoffe nicht kontinuierlich, sondern in diskreten, wöchentlichen Pulsen zugegeben wurden (SOMMER U. 1985: *Limnol. Oceanogr.* 30, 335), bestätigten zwar die erste, nicht aber die zweite Prognose. Tatsächlich nahm die Artenzahl gegenüber Steady-State Experimenten zu. Andererseits verschob sich jedoch der Übergang von Grünalgen- zu Kieselalgendominanz sehr deutlich entlang des Gradienten des Si : P Verhältnisses (Abb. 8). Außerdem traten teilweise ganz andere Arten als erfolgreiche Konkurrenten auf, z. B. *Nitzschia acicularis*, die in den Steady-State Versuchen überhaupt keine Rolle gespielt hatte.

Die Unfähigkeit des Tilman'schen Konkurrenzmodells, den Gewinner von Nährstoffkonkurrenz unter fluktuierenden Bedingungen korrekt vorherzusagen, liegt daran, daß eine der Ausgangsannahmen dieses Modells, nämlich die Existenz einer eindeutigen Beziehung zwischen der Reproduktionsrate und der Nährstoffkonzentration, bei fluktuierenden Bedingungen nicht zutrifft (siehe oben). Unter fluktuierenden Bedingungen muß das einstufige Monod-Modell durch ein mehrstufiges Modell ersetzt werden: Aufnahme des limitierenden Nährstoffs als Sättigungsfunktion der externen Konzentration, Abnahme der externen Konzentration durch Aufnahme in die Zellen, Zunahme der Zellquote des limitierenden Nährstoffes durch Aufnahme, Wachstum als Sättigungsfunktion der Zellquote, Ausdünnung der Zellquote durch Wachstum, negative Rückkoppelung von der Zellquote auf die Aufnahme (DROPP, M. R. 1983: *Botanica Marina* 26, 99).

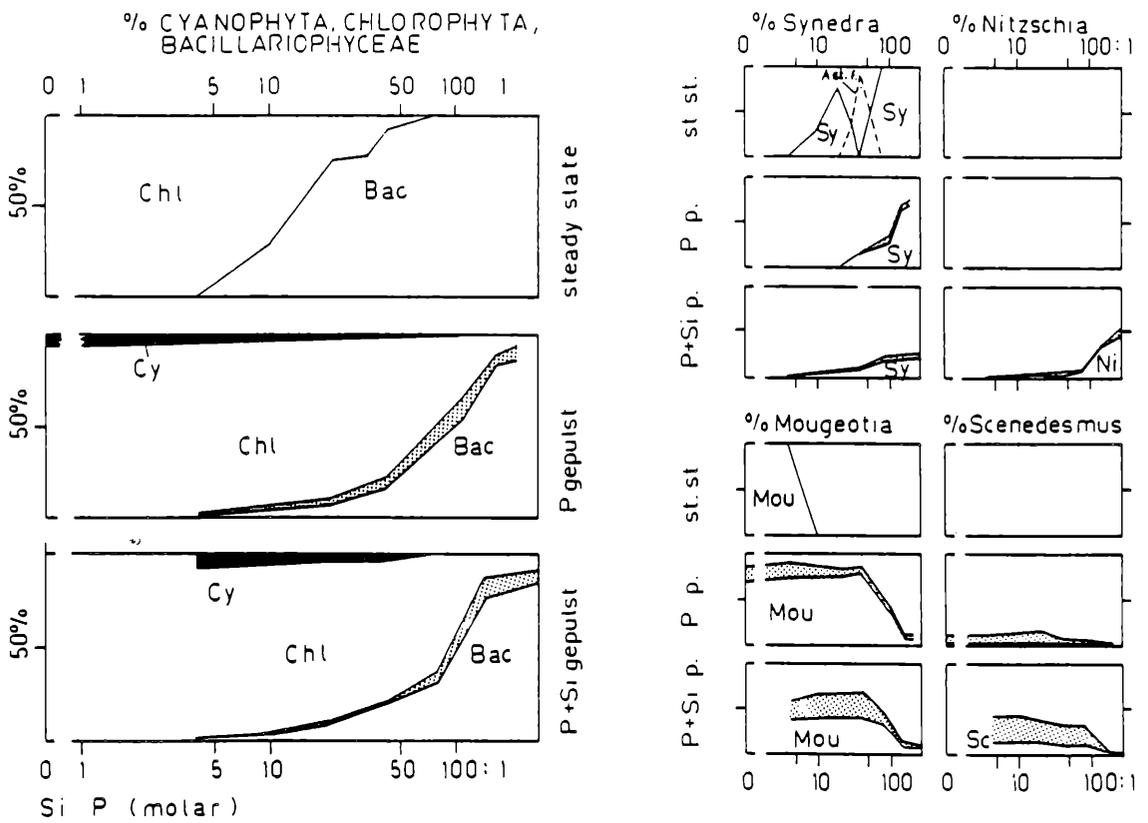


Abbildung 8

Verschiebung des taxonomischen Ergebnisses der Nährstoffkonkurrenz bei Übergang von Steady-State Bedingungen zu gepulster Zugabe von nur P oder von P und Si. Schattierung: Schwankungsbereich im Zeitintervall zwischen zwei Pulsen (7 Tage).

8. Vorhersage der Artenzusammensetzung in natürlichen Gewässern.

Konkurrenzexperimente in kontinuierlicher Kultur sind ein geeignetes Mittel zur vergleichenden Untersuchung der kompetitiven Fähigkeiten verschiedener Algenarten, vor der direkte Ableitung von Prognosen für die Artenzusammensetzung aus Nährstoffverhältnissen muß jedoch gewarnt werden.

Erstens wurden alle bisherigen Konkurrenzexperimente bei gleichen Verlustraten (= Durchflußrate des Chemostaten) für alle Konkurrenten durchgeführt, in situ sind die Verlustraten jedoch artspezifisch verschieden.

Zweitens kann mit Sicherheit angenommen werden, daß unter natürlichen Bedingungen keine zeitliche Konstanz der Nährstoffzufuhr besteht. Die Experimente mit gepulster Nährstoffzugabe haben eindeutige Verschiebungen im taxonomischen Ergebnis der Konkurrenz gegenüber Gleichgewichtsexperimenten gezeigt.

Drittens besteht im natürlichen Gewässer neben der zeitlichen Heterogenität auch eine räumliche Heterogenität der Umweltbedingungen. Die auffälligste Komponente davon ist der vertikale Gradient des Lichts, der Temperatur und der Nährstoffe. Bezeichnenderweise haben sich mobile Algenarten, die solche Vertikalgradienten durch Wanderung ausnützen können (SALONEN, K., JONES, R. I. und ARVOLA, L. 1984: Freshwat. Biol. 14, 431), unter den homogenen Bedingungen der Konkurrenzexperimente nie durchsetzen können.

Von allen Ergebnissen der Konkurrenzversuche lassen sich noch am ehesten die qualitativen Aussagen, daß hohe Si/P Verhältnisse Verschiebungen zugunsten der Kieselalgen, insbesondere der Fragilariaceae, und niedrige N/P Verhältnisse Verschiebungen

zugunsten der Blaualgen fördern (SMITH, V. 1983: Science 221, 669). Andere Faktoren können jedoch ähnliche Ergebnisse haben: Große Durchmischungstiefen, niedrige Temperaturen und Lichtlimitation können Kieselalgen fördern, während eine geringe Durchmischungstiefe für diese relativ stark von Sedimentationsverlusten betroffenen Algen ungünstig ist (REYNOLDS, C. S. 1984: The ecology of freshwater phytoplankton, Cambridge Univ Press; SOMMER, U. 1984: J. Plankton R. 6, 1). Die zur Vertikalwanderung befähigten Blaualgen werden hingegen von starker vertikaler Schichtung gefördert. Gegen Grazingverluste sind die Blaualgen sehr resistent, die großen Kieselalgen zumindest relativ resistent.

LITERATUR

- ARMSTRONG, R. A. & McGEHEE R., (1976): Coexistence of species competing for shared resources. — Theor. Pop. Biol. 9: 317-28.
- DROOP, M. R. (1973): Some thoughts on nutrient limitation in algae. — J. Phycol. 9: 264-72.
- (1983): 25 years of algal growth kinetics. — Bot. Mar. 26: 99-112.
- HOLM, N. P. & Armstrong, D. E. (1981): Role of nutrient limitation and competition in controlling the populations of *Asterionella formosa* and *Microcystis aeruginosa* in semicontinuous culture. — Limnol. Oceanogr. 25: 622-34.
- HUTCHINSON, G. E. (1961): The paradox of the plankton. — Amer. Nat. 95: 137-45.
- KILHAM, S. S. (1984): Silicon and phosphorus growth kinetics and competitive interactions between *Stephanodiscus minutus* and *Synedra* sp. — Verh. int. Ver. Limnol. 22: 435-9.
- (1986): Dynamics of Lake Michigan natural phytoplankton communities in continuous cultures along a Si/P loading gradient. — Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 351-60.

- MONOD, J. (1950):
La technique de la culture continue: theorie et applications.
— Ann. Inst. Pasteur Lille 79: 390-410.
- REYNOLDS, C. S. (1984):
The ecology of freshwater phytoplankton. — Cambridge
University Press, 384 pp.
- SALONEN, K., JONES R. I. & ARVOLA L. (1984):
Hyplimnetic phosphorus retrieval by diel vertical migra-
tions of lake phytoplankton. — Freshwat. Biol. 14:431-8.
- SMITH, R. E. & Kalff J. (1983):
Competition for phosphorus among co-occurring freshwa-
ter phytoplankton. — Limnol. Oceanogr. 28: 448-64.
- SMITH, V. (1983):
Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by
blue-green algae in lake phytoplankton. — Science 221:
669-71.
- SOMMER, U. (1983):
Nutrient competition between phytoplankton species in
multispecies chemostat experments. — Arch. Hydrobiol.
96: 399-416.
- (1984):
The paradox of the plankton: Fluctuations of phosphorus
availability maintain diversity of phytoplankton in flow-
through cultures. — Limnol. Oceanogr. 29: 633-6.
- (1984):
Sedimentation of principal phytoplankton species in Lake
Constance. — J. Plankton R. 6: 1-15.
- (1985):
Comparison between steady state and non-steady state
competition: Experiments with natural phytoplankton. —
Limnol. Oceanogr. 30: 335-46
- (1986):
Phytoplankton competition along a gradient of dilution ra-
tes. — Oecologia 68: 503-6.
- (1986):
Nitrate- and silicate-competition among antarctic phyto-
plankton. — Mar. Biol. 91: 345-51.
- SOMMER, U. & KILHAM S. S., (1985):
Phytoplankton natural community competition experi-
ments: A reinterpretation. — Limnol. Oceanogr. 30: 436-40.
- TILMAN, D. (1977):
Resource competition between planktonic algae: an experi-
mental and theoretical approach. — Ecology 58: 338-48.
- (1981):
Experimental tests of resource competition theory using
four species of Lake Michigan algae. — Ecology 62: 802-15.
- (1982):
Resource competition and community structure. — Prince-
ton Univ. Press, 296 pp.
- TILMAN, D. & KIESLING R. L., (1984):
Freshwater algal ecology: taxonomic tradeoffs in the tempe-
rature dependence of nutrient availabilities; In: Klug M. J.,
& Reddy, C. A. (eds): Current Perspectives in Microbial
Ecology. — Amer. Soc. Microbial. Ecol. 31: 4-9.
- TILMAN, D. & STERNER, R. W. (1984):
Invasions of equilibria: Test of resource competition using
two species of algae. — Oecologia 61: 197-200.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Ulrich Sommer
Max-Planck-Institut für Limnologie
Abt. Ökophysiologie
Postfach 165
D-2320 Plön

Faktoren der Steuerung und der Regulation in Phytoplanktonpopulationen

Martin Dokulil

Wie hinlänglich bekannt, ist das Hauptproblem jeglicher Planktonorganismen das Verweilen im Schwebestadium bzw. das Aufsuchen günstiger Lebensbedingungen mit dem Ziel der Optimierung des Wachstums und des Lebenszyklus unter den gegebenen Umweltbedingungen (REYNOLDS 1984). Dies wird durch interne und externe Regulationsmechanismen und die Kombination verschiedener Strategien erreicht. Die Algenzelle integriert mehrere Einzelfaktoren zu einem für uns als Wachstum erkennbaren Gesamtergebnis. Die zeitlich-räumlichen Gradienten und Veränderungen von Umweltfaktoren werden aber von verschiedenen Algenarten unterschiedlich beantwortet (BONIN et al. 1981).

Ausschlaggebend für das Verhalten der Population ist also immer eine Kombination von Einflußgrößen. Einzelfaktoren erhalten nur unter bestimmten Umständen größeres Gewicht für das summarische Erscheinungsbild der Population. Weder das Gesetz der multiplikativen Faktorenwirkung noch das Liebig'sche Minimum Gesetz haben sich als allgemeingültig erwiesen (STRASKRABA & GNAUCK 1983).

Die innere Struktur einer Phytoplanktongemeinschaft kann als kybernetisches Problem der Selbstoptimierung bzw. Selbstadaptation betrachtet werden (RADTKE und STRASKRABA 1980). Veränderte Umweltbedingungen können von Algenzellen auf zweierlei Weise beantwortet werden. Echte „Anpassung“ setzt Wachstum und Zellteilung unter den geänderten Verhältnissen voraus, benötigt also mindestens eine Generationszeit. Physiologische Änderungen hingegen können durch Regulationsmechanismen im Stoffwechsel kurzfristig, innerhalb einer Generation, vorgenommen werden (HARRIS 1978).

Vom Standpunkt der evolutionären Ökologie kommt noch eine dritte, über viele Generationen wirksame, gerichtete Adaptation hinzu. Hierher gehören so wesentliche Fragen, wie die Bedeutung der Zellgröße oder der Zellmorphologie für die Anpassung der Phytoplankton-Arten.

In Übereinstimmung mit anderen Referaten dieses Symposions werden zur Erläuterung von Regulationsmechanismen und Anpassungsstrategien folgende Faktoren gewählt:

1. Temperatur-Strahlungs Wechselwirkung
2. Turbulenzeinfluß
3. Lichtqualität
4. Positionierung (Auftrieb, aktives Schwimmen)
5. Zellgröße
6. Zellmorphologie

Da stets mehrere Mechanismen gleichzeitig auf die Population einwirken, ist eine getrennte Betrachtungsweise der Effekte eigentlich unzulässig, in der Praxis aber nicht zu umgehen.

1. Steuerungsfaktoren

Trotz der zahlreichen Resistenzuntersuchungen im Bereich extremer oder lethaler Temperaturen, bleibt die Art und Weise in der Algen ihr Wachstum an verschiedene Temperaturen anpassen, oft unklar. Häufig wird der Temperatureinfluß lediglich als Bereich möglicher oder maximaler Reaktion angegeben. Analysen der Temperaturabhängigkeit werden durch die gleichzeitige Lichtwirkung stark erschwert, so daß eine saubere Trennung der beiden Faktoren praktisch kaum möglich ist.

Am günstigsten läßt sich die Steuerung der Wach-

stumsrate durch Temperatur und Licht im Labor an Reinkulturen bzw. Mischpopulationen untersuchen. Für *Tabellaria flocculosa* var. *asterionelloides* sind derartige Ergebnisse in Abb. 1 dargestellt (KOFLER 1986). Bei 10°C sind die durchschnittlichen Wachstumsraten im Bereich der beiden niedrigsten Lichtintensitäten (10 und 25 $\mu\text{E m}^{-2}\text{sec}^{-1}$) deutlich erhöht, bei 10 μE sogar höher als bei allen anderen Temperaturen. Bei 25 μE ist die Wachstumsrate größer als bei 15°C und etwa gleich hoch wie bei 20 und 25°C. Temperaturen über 20°C sind für das Wachstum der Alge nicht weiter förderlich. Betrachtet man die maximalen Wachstumsraten, so ergibt sich ein ähnliches Bild mit dem Unterschied, daß im Bereich oberhalb von 50 μE die 15° und 20°C Werte nicht signifikant verschieden voneinander sind. Lichtsättigung des Wachstums wird bei allen Temperaturen zwischen 50 und 80 μE erreicht.

Aus dieser Beobachtung folgt, daß *Tabellaria flocculosa* seine Wachstumsrate in einer Weise reguliert, die optimales Wachstum bei 10°C im gesamten untersuchten Lichtbereich, insbesondere bei geringen Intensitäten ermöglicht und schon bei 15°C maximales Wachstum erlaubt.

Zwischen diesen Laborbefunden und dem Wachstum im Freiland besteht gute Übereinstimmung. Von den 56 positiven Nettozuwachsdaten einer dreijährigen Untersuchungsperiode liegen 61% unter 15°C, wovon 83% in den Intensitätsbereich von $<200 \text{ J cm}^{-2}\text{d}^{-1}$ (180 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$) fallen (Abb. 2A). Selbst bei Temperaturen unter 5°C kann im Freiland noch Wachstum stattfinden, ein Bereich der leider selten untersucht wird. Niedrige Temperaturen und relativ geringe Lichtintensitäten treten häufig während Perioden erhöhter Turbulenz auf. Tatsächlich zeigen die Ergebnisse (Abb. 2B) eine Häufung der Werte im mittleren Bereich des Korrelativs Stabilität/optische Tiefe. *Tabellaria* benötigt also ein gewisses Maß an Turbulenz, um wachsen zu können.

Turbulenz tritt neben Temperatur und Strahlung als drittes Regulativ für manche Arten hinzu. Trotz zahlreicher Arbeiten zur Regulation physiologischer Vorgänge durch die Turbulenz, wie etwa Photosynthese, Respiration und Nährstoffaufnahme sowie die Bedeutung für das Verweilen in Suspension (vergl. HARRIS 1978, REYNOLDS 1984), sind unsere Kenntnisse des Verhaltens von Algenarten in turbulentem Milieu nach wie vor unzureichend. Wie etwa sind die Wachstumsraten bei Zirkulation durch einen Temperatur-Licht-Gradienten? Welchen Einfluß haben vertikale Unterschiede in der Nährstoffkonzentration?

Neben der Intensität ändert sich aber auch die spektrale Zusammensetzung des Lichtes mit der Tiefe. Obwohl die chromatische Adaptation eines der ältesten Forschungsgebiete der Algologie ist, finden sich erstaunlich wenig Angaben über Süßwasserphytoplankton (WALL & BRIAND 1979). Bei *Tabellaria* führt Blaulicht zu erhöhten Wachstumsraten, die sogar die Werte im Weißlicht übertreffen (Abb. 3). Der Effekt ist sowohl in Kultur als auch bei Freilandmaterial nachweisbar. Im übrigen sind die Auswirkungen verschiedener Spektralbereiche bei gleicher Intensität auf die Wachstumsrate geringfügig bis vernachlässigbar.

Erhöhte Pigmentkonzentration bei Bestrahlung mit Blaulicht, wie sie etwa WALLEN and GEEN (1971)

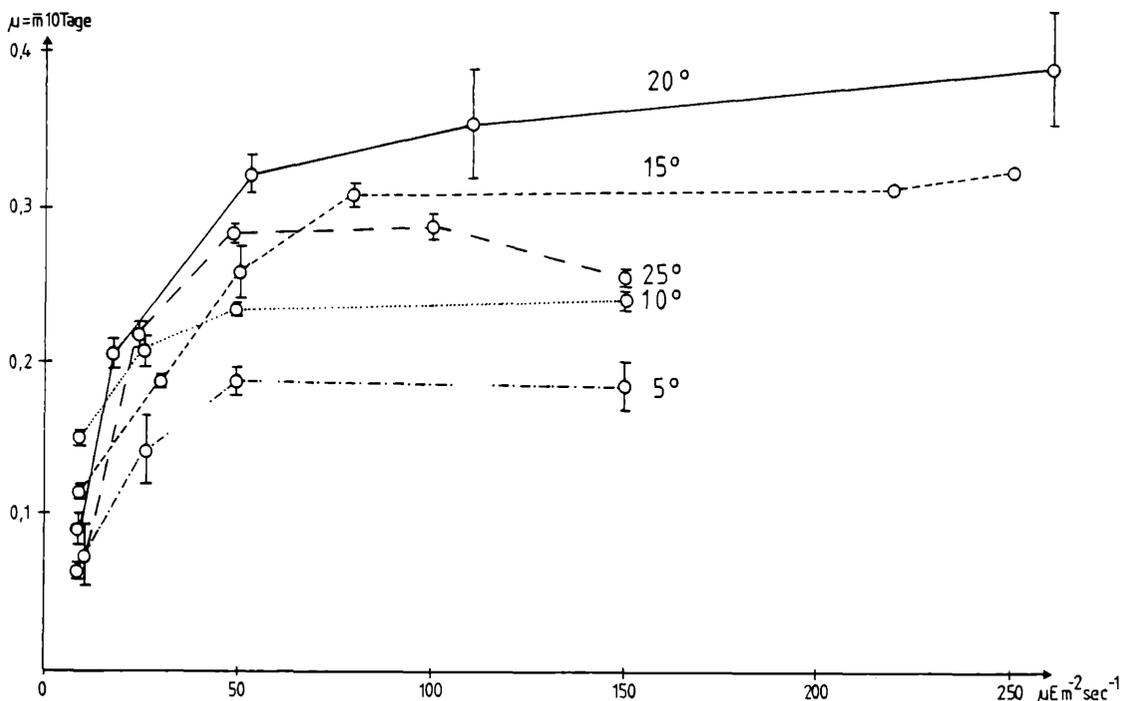


Abbildung 1

Durchschnittliche Wachstumsraten für *Tabellaria flocculosa* var. *asterionelloides* bei verschiedenen Temperaturen und Lichtintensitäten. Aus KOFLER (1986).

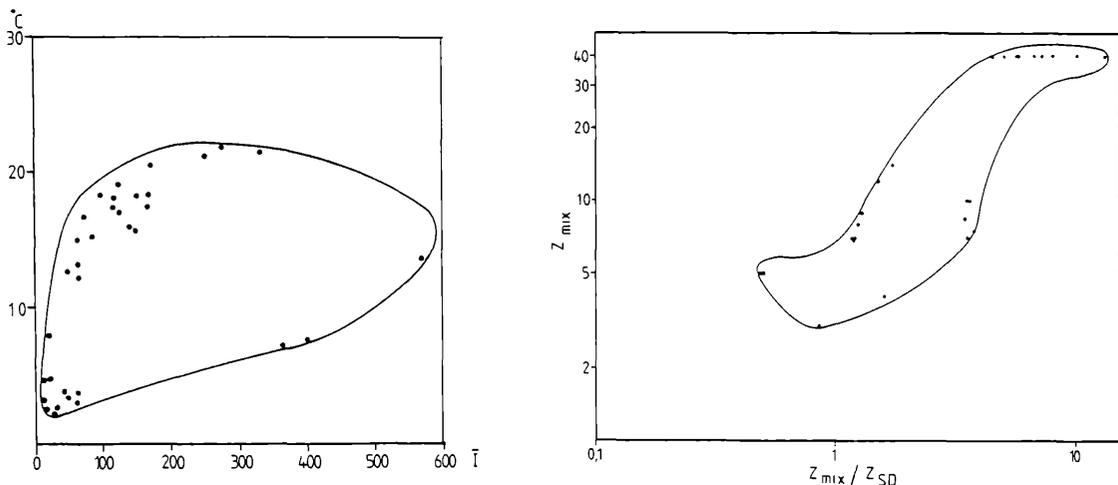


Abbildung 2

Tabellaria flocculosa var. *asterionelloides*, Mondsee, 1982-1984: Positive Nettozuwachsrate im Untersuchungsintervall (8 Tage) gegen durchschnittliche Temperatur im Epilimnion und mittleres effektives Lichtklima im Untersuchungszeitraum (Linke Hälfte). Positive Nettozuwachsrate gegen Mischungstiefe und dem Verhältnis Mischungstiefe zu optischer Tiefe (Rechte Hälfte). Original.

bei einer marinen Diatomee feststellten, traten bei *Tabellaria* nicht auf (Abb. 4). Hingegen wurden im Rot- und vor allem im Grünbereich hohe Chlorophyll-Konzentrationen festgestellt. Verschiedene Begleitpigmente, wie das Fucoxanthin, das 4-Keto-Myxol-2-Methylpentosid, das nur von Blaualgen bekannt ist, sind bei Bestrahlung mit Rot- bzw. Grünlicht in erheblich größeren Mengen vorhanden (Abb. 4) oder sie treten nur unter diesen Bedingungen auf, wie etwa das Astaxanthin. Diese Befunde lassen den Schluß zu, daß *Tabellaria* durch Änderung der Pigmentkonzentration und -zusammensetzung in der Lage ist, den grünen Spektralbereich, der ja in den meisten Binnengewässern die am tiefsten eindringende Strahlungskomponente darstellt, auszunützen und sogleich hohe Wachstumsraten erreicht wie im Weißlicht. Adap-

tationen ähnlicher Art wären insbesondere von Blaualgen zu erwarten, die mit Hilfe ihrer Gasvakuolen eine bestimmte Position im Lichtgradienten aufsuchen, wie etwa *Oscillatoria rubescens*. Schon GAIDUKOV (1902) beobachtete die Rotfärbung von *Oscillatoria rubescens* bei Wachstum in grünem Licht und BORESCH (1921) konnte nachweisen, daß es sich dabei um eine vermehrte Synthese der Biliproteine handelt. Meines Wissens ist aber die Bedeutung dieser Adaptation in keiner der zahlreichen Arbeiten über *Oscillatoria* weiter verfolgt worden. Ähnliches gilt für die gut untersuchte Art *Ceratium hirundinella*. Dieser bewegliche Dinoflagellat sucht optimale Lichtbedingungen auf und führt dabei tagesperiodische Wanderungen aus. Es scheint aber, daß noch niemand der Frage nachgegangen ist, ob und in welchem Umfang die spektrale Zusammensetzung des Unterwasserlichtes für die Wanderung von Bedeutung ist.

Ohne Zweifel gehören die kleinen, beweglichen Flagellaten zu den erfolgreichsten Gruppen des Phytoplanktons, sowohl wegen ihrer Fähigkeit, aktiv günstige Umweltbedingungen aufzusuchen, als auch als Folge ihrer geringen Zellgröße, welche hohe metabolische Aktivität ermöglicht. Von den zahlreichen

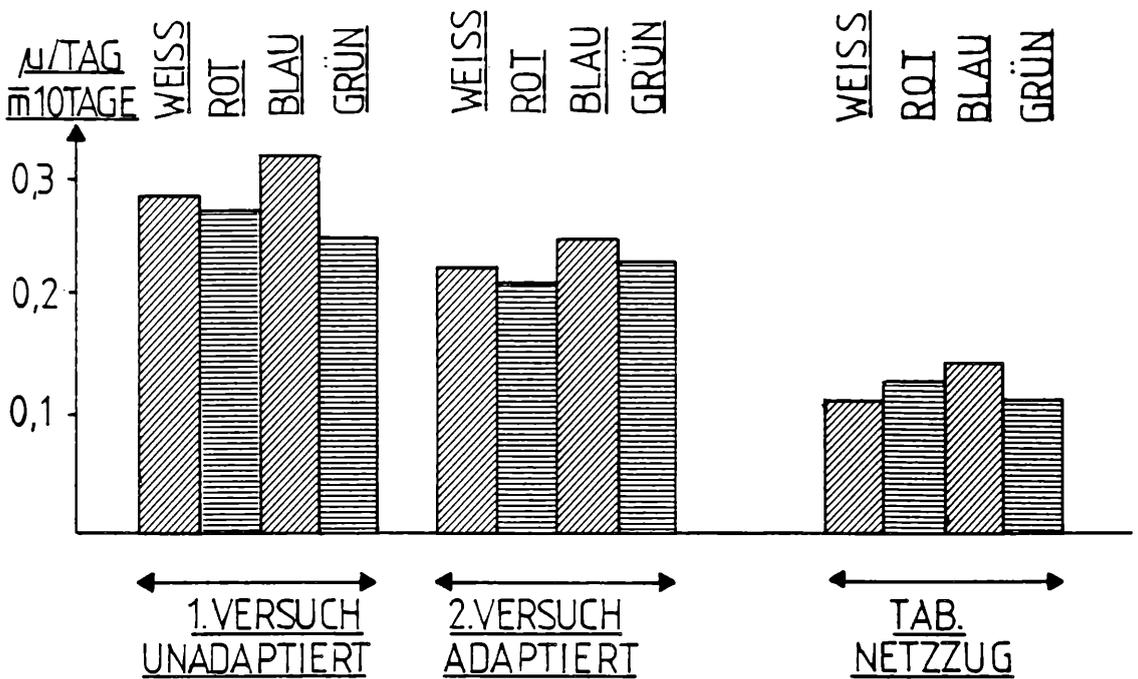


Abbildung 3

Einfluß verschiedener Lichtqualitäten auf die durchschnittliche Wachstumsrate von *Tab. flocc. var. aster* in Kultur und aus dem Freiland. Aus KOFLER (1986).

größeabhängigen Prozessen sei als Beispiel die spezifische Photosyntheserate dargestellt (Abb. 5). Mit abnehmendem Zellvolumen steigt die Photosyntheserate pro Biomasseeinheit stark an, allerdings bestehen große Diskrepanzen zwischen verschiedenen Autoren was den Gesamtverlauf insgesamt bzw. bestimmte Arten im speziellen anlangt. Trotzdem erhellt daraus, welche grobe Vereinfachungen wir in vielen Fällen anwenden ohne zu bedenken, daß die Größen der Untersuchungsobjekte um 3-4 Größenordnungen variieren. Keinem „terrestrischen Botaniker“ würde es einfallen, über Gras, Büsche und Bäume zu integrieren.

Neben den Größenunterschieden sind auch die großen morphologischen Unterschiede, die jedem Algenologen geläufig sind, nicht zu vergessen. Viele Formtypen dienen offenbar dazu, das Schwebevermögen zu erhöhen, Turbulenzen besser nützen zu können, oder die Oberfläche für Austauschvorgänge mit der Umgebung zu vergrößern. Bei *Tabellaria* etwa ist eine deutliche Abhängigkeit der Zellzahl pro Kolonie von der Temperatur zu beobachten (Abb. 6). Bei 10°C bestehen die Kolonien vorwiegend aus 10 und mehr Zellen, während bei einer Temperatur von 25°C die meisten Kolonien zweizellig sind. Dies kann als Antwort auf die geringere Dichte des Wassers bei höheren Temperaturen und damit als Strategie zur Erhaltung des Schwebeszustandes angesehen werden.

In gleicher Weise müssen Beobachtungen zur Gallertbildung bei *Tabellaria* und anderen Algen gedeutet werden (KOFLER 1986). Im 10-tägigen Batch-Versuch stieg der Anteil der Zellen mit Gallerte zunächst auf 65 - 75% und pendelte sich gegen Ende des Versuches auf Werte um 50% ein. Die Prozentsätze unterscheiden sich nur wenig zwischen den beiden Untersuchungstemperaturen 10° und 20°C. Der Effekt ist reproduzierbar. Bei der mikroskopischen Überprüfung eines anderen Klones zeigten 80 - 95% der Zellen Gallertbildung.

Zur Überprüfung des Befundes wurde eine herbstliche *Tabellaria*population verschiedenen Temperaturen und Nährstoffverhältnissen, durch Verdünnen mit Nährlösung bzw. destilliertem Wasser ausgesetzt. Die

Lichtintensität betrug einheitlich 25 μE bei einem Licht-Dunkel Wechsel von 14:10 Stunden. Unabhängig von Belichtung und Nährstoffsituation bildeten sich bei 6° und 10° keine Gallerten, während bei 15°C in beiden Fällen Gallertbildung festzustellen war. Auch andere Diatomeen dieser Mischpopulation wiesen nach der Inkubation Gallerten auf (*Asterionella* 90%, *Fragillaria* 10%).

Wie diese Diatomeen sind auch verschiedene Planktonalgen anderer taxonomischer Gruppen von Gallertthüllen umgeben. Diese Hüllen verringern die Sinkgeschwindigkeit bis zu einer optimalen Größe; darüber hinaus steigt die Sinkgeschwindigkeit wegen des größeren Durchmessers wieder.

Bei vielen Diatomeen wird Gallertbildung mit bevorstehender Auxosporenbildung in Zusammenhang gebracht (GEITLER 1977), welche aber bei *Tabellaria* weder in Kultur noch im Freiland direkt beobachtet wurde. Eine mögliche Bildung von Auxosporen kann lediglich aus dem Verlauf der mittleren Zellängen (Abb. 7) abgeleitet werden. Danach müßte zumindest ein Teil der Population im Frühjahr 1984 Auxosporen gebildet haben.

Ein weiterer Fragenkomplex, über dessen Bedeutung wir ungenügend unterrichtet sind, ist die Bildung von Dauerstadien. Auch über die Bedeutung von Cysten wissen wir nur bei wenigen Algen Bescheid, so z. B. bei *Ceratium hirundinella* (HEANEY et al. 1981). Tatsächlich dürften aber Dauerformen weiter verbreitet und von größerer Wichtigkeit sein, als bisher angenommen.

2. Schlußfolgerungen

Die Hauptfaktoren der Bildung phytoplanktonischer Biomasse durch Photosynthese und Nährstoffaufnahme, sowie der Verluststraten werden durch eine Reihe heute noch ungenügend bekannter Faktoren beeinflußt. Dazu zählt vor allem die Zellmorphologie und damit zusammenhängend, die Zellgröße und das Schwebevermögen bzw. die aktive Bewegung. Terrestrische Botaniker haben die Bedeutung morphologischer Strukturen schon seit langem erkannt. In der Algologie besitzen wir zwar umfangreiche Beschrei-

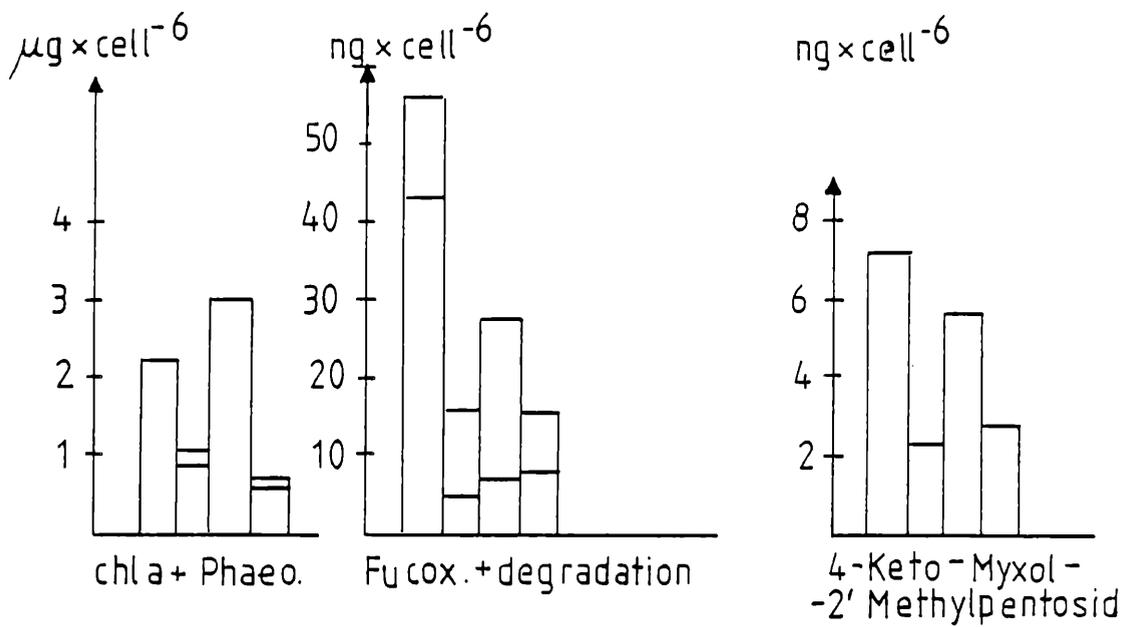


Abbildung 4

Beeinflussung der Pigmentkonzentrationen durch unterschiedliche Lichtqualitäten bei *Tab. flocc. var. aster*. Lichtfarben von links nach rechts: rot, blaugrün, grün, weiß. Weitere Erklärung im Text. Aus KOFLER (1986).

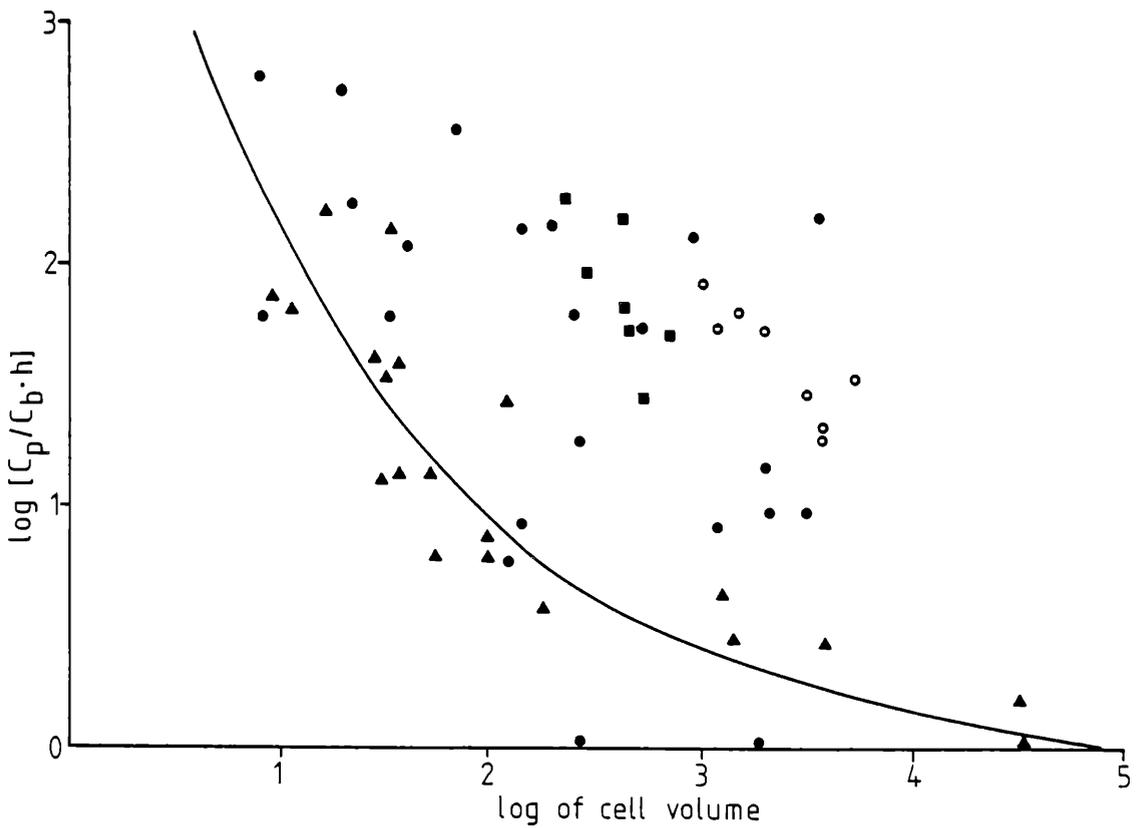


Abbildung 5

Spezifische Photosyntheserate in Abhängigkeit vom Zellvolumen.

Doppellogarithmische Darstellung. Nach Daten von DESERTCVA (1976), \blacktriangle , Kurve, STULL et al. (1973) \bullet , KNÖCHEL & KALFF (1978) \blacksquare , und GUTELMACHER & PETROVA (1982) \circ .

bungen und Kenntnisse der Morphologie, wissen aber über deren physiologische und ökologische Auswirkung nur wenig. Dies mag zum größten Teil an der Unfähigkeit liegen, Messungen in Größenordnungen durchzuführen, die den Algen adäquat sind. Die meisten unserer Daten integrieren über Bereiche, die um viele Größenordnungen verschieden sind. Angaben über Umweltparameter und algologische Ergebnisse (Zählungen, mikroskopische Beobachtungen) sind daher oft unvereinbar. (vergl. ALLEN 1977, PLATT & DENMAN 1977). Häufig werden aber auch Konzepte aus anderen Bereichen auf das Phytoplankton übertragen, die dort eigentlich nicht anwendbar sind. So scheint etwa die Betrachtung von Algengesellschaften im strengen Sinn auf das Phytoplankton nicht anwendbar (WILLIAMS et al. 1981), wohl aber gibt es gewisse Assoziationen (REYNOLDS 1984).

Es scheint mir daher besonders wichtig, den Konnex zwischen Ökologie und Morphologie in der Phytoplanktonforschung herzustellen, um durch einfache Fragestellungen die Bedeutung morphologischer Ausbildungen erkennen zu können. Wir brauchen eine Öko-Physio-Morphologie oder einfacher eine funktionelle Morphologie, wie dies bereits SOURNIA (1981) gefordert hat. Aus dem Nebeneinander verschiedener Wissenschaftszweige muß eine echte Zusammenarbeit zum besseren Verständnis der Regulationsmechanismen des Phytoplanktons werden.

Literatur

- ALLEN, T.F.H. (1977):
Scale in microscopic algal ecology: a neglected dimension — *Phycologia* 16: 253-257.
- BONIN, D.J., MAESTRINI, S.Y. & LEFTLEY, J.W. (1981):
Some processes and physical factors that affect the ability of individual species of algae to compete for nutrients partition; In: *Physiological bases for phytoplankton ecology* (Ed. T. PLATT). — *Com. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 210: 292-301.
- BORESCH, K. (1921):
Die komplementäre chromatische Adaptation. — *Arch. Protistenk.* 44: 1-170.
- DESERTOVA, B. (1976):
Productivity of individual algal species in natural phytoplankton assemblage determined by means of autoradiography. — *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 49 (*Algological Studies* 17): 415-449.
- GAIDUKOV, N. (1902):
Über den Einfluß farbigen Lichts auf die Färbung lebender Oscillarien. — *Abh. Preuss. Akad. Wiss. Berlin* 5.
- GEITLER, L. (1977):
Entwicklungsgeschichtliche Eigentümlichkeiten einiger Achnanthes-Arten (Diatomeae). — *Plant. Syst. Evol.* 126: 337-392.

GUTELMACHER, B.L. & PETROVA, N.A. (1982):
Production of individual species of algae and its role in the productivity of phytoplankton in Ladoga Lake. — *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 67: 613-624.

HARRIS, G.P. (1978):
Photosynthesis, productivity and growth: The physiological ecology of phytoplankton. — *Arch. Hydrobiol. Beih. (Ergebn. Limnol.)* 10: 1-171.

HEANEY, S.I., CHAPMAN, D.V. & MORISON, H.R. (1981):

The importance of the cyst stage in the seasonal growth of the dinoflagellate *Ceratium hirundinella*, in a small, productive lake. — *Br. Phycol. J.* 18: 47 - 59.

KNOECHEL, R. & KALFF, J. (1978):
An in situ study of the productivity and population dynamics of five freshwater planktonic diatom species. — *Limnol. Oceanogr.* 23: 195-218.

PLATT, T. & DENMAN, K. (1977):
Organisation in the pelagic ecosystem. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 30: 575-581.

RADTKE, E. & STRASKRABA, M. (1980):
Selfoptimization in a phytoplankton. model. — *Ecol. Modelling* 9: 247-268.

REYNOLDS, C.S.R. (1984):
The ecology of freshwater phytoplankton; 384 pp; Cambridge Univ. Press, Cambridge.

SOURNIA, A. (1981):
Morphological bases of competition and succession; In: *Physiological bases of phytoplankton ecology*; (Ed. T. PLATT). — *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 210: 339-346.

STRASKRABA, M. & GNAUCK, A. (1983):
Aquatische Ökosysteme. Modellierung und Simulation; 279 S; VEB G. Fischer Verlag, Jena.

STULL, E.A., de AMAZAGA, E. & GOLDMAN, Ch. R. (1973):

The contribution of individual species of algae to primary productivity of Castle Lake, California. — *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 18: 1776 — 1783.

WALL, D. & BRIAND, F. (1979):
Response of lake phytoplankton communities to in situ manipulations of light intensity and colour. — *J. Plankton Res.* 1: 103-112.

WILLIAMS, W.T., BUNT, J.S., JOHN, R.D. & ABEL, D.J. (1981):

The community concept and the phytoplankton. — *Mar. Ecol. — Progr. Ser.* 6: 115-121.

Anschrift des Verfassers:

Universitätsdozent
Dr. Martin Dokulil
Geschäftsführer des Instituts für Limnologie
der Österreichischen Akademie der Wissenschaften
Gaisberg/Mondsee

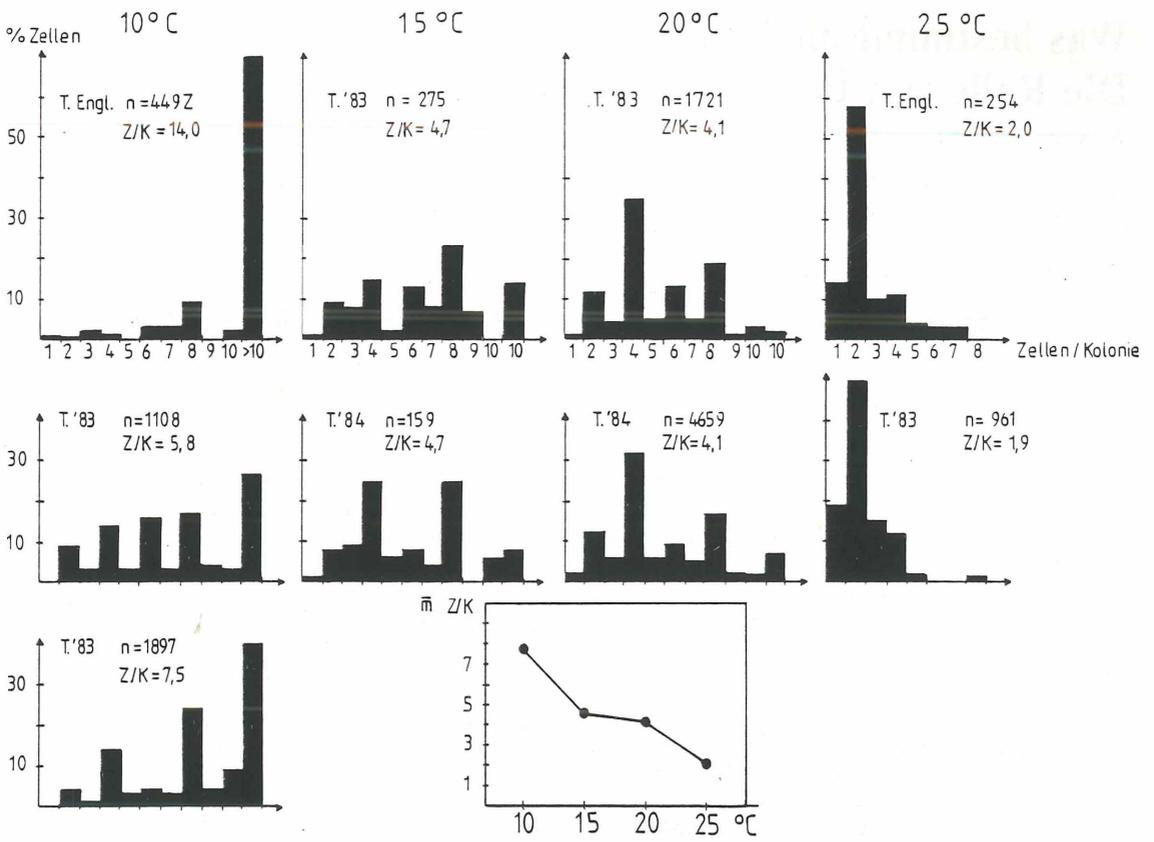


Abbildung 6

Koloniegrößenfrequenzdiagramm und mittlere Zellzahl pro Kolonie (Z/K) von *Tab. flocc. var. aster.* bei verschiedenen Temperaturen. Aus KOFLER (1986).

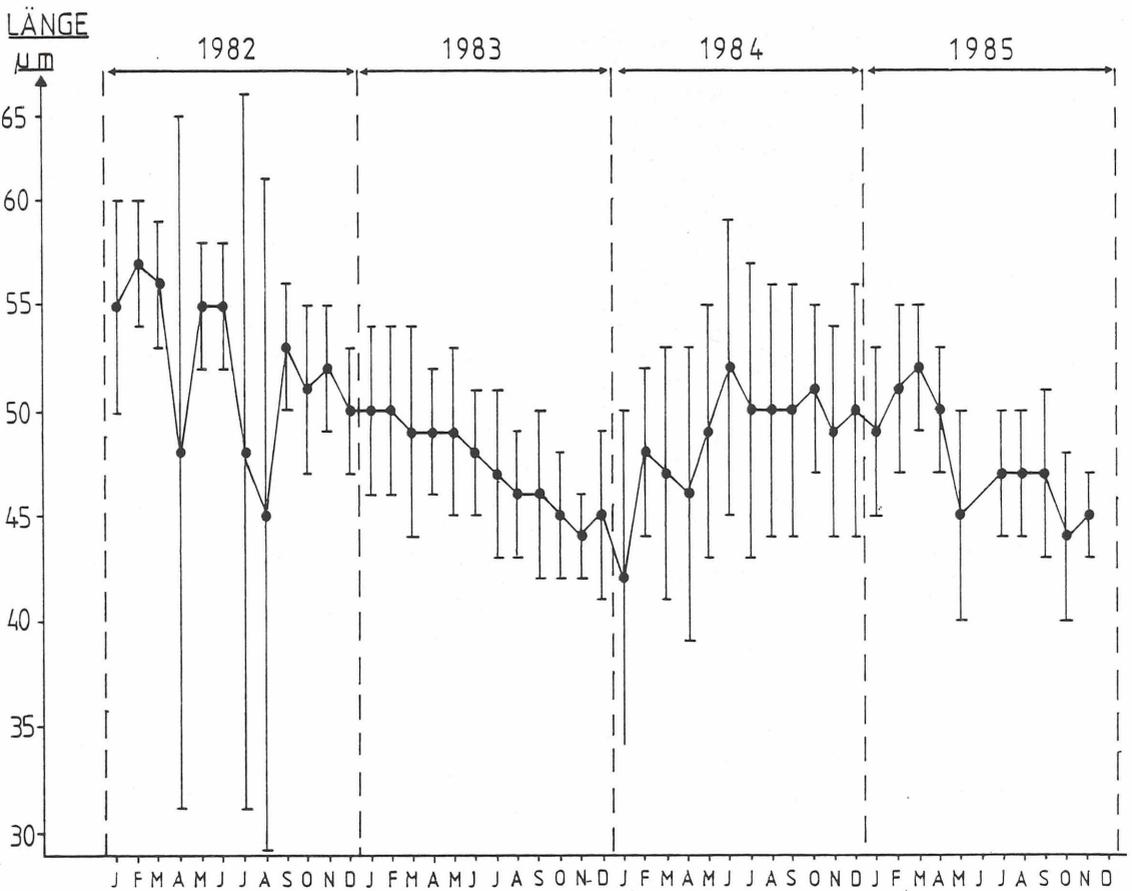


Abbildung 7

Tabellaria flocculosa var. asterionelloides, Mondsee, 1982-1985: Monatlich mittlere Zelllänge und deren Standardabweichung. Aus KOFLER (1986).

Was bestimmt die Struktur von pelagischen Biocoenosen? Die Rolle von Phyto- und Zooplankton-Interaktionen.

Winfried Lampert

1. Voraussagbarkeit biocoenotischer Strukturen

Ein selbstregulierendes System besitzt einen hohen Grad von Voraussagbarkeit. Der Zustand, in dem es sich befindet, wird umso besser voraussagbar, je besser es geregelt ist. Auch See-Ökosysteme haben ein gewisses Maß an Voraussagbarkeit, sowohl in der biocoenotischen Struktur, als auch im zeitlichen Ablauf bestimmter Muster. Wenn sich die Rahmenbedingungen nicht ändern, finden wir in einem See Jahr für Jahr die gleichen Arten in einer regelmäßigen Abfolge. Es stellt sich deshalb die Frage, ob auch in diesem Fall die Voraussagbarkeit eine Folge von Selbstregulations-Mechanismen ist. Unter konstanten Bedingungen lassen sich solche Elemente der Selbstregulation nicht erkennen, sie werden nur sichtbar, wenn das System auf eine Störung reagiert. Für einen See stellen die jahreszeitlichen Veränderungen der klimatischen Bedingungen eine starke Störung dar. Obwohl dieses keine Störung im Sinne einer Katastrophe ist, da sie selbst relativ gut voraussagbar ist, setzt sie die autogene jahreszeitliche Sukzession in Gang, bei der die zu einem bestimmten Zeitpunkt vorhandenen Organismen die Bedingungen für die nachfolgenden bestimmen. Das regelmäßige Muster der jahreszeitlichen Sukzession im Plankton kann deshalb dazu dienen, die Rolle der Wechselbeziehungen zwischen den Organismen als Elemente der Selbstregulation zu untersuchen.

Die Plankton Ecology Group hat kürzlich in einem internationalen Projekt versucht, Gemeinsamkeiten im Muster der jahreszeitlichen Sukzession des Planktons von Seen herauszuarbeiten (SOMMER et al. 1986). Es hat sich dabei herausgestellt, daß der Bodensee als Grundlage für ein Modell, mit dem man andere Seen vergleichen kann, gut geeignet ist: Mit dem Einsetzen der Stratifikation entwickelt sich ein Maximum des Phytoplanktons, das aus kleinen zentrischen Diatomeen und Flagellaten besteht. Abb. 1, aus der Arbeit von SCHÖBER (1980), zeigt deutlich, daß der partikuläre Kohlenstoff fast ausschließlich in der Größenfraktion $<30 \mu\text{m}$ zu finden ist. Zu dieser Zeit wird das Zooplankton von *Cyclops vicinus* beherrscht, dessen vierte Copepodidstadien schließlich ins Sediment gehen, um eine Sommerdiapause durchzuführen. Im Anschluß an die Cyclopiden entwickelt sich ein Frühjahrsmaximum von *Daphnia*. Das *Daphnia*-Maximum geht einher mit dem Klarwasserstadium, bei dem die Algenbiomasse fast vollständig verschwindet. Danach entwickelt sich ein neues „Sommermaximum“ des Phytoplanktons, das eine völlig andere Struktur aufweist. Am POC läßt sich schon erkennen, daß jetzt Partikel, die größer als $30 \mu\text{m}$ sind, eine wichtige Rolle spielen. Dabei handelt es sich um große, sperrige Formen, Filamente und Algenkolonien, oft mit Gallerthüllen. Abb. 1 zeigt auch, daß die Daphnienpopulation schnell wieder zusammenbricht und sich im Sommer nicht wieder erholt. Sie durchläuft diese „Sommerdepression“ (THRELKELD 1985, LARSSON et al. 1985), bis im Herbst noch einmal ein kleines Maximum auftritt. Es ist nicht sehr wahrscheinlich, daß solche regelmäßigen Muster allein durch abiotische Faktoren gesteuert werden. Deshalb liegt es nahe zu untersuchen, wieweit Regulationsmechanismen, die auf den Wechselbeziehungen der Organismen beruhen, die jeweilige Struktur der Biocoenose bestimmen.

2. Interaktionen im Pelagial

Solche Wechselbeziehungen können sowohl auf der gleichen trophischen Ebene als auch zwischen Ebenen auftreten (Abb. 2). Die relative Häufigkeit von zwei Arten (A+B) kann durch Konkurrenz um gemeinsame Ressourcen (R) bestimmt werden. Beim Phytoplankton wären das zum Beispiel Nährstoffe oder Licht. Die Theorie der Nährstofflimitation hat in den letzten Jahren erhebliche Fortschritte gemacht (TILMAN 1982; vgl. auch den Beitrag von U. SOMMER). Bei den Konsumenten, herbivoren Zooplanktern und Räubern, sind solche klaren Aussagen noch nicht möglich, da sich die „gemeinsamen Ressourcen“ nicht so genau definieren lassen. Ein limitierender Nährstoff läßt sich nicht durch einen anderen ersetzen; eine mangelnde Futterart von hoher Qualität kann aber unter Umständen durch eine höhere Konzentration von schlechter verwertbarem Futter kompensiert werden. Im Grunde konkurrieren auch Konsumenten um essentielle Stoffe, z.B. Aminosäuren. Entscheidend für den Ausgang der Konkurrenz ist aber die Struktur, in der diese essentiellen Stoffe enthalten sind. Diese Struktur aber kann sich als evolutionäre „Antwort“ auf die Ausbeutung ändern, kann „Verteidigungsmechanismen“ bilden und die zwischenartliche Konkurrenz beeinflussen.

Konkurrenz um Ressourcen entscheidet über die Aufnahme von Stoffen und beeinflusst dadurch primär Wachstum und Reproduktion. Nur wenn die Bedingungen so ungünstig sind, daß die Bilanz für den limitierenden Stoff negativ ist, beeinflusst die Konkurrenzfähigkeit auch das Überleben. Die Abundanz von Organismen ist aber immer das Resultat von Vermehrung und Mortalität. Selektive Mortalität wird durch Prädation (P) erzeugt. Prädation kann in diesem Schema sowohl das „Ernten“ des Phytoplanktons durch das Zooplankton bedeuten als auch den Einfluß von Karnivoren auf ihre Beute. Sie ist eine indirekte Wechselbeziehung zwischen A und B insofern, als die Erniedrigung der Mortalität einer Art durch die Evolution von „Verteidigungsmechanismen“ eine Erhöhung der Mortalität für die andere Art bedeuten kann.

Direkte Wechselbeziehungen zwischen Individuen verschiedener Arten auf der gleichen trophischen Ebene können mechanisch oder chemisch sein. Im Gegensatz zu Konkurrenz und Prädation ist über solche Mechanismen sehr wenig bekannt, z.B. die mechanische Beschädigung von Rotatorien durch Daphnien (GILBERT 1985) oder die vermutlich chemische Beeinflussung der Reproduktionsrate von Daphnien (SEITZ 1984). Keine der möglichen Interaktionen aber kann allein betrachtet werden. Eine leicht erhöhte Mortalität durch Prädation, z.B., kann einen Vorteil bei der Konkurrenz um Ressourcen ausbalancieren. Das System aus zwei Arten mit direkten und indirekten Interaktionen bildet ein „Modul“ (KERFOOT et al. 1985), das über ähnliche Interaktionen mit anderen Modulen der Biocoenose verknüpft ist.

3. Grazing und Nährstoffregeneration

Unter bestimmten Bedingungen kann das Phytoplankton auch in großen Seen sowohl qualitativ als auch quantitativ völlig vom Zooplankton gesteuert werden. Die Elimination von Algen durch das

Zooplankton nennen wir, in Analogie zur Tätigkeit der weidenden Tiere, „Grazing“. Der Effekt des Zooplanktons wird besonders an den häufig beobachteten Klarwasserstadien deutlich, deren Entstehung auf das Grazing, vor allem während der Frühjahrsmaxima der Daphnien, zurückzuführen ist. Ein solches Klarwasserstadium zeigt Abb. 3. Die Coulter-Counter-Analyse im holsteinischen Schöhsee demonstriert den Zusammenbruch des Maximums von kleinen Partikeln Mitte Mai und auch die Verschiebung von kleinen zu großen Partikeln im Laufe der folgenden Wochen, analog zum Verlauf im Bodensee, der in Abb. 1 dargestellt ist.

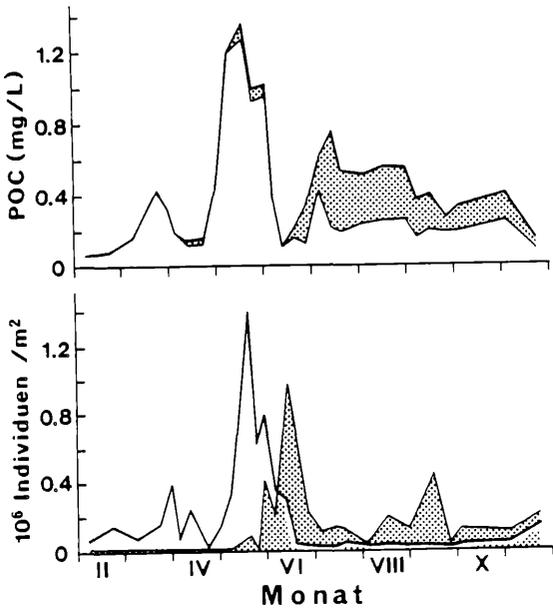


Abbildung 1

Typisches Beispiel für die jahreszeitliche Änderung des Sestons (oben) und des Zooplanktons (unten) im Bodensee.

Daten aus dem Jahr 1977. Die Sestonkonzentration ist angegeben als partikulärer Kohlenstoff (in der Schicht von 0-10 m Wassertiefe) in den Größenfraktionen $<30\ \mu\text{m}</math> (weiße Fläche) und $30-250\ \mu\text{m}</math> (schattierte Fläche). Die Individuenzahlen der Zooplankter (weiß: *Cyclops vicinus*; schattiert: *Daphnia galeata* und *D. hyalina*) beziehen sich auf die oberen 50 m der Wassersäule. (nach SCHOBER 1980)$$

Wir konnten mit Messungen des Grazing in situ zeigen, daß die Filtrieraten des Zooplanktons ausreichen, die komplette Unterdrückung des Phytoplanktons herbeizuführen (LAMPERT et al. 1986). Diese Messungen wurden über einen ganzen Jahreszyklus mit Hilfe der Methode von HANEY (1971) durchgeführt. Den Tieren werden dabei in einer Plexiglaskammer unter natürlichen Temperatur-, Licht- und Futterbedingungen radioaktiv-markierte Algen angeboten. Aus der Radioaktivität in den Tieren berechnet man das Wasservolumen, das von Partikeln befreit wurde (LAMPERT and TAYLOR 1985). Während des in Abb. 3 dargestellten Klarwasserstadiums betrug die Grazingrate 170 % des Wasservolumens pro Tag, d.h., das Wasser in den oberen 5 Metern des Sees wurde $1,7 \times$ pro Tag filtriert (LAMPERT and TAYLOR 1984). Nur wenige Algen mit sehr hoher Wachstumsrate können gegen einen solchen Grazingdruck bestehen. Der wesentliche Faktor, der die Grazingrate bestimmt, ist die Biomasse des Zooplanktons (Abb. 4). Deshalb haben Faktoren, die die Biomasse des Zooplanktons bestimmen,

auch einen Einfluß auf die Verluste der Algen. Im Sommer wurden nur ca. 20 % Grazing gemessen.

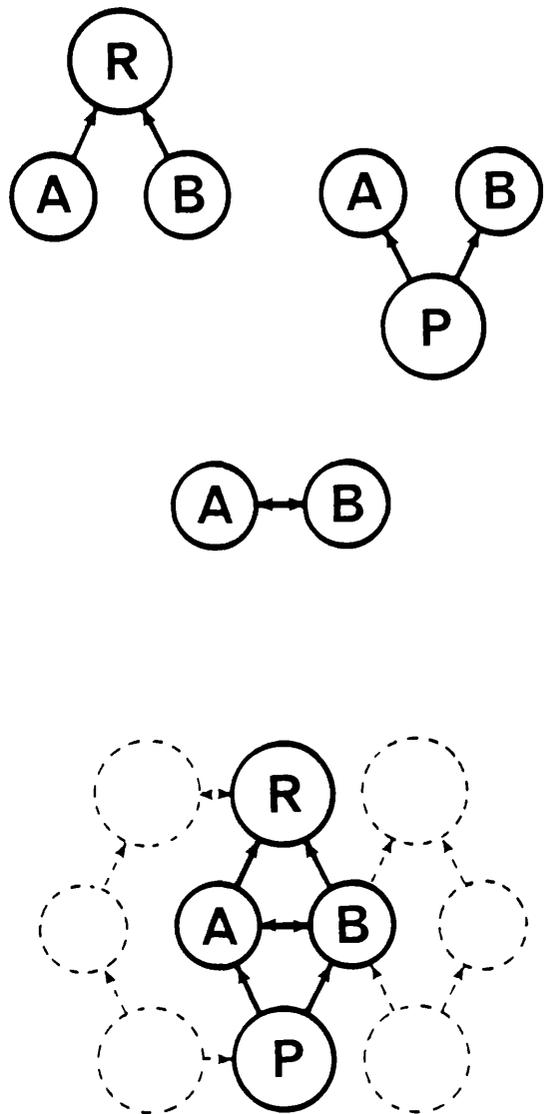


Abbildung 2

Mögliche Interaktionen von zwei Arten (A und B) im Pelagial.

a, Konkurrenz um gemeinsame Ressourcen (R); b, selektive Mortalität durch Prädation (P); c, direkte mechanische oder chemische Beeinflussung. (aus LAMPERT 1986a)

Grazingverluste treffen aber nicht alle Algen gleichstark. Große und sperrige Formen oder solche mit Gallerthüllen sind oft gegen das Gefressenwerden geschützt. Aber auch innerhalb der kleinen Partikel ($<30\ \mu\text{m}</math>), die man üblicherweise als „freßbar“ bezeichnet, gibt es Unterschiede. Daphnien sind relativ unselektive Filtrierer, die auch nicht zwischen Detritus und lebendem Material unterscheiden. Daß sie dennoch nicht alle Formen mit gleicher Effektivität filtrieren (KNISELY and GELLER 1986), ist wohl im wesentlichen auf morphologische Unterschiede zurückzuführen. Copepoden jedoch sind sehr selektiv. Sie können bei Partikeln individuell entscheiden, ob sie sie aufnehmen oder nicht. Dabei spielt nicht nur die Form, sondern auch der „Geschmack“ eine Rolle (De MOTT 1986). Ein schönes Beispiel zeigt Abb. 5. *Daphnia magna* und *Eudiaptomus gracilis* wurden lebende und durch Hitzeschock abgetötete Algen (*Cyclotella*) angeboten, die sich in Form und Größe nicht unterschieden. Die Daphnien mach-$

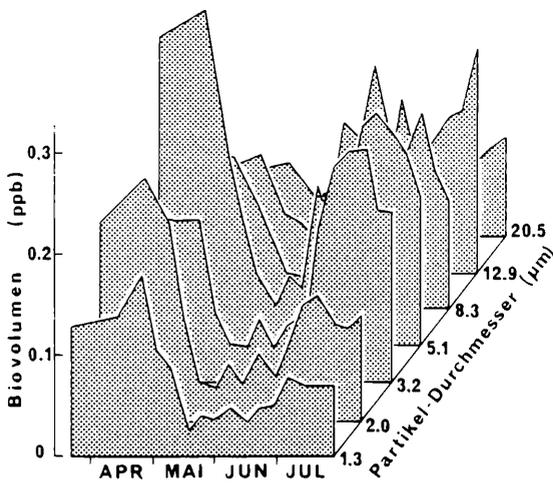


Abbildung 3

Kontrolle des Sestons durch das Zooplankton:

Klarwasserstadium 1983 im Schöensee (Holstein) dargestellt als mit dem Coulter-Counter gemessenes Biovolumen in verschiedenen Größenklassen. (nach LAMPERT et al. 1986a)

ten keinen Unterschied zwischen lebenden und toten Partikeln, aber die Copepoden verschmähten die abgetöteten. Die Mortalität für einzelne Algenarten ist deshalb auch von der Artenzusammensetzung des Zooplanktons abhängig.

Auch mit den in-situ-Messungen des Grazing läßt sich das zeigen. Wir haben bei den oben erwähnten Experimenten zwei Traceralgen gleichzeitig angeboten, die mit unterschiedlichen Radioisotopen markiert waren. Eine Grünalge (*Scenedesmus*, 10 µm) als Repräsentant des Nanoplanktons und eine sehr kleine Cyanophyte (*Synechococcus*, 1 µm) als Repräsentant des Picoplanktons. Aus der Aufnahme der beiden Tracer läßt sich ein Selektivitätsindex (D) (JACOBS 1974) berechnen, der von -1 bis +1 variieren kann. In unserem Fall würde -1 bedeuten, daß nur *Synechococcus* gefressen wurde, und +1 würde vollständige Selektion von *Scenedesmus* bedeuten. Bei gleicher Aufnahme beider Partikel wäre D = 0. Abb. 6 zeigt deutlich, daß die Selektion für den größeren *Scenedesmus* umso höher ist, je mehr Copepoden vorhanden sind. Im Extremfall einer Messung, bei der 98 % der Biomasse von *Eudiaptomus* gestellt wurden, betrug D = 0,9, d.h., es wurden etwa 20 x soviel *Scenedesmus* gefressen wie *Synechococcus*. Dieses Beispiel zeigt, daß auch Faktoren, die die qualitative Zusammensetzung des Zooplanktons ändern, einen Effekt auf das Phytoplankton haben.

Wenn der See stratifiziert ist, kann die Nährstoffversorgung der Algen im Wasser von der Regeneration durch das Zooplankton abhängen. Auch die Regeneration ist aber selektiv, d.h., die vom Zooplankton konsumierten Nährstoffe werden sehr unterschiedlich wieder freigesetzt. Silicium passiert den Darm in Form von Diatomeenschalen fast unbeeinflusst; es wird also nicht wieder in Lösung gebracht. Die Rückführung des Phosphors ist abhängig von Phosphorgehalt der Zellen (OLSEN et al. 1986). Enthalten die Algenzellen gespeicherten Phosphor, so ist die Rückführung hoch. Sind sie jedoch an Phosphor verarmt, so daß das C:P-Verhältnis über dem des Zooplanktons liegt, so halten die Zooplankter den Phosphor in der eigenen Körpersubstanz fest. Gerade unter starker Phosphorlimitierung ist der Beitrag des Zooplanktons zur Phosphorversorgung der Algen deshalb gering. Ammonium ist als Stoffwechselprodukt relativ unabhängig vom Angebot durch das Futter. Deshalb ist die Stickstoffregeneration durch das Zoo-

plankton immer wichtig. Unter Stickstofflimitierung kann die dadurch verursachte Wachstumsförderung die Grazingverluste kompensieren (STERNER 1986). Abb. 7 zeigt, wie durch die Grazingaktivität des Zooplanktons die Ammoniumkonzentration im Oberflächenwasser des Schöensees, die normalerweise kaum meßbar ist, kurzfristig erhöht wird. Ein Ammoniumpeak tritt völlig synchron mit dem Maximum der Zooplanktonbiomasse und des Grazing während des Klarwasserstadiums auf.

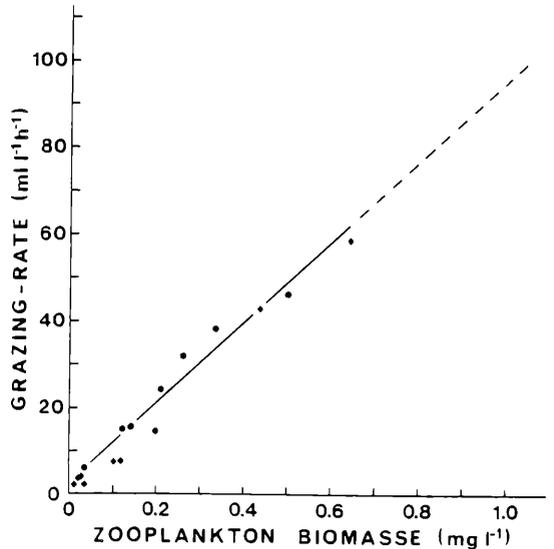


Abbildung 4

Beziehung zwischen der Biomasse des filtrierenden Zooplanktons und der Grazing-Rate, gemessen im Schöensee während eines Jahres.

Punkte sind Werte, die bei Nacht gemessen wurden, Rauten sind Tages-Messungen. Durchschnittswerte für die oberen 5 m Wassersäule. (nach LAMPERT 1986b)

Es ist leicht vorstellbar, daß die Algen, die vom Zooplankton nicht gefressen werden, von der Nährstoffregeneration profitieren, so daß unter Grazingdruck eine Verschiebung von kleinen zu großen und nicht freißbaren Formen stattfinden sollte (PORTER 1977). Dieser Effekt war in Plastiksackversuchen (LAMPERT et al. 1986) nachzuweisen, die parallel zu den Grazingversuchen im Schöensee durchgeführt wurden. Die Säcke mit 1 m Durchmesser und ca. 1,7 m³ Inhalt waren in einem Aluminiumgestell in den See gehängt. Sie wurden mit Seewasser gefüllt, das durch 100 µm-Gaze filtriert wurde. Dann erhielt jeweils ein Sack Zooplankton aus dem See, der andere blieb zooplanktonfrei. In allen Versuchen war nach 10 Tagen mehr Phytoplankton der Größenklasse <35 µm vorhanden, wenn kein Zooplankton anwesend war. Bei den Versuchen, die während des Klarwasserstadiums begonnen wurden, war der Effekt besonders deutlich (Abb. 8). Während die Algen <35 µm in den Säcken ohne Zooplankton drastisch zunahmten, aber nicht in den Säcken mit Zooplankton, vermehrten sich die großen Algen unter dem Einfluß der Grazer.

4. Futterlimitation und Prädation

Die durch das Zooplankton geförderten fraßresistenten Algen haben einen negativen Effekt auf einige Zooplankter. Dadurch entsteht ein Regulationsmechanismus, der möglicherweise an der Sommerdepression der Daphnien (vgl. Abb. 1) beteiligt ist. Die selektiven Copepoden können vermeiden, solche Algen aufzunehmen und werden nicht sehr beeinflusst. Bei den weniger selektiven

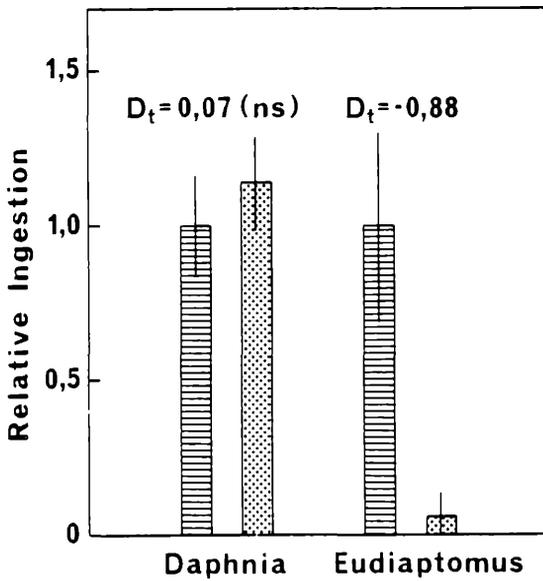


Abbildung 5

Relative Ingestionsrate von *Daphnia magna* und *Eudiaptomus spec.* für die Kieselalge *Cyclotella*, die lebend (quergestreifte Balken) oder durch Hitzeshock abgetötet (punktierte Balken) angeboten wurde. Die lebenden und die toten Algen unterscheiden sich nicht durch Form und Größe. *Daphnia* macht keinen Unterschied zwischen lebenden und toten Algen, während *Eudiaptomus* die abgetöteten Algen verschmät. D_t ist der Selektivitätsindex nach JACOBS (1974), berechnet für tote Algen (ns = nicht significant). (unpubl. Daten von W.R. DeMOTT)

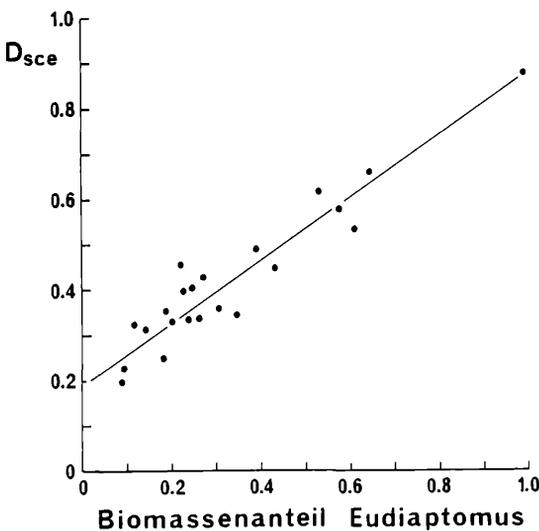


Abbildung 6

Einfluß der Zusammensetzung des Zooplanktons (relativer Anteil von *Daphnia* und *Eudiaptomus*) auf die Selektivität des Grazing, wenn *Scenedesmus* (10 μm) und *Synechococcus* (1 μm) angeboten werden.

Der Selektivitätsindex D_{sce} (Jacobs 1974) ist berechnet für *Scenedesmus*. $D_{sce} = 1,0$ bedeutet, daß nur *Scenedesmus* gefressen würde. Die Punkte repräsentieren in situ-Messungen im Schöensee im Sommer 1982 zu verschiedenen Tageszeiten und in verschiedenen Tiefen.

Daphnien aber gibt es zwei Möglichkeiten: Große Algen können den Filtriervorgang stören (GLIWICZ and SIEDLAR 1980). Kleine, aber verdauungsresistente Formen (z.B. gelatinöse Grünalgen; PORTER 1977) können gefressen werden, sind aber wertlos und verhindern die Aufnahme von gutem Futter.

Da Kohlenstoffassimilationsraten die Freßbarkeit und die Verdaubarkeit integrieren, zeigen sie deutlicher den Nahrungswert, den verschiedene Algen für das Zooplankton haben. Einige Beispiele sind in Abb. 9 zusammengestellt. Die niedrigsten Assimilationsraten wurden mit dem sperrigen *Staurastrum* erzielt, das nur in Ausnahmefällen gefressen wird. Die Größe allein ist aber nicht ausschlaggebend, wenn die Form ein Verschlucken erlaubt, wie bei *Closterium*, oder wenn die Zellen zerbrochen werden können, wie bei *Asterionella*. *Microcystis* ist zwar klein, der verwendete Stamm ist aber toxisch (LAMPERT 1981a). Die *Daphnien* stellen das Filtrieren völlig ein, wenn nur wenige Zellen der toxischen *Microcystis* vorhanden sind. Deshalb können sie auch keine anderen Algen aufnehmen. Die höchsten Kohlenstoffassimilationsraten wurden mit der kleinen Cyanophyte *Synechococcus* gemessen. Das bedeutet jedoch nicht, daß diese ein optimales Futter für das Zooplankton darstellt. *Daphnien* zeigen eingeschränktes Wachstum, wenn mehr als 50 % des verfügbaren Kohlenstoffs auf *Synechococcus* entfallen. Bei reinem *Synechococcus*-Futter können sie überhaupt nicht wachsen (LAMPERT 1981b). Offenbar fehlen der Cyanophyte essentielle Bestandteile für das Wachstum der *Daphnien*.

Quantität und Qualität der Nahrungsressourcen steuern Produktion und Fekundität des Zooplanktons. Wie beim Phytoplankton hängt aber die Abundanz der Arten auch beim Zooplankton von Reproduktion und Mortalität ab. Ein wesentlicher Mortalitätsfaktor ist die Prädation durch invertebrate Räuber ohne Fische. Beide Gruppen von Räufern haben unterschiedliche Effekte auf die Zooplanktonbiocoenose (ZARET 1980). Invertebrate finden ihre Beute mit Mechanorezeptoren. Entscheidend für einen Fangerefolg ist, neben der Fähigkeit der Beute zu flüchten, deren Größe. Nur kleine Beutetiere können überwältigt werden. Invertebrate Räuber fressen selektiv kleine Beute. Planktivore Fische hingegen orientieren sich optisch. Sie selektieren deshalb die am besten sichtbaren Zooplankter. Da das die großen, Eier tragenden Weibchen sind, ist die Kontrolle durch die Fische sehr effektiv, denn es werden mit jeder Mutter zugleich viele Nachkommen vernichtet. Invertebrate Räuber sind aber auch größer als ihre Beute, so daß auch sie unter dem Einfluß der Fische stehen. Daraus resultiert ein typisches Muster, wie es in Abb. 10 dargestellt ist. In fischfreien Gewässern dominieren große Zooplankter, vor allem große *Daphnien*arten, die effektive Filtrierer sind und deshalb einen starken Grazingdruck auf die Algen ausüben. Eine starke Population von planktivoren Fischen steuert die invertebraten Räuber und die großen herbivoren Zooplankter, so daß kleine Zooplankter dominieren. Niedrige Populationen von planktivoren Fischen, z.B. bei starkem Raubfischbesatz, erzeugen durch direkte und indirekte (teilweise Kontrolle der invertebraten Räuber) Effekte eine Biocoenose aus Individuen von intermediärer Größe.

Die Effektivität der planktivoren Fische bei der Steuerung der Zooplanktonpopulationen und der Einfluß auf die Artenzusammensetzung ist durch viele Beispiele der „Biomaniplation“ (SHAPIRO and WRIGHT 1984; LAMPERT 1983) demonstriert worden. Abb. 11 stammt aus einem solchen Versuch, in dem die Fische in einem See in Minnesota durch Rotenon eliminiert wurden. Es ist erstaunlich zu sehen, wie schnell die Durchschnittsgröße der Zooplankter im See zunimmt, wenn die

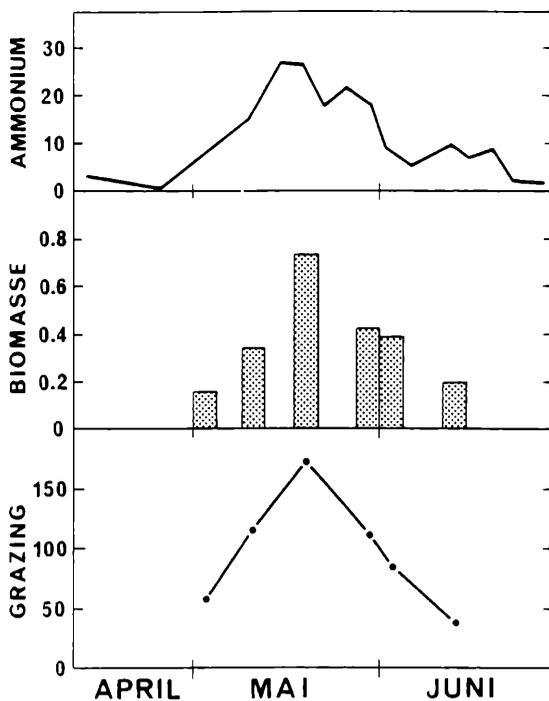


Abbildung 7

Synchroner Verlauf von Zooplankton-Biomasse (g Trockengewicht / m²), Grazing (% des Wasservolumens in den oberen 5 m pro Tag) und Ammonium (µg N / L) im Schöhensee während des Klarwasserstadiums 1983 (vgl. Abb. 3).

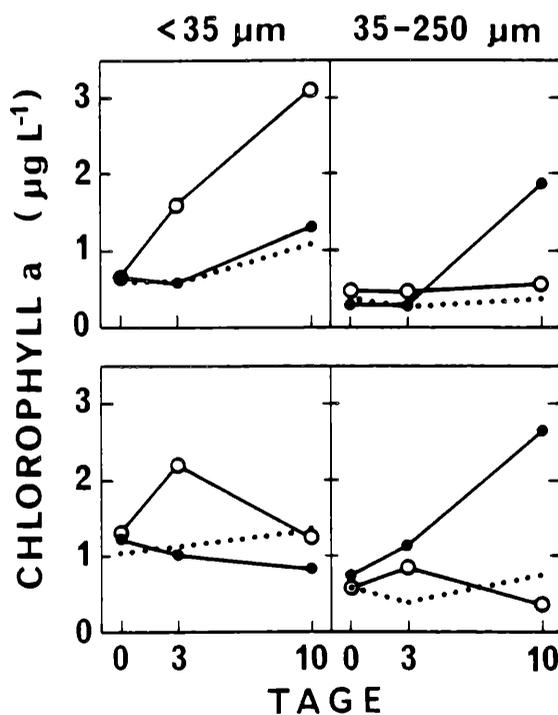


Abbildung 8

Effekt der Entfernung des Zooplanktons auf die Größenfraktionen <35 µm und >35 µm des Phytoplanktons in Plastiksackversuchen im Schöhensee. Offene Kreise: ohne Zooplankton; schwarze Punkte: mit Zooplankton; gepunktete Linie: See neben den Säcken. Start der Versuche am 16. 5. 83 (oben) und 23. 5. 83 (unten). (nach LAMPERT et al. 1986a)

Fische entfernt werden. In der zweiten Hälfte von 1982 wanderten Sonnenbarsche in den See ein. Daraufhin nahm die Durchschnittsgröße der Zooplankter wieder ab. Der in Abb. 11 angedeutete Trend setzte sich in den folgenden Jahren fort

(SHAPIRO, pers. Mitt.). Wir können deshalb als sicher annehmen, daß planktivore Fische auch in Seen, die sich im Gleichgewicht befinden, einen starken Einfluß auf die Zooplanktonbiocoenose haben. Der stärkste Räuberdruck ist im Sommer zu erwarten, wenn die Jungfische des neuen Jahrgangs heranwachsen und bei den hohen Temperaturen die höchste Aktivität haben. Futterlimitation und erhöhte Mortalität im Sommer wirken gleichsinnig und erzeugen möglicherweise gemeinsam die „Sommerdepression“ des filtrierenden Zooplanktons (vgl. Abb. 1).

5. Selbstregulation und Voraussagbarkeit

Unter den oben aufgeführten Mechanismen sind zweifellos eine Reihe von negativen Rückkopplungen. Algen können nicht unlimitiert wachsen, ohne daß sie ihre Nährstoffe erschöpfen und das Wachstum reduzieren. Auch Zooplankter können ihre Ressourcen aufbrauchen und damit, wie im Klarwasserstadium, die Reduktion ihrer Vermehrungsrate verursachen. Einige solche Regelkreise sind in dem am Anfang erwähnten Schema der jahreszeitlichen Sukzession des Planktons eingezeichnet (Abb. 12). Neben der direkten negativen Rückkopplung, die intraspezifischer Konkurrenz entsprechen würde, gibt es auch Kreise, die mehrere Glieder umfassen. Eine Erhöhung der Biomasse der freßbaren Algen, z. B., erniedrigt die Futterlimitation des Zooplanktons, führt zu höherer Zooplanktonbiomasse und zu höherem Grazing, was wiederum die Biomasse der kleinen Algen erniedrigt. Oder: Eine Erhöhung der Biomasse der resistenten Algen erzeugt qualitative Futterlimitation für das Zooplankton und erniedrigt die Zooplanktonbiomasse. Dadurch wird das Grazing erniedrigt, was eine höhere Biomasse der freßbaren Algen bedeutet. Damit erhöht sich die Nährstoffkonkurrenz für die großen Algen und erniedrigt sich deren Biomasse. Regelkreise über mehrere Schritte enthalten allerdings mehrere Verzögerungsglieder und die Möglichkeit für Störgrößen, an verschiedenen Stellen anzusetzen. Deshalb ist ihre Regulationsfähigkeit nur schwach, verglichen mit den kurzen Regelkreisen.

Alle diese Regelkreise tragen zur Voraussagbarkeit im System bei. Sie sind jedoch empfindlich gegen Störgrößen. Eine solche Störgröße ist die Prädation, die in unserem Beispiel als einziger Mechanismus nicht Teil eines Regelkreises ist. Fische zeigen keine unmittelbare numerische Reaktion auf eine Verringerung des Zooplanktons. Wenn es als Folge veränderter Zooplanktondichten zu einer Änderung der Fischpopulation kommt, so dauert diese Änderung lange und macht sich frühestens im nächsten Jahr bemerkbar. Auch invertebrate Räuber haben oft festgelegte Lebenszyklen, die durch externe Faktoren, wie die Tageslänge, gesteuert werden. Da die Prädatoren keine direkte Rückkopplung mit der Beute haben, wird ihre Aktivität nicht gedämpft. Sie können deshalb dem System „ihren Stempel aufdrücken“ Da die Lebenszyklen der Räuber fixiert sind, und da ihr Effekt nicht gedämpft wird, tragen sie mehr zur Voraussagbarkeit der zeitlichen und der Arten-Struktur der Biocoenose im Pelagial bei als die Regelkreise (LAMPERT 1986a).

Selbstregulation kann auf der Ebene einer Art, z. B. bei der Regulation der Populationsdichte durch intraspezifische Konkurrenz, wichtig sein. Prinzipiell kann man auch alle Räuber-Beute-Systeme als solche Regelkreise auffassen, auch wenn die Zeitskalen in denen sich Regulationsvorgänge abspielen, sehr unterschiedlich sein können.

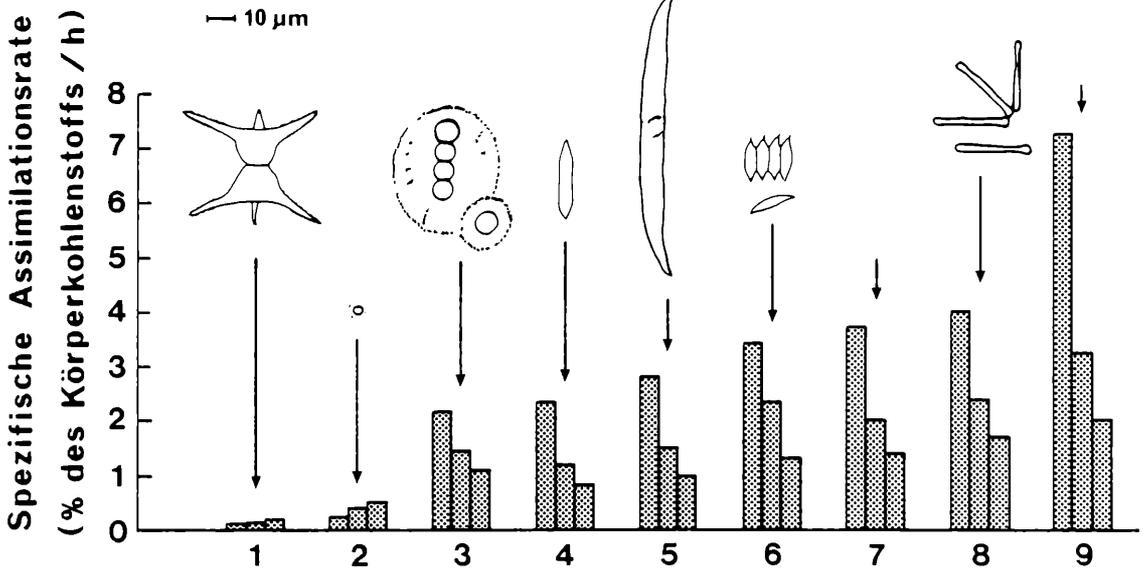


Abbildung 9

Spezifische Assimilationsrate von *Daphnia pulex* bei Fütterung mit reinen Algenkulturen im Labor. Die drei Balken repräsentieren jeweils Tiere verschiedener Größe (links: 1 mm; mitte: 2 mm; rechts: 3 mm). 1. *Staurastrum*; 2. *Microcystis*; 3. *Anabaena*; 4. *Nitzschia*; 5. *Closterium*; 6. *Scenedesmus*; 7. *Stichococcus*; 8. *Asterionella*; 9. *Synechococcus*.

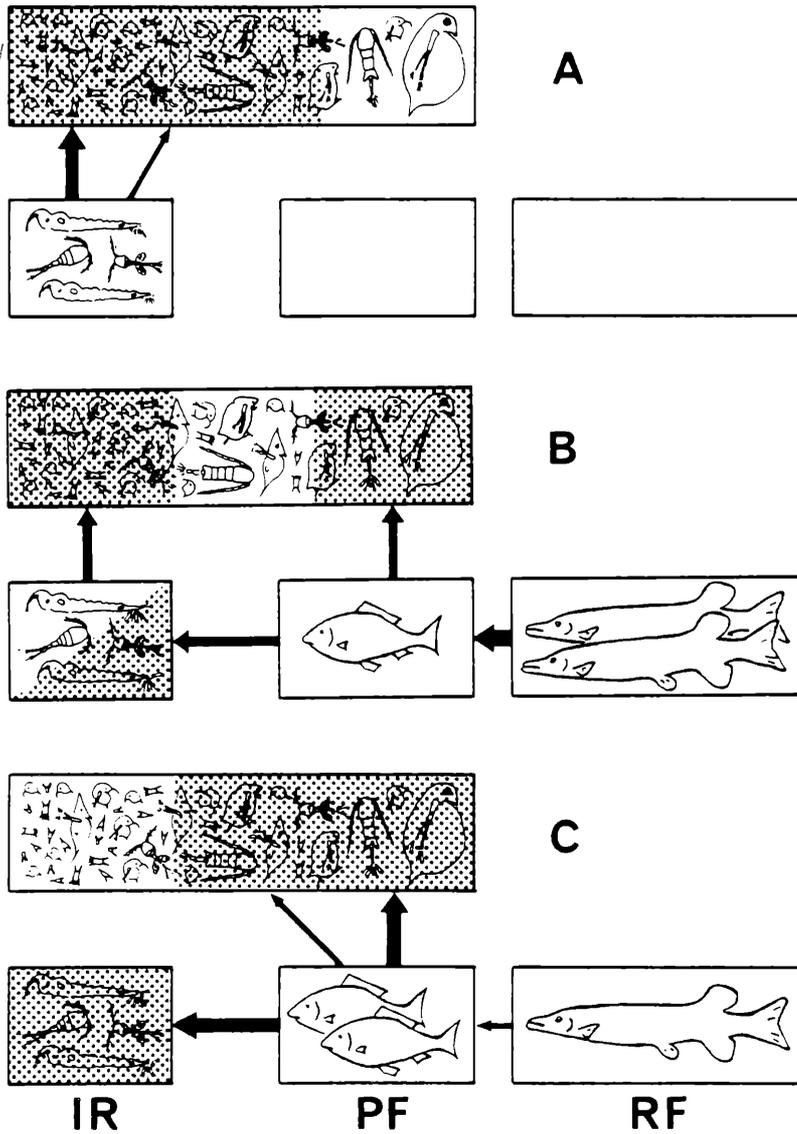


Abbildung 10

Schematische Darstellung des Effekts unterschiedlicher Dichten von planktivoren Fischen auf die Größenstruktur des Zooplanktons.

IR, invertebrate Räuber; PF, planktivore Fische; RF, Raubfische. (aus LAMPERT 1986 a)

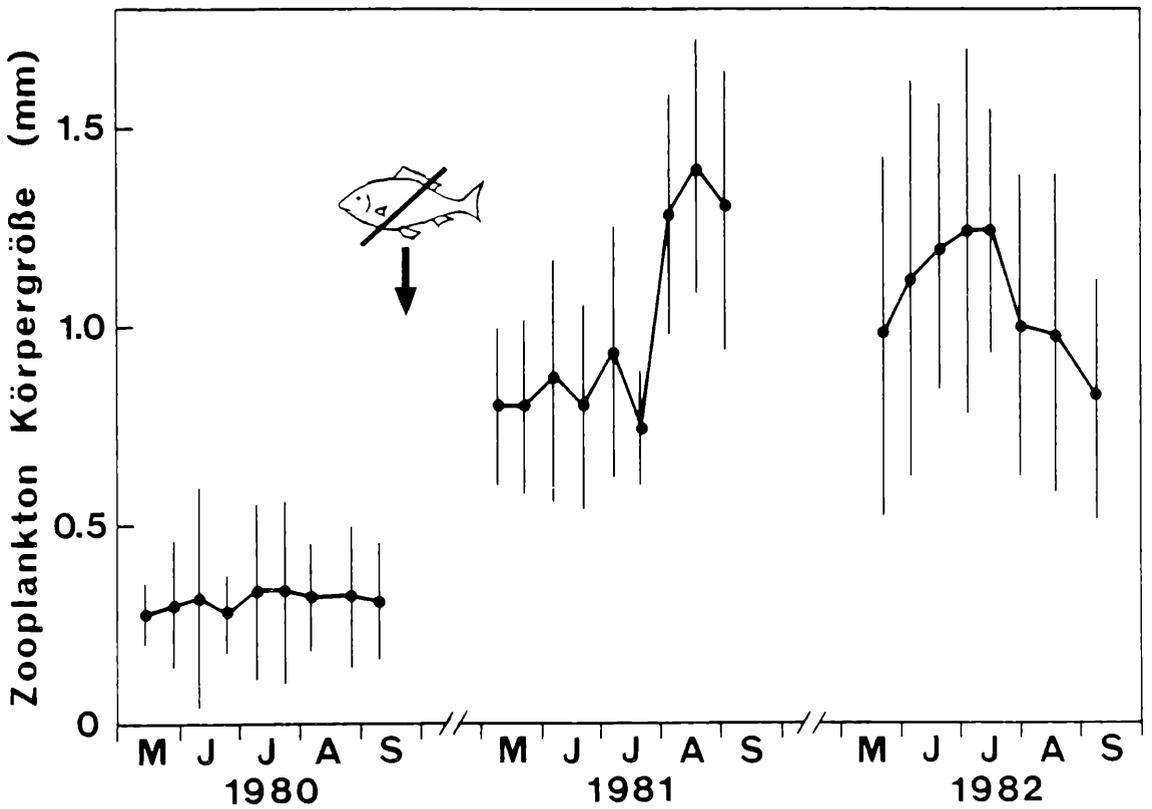


Abbildung 11

Effekt der Elimination der planktivoren Fischen auf die Durchschnittsgröße des Zooplanktons im Round Lake, Minnesota. (nach Daten von SHAPIRO and WRIGHT 1984)

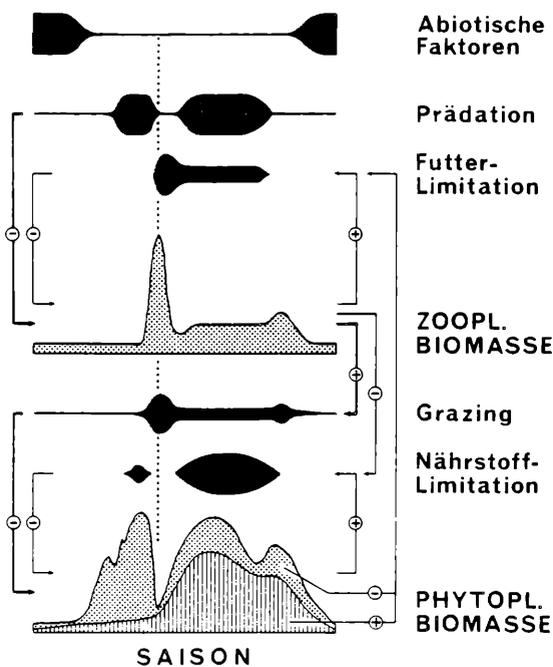


Abbildung 12

Relative Bedeutung verschiedener Mechanismen während der saisonalen Sukzession von Phytoplankton und Zooplankton im PEG-Modellsee (in Anlehnung an SOMMER et al. 1986). Die Dicke der schwarzen Balken gibt die Intensität der Mechanismen an. Phytoplankton-Biomasse geteilt in freißbare (punktiert) und fraßresistente (senkrecht schraffiert) Algen. Die Pfeile bezeichnen Wirkungsbeziehungen.

Auch die Fische werden langfristig durch ihre Ressourcen limitiert. Es ist jedoch unwahrscheinlich, daß eine voraussagbare Struktur in einer Biocoenose entstände, wenn jede Art unabhängig voneinander durch Selbstregulation begrenzt würde. In vernetzten Systemen erreichen die Arten meistens gar nicht ihre theoretische Kapazität. Ressourcen werden knapp, weil sie durch mehrere Arten genutzt werden, die sich dadurch gegenseitig regulieren. Die Struktur entsteht aus den Wechselbeziehungen der Organismen. Coevolution spielt dabei eine wichtige Rolle. Im Pelagial wirken Konkurrenz um Ressourcen und Prädation zusammen. Die Frage, welcher der beiden Mechanismen wichtiger ist, kann deshalb nur von Fall zu Fall entschieden werden.

Seen als relativ geschlossene, gut abgrenzbare Ökosysteme, machen den Eindruck von homeostatischen Systemen. Sie reagieren auf kurzfristige Störungen von außerhalb oft sehr elastisch (LAMPERT 1978). Ob diese Elastizität aber eine Folge der Selbstregulation des ganzen Systems ist, bleibt fraglich. Störungen, die die biotische Struktur betreffen, können nämlich eine völlige Veränderung des Systems bewirken. Die Einwanderung einer einzigen Fischart kann den Charakter eines Sees grundlegend verändern (BROOKS and DODSON 1965). Die Analogie mit einem vernetzten Regelkreis würde eine Regelgröße erfordern. Es dürfte schwierig sein zu definieren, welches die Regelgröße für ein Ökosystem ist (Diversität? Maximale Energieausnutzung?) und wie die Regelgröße eingestellt wird.

Literatur

- BROOKS, J.L. and DODSON, S.I. (1965): Predation, body size, and composition of plankton. — *Science* 150:28-35.
- DeMOTT, W.R. (1986): The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. — *Oecologia* (Berlin), im Druck.
- GILBERT, J.J. (1985): Competition between rotifers and *Daphnia*. — *Ecology* 66:1943-1950.
- GLIWICZ, Z.M. and SIEDLAR, E. (1980): Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia*. — *Arch. Hydrobiol.* 88:155-177.
- HANEY, J.F. (1971): An in situ method for the measurement of zooplankton grazing rates. — *Limnol. Oceanogr.* 11: 970-977.
- JACOBS, J. (1974): Quantitative measurement of food selection. — *Oecologia* (Berlin) 14: 413-417.
- KERFOOT, W.C., DeMOTT, W.R. and DeANGELIS, D.L. (1985): Interactions among cladocerans: food limitation and exploitative competition. — *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 22: 431-451.
- KNISELY, K. and GELLER, W. (1986): Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton. — *Oecologia* (Berlin) 69: 86-94.
- LAMPERT, W. (1978): Stabilität, Elastizität und Regeneration aquatischer Ökosysteme. — *BIUZ* 8: 33-41.
- (1981a): Toxicity of the blue-green *Microcystis aeruginosa*: Effective defence mechanism against grazing pressure by *Daphnia*. — *Verh. Int. Verein. Limnol.* 21: 1436-1440.
- (1981b): Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on *Daphnia*. — *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 66: 285-28.
- (1983): Biomanipulation — eine neue Chance zur Seensanierung? — *BIUZ* 13: 79-86.
- (1986a): Predictability in lake ecosystems; In: Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis; Schulze, E.D. and Zwölfer, H. (Eds.); *Ecological Studies*, Springer, Heidelberg, im Druck.
- (1986b): Vertical migration of freshwater zooplankton: indirect effects of vertebrate predators on algal communities; In: *Predation: Complex Impacts on Aquatic Communities*; Kerfoot, W.C. (Ed.); University Press of New England, Hanover, N.H.
- LAMPERT, W. and Taylor, B.E. (1984): In situ grazing rates and particle selection by zooplankton: Effects of vertical migration. — *Verh. Int. Verein. Limnol.* 22: 943-946.
- and — (1985): Zooplankton grazing in a eutrophic lake: implications of vertical migration. — *Ecology* 66: 68-82.
- LAMPERT, W. FLECKNER W., RAI H. and TAYLOR B.E., (1986): Phytoplankton control by grazing zooplankton; a study on the clear-water phase. — *Limnol. Oceanogr.* 31: 478-490.
- LARSSON, P., ANDERSON, S., BØRSHEIM, Y., JAKOBSEN, P. and JOHNSEN G., (1985): Individual growth of *Daphnia longispina* in the summer decline phase of the population. — *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 341-350.
- OLSEN, Y., JENSEN, A., REINERTSEN, H., BØRSHEIM, K. Y., HELDAL, M. and LANGELAND, A. (1986): Dependence of the rate of release of phosphorus by zooplankton on the C: P ratio in the food supply, as calculated by a recycling model. — *Limnol. Oceanogr.* 31: 34-44.
- PORTER, K.G. (1977): The plant-animal interface in freshwater ecosystems. — *Am. Sci.* 65: 159-170.
- SCHOBER, U. (1980): Kausalanalytische Untersuchungen der Abundanzschwankungen des Crustaceen-Planktons im Bodensee. — *Diss. Universität Freiburg (Brsg.)*.
- SEITZ, A. (1984): Are there allelopathic interactions in zooplankton? Laboratory experiments with *Daphnia*. — *Oecologia* (Berlin) 62: 94-96.
- SHAPIRO, J. and WRIGHT, D.I. (1984): Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. — *Freshwater Biol.* 14: 371-383.
- SOMMER, U., GLIWICZ, Z.M., LAMPERT, W. and DUNCAN, A. (1986): The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. — *Arch. Hydrobiol., im Druck*.
- STERNER, R.W. (1986): Herbivores' direct and indirect effects on algal populations. — *Science* 231: 605-607.
- THRELKELD, S.T. (1985): Resource variation and the initiation of midsummer declines of cladoceran populations. — *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 333-340.
- TILMAN, D. (1982): *Resource Competition and Community Structure*. — Princeton University Press, Princeton, N. J.
- ZARET, T.M. (1980): *Predation and Freshwater Communities*. — Yale University Press, New Haven, Co.

Anschrift des Verfassers:

Privatdozent
Dr. Winfried Lampert
Abteilungsleiter am Max-Planck-Institut
für Limnologie
Abt. Ökophysiologie
Postfach 165
D-2320 Plön

Die diurnale Vertikalwanderung des Zooplanktons im Bodensee und ihre populationsbiologischen Auswirkungen

Walter Geller

Das Crustaceen-Zooplankton des Bodensees besteht im wesentlichen aus vier Cladocerenarten, *Daphnia hyalina*, *D. galeata*, *Eubosmina coregoni*, *Bosmina longirostris*, dem calanoiden Copepoden *Eudiaptomus gracilis* und mehreren Cyclopidenspecies, *Cyclops vicinus*, *C. abyssorum praealpinus* und *Mesocyclops leuckarti* (EINSLE 1983 a, b). Die relativen Abundanzen der Arten und Gruppen im Jahresverlauf sind in der Abbildung 1 dargestellt. Während der kalten Jahreszeit sind die Copepoden am zahlreichsten, zu Beginn der Vegetationsperiode nehmen die Cladoceren zu, und die beiden *Daphnia*-Arten dominieren über die warme Jahreszeit.

Die Populationsbiologie der Zooplankter war der Gegenstand eines mehrjährigen Untersuchungsprojektes von 1980 bis 1984. Dabei wurde die Populationsdichte während der Vegetationsperiode im Wochenabstand, während der kalten Jahreszeit in etwa dreiwöchigen Intervallen erfaßt. Die Populationen wurden in mehrere Größenklassen getrennt, aus der Körpergröße die Individualgewichte und die spezifischen Standing Crop-Biomassen geschätzt. Voraussetzung war die Bestimmung der Relation zwischen Körpergröße und -gewicht und deren jahreszeitlicher Variabilität (GELLER & MÜLLER 1985). Für die Berechnung der Produktion, der Geburten- und Überlebensraten ist die Kenntnis der Embryonalentwicklungsdauer und der Juvenilentwicklungszeit, zusammen die Dauer der Mindestlänge einer Generation, unerlässlich. Sie können nach aus der Literatur bekannten Gleichungen als Funktion der Umgebungstemperatur geschätzt werden (BOTTRELL et al. 1976, GELLER 1985). Dazu war es unerlässlich, sowohl das diurnale Vertikalwanderungsverhalten der Zooplankter zu untersuchen, als auch die Temperatur in der Wassersäule kontinuierlich zu registrieren.

Das Vertikalwanderungsverhalten der Zooplankter wurde monatlich von Mai bis September 1982 in den oberen 50 m der Wassersäule, jeweils über 24-Stunden-Zyklen untersucht. Die Ergebnisse dieser Studie sind bei GELLER (1986) im Detail dargestellt: Im Mai, während des Frühjahrsmaximums der Phytoplanktonentwicklung, halten sich alle Zooplankter bei Tage und bei Nacht in den oberen Metern der Wassersäule auf und zeigen kein Wanderungsverhalten.

In der Zeit zwischen Juni und Oktober entwickeln die Zooplankter ein differenziertes artspezifisches Verhalten. *D. galeata* bleibt ständig im warmen Epilimnion und zeigt als einzige Art keinerlei Vertikalwanderungsverhalten. Beide *Bosminen* (MÜLLER 1985) halten sich ständig im kalten Hypolimnion auf (Abb. 2). *D. hyalina*, *Eudiaptomus gracilis* und die *Cyclopiden* führen eine tagesperiodische Wanderung zwischen oberflächennahen Schichten und größeren Tiefen durch und wechseln zwischen den oberen, warmen Schichten und den kalten Tiefenbereichen hin und her (Abb. 3). Die Wanderungsamplituden sind unterschiedlich. Die Wanderungsstrecke von *D. hyalina* mit zweimal täglich 30 m vertikaler Wanderungsstrecke ist am größten. In der Literatur wird häufig der Predationsdruck durch planktivore Fische und Invertebraten als wahrscheinlichste Ursache für das Vertikalwanderungsverhalten angeführt (ZARET & SUFFERN 1976, STICH & LAMPERT 1981). Für den Bodensee ließen sich keine tragfähigen Hinweise für Predationsdruck als Auslöser finden, die Einschichtungstiefe der Vertikalwanderer bei Tage wird anscheinend nur über die Umgebungstemperatur kontrolliert, daher müssen physiologische Ursachen für das Vertikalwanderungsverhalten in Betracht gezogen werden.

Weitere Hinweise über den Anpassungswert der Vertikalwanderung lassen sich aus der Koizidenz mit variablen populationsbiologischen Kenngrößen ableiten. Die beiden konkurrierenden *Daphnia*-Arten mit ihrem gegensätzlichen Vertikalwanderungsverhalten sind für eine vergleichende Darstellung und Analyse besonders gut geeignet. Bei beiden Arten nimmt im Mai die Populationsdichte exponentiell über drei Zehnerpotenzen zu (Abb. 4). In dieser Phase des optimalen Populationswachstums tritt die Vertikalwanderung bei keiner Art auf. Der Verlauf des Populationswachstums läßt sich mit einer logistischen Wachstumskurve darstellen, da von Juni an mit dem Auftreten des Klarwasserstadiums (GELLER 1980) die Tragfähigkeitsgrenze des Systems durch Futterlimitierung erreicht wird. Von dieser Zeit an, über den Sommer bis zum Herbst, oszilliert die Populationsdichte bei beiden Arten um die Kapazitätsgrenze der Populationsdichte, bei *D. hyalina* um $100 \times 10^3/m^2$. In dieser Zeit der futterlimitierten „Gleichgewichtspo-

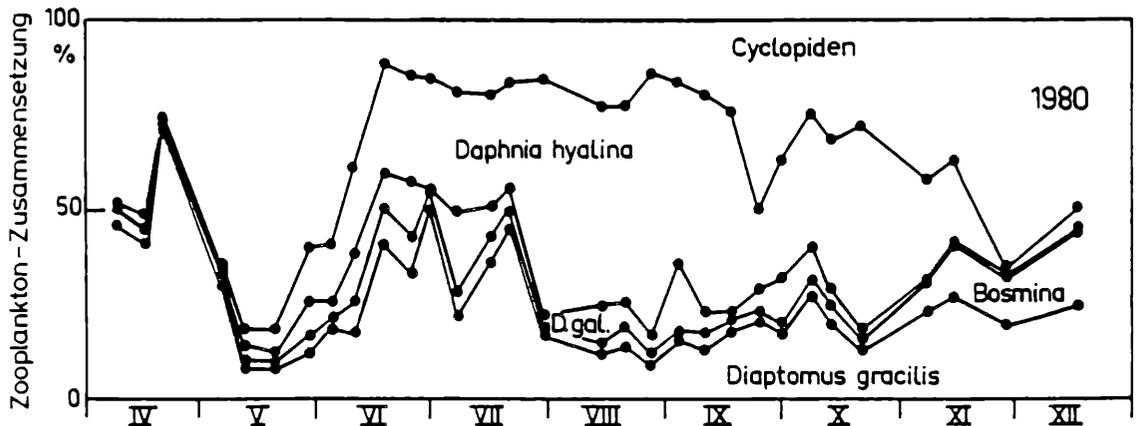


Abbildung 1

Relative Abundanzen der Plankton-Crustaceen im Jahr 1980.

Die Flächen entsprechen den prozentualen Anteilen der Arten an der Gesamtzahl der Individuen unter $1\ m^2$ Seeoberfläche.

20. July 1982

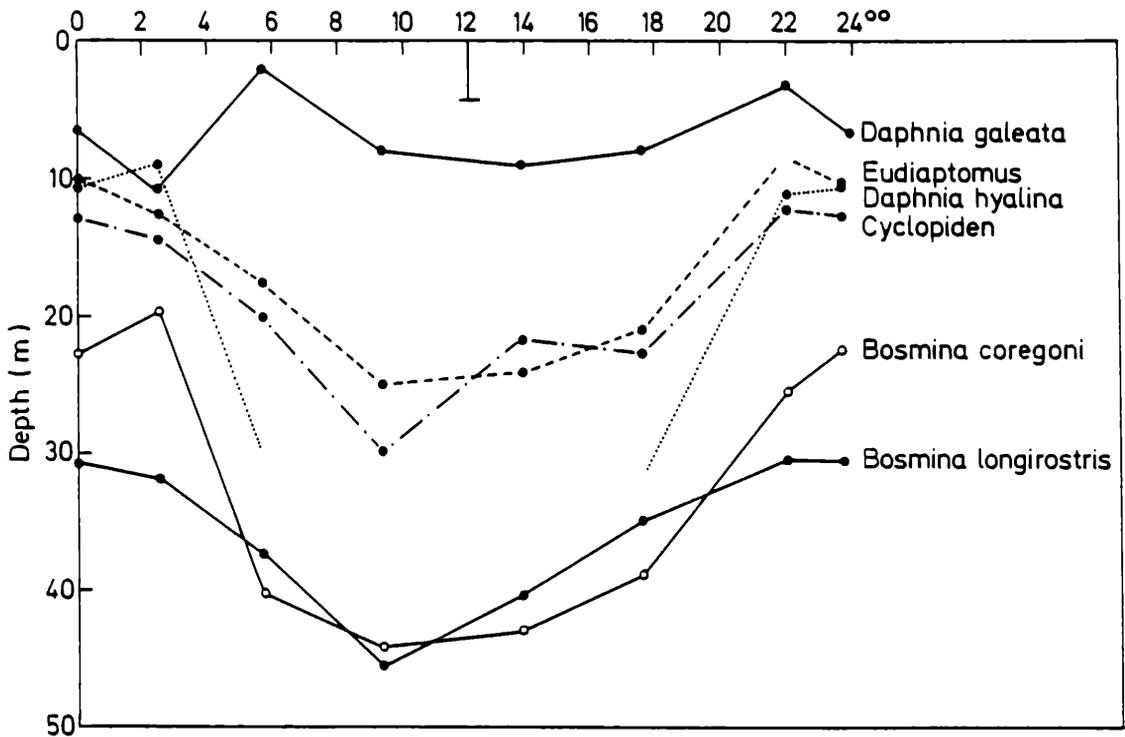


Abbildung 2

Schwerpunktstiefen der Zooplankter-Populationen des Bodensees im Verlauf von 24 Stunden im Sommer:

Bei den vertikalwandernden Arten halten sich die Tiere bei Tag in größerer, bei Nacht in geringerer Tiefe auf. Auslöser für die Wanderungsbewegung sind Sonnenaufgang und -untergang (RINGELBERG 1964).

pulation“ führt *D. hyalina* ihre artcharakteristische Vertikalwanderung durch. Auch die Populationsdichte der nichtwandernden *D. galeata* folgt einer logistischen Wachstumskurve. Stärker als bei *D. hyalina* sinkt bei dieser Art jedoch die Individuendichte nach dem im Juni erreichten Maximalwert wieder ab, bevor sich das „Sommergeleichgewicht“ auf niedrigerem Niveau einstellt (ca. $60 \times 10^3/m^2$). Die Rolle der Futterlimitierung zu den verschiedenen Jahreszeiten zeigt sich auch daran, daß die Konzentration der im See vorhandenen Algen über den Sommer nur im Bereich des Grenzwertes liegt, bei dem im Experiment Futterlimitierung nachgewiesen wurde (GELLER 1975, LAMPERT 1977). Im Mai hingegen sind die Konzentrationen der als Futter verwertbaren Phytoplanktonfraktion um ein Mehrfaches höher.

Die Nettowachstumsrate einer Population ist definiert durch die Zahl der überlebenden Nachkommen eines Weibchens während ihrer mittleren Lebenszeit, bzw. der Generationslänge der Art:

$$r = \ln(R_0) / Dg.$$

Ist die Mortalität durch Predation vernachlässigbar, so wird diese Nettowachstumsrate bei Daphnienpopulationen bestimmt durch die Zahl der Eier, die die Zahl der Geburten begrenzt, die Größe der Eier, die die Überlebenschancen der Neonaten beeinflusst, die Größe der primiparen Weibchen, die nach längerer oder nach kürzerer Juvenilentwicklung geschlechtsreif werden, und die Temperatur, die die Geschwindigkeit der Embryonal- und Juvenilentwicklung entscheidend steuert. Mit der Massenentwicklung des Phytoplanktons im Mai steigen die Gelegenheiten bei beiden Daphniaarten sprunghaft an (Abb. 5, links) und ermöglichen die Phase des exponentiellen Wachstums der Populationen, die in der Abbildung besonders herausgehoben ist. *D. hyalina* erreicht eine mittlere Eizahl pro adultem Weibchen von acht, *D. galeata* von 13 Eiern. In dieser Phase sind die Eier jedoch klein und haben im gesamten Jahres-

verlauf das geringste Gewicht. Gleichzeitig erreichen die Weibchen während dieser Phase die Geschlechtsreife schon mit geringer Körpergröße (Abb. 5), die Juvenilentwicklungsdauer ist daher verkürzt. Mit dem Einsetzen der Futterlimitierung im Juni nehmen die Gelegenheiten ab, während das Gewicht des einzelnen Eies etwa auf das Doppelte steigt und die Primiparae bei verlängerter Juvenilentwicklung an Größe zunehmen. In der Phase des hohen, unlimitierten Futterangebotes wird also aus der gleichen Menge an reproduktivem Material eine höhere Anzahl von Eiern gebildet, während in der Phase der Futterlimitierung zwar weniger Eier produziert, die Überlebenschancen der aus diesen dotterreicheren Eiern entstehenden Neonaten jedoch erhöht werden. Beim Vergleich der beiden Arten zeigt sich, daß *D. hyalina* während des gesamten Jahres etwa doppelt so schwere Eier hat wie die Konkurrenzart *D. galeata*.

Die Entwicklungsgeschwindigkeit und damit die Generationslänge der Zooplankter ist temperaturabhängig. Mit dem Einsetzen der Vertikalwanderung im Juni sind die betreffenden Arten damit niedrigeren Temperaturen ausgesetzt als die nicht-wandernde Art *D. galeata* (Abb. 6, oben). Damit ist die Generationsfolge bei den vertikalwandernden Arten durch die temperaturbedingt verlängerte Embryonal- und Juvenilentwicklung verlangsamt. Die Generationszeit von *D. hyalina*, die im Mai etwa 20 Tage beträgt, steigt auf mehr als 40 Tage im Sommer, während sie bei *D. galeata* auf weniger als 20 Tage sinkt (Abb. 6, unten).

Unterschiedliche Generationslängen von wandernden und nicht-wandernden Arten schlagen sich nieder in den Geschwindigkeiten des Biomasse-Umsatzes der Populationen. Für die Periode von 1979-1982 wurden während der 200-tägigen Vegetationsperiode von Mai bis November mittlere Standing-Crop-Biomassen angetroffen von 0,9 g Trockengewicht/m² bei *D. galeata* und von 1,6 g TG/m² bei *D. hyalina*. Die Schätzung der kumulati-

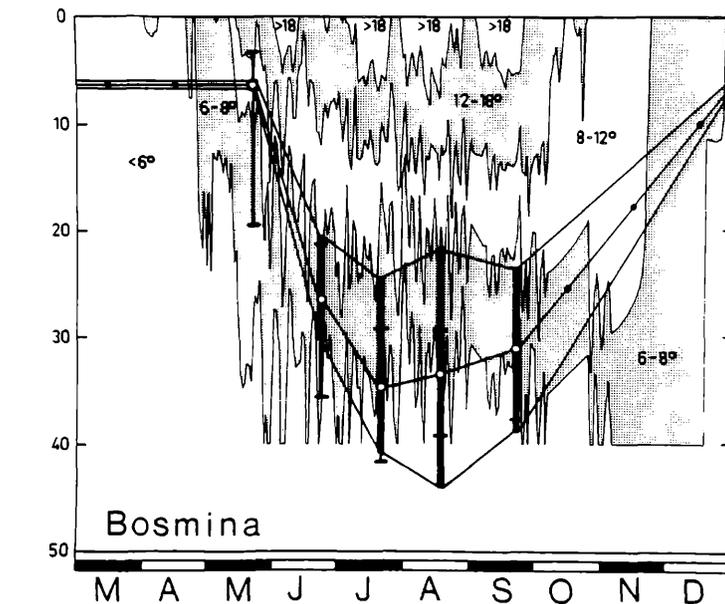
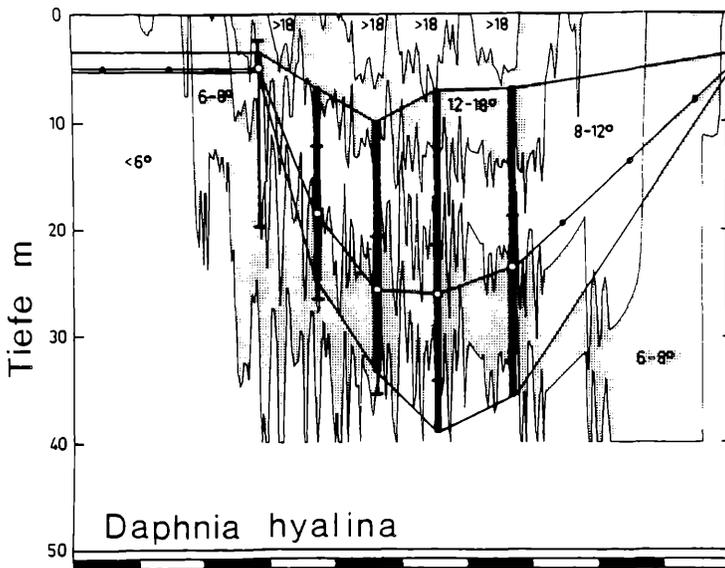
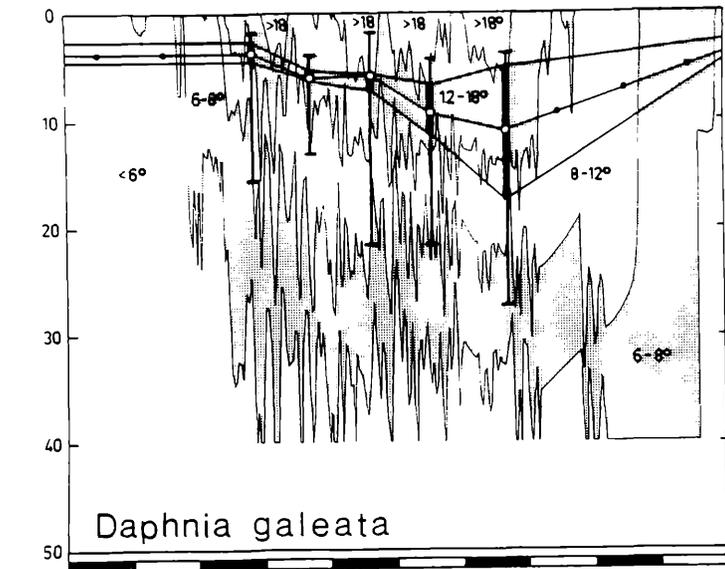


Abbildung 3

Vertikalwanderungsamplituden der Plankton-Cladoceren im Jahreslauf:

Oberes und unteres Ende der breiten, vertikalen Säulen entsprechen den Aufenthaltstiefen der Populationen bei Nacht und bei Tag, die Kreise bezeichnen die mittlere Tiefe über 24 Stunden. Die Werte von Mai-September wurden gemessen, die übrigen geschätzt. Die Einschichtungstiefen der Zooplankter folgen artspezifisch verschiedenen Temperatur-Isoplethen, die anhand der Tagesmittelwerte aus kontinuierlichen Messungen dargestellt sind; erfaßt wurden die Temperaturen in den oberen 40 m der Wassersäule in 22 Tiefen im 5-min.-Meßzyklus.

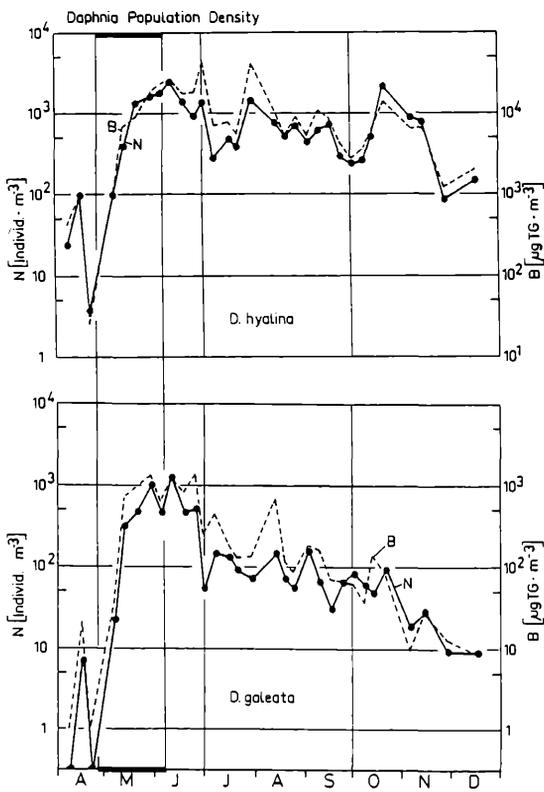


Abbildung 4

Jahreszeitliche Entwicklung der Populationen von *D. hyalina* und *D. galeata* 1980 im Bodensee.

Angegeben sind die Mittelwerte/ m^3 der am Entnahmepunkt 140 m tiefen Wassersäule. Durchgezogene Linien: Individuenzahl; gestrichelte Linien: Biomassen. Die Phase des exponentiellen Populationswachstums (Mai) ist herausgehoben, ebenso wie in Abb. 5 und 6.

ven Jahresproduktion nach der „Gewichts-Inkrement-Methode“ ergab 24 g TG/ m^2 für *D. galeata* und 18 g TG/ m^2 für *D. hyalina*. Somit ergeben sich Turnoverraten von $P/B = 27$ für *D. galeata* in 200 Tagen und von $P/B = 11$ für *D. hyalina* und die entsprechenden Turnoverzeiten der Populationsbiomassen von 7,5 Tagen für *D. galeata* und von 18 Tagen für *D. hyalina*. Vereinfacht gesagt bedeutet dies, daß *D. hyalina* bei einer um 25% geringeren Produktionsrate eine doppelt so große Population aufrechterhält und daß die „Betriebskosten“ für eine Biomassen-Einheit von *D. galeata* etwa 2,5-fach so groß sind wie bei der vertikalwandernden *D. hyalina*. Die sparsamere Lebensweise ist naturgemäß in Situationen der Futterlimitierung die erfolgreichere (Über-)Lebensstrategie, wenn man als „Erfolg“ nicht die Realisierung einer möglichst großen Wachstumsrate, sondern das einfache Vorhandensein und -bleiben versteht.

Der zweiphasige Verlauf der saisonalen Entwicklung läßt sich durch einen Wechsel der Lebensstrategie beim Übergang von der exponentiell wachsenden zur futterlimitierten Gleichgewichtspopulation deuten und anhand der populationsbiologischen Kenngrößen und des Vertikalwanderungsverhaltens beschreiben:

Phase 1: Während der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons verhalten sich beide Arten in der Wachstumsphase als „Ausbeuter“; die Energiekosten sind gering, das Risiko für die Neugeborenen zu verhungern ist klein, also produzieren beide Arten in dieser Zeit eine große Anzahl von kleinen Eiern und verkürzen die Entwicklungszeit durch ständigen Aufenthalt in warmer Umgebung. Alle genannten Parameter sind in dieser Phase auf möglichst hohe Wachstumsrate eingestellt.

Phase 2: In der Gleichgewichtsphase jedoch, bei unsi-

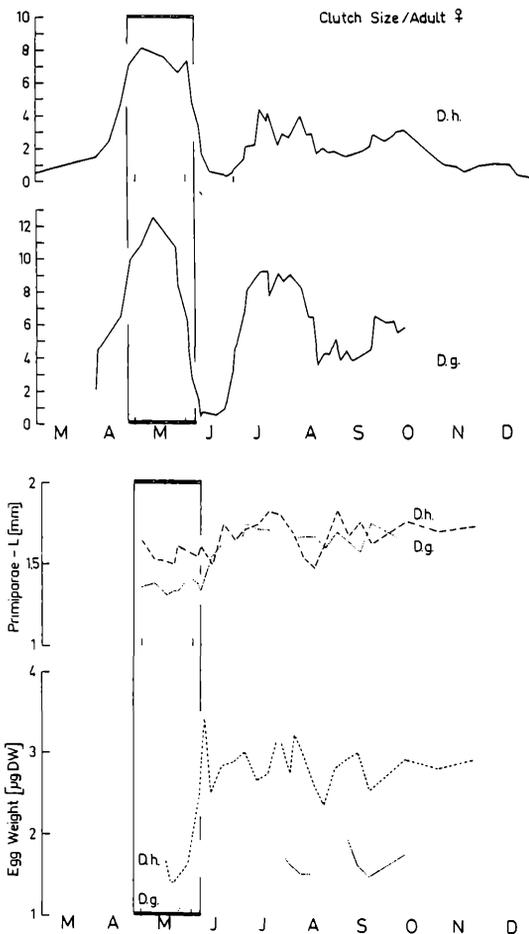


Abbildung 5

Mittlere Gelegegrößen der adulten Weibchen von *D. hyalina* (D. h.) und *D. galeata* (D. g.) sowie die Größe der Primitivparae und das Gewicht der einzelnen Eier im Jahresverlauf 1985 im Bodensee (nach BIKAR 1986).

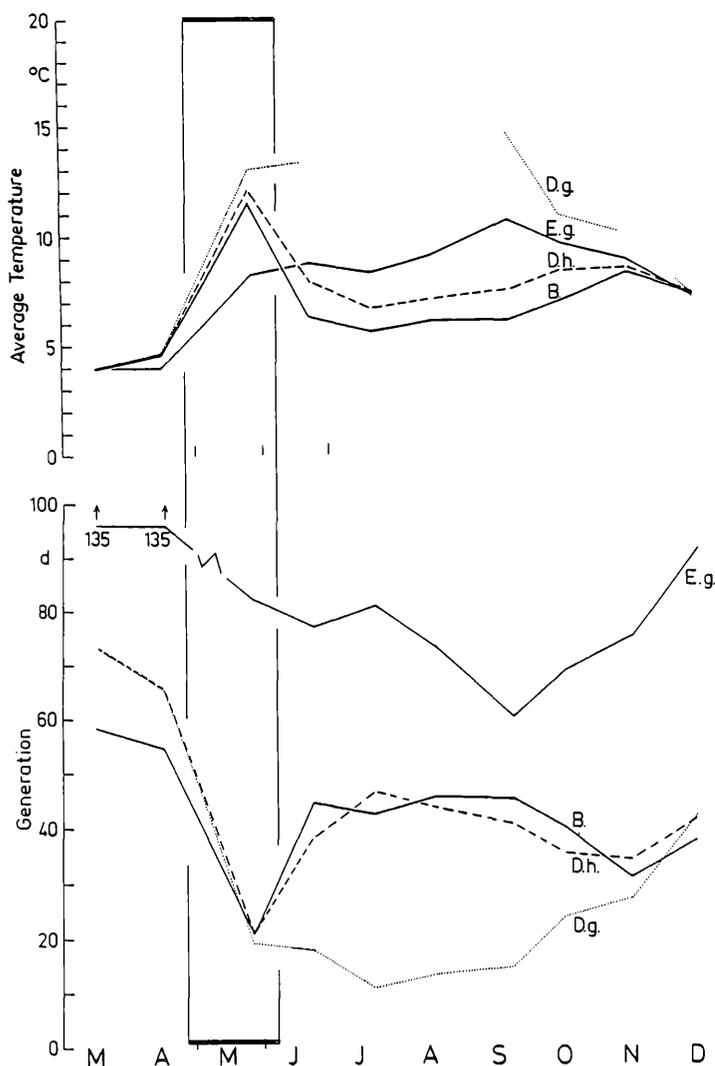


Abbildung 6

24-Stunden-Mitteltemperatur der Umgebung der Planktoncrustaceen *D. galeata* (*D. g.*), *D. hyalina* (*D. h.*), *Eudiaptomus gracilis* (*E. g.*) und *Bosmina* (*B.*) sowie die Generationslängen, die als Funktion der Umgebungstemperatur berechnet wurden (Generation = Embryonal- plus Juvenilentwicklungszeit).

cherer und limitierter Futterversorgung, reagieren die Zooplankter, soweit es ihnen möglich ist, mit Veränderungen ihrer Lebensstrategie; die Zahl der Eier wird herabgesetzt, ihr Gewicht jedoch vergrößert, die Überlebenschancen der Neonaten damit verbessert. Das Alter bei Eintreten der Geschlechtsreife wird heraufgesetzt, der Lebenszyklus damit verlängert. Diejenigen Arten, die zum Verhalten der tagesperiodischen Vertikalwanderung befähigt sind, kontrollieren darüberhinausgehend einen weiteren, populationsbiologisch sehr wirksamen Faktor, indem sie durch Aufsuchen einer Umgebung mit niedrigerer Temperatur ihre Generationszeit (bei *D. hyalina* auf das Doppelte) verlängern, die täglichen Kosten zur Aufrechterhaltung der Population entsprechend vermindern. Die Methode des Energiesparens durch die Vertikalwanderung ist also eine besonders wirksame

Anpassung von futterlimitierten Gleichgewichtspopulationen. Es gibt einige Anzeichen dafür, daß die Fähigkeit zur tagesperiodischen Vertikalwanderung den Besitz von mindestens zwei Präadaptationen voraussetzt: 1.) einen grobmaschigen Filterapparat (*D. hyalina*, siehe GELLER & MÜLLER 1981, BRENDDELBERGER & GELLER 1985), der sich mit geringeren hydromechanischen Kosten betreiben läßt (GELLER & KNISELY, in prep.) als ein sehr feines Filter (*D. galeata*), und 2.) die Fähigkeit zur physiologischen Anpassung an ein Regime von tagesperiodischem Wechsel zwischen hoher und niedriger Futterdichte und Temperatur, — eine Anpassung, die an marinen ectothermen Organismen aus der Gezeitenzone nachgewiesen (NEWELL & BRANCH 1980), an Zooplanktern jedoch noch nicht untersucht wurde.

Literatur

- BIKAR, K. (1986): Dauer der Eientwicklung von Planktoncrustaceen des Überlinger Sees (Bodensee) in Abhängigkeit von der saisonalen Variation der Umgebungstemperatur, der Adultgröße und des Eigewichts. — Dipl.-Arbeit Freiburg, 119 p.
 BOTTRELL, H.H.; DUNCAN, A.; GLIWICZ, Z.M.; GRYGIEREK, E.; HERZIG, A.; HILLBRICHT-ILKOWSKA, A.; KURASAWA, H.; LARSSON, P. & WEGLENSKA, T. (1976): A review of some problems in zooplankton production studies. — *Norw. J. Zool.* 24: 419-456.
 BRENDDELBERGER, H. & GELLER, W. (1985): Variability of filter structures in eight *Daphnia* species: mesh sizes and filtering areas. — *J. Plankt. Res.* 7: 473-486.

- EINSLE, U. (1983a): Long-term changes in planktonic associations of crustaceans in Lake Constance and adjacent waters and their effect on competitive situations. — *Hydrobiologia* 106:127-134.
 — (1983b): Die Entwicklung und Männchenbildung der *Daphnia*-Population im Bodensee — Obersee 1956-1980. — *Schweiz. Z. Hydrol.* 45: 321-332.
 GELLER, W. (1975): Die Nahrungsaufnahme von *Daphnia pulex* in Abhängigkeit von der Futterkonzentration, der Temperatur, der Körpergröße und dem Hungerzustand der Tiere. — *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 48: 47-107
 — (1980): Stabile Zeitmuster in der Planktonsukzession des Boden-

see-Überlinger Sees. — Verh. Ges. Ökol. 8: 373-382.

— (1985):

Production, food utilization and losses of two coexisting, ecologically different *Daphnia* species. — Arch. Hydrobiol./Suppl. 21: 67-79.

— (1986):

Diurnal vertical migration of zooplankton in a temperate great lake (L. Constance): A starvation avoidance mechanism? — Arch. Hydrobiol./Suppl. 74: 1-60.

GELLER, W. & MÜLLER, H. (1981):

The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. — Oecologia (Berl.) 49: 316-321.

— (1985):

Seasonal variability in the relationship between body length and individual dry weight as related to food abundance and clutch size in two coexisting *Daphnia* species. — J. Plankt. Res. 7: 1-18.

LAMPERT, W. (1977):

Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* as related to environmental conditions. — Arch. Hydrobiol. Suppl. 48: 287-368.

MÜLLER, H. (1985):

The niches of *Bosmina coregoni* and *Bosmina longirostris* in

the ecosystem of Lake Constance. — Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 3137-3143.

NEWELL, R.C. & BRANCH, G.M. (1980):

The influence of temperature on the maintenance of metabolic energy balance in marine invertebrates. — Adv. Mar. Biol. 17: 329-396.

RINGELBERG, J. (1964):

The positively phototactic reaction of *Daphnia magna* STRAUS: a contribution to the understanding of diurnal migration. — Netherl. J. Sea Res. 2: 319-406.

STICH, H.B. & LAPERT, W. (1981):

Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. — Nature 243: 396-398.

ZARET, T.M. & SUFFERN, J.S. (1976):

Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. — Limnol. Oceanogr. 21: 804-813.

Anschrift des Verfassers:

Privatdozent
Dr. Walter Geller
Limnologisches Institut der
Universität Konstanz
Postfach 5560
D-7750 Konstanz

Wie werden Rotatorienpopulationen reguliert?

Beziehungen zwischen Rotatorien, Crustaceen und Phytoplankton.

Norbert Walz

Alle Organismen des Pelagials stehen miteinander in einer mehr oder weniger engen Wechselwirkung. Diese Interaktionen können fördernd wirken wie der Einfluß des Phytoplanktons auf seine Konsumenten, sie können aber auch eine Hemmung oder sogar einen zeitweiligen völligen Ausschluß zur Folge haben. Dies resultiert häufig in einer zeitlichen Gegenläufigkeit von Populationen, die sich zueinander in Konkurrenz oder in Räuber-Beute-Beziehungen befinden.

Ein schneller Wechsel und eine ausgeprägte Sukzession fällt besonders bei den Rotatorien auf, deren Ansprüche an die Nahrung bisher nur aus einigen Labor-kulturen und aus Freilandkorrelationen bekannt sind. Auch die Kenntnis von Räuber-Beute-Beziehungen beschränkt sich auf wenige modellhafte Beispiele.

Wichtig wäre die Kenntnis, wie solche Prozesse im Freiland miteinander gekoppelt sind. Dazu sollen am Beispiel des Bodensees einige Erkenntnisse zu Räuber-Beute-Beziehungen vor allem zwischen Crustaceen- und Rotatorienplankton dargestellt werden. Die Stärke dieser, möglicherweise auch indirekt bedingter Wechselwirkungen soll durch statistische Korrelationen überprüft werden. Der Einfluß des Phytoplanktons wird an Experimentalergebnissen demonstriert, bei denen der Stoffhaushalt der Rotatorien in Abhängigkeit von der Futterkonzentration untersucht wurde. Im Vergleich dazu soll geprüft werden, ob sich im Freiland ähnliche Stoffwechselreaktionen in möglicher Adaptation zur Futterkonzentration finden lassen. Zum Schluß soll versucht werden, die Ergebnisse in einen Gesamtzusammenhang einzuordnen.

1. Untersuchungsmethoden

Die Freilanduntersuchungen erfolgten im Bodensee (1977/78) an drei Stationen des Bodensees (Obersee: Tiefe 252 m, Überlinger See: Tiefe 147 m, Brengener Bucht: 60 m). In meist wöchentlichen Abständen wurden Rotatorienproben (WALZ, 1986 a) und Crustaceenproben (SCHÖBER 1980) aus bis zu 50 m Tiefe entnommen. Individualkulturen von *Brachionus angularis* (WALZ 1986b) und *Keratella cochlearis* (WALZ 1983a) wurden über mehrere Generationen hinweg je nach Temperatur im 4 h, 12 h oder 24 h-Turnus in neue Algensuspension umgesetzt und die Jungen jeweils entfernt. Die Futterkonzentration von *Stichococcus bacillaris* betrug 5 µg C/ml. In zweistufigen Chemostatsystemen, modifiziert nach WALZ (1983b), wurden in der ersten Stufe *Stichococcus* als Futteralge produziert, die kontinuierlich in die zweite Stufe, einer Durchflußkultur von *K. cochlearis* oder von *B. angularis*, zugepumpt wurde. Im Überlauf wurden nicht verbrauchte Algen und produzierte Rädertiere entfernt. Die Temperatur betrug 20°C.

2. Darstellung der Abundanzdynamik des Zooplanktons im Bodensee

Die Rotatorienzählungen konnten mit parallel erfolgten Zählungen des Crustaceenplanktons und Messungen des Algenkohlenstoffs (POC) direkt verglichen werden (SCHÖBER 1980). Die Algenkonzentration der Fraktion 0-30 µm (Zelldurchmesser) zeigt im Jahresverlauf 5 charakteristische Maxima, von denen das Maximum im Mai das markanteste darstellt. Davor ist ein Maximum Ende März mehr oder weniger ausgeprägt. Nach dem Mai-Maximum folgt jedes Jahr Anfang Juni das Klarwasserstadium (LAM-

PERT & SCHÖBER 1978) und darauf ein weiteres Maximum. Die Maxima 4 und 5 im August und Oktober sind weniger regelmäßig.

Als Schlüsselfaktor für die Sukzession des Zooplanktons erscheint der Copepod *Cyclops vicinus*, der im Bodensee nach einem eingipfligen Auftreten Ende Mai/Anfang Juni (Abb. 1) in tagesperiodisch gesteuerte Diapause geht (EINSLE 1967, SPINDLER 1971). Bis dahin hindert er *Daphnia* in ihrer Populationsentwicklung (SCHÖBER 1980) und beeinflusst viele Rotatorienpopulationen mehr oder weniger stark.

Polyarthra vulgaris/dolichoptera wurde nicht getrennt gezählt. Bei Einzeluntersuchungen waren aber beide Arten nachzuweisen. *P. dolichoptera* ist kaltstenotherm und kommt im Frühjahr bis etwa 12,5°C vor, *P. vulgaris* ist eurytherm und folgt im Sommer. *Polyarthra* wird im Mai anscheinend von *Cyclops* dezimiert. *Cyclops* selektiert *Polyarthra* aus seinem Beutelspektrum (BRANDL & FERNANDO 1978). Die Geburtenrate von *Polyarthra* ist zu diesem Zeitpunkt sehr hoch. Nach Aufhören des *Cyclops*-Drucks erreicht die Population einen schnelleren Anstieg als *Daphnia*, mit dem POC-Rückgang im Klarwasserstadium aber auch einen steileren Rückgang. Im Juni/Juli kommt dann *P. vulgaris* mit dem erneuten Anstieg des POC.

Asplanchna priodonta: Das 1. Maximum entwickelt sich genau zeitgleich mit dem 1. *Polyarthra*-Maximum. Ein Vergleich der Bestandskurven legt nahe, daß die Population wie *Polyarthra* auch von *Cyclops* beeinflusst wird. In der Literatur wird beschrieben, daß *Cyclops edax* wirkungsvoll *A. girodi* kontrolliert (GILBERT & WILLIAMSON 1978). *Asplanchna* ihrerseits frißt *Keratella cochlearis* und *K. quadrata* (EJSMONT-KARABIN 1974). Das August-/September-Maximum ist im Obersee schwach, im Überlinger See stärker. Dort ist zu diesem Zeitpunkt ein *K. cochlearis*-Beute-Maximum, weil *Daphnia* schwächer vertreten ist.

Die *Keratella-cochlearis*-Population steigt anscheinend nicht an, bevor nicht *Cyclops* und *Asplanchna* aus dem Plankton verschwunden sind. Die Geburtenrate ist dagegen schon im Mai sehr hoch. Die Population geht im August/September im Obersee zurück, während *Daphnia* sich nochmals stärker entwickelt. Eine Konkurrenz zwischen *Daphnia* und *Keratella* wurde schon von (DIEFENBACH & SACHSE 1911) beschrieben. Sie wurde von GILBERT & STEMBERGER (1985) als Einfluß einer mechanischen Schädigung beim Einsaugen von *Keratella* in den Filterapparat interpretiert.

Keratella quadrata erscheint erst nach Verschwinden von *Cyclops* (s. a. BRANDL & FERNANDO 1978), aber noch in Anwesenheit von *Asplanchna*, obwohl auch zwischen *Asplanchna* und *K. quadrata* eine Räuber-Beute-Beziehung besteht (EJSMONT-KARABIN 1974). Aus dem Vergleich der Planktonkurven könnte man aber auch auf eine Konkurrenzbeziehung zu *Daphnia* schließen.

Kellicottia longispina läuft den Abundanzkurven von *Daphnia* und *Polyarthra* entgegen. Sie „reagiert“ langsam auf Anstiege des POC mit Zeitverzögerung und erscheint nur, wenn die Konkurrenz durch andere Arten gering ist.

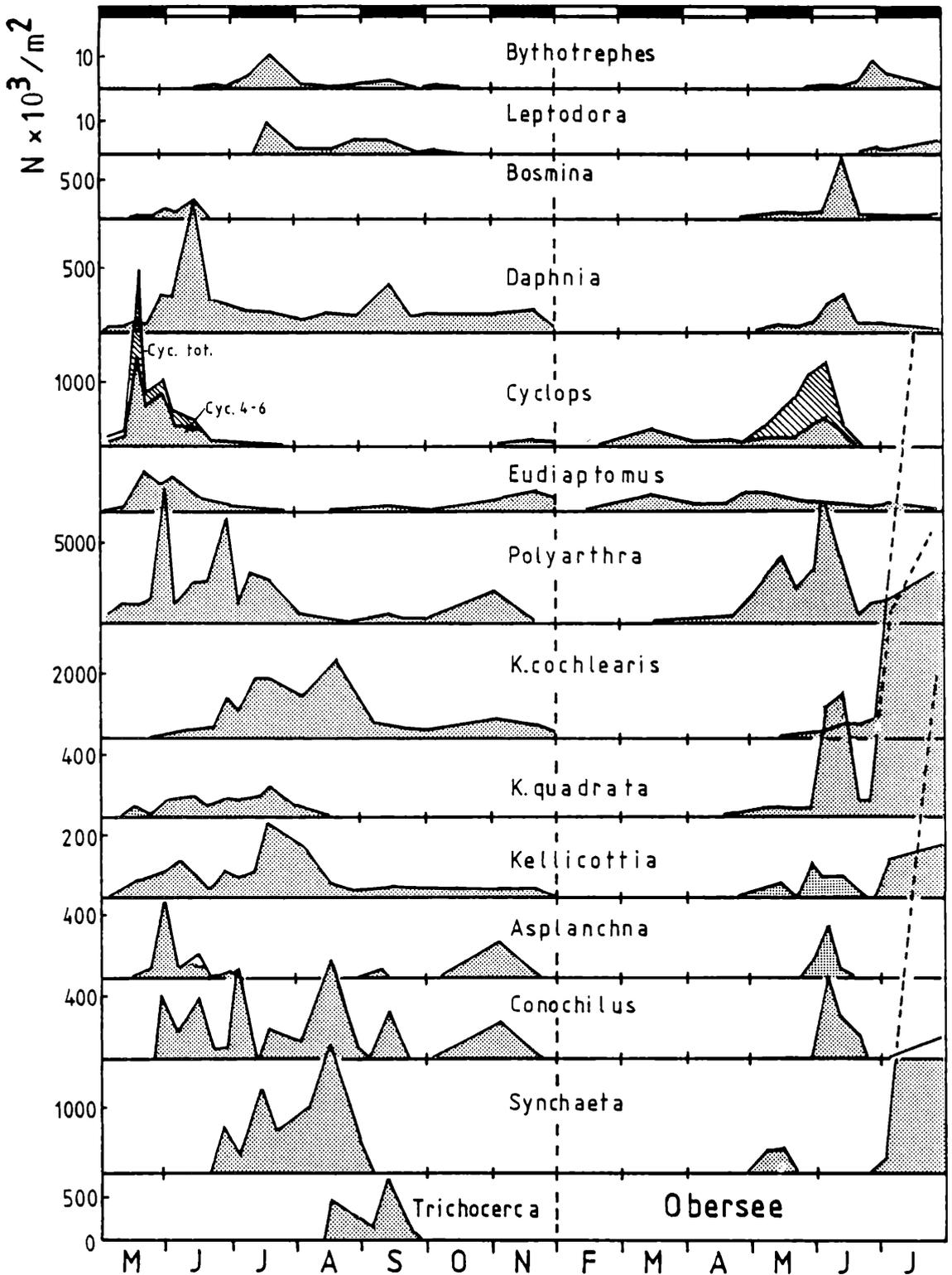


Abbildung 1

Abundanzdynamik der Crustaceen und Rotatorien im Bodensee 1977/78.

Ein anderes Verhalten als für *K. cochlearis* zeigt *Conochilus unicornis*. Er „reagiert“ sehr schnell auf POC-Anstiege. Wenn die Futterkonzentration abnimmt, verschwindet diese Art schnell wieder.

Synchaeta spp. werden, aus dem Bestandsverlauf zu schließen, ebenfalls von *Cyclops* ausgelöscht. Sie ähneln in ihrer Abundanzdynamik *Keratella cochlearis*, doch erfolgen die Populationsanstiege steiler. Zusätzlich kann noch eine Frühjahrspopulation im April/Mai auftreten.

3. Korrelationsanalyse der Abundanzdynamik

Kann man die Intensität von Räuber-Beute- oder Konkurrenz-Beziehungen im Plankton über die Schwelle des „statistischen Rauschens“ hinaus durch Korrelationsanalysen feststellen? Dazu sollte man folgende Bemerkungen vorausschicken:

1. Das Ergebnis solcher Berechnungen hängt auch vom zeitlichen Abstand ab, in dem die Proben entnommen wurden (HILLBRICHT-ILKOWSKA 1965). Die Proben wurden wöchentlich eingeholt. Das grenzt auch bei Rotatorien noch knapp an die Ge-

nerationszeit (GALKOVSKAYA, 1971), von der das Ergebnis solcher Zeitanalysen entscheidend beeinflusst wird

2. Die Korrelationsanalyse vermag keine Aussagen über das Vorzeichen einer Beziehung zu machen. Wenn z. B. die Räuber-Population in zeitlich kurzem Abstand auf die Beute-Population folgt, überlappen sich beide Populationen und der Korrelationskoeffizient ist positiv. Ist der Abstand so groß, daß keine Überlappung stattfindet, wird der Korrelationskoeffizient Null. Daher wurde kaum eine signifikante negative Beziehung gefunden.

Es wurde die Pearson-Korrelation zwischen allen Individuendichten (N-N-Matrix) und allen Wachstumsraten (r-r-Matrix) berechnet. Die N-N-Matrix stellt mehr eine zeitliche Integration dar und betont die Planktonstruktur (LEWIS 1979). Die r-r-Matrix vergleicht nur streng zeitgleiche Ereignisse. Daher zeigt diese Korrelation zeitgleiche Anstiegs- und Sterbephasen. Sie reagiert auf Räuber- und Futterbedingungen. Folgende Beziehungen waren auf dem $P < 0.001$ oder < 0.01 Niveau signifikant von Null verschieden (1: N-N-Matrix, 2: r-r-Matrix):

Polyarthra spp.: zu *Cyclops* (1,2), *Asplanchna* (1,2), *Daphnia* (2)

K. cochlearis: zu *Cyclops* (1)

Asplanchna: zu *Cyclops* (1,2), die Beziehung zwischen *Asplanchna* zu den Beuteorganismen *K. cochlearis*, *K. quadrata* (2) und *Synchaeta* spp. (2) war durch einen weitgehenden zeitlichen Ausschluß gekennzeichnet. Die zeitliche Parallelität zu *Polyarthra* kam durch eine starke Beziehung in der N-N- und r-r-Matrix zum Ausdruck.

K. quadrata: zu *Cyclops* (2), *Polyarthra* (2), *Daphnia* (1), *Kellicottia* (2), *Bosmina* (2)

Synchaeta spp.: zu *K. cochlearis* (1)

Kellicottia longispina: zu *K. quadrata* (1,2)

Insgesamt haben sich bei der Korrelationsanalyse die meisten der Beziehungen bestätigt, die sich schon bei der Analyse der Abundanzkurven zeigten. Ein Kausalzusammenhang ist damit nicht nachgewiesen. Erst die aus der Literatur bekannten und meist experimentell nachgewiesenen Räuber-Beute-Beziehungen können die Richtung des Zusammenhangs aufzeigen.

4. Einfluß des Phytoplanktons auf die Dynamik des Zooplanktons

Neben der Einwirkung durch Räuber haben wir selbstverständlich auch einen Einfluß des Nahrungsangebots auf die Konsumenten zu berücksichtigen. Dabei ist grundsätzlich anzunehmen, daß die einzelnen Zooplanktonarten auf Veränderungen des Nahrungsangebots und des Nahrungsspektrums verschieden reagieren. Dazu wurden einige experimentelle Arbeiten in Durchflußkulturen nach dem Chemostaten- oder batch-Kulturen-Prinzip durchgeführt (WALZ, in Vorb.). Die beiden bearbeiteten Rädertierarten waren der nur in eutrophen Gewässern vorkommende *Brachionus angularis* und die auch oligotrophe Seen besiedelnde, weit verbreitete *Keratella cochlearis*. Beide Arten gehören, wie ich darlegen werde, zwei verschiedenen Stoffwechselltypen an.

Es wurde die Reaktion auf sich verändernde Futterkonzentration an folgenden Parametern der Stoffbilanz gezeigt: Ingestionsrate, Produktionsrate, Wachstumsrate, Mortalitätsrate und Effektivität des Wachstums. Hier werden nur die spezifische Produktionsraten (entspricht bei Rotatorien der Geburtenrate)

und die spezifischen Wachstumsraten miteinander verglichen.

Die Produktions- und Wachstumsrate von *Brachionus angularis* (Abb. 2) steigen mit zunehmender Futterkonzentration nach dem Enzym-Kinetik Modell von Michaelis-Menten (MONOD 1950) nach Art einer Sättigungskurve, wenn man steady-state und batch-Kultur-Ergebnisse miteinander verbindet. Die Produktionsrate hat einen niedrigeren K_s -Wert als die Wachstumsrate, d. h. die Kurve steigt im unteren Konzentrationsbereich steiler an, die Maximalwerte von b und r liegen im Bereich von 0.55 bzw. 0.58 pro Tag. Bei *Keratella cochlearis* waren nur batch-Kulturen (aber im Durchflußsystem) erfolgreich. Die Schwankungen, der sich im Reaktor einstellenden Futterkonzentration und der Populationsdichte waren daher größer. Wenn man die Wachstumsrate (Abb. 3) allerdings gegen die Futterzufuhr in den Reaktor pro Tag und Tier aufträgt, erhält man auch bei *Keratella cochlearis* wieder eine Sättigungskurve. Es wird somit auch hier ein „incipient limiting level“ erreicht. Die Geburten- und Wachstumsraten waren mit Werten von 0.37 und 0.35 pro Tag wesentlich niedriger als bei *Brachionus*. Höhere Futterdosen haben keinen höheren Effekt. Daher muß es auch für die Futterkonzentration einen solchen „limiting level“ geben. Wenn man die Plateauwerte und die Anstiegswerte gesondert aufträgt, kann man aus dieser Tatsache schließen, daß die Kurve auch gegen die Futterkonzentration wieder einer Sättigungsfunktion folgen muß. Der Verlauf der Kurve muß daher dem in Abb. 4 entsprechen. Der danach für *Keratella* bestimmte K_s -Wert von etwa 0,5 lag sowohl für die Geburtenrate als auch für die Wachstumsrate niedriger als bei *Brachionus*.

Wir finden demnach mit *Brachionus* einen schnellwachsenden Typ, dessen Affinität zum Futter aber gering ist. *Keratella* ist im Vergleich dazu langsamwachsend, kann aber im unteren Futterkonzentrationsbereich die Nahrung besser ausnutzen. Man kann beide Typen den dichotom sich gegenüberstehenden Stoffwechselkomplexen zuordnen, die sich in der bekannten r- und K-Strategie äußern (WALZ 1983b). Auf eine entsprechende differenzierte Zuordnung kann man, wie ich im folgenden zeigen will, auch aus Freilanddaten schließen.

Die Geburtenraten wichtiger eitragerer Rädertiere zeigen auch im Bodensee wieder eine Sättigungsfunktion (Abb. 5) zur Phytoplanktonkonzentration (POC). Leider sind die eitrageren Rotatorien des Bodensees, und nur für sie lassen sich nach der egg ratio die Geburtenraten berechnen (PALOHEIMO 1974), alle mehr oder weniger K-Strategen (im Vergleich der Rotatorien untereinander), so daß Unterschiede hier wenig auffallen. Der Anstieg der Geburtenrate ist im allgemeinen bei verhältnismäßig niedrigen Phytoplanktonkonzentrationen sehr steil. Bei *Polyarthra* treten hier deutlich zwei Populationen in Erscheinung (P dochlichoptera $< 12.5^\circ\text{C}$, P . vulgaris $> 12.5^\circ\text{C}$). Auch *Keratella cochlearis* scheint sich bei hohen Temperaturen anders zu verhalten als bei niedrigen. Die maximalen Geburtenraten liegen hier etwas niedriger als in Durchflußkulturen, was zumindest nicht gegen die angewandten Kulturbedingungen spricht. EDMONDSON (1960) beschrieb für das Freiland bei 10 - 15°C eine fast identische Kurve, über 15°C stieg die Geburtenrate an, ohne ein Plateau zu erreichen.

Die Effektivität der Erzeugung von Nachkommen, also der Nahrungsumsatz in die Produktion, ist von der Körpergröße und von der Futterkonzentration abhängig. Wie für die zwei wichtigsten Rotatorienarten im Bodensee dargestellt (Abb. 6), nimmt diese Effizienz mit zunehmender Futterkonzentration ab. *Keratella cochlearis* erreicht nur niedrige maximale Produktions-/Ingestionsraten, diese aber schon bei geringerer Futterkonzentration als die volumenmäßig

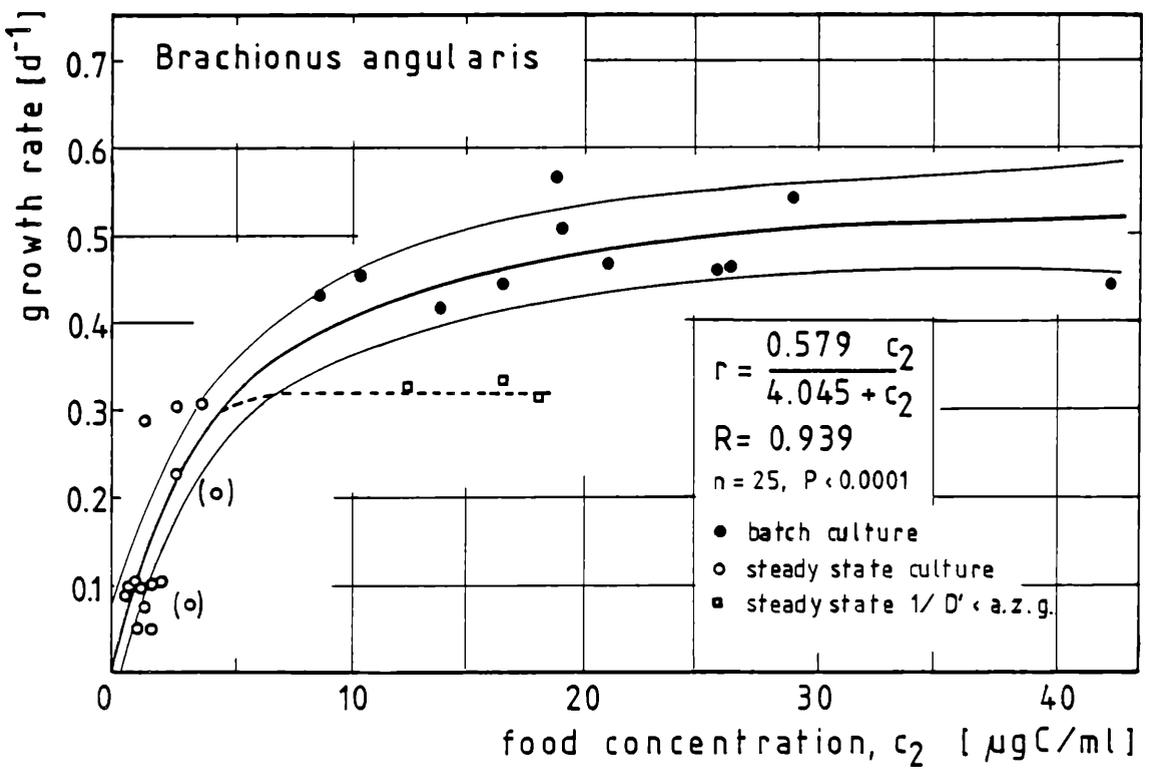


Abbildung 2

Die Wachstumsrate von *Brachionus angularis* in Abhängigkeit von der Futterkonzentration im Durchflußreaktor (+/- 95 % Vertr. Bereich).

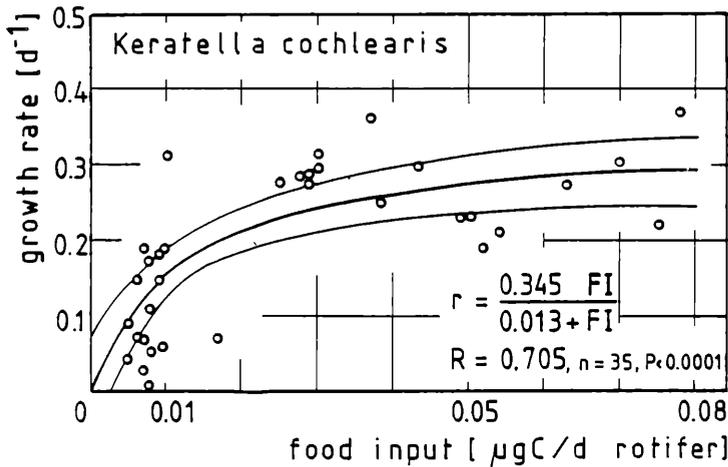


Abbildung 3

Die Wachstumsrate von *Keratella cochlearis* in Abhängigkeit von der Futterzufuhr in den Durchflußreaktor (+/- 95 % Vertr. Bereich)

etwas größere *Polyarthra*, die aber auf höhere Effektivitäten kommt.

Die Abb. 7 zeigt alle im Bodensee-Obersee aufgetretenen Populations-Wachstumsraten ($r = (\ln N_2 - \ln N_1) / (t_2 - t_1)$). Es fällt auf, daß sich nur wenige Rotatorien finden, die wie *Synchaeta spp.*, *Asplanchna priodonta* und im Überlinger See auch noch *Trichocerca ssp.*, vielleicht auch noch *Conochilus unicornis*, höhere Raten erreichen als die Cladoceren.

Auch die maximale Wachstumsrate hängt anscheinend vom Körpergewicht, nicht jedoch wie in der bekannten Übersicht von den Bakterien bis zu den Säugern in einer negativen Regression (z. B. BLUEWEISS et al. 1978, ZAIKA & MAKAROVA 1971), sonder im jeweils gruppenspezifischen Maßstab in einer positiven Beziehung (Abb. 8). Die maximal auftretenden Wachstumsraten (Mittelwert aus den 5 Maximalwerten) nehmen sowohl bei den Rotatorien

wie unabhängig davon auch bei den Crustaceen mit dem Gewicht zu. Dieser Darstellung liegt die Annahme zugrunde, daß die Maximalwerte nur zu Zeitpunkten auftreten, in denen die Populationen nur wenig von Räubern bedrängt werden. Im einzelnen wäre das aber noch nachzuweisen. Die Geburtenrate hier heranzuziehen wäre sinnvoll, doch gerade die schnell wachsenden Rädertiere sind lebendgebärend oder sie werfen die Eier ab. Man kann daher bei ihnen die Geburtenrate nicht nach der egg-ratio Methode berechnen.

Zu vergleichbaren Ergebnissen, einer positiven Korrelation zwischen Körpergröße und maximaler Wachstumsrate, kommen auch (STEMBERGER & GILBERT 1985) in Kulturversuchen mit etwas höheren Wachstumsraten für *Synchaeta pectinata* und *Asplanchna priodonta*. Am unteren Ende der Wachstumsraten liegt auch wieder *Keratella cochlearis*.

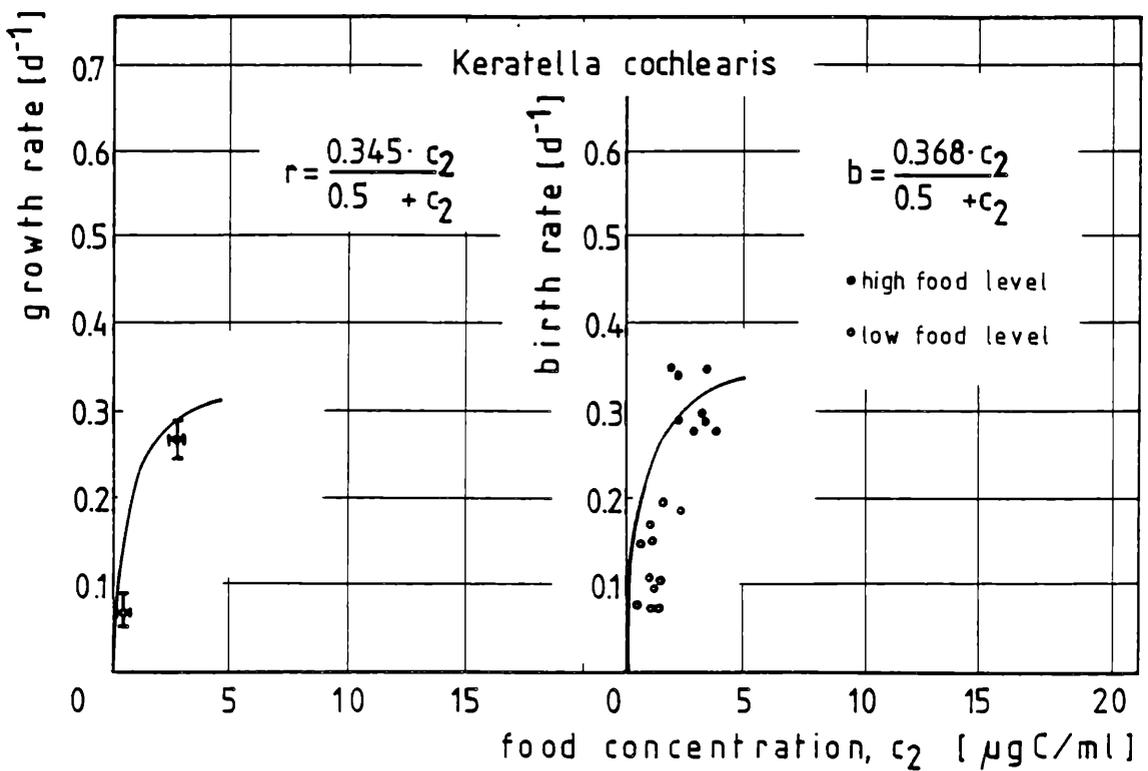


Abbildung 4

Geburten- und Wachstumsrate von *Keratella cochlearis* in Abhängigkeit von der Futterkonzentration im Durchflußreaktor (+/- 95% Vertr. Bereich).

Gleichzeitig finden wir im Freiland und in Laborversuchen auch folgende Beziehungen (Abb. 9): kleine Tiere mit niedrigen maximalen Wachstums- und Geburtenraten haben relativ große Eier; z. B. das *Kellicottia longispina*-Ei kommt bereits auf 75% des adulten Körpervolumens. Jungtiere bekommen also viel Dottermaterial von ihren Müttern mit und müssen individuell nur noch wenig wachsen. Bei Labor-kulturen von *K. cochlearis* beträgt dieses Verhältnis 65.4%, dagegen bei *B. angularis* im Mittel nur 17.0% (WALZ 1983b). ROMANOVSKY (1985) fand für Cladoceren eine ähnliche Beziehung, doch waren die maximalen relativen Ei-größen bei weitem nicht so hoch. Den höheren maximalen Geburtenraten entspricht bei Rotatorien eine kürzere Embryonalentwicklungsdauer der kleineren Eier und umgekehrt (Entwicklungsdauer: *B. angularis*: WALZ 1986b, *K. cochlearis*: WALZ 1983a, *K. quadrata*: POURRIOT & DELUZARCHES 1971, AMREN 1964, *Polyarthra*: POURRIOT & DELUZARCHES 1971, *Kellicottia longispina*: EDMONDSON 1960).

Wenn neben diesem Mehraufwand für große Eier auch noch mit einer niedrigen Geburtenrate und einer verlängerten Embryonalentwicklungsdauer zu rechnen ist, muß man sich fragen, ob sich dieser Aufwand lohnt, ob dann vielleicht die Nachkommen eine geringere Mortalität aufweisen und die fitness (Produktion von überlebenden Nachkommen) auf solche, aber ganz andere Weise maximiert wird. Im Vergleich von life-tables von *K. cochlearis* und *B. angularis*, den von mir besonders untersuchten Extremtypen, stellte sich in der Tat heraus, daß besonders die Anfangsstadien von *Keratella* nur eine verschwindend geringe Mortalität aufweisen; z. B. sind bei 15°C bei *B. angularis* 5% der Population schon nach kaum einem halben Tag tot, bei *K. cochlearis* erst nach 5 Tagen (WALZ 1983a, WALZ 1986b). Auch die gesamte Lebensdauer ist im allgemeinen länger bei *Keratella*.

Ich habe nun bei den Rotatorien auch im Freiland eine differenzierte Zuordnung zu den mit r- und K-Strategie bezeichneten Stoffwechseltypen begründet. Dieser Vergleich gilt zunächst nur innerhalb der Rotato-

rien. Wie unterscheidet sich nun die große Gruppe der langsamer wachsenden Rotatorien von den, wie wir gesehen haben (Abb. 8), etwa gleich schnell wachsenden Crustaceen. Die Wachstumsraten allein bringen ihnen keinen Vorteil und selbst als K-Rotatorien, wie ich sie hier bezeichnen möchte, scheinen sie eher auf höhere Futterkonzentrationen angewiesen zu sein, wenn man Ingestionsraten miteinander vergleicht (z. B. LAMPÉRT & MUCK 1985).

Zumindest einen Vorteil erreichen die Rotatorien: ihre kurze Verzögerungszeit. In life-table Experimenten kann man schrittweise das maximal erreichbare Alter der Individuen begrenzen und die Wachstumsrate der verbleibenden Jung-Population berechnen (Abb. 10). Alte Tiere tragen nichts mehr zum Populationswachstum bei, was aus dem Plateauverlauf der Kurve hervorgeht. Beim weiteren Fortschreiten zu jüngeren Altersgruppen fällt die Wachstumsrate der Population unterhalb eines bestimmten Alters drastisch ab und erreicht die Nulllinie. Diesen Punkt überschreitet *B. angularis* als Vertreter der r-Rotatorien mit einer wesentlich jüngeren Population, also früher, als *K. cochlearis*, der hier als Vertreter der K-Rotatorien bearbeitet wurde. Aber auch *Keratella cochlearis* erreicht dieses „Nullwachstumsalter“ viel früher als *Daphnia*-Arten (JACOBS 1978), deren Individuen länger heranwachsen müssen, um einen Brutraum zu bilden. Daphnien können daher nur mit größerer Zeitverzögerung auf eine erhöhte Futterkonzentration reagieren als die Rotatorien, selbst wenn sie dann gleich hohe oder sogar höhere Wachstumsraten erreichen.

5. Die Regulation von Rotatorienpopulationen

Wenn man versucht, die Beziehung zwischen den verschiedenen Gruppen der Zooplankter und dem Phytoplankton als kybernetischen Regelkreis darzustellen, muß man die Populationsdichte als die zu regulierende Größe betrachten und demnach als Regelstrecke bezeichnen. Meßfühler wie Stellglied sind im Stoffwechsel des betreffenden Organismus begründet. Als Konsequenz der Komplexität des Pelagials ergibt sich, daß wir es hier auch im einfachsten Fall mit

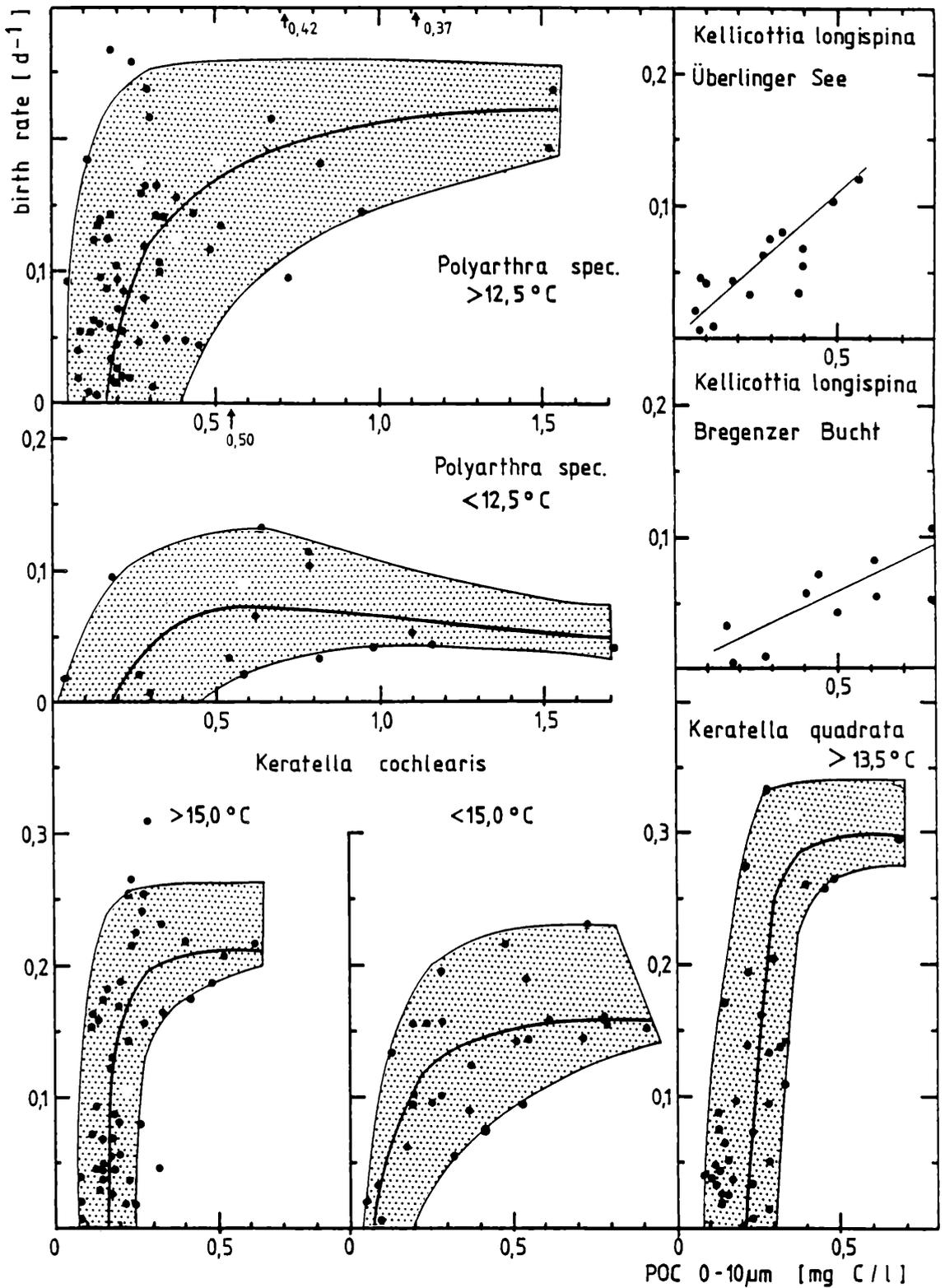


Abbildung 5

Die Geburtenrate eitragender Rotatorien in Abhängigkeit von der Phytoplanktonkonzentration (POC 0 - 10 μm). Bodensee-Obersee (1977/78). Die grauen Flächen schließen 95 % der Meßpunkte ein.

mehreren verschachtelten Regelkreisen zu tun haben, wo die Regelstrecke des einen Kreises prinzipiell gleichzeitig als Regler für einen anderen Kreis fungieren kann (Abb. 11). So kann z. B. die Phytoplanktonkonzentration zum Regler der herbivoren Crustaceen und der herbivoren Rotatorien werden. Eine Regelstrecke kann auch additiv von mehreren Reglern ge-

steuert werden, wie z. B. das Phytoplankton von Crustaceen und Rotatorien durch Fraß. Diese Einwirkung erfolgt durch eine negative Rückkoppelung. Der Einfluß eines anderen Regelkreises (wie hier z. B. durch die Nährstoffe) kann aber auch als Störgröße wirksam werden. Auch die Temperatur kann eine Störgröße darstellen.

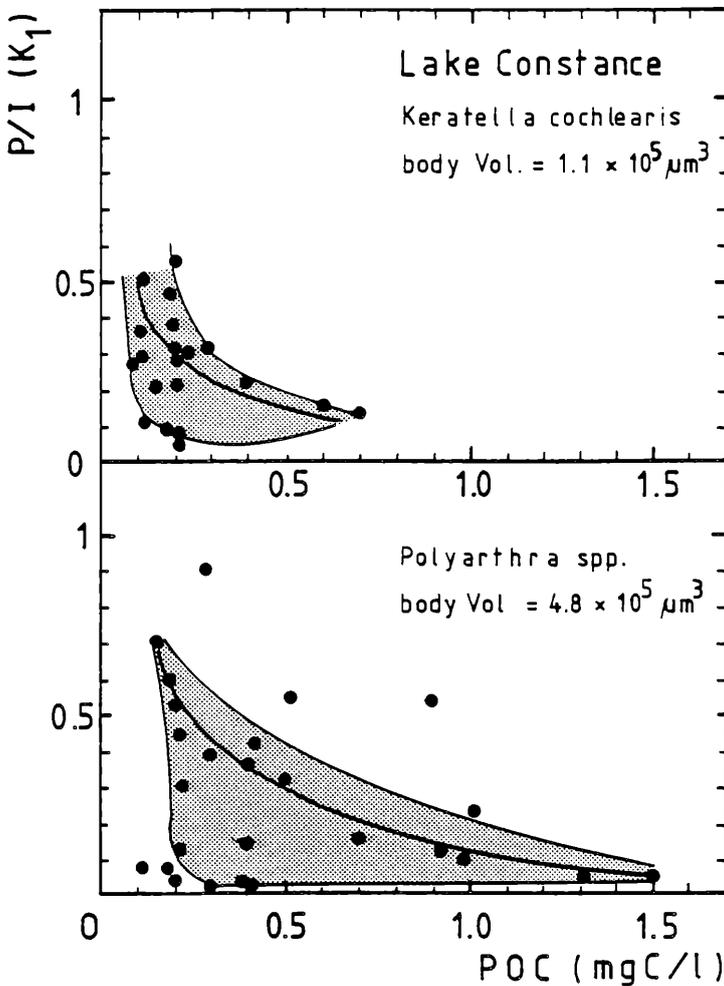


Abbildung 6

Die Produktionseffizienz (Produktion/Ingestion) bei *Keratella cochlearis* und *Polyarthra* spp. in Abhängigkeit von der Phytoplanktonkonzentration (POC 0-10 μm). Bodensee-Obersee 1977/78. Die Ingestion wurde nach BOGDAN & GILBERT (1982) berechnet. Die grauen Flächen schließen 75% der Meßpunkte ein.

Die Rotatorien Populationen werden sowohl vom Phytoplankton als auch von räuberischen Crustaceen reguliert. Rückkopplungseffekte, also „grazing“ auf das Phytoplankton, sind im Bodensee nicht nachzuweisen. Dazu werden die Populationen nicht groß genug. Im Baldeney-See, kann man den grazing-Effekt durch den massenhaft vorkommenden *Brachionus calyciflorus* aber deutlich ausmachen (RUHRVERBAND 1980). Erkennbar ist auch der Einfluß räuberischer Crustaceen auf die Rotatorien im Bodensee. Es wäre aber noch nachzuweisen, ob die Rotatorien wirklich einen wichtigen Nahrungsfaktor für *Cyclops vicinus* darstellen.

Der Einfluß von Nahrung auf Konsumenten wird sich nicht linear auswirken. Das Stellglied jeder Regelstrecke hat eine nicht-lineare Charakteristik, die sehr verschieden aussehen kann, wie ich im Abschnitt 4 darzulegen versucht habe.

Aber nicht nur durch eine verschiedene Linearität der Charakteristik unterscheiden sich die Regelkreise: die Crustaceenentwicklung ist von der Rotatorienentwicklung zusätzlich durch eine größere Zeitverzögerung unterschieden. Nicht die höhere Wachstumsrate, sondern die geringere Zeitverzögerung erlaubt es den Rotatorien, Nahrungsangebote von höherer Konzentration zu nutzen. Wenn dann die Cladoceren nachwachsen, haben die Rotatorien in zweifacher Hinsicht unter einer Crustaceenentwicklung zu lei-

den: als Beute-Objekte und durch Nahrungskonkurrenz.

Die Darstellung der Regelkreise ist hier stark vereinfacht. Wenigstens der Rotatorien-Phytoplankton-Regelkreis soll etwas weiter diversifiziert werden (Abb. 12). Es wurde gezeigt, daß auch die K-Rotatorien mit einem größeren „time-lag“ reagieren als die r-Rotatorien. Auch die Linearität der Stellgliedcharakteristik ist verschieden. Das grazing hat sicher auch einen selektiven Effekt auf das Phytoplankton. Er ist wie der grazing-Effekt insgesamt im Bodensee nicht nachgewiesen, aber man könnte sich überlegen, wie er mit dem Stoffwechsel der Rotatorien verknüpft sein könnte.

Man kann sich zwei Möglichkeiten vorstellen:

- 1) Die r-Strategen nutzen ein größeres Nahrungsspektrum. Sie leisten sich eine weitere Nischenüberlappung, weil sie damit weniger auf Konkurrenten stoßen. Diese Möglichkeit wurde in Abbildung 12 dargestellt. Tatsächlich kann man z. B. *Brachionus* mit vielen Algenspecies in der Kultur aufziehen, was für die anderen pelagischen Arten nicht möglich ist.
- 2) Ein Nahrungsspezialist, sollte sich, wenn er von seinem Futter angeboten bekommt, wie ein r-Strategie verhalten, um seine Population möglichst schnell zu vergrößern (wie z. B. bei Parasiten).

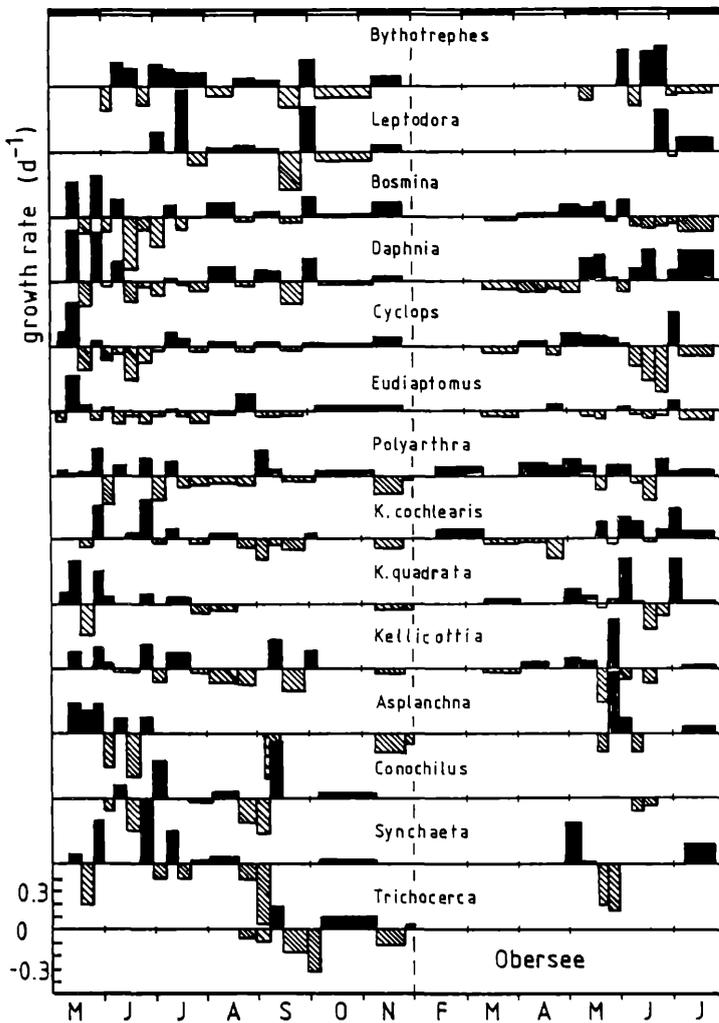


Abbildung 7

Die täglichen Wachstumsraten von Crustaceen und Rotatorien. Bodensee-Obersee 1977/78. Schwarz: positiver Zuwachs, schraffiert: negative Raten.

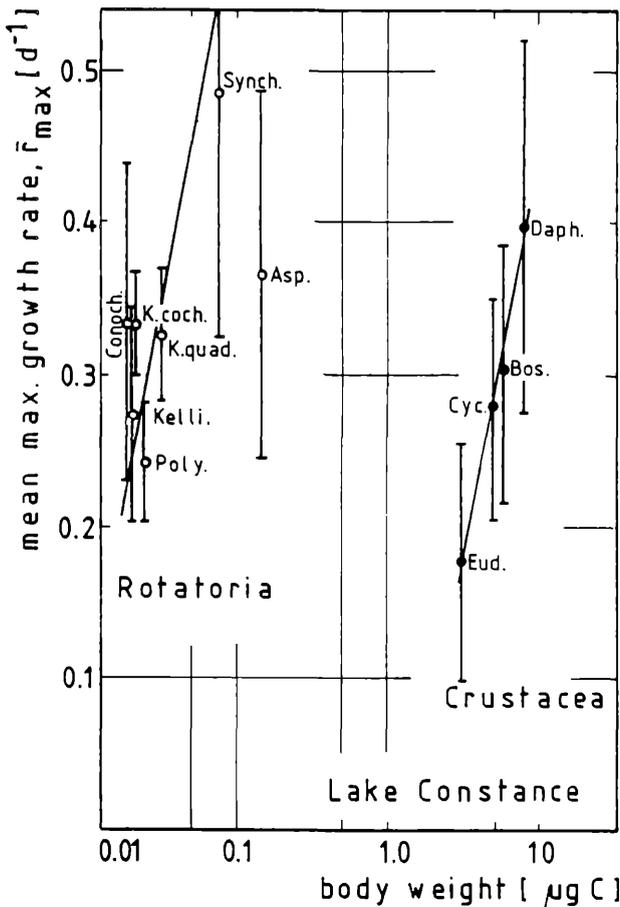


Abbildung 8

Die maximale tägliche Wachstumsrate von Crustaceen und Rotatorien in Abhängigkeit von der Körpergröße. Bodensee 1977/78. Mittelwert aus den 5 Maximalwerten.

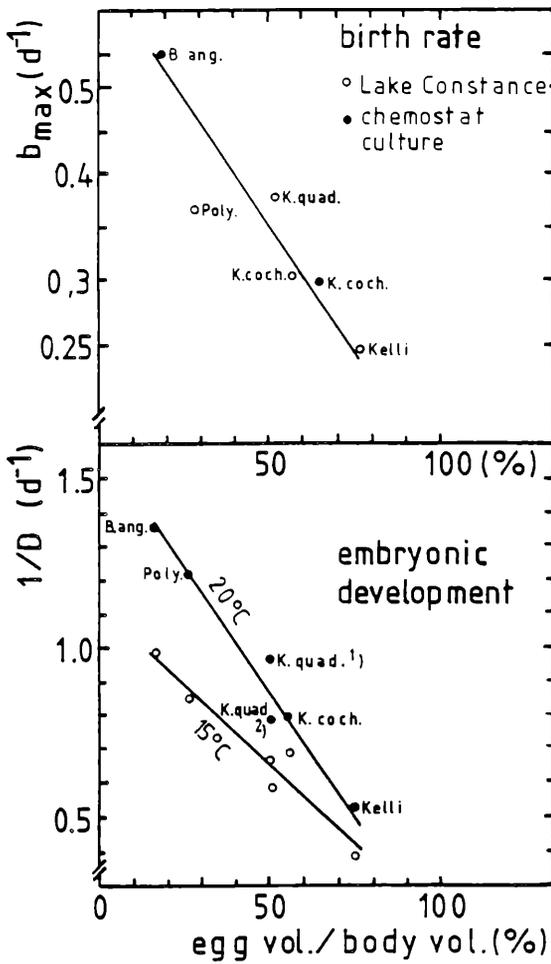


Abbildung 9

Die Abhängigkeit populationsdynamischer Parameter von der relativen Eigröße im Bodensee 1977/78 und in Chemostatkulturen (WALZ 1983 b).
oben: der maximalen täglichen Geburtenrate (Mittelwert aus den 5 Maximalwerten).
unten: der Entwicklungsgeschwindigkeit ($1/\text{Embryonalentwicklungszeit}$).

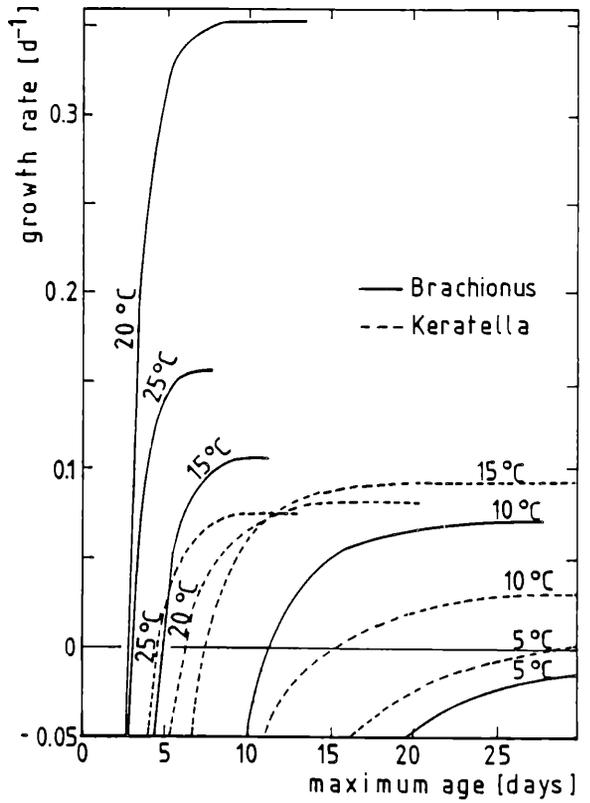


Abbildung 10

Die tägliche Wachstumsrate der Populationen von *Keratella cochlearis* und *Brachionus angularis* in Abhängigkeit vom maximalen Alter ihrer Individuen bei verschiedenen Temperaturen (nach WALZ 1986 b).

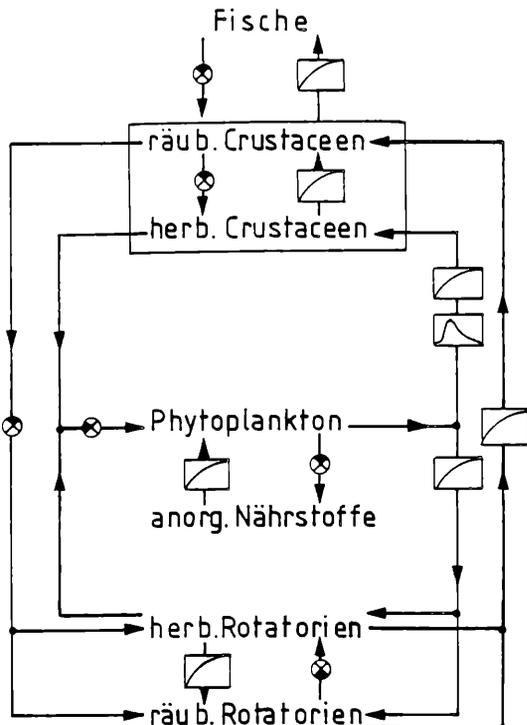


Abbildung 11

Denkbare Regelkreise im Pelagial unter besonderer Berücksichtigung der Rotatorien.

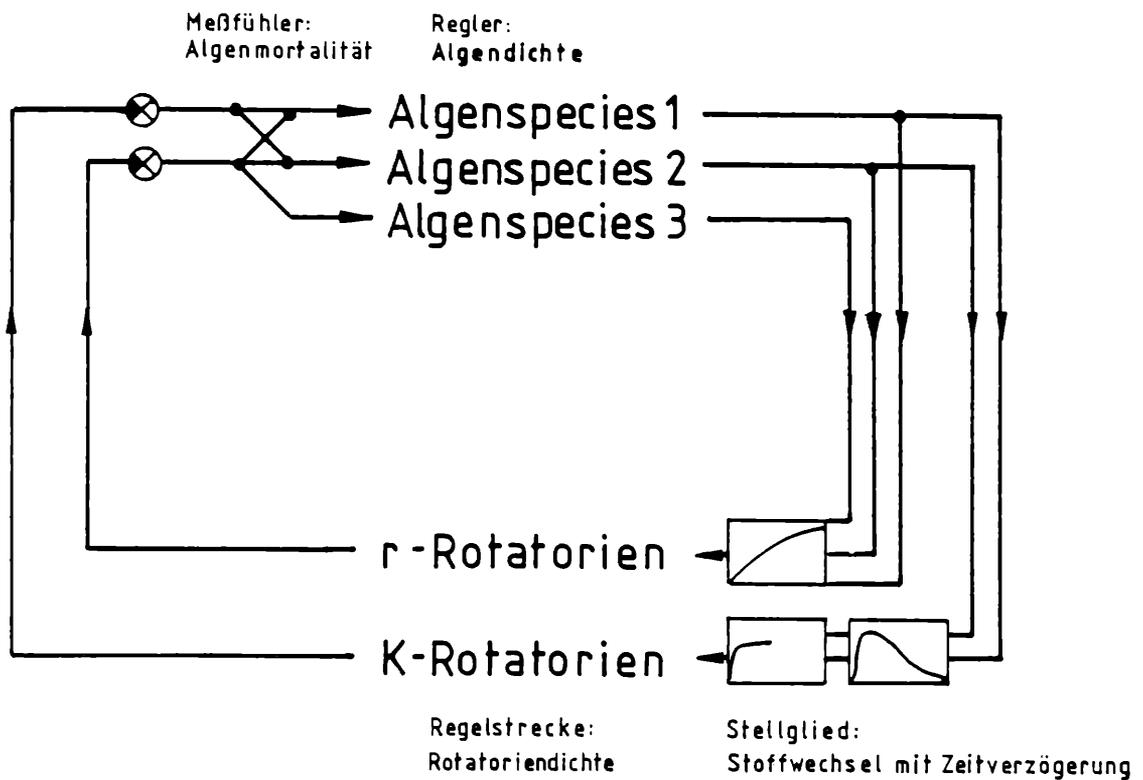


Abbildung 12

Der hypothetischen Rotatorien-Phytoplankton-Regelkreis bei Annahme verschiedener Algenselektion.

Literatur

- AMREN, H. (1964): Ecological studies of zooplankton populations in some ponds on Spitzbergen. — Zoo. Bidrag. Upps. 36: 161 — 191.
- BLUEWEISS, L.H.; FOX, H.; KUDZMA, V.; NAKASHIMA, D.; PETERS, R. & SAMS, S. (1978): Relationships between body size and some life history parameters. — Oecologia 37: 257 — 272.
- BOGDAN, K.G. & GILBERT, J.J. (1982): Seasonal patterns of feeding by natural populations of *Keratella*, *Polyarthra*, and *Bosmina*: Clearance rates, selectivities, and contributions to community grazing. — Limnol. Oceanogr. 27: 918 — 934.
- BRANDL, Z. & FERNANDO, C. H. (1978): Prey selection by the cyclopoid copepods *Mesocyclops edax* and *Cyclops vicinus*. — Verh. Int. Ver. Limnol. 20: 2505 — 2510.
- DIEFFENBACH, H. & SACHSE, R. (1911): Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. — Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr. Biol. Suppl. 3: 1 — 93.
- EDMONDSON, W.T. (1960): Reproductive rates of rotifers in natural populations. — Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 12: 21 — 77.
- EINSELE, U. (1967): Die äußeren Bedingungen der Diapause planktisch lebender Cyclopsarten. — Arch. Hydrobiol. 63: 387 — 403.
- EJSMONT-KARABIN, J. (1974): Studies on the feeding of planktonic polyhage *Asplanchna priodonta* GOSSE. — Ekol. Pol. (Ser. A) 22: 311 — 317.
- GAKOVSKAYA, G. A. (1971): cit. in: WINBERG, G. G.: Methods for the estimation of production of aquatic animals. — London
- GILBERT, J.J. & STEMBERGER, R. S. (1985): Control of *Keratella* populations by interference competition form *Daphnia*. — Limnol. Oceanogr. 30: 180 — 186.
- GILBERT, J.J. & WILLIAMSON, C. E. (1978): Predator-prey behavior and its effect on rotifer survival in associations of *Mesocyclops edax*, *Asplanchna girodi*, *Polyarthra vulgaris*, and *Keratella cochlearis*. — Oecologia 37: 13 — 22.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA, A. (1965): The effect of frequency of sampling on the picture of the occurrence and dynamics of plankton rotifers. — Ekol. Pol. Ser. A. 13: 101 — 112.
- JACOBS, J. (1978): Coexistence in similar zooplankton species by differential adaptation to reproduction and escape in an environment with fluctuating food and enemy densities. III. Laboratory experiments. — Oecologia 35: 36 — 54.
- LAMPERT, W. & MUCK, P. (1985): Multiple aspects of food limitation in zooplankton communities: the *Daphnia* — *Eudiaptomus* example. — Arch. Hydrobiol. Beih. 21: 311 — 322.
- LAMPERT, W. & SCHÖBER, U. (1978): Das regelmäßige Auftreten von Frühjahrs-Algenmaximum und „Klarwasserstadium“ im Bodensee als Folge von klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. — Arch. Hydrobiol. 82: 364 — 386.
- LEWIS, W. M. Jr. (1979): Zooplankton community analysis. Studies on a tropical system: New York, Heidelberg, Berlin.
- MONOD, J. (1950): La technique de culture continue: theorie et applications. — Ann. Inst. Pasteur. 79: 390 — 401.
- PALOHEIMO, J. E. (1974): Calculation of instantaneous birth rates. — Limnol. Oceanogr. 19: 692 — 694.
- POURRIOT, R. & DELUZARCHES, M. (1971): Recherches sur la biologie des Rotiferes II. Influence de la temperature sur la duree du developement embryonnaire et post-embryonnaire. — An. Limnol. 7: 25 — 52.
- ROMANOVSKY, Y. E. (1985): Food limitation and life history strategies in cladoceran crustaceans: — Arch. Hydrobiol. Beih. 21: 363 — 372.
- RUHRVERBAND (1980): Ruhrwassergüte im Wasserwirtschaftsjahr 1979. — Essen
- SCHÖBER, U. (1980): Kausalanalytische Untersuchungen der Abundanzschwankungen des Crustaceen-Planktons im Bodensee. — Diss. Fak. Biol. Univ. Freiburg/Brsg.
- SPINDLER, K.D. (1971): Untersuchungen über den Einfluß äußerer Faktoren auf die

Dauer der Embryonalentwicklung und den Häutungsrhythmus von *Cyclops vicinus*. — *Oecologia* 7: 342 — 355.

STEMBERGER, R.S. & GILBERT, J.J. (1985):
Body size, food concentration, and population growth in planktonic rotifers. — *Ecology* 66: 1151 — 1159.

WALZ, N. (1983 a):
Individual culture and experimental population dynamics of *Keratella cochlearis* (Rotatoria). — *Hydrobiologia* 107: 35 — 43.

— (1983 b):
Continuous culture of the pelagic rotifers *Keratella cochlearis* and *Brachionus angularis*. — *Arch. Hydrobiol.* 98: 70 — 92.

— (1986 a):
The development of the rotifer community structure in Lake

Constance during its eutrophication. — *Arch. Hydrobiol. Monogr. Beitr.* (im Druck).

— (1986 b):
Comparative population dynamics of *Brachionus angularis* and *Keratella cochlearis*. — *Hydrobiologia* (im Druck).

ZAİKA, V. E. & MAKAROVA, N. P. (1971):
On the possible unity of the growth potentialities of organisms (In Russ.). — *Zool. Zhurn.* 50: 3.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Norbert Walz
Zoologisches Institut der Universität München
Seidlstraße 25
8000 München 2

Beeinflussung des Bakterienplanktons durch seine Konsumenten

Hans Güde

Das Bakterienplankton spielte bei der Untersuchung pelagischer Lebensgemeinschaften lange Zeit nur eine untergeordnete Rolle. Da viele Limnologen — darunter nicht zuletzt auch Franz RUTTNER (1940) — schon früh auf die große Bedeutung der Bakterien hingewiesen haben, kann diese Vernachlässigung nicht auf einer Unterschätzung der Bakterienrolle beruhen. Ursache dafür war sicher vielmehr der Umstand, daß die Methodenentwicklung lange Zeit weder eine verlässliche Erfassung der Zahl oder Biomasse noch der Aktivitäten von Bakterien zuließ. Erst mit dem Einsatz der Epifluoreszenz-Zähltechnik und der Rasterelektronen-Mikroskopie, sowie mit der Anwendung von hochgradig verfeinerten Radiotracer-Techniken gelang es, diesen Rückstand in den letzten Jahren teilweise aufzuholen (STALEY & KONOPKA, 1985). So wissen wir heute, daß in vielen Seen die Zahl freisuspendierter Bakterien gegenüber den partikelgebundenen Bakterien bei weitem überwiegt, so daß von einem echten Bakterienplankton gesprochen werden kann. Weiterhin wurde offensichtlich, daß die Bakterien zu einem erheblichen Teil an den pelagischen Stoffumsätzen beteiligt sind. Schätzungen von Biomasse und Produktion der Bakterien machen schließlich deutlich, daß diese auch als bedeutende Nahrungsquelle für die nächsthöhere trophische Ebenen in Betracht zu ziehen sind. Es erscheint also berechtigt, das Bakterienplankton neben dem Phyto- und Zooplankton als „dritte Kraft“ anzusehen, welche maßgeblich in das Beziehungsgefüge planktischer Lebensgemeinschaften eingreift. Dementsprechend sollte die Untersuchung von Faktoren, welche die Entwicklung und Aktivitäten des Bakterienplanktons steuern, wesentlich zur Erweiterung unseres Verständnisses von Struktur und Funktion pelagischer Ökosysteme beitragen. Solche Untersuchungen konzentrierten sich zunächst auf abiotische Faktoren, wie Temperatur oder Qualität und Quantität von Nährstoffen. Später wurden dann zwangsläufig auch biotische Einflußgrößen mitberücksichtigt, wobei vor allem die engen Beziehungen zwischen Algen- und Bakterienpopulationen betont wurden (OVERBECK 1968, COLE 1982). Erst in den letzten Jahren wurde deutlich, daß auch Vertreter des Zooplanktons als Konsumenten der Bakterien ent-

scheidend auf das Bakterienplankton Einfluß nehmen können (SHERR & SHERR 1984). Mit diesem Aspekt befaßt sich der vorliegende Beitrag, wobei anhand von Ergebnissen aus Freilanduntersuchungen am Bodensee sowie aus experimentellen Untersuchungen im Labor verdeutlicht werden soll, daß die Bakterienkonsumenten sowohl die Abundanz als auch die Zusammensetzung des Bakterienplanktons, wie auch dessen Aktivität beeinflussen.

1. Beeinflussung der Abundanz

Die Maxima und Minima der im Bodensee über mehrere Jahre hinweg im Liter beobachteten Bakterien-dichten bewegen sich zwischen 10^9 und 10^{10} . Die hohen Bakteriedichten werden alljährlich in den epilimnischen Wasserschichten während der Vegetationsperiode der Algen beobachtet, während die Minima stets im Winter im ungeschichteten See sowie ganzjährig im Tiefenwasser unter 50 m anzutreffen sind. (GÜDE et al. 1985). Diese Unterschiede im Bereich von ungefähr einer Zehnerpotenz erscheinen gering im Vergleich zu den zwei bis drei Zehnerpotenzen, in denen die Abundanz des Phyto- und des Zooplanktons im Jahresverlauf üblicherweise schwankt. Es liegt also nahe, einen Regelmechanismus zu vermuten, der die Schwankungen der Bakteriedichten relativ wirkungsvoll in Grenzen hält.

Eine solche Regulation kann entweder von innen heraus durch die Bakterienpopulation selbst (Selbstregulation) oder durch von außen wirkende Kräfte erfolgen. Eine innere Regulation — etwa durch dichteabhängige Ausscheidung von Hemmstoffen — erscheint mehr als unwahrscheinlich, da sich in Laborkulturen mühelos Bakteriedichten erreichten lassen, die noch um drei Zehnerpotenzen höher liegen. Es muß also eine Regulation oder eine Steuerung von außen angenommen werden. Diese kann einerseits über die Zufuhr von Nährstoffen und/oder andererseits über die Wegnahme des Wachstumszuwachses erfolgen. Sicher muß die Zufuhr von verfügbaren Substraten als entscheidender Faktor angesehen werden, da ja höhere Bakteriedichten räumlich und zeitlich stets dort beobachtet werden, wo gleichzeitig die Primärproduzenten als mutmaßliche Quelle dieser Substrate in erhöhten Dichten vorgefunden werden. Wie schon erwähnt, ist aber die Verfügbarkeit dieser Quellen einer weit höheren Schwankungsbreite unterworfen, als sie für die Bakteriedichten beobachtet wird. Es muß also zusätzlich noch eine Regulation über die Wegnahme des Wachstumszuwachses angenommen werden. Da unter den Verlustprozessen für die Bakterienpopulationen die Verluste über den C-Auslauf oder durch Sedimentation als vernachlässigbar gering angesehen werden können (GÜDE 1986), muß die Mortalität der Bakterien als Hauptverlustfaktor angesehen werden. Es konnte gezeigt werden, daß die Bakteriedichten in Abwesenheit von Fraßorganismen über lange Zeit hinweg unverändert hoch blieben, während sie in Gegenwart von Fraßorganismen innerhalb kurzer Zeit schnell absanken und dann - bei Abwesenheit von Nährstoffzufuhr — konstant niedrig gehalten wurden. Diese Versuche legen nahe, den Fraß als Hauptverlustfaktor für die Bakterienpopulationen anzusehen, während andere Faktoren für die Mortalität von untergeordneter Bedeutung sind.

Daß bedeutende Fraßverluste der Bakterienpopulationen nicht nur aus solchen allgemeinen Überlegun-

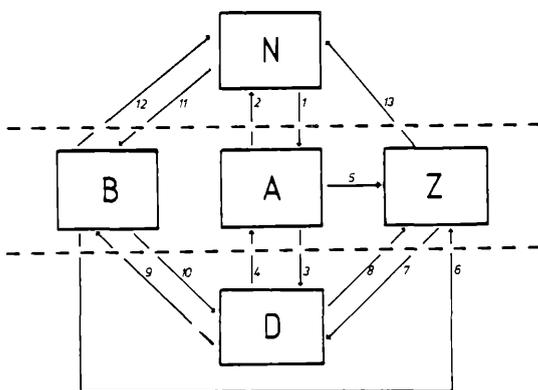


Abbildung 1

Schematische Darstellung der Stoff-Flußbeziehungen im pelagischen Lebensraum.

Lebende Komponenten innerhalb, tote Komponenten außerhalb der gestrichelten Linien.

A = Algenplankton B = Bakterienplankton Z = Zooplankton N = anorganische Nährstoffe D = Detritus (= tote organische gelöste und partikuläre Substanz)

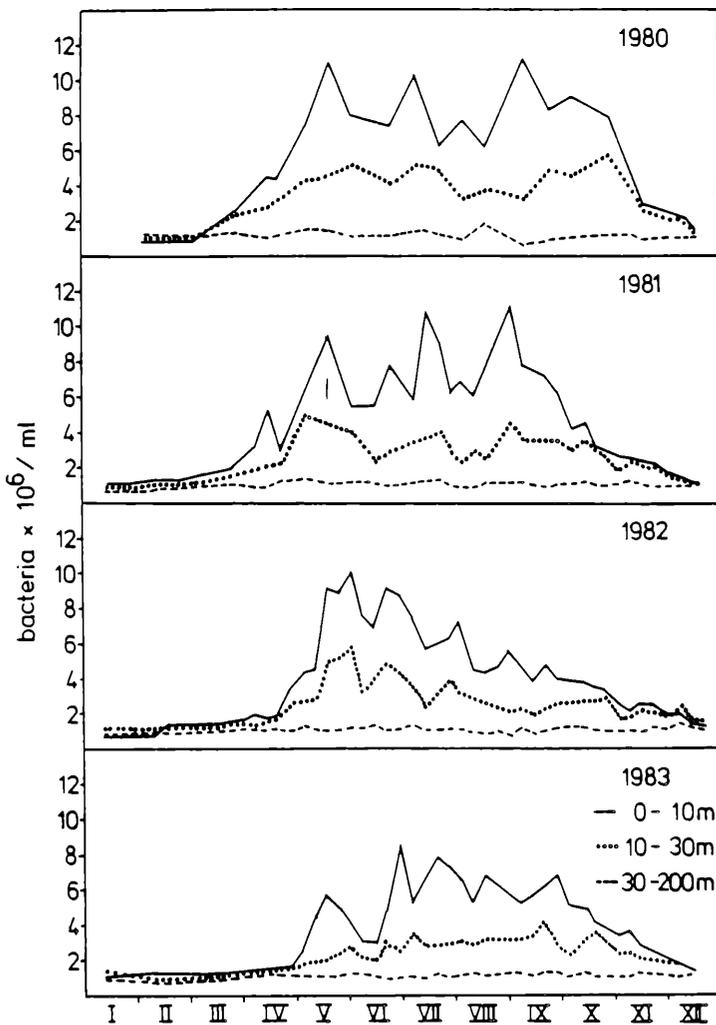


Abbildung 2

Jahreszeitliche Verteilung der Bakteriendichten in verschiedenen Teilen einer Wassersäule im Bodensee-Obersee. (Station Seemitte zwischen Langenargen und Arbon). Aus: GÜDE et al. (1985)

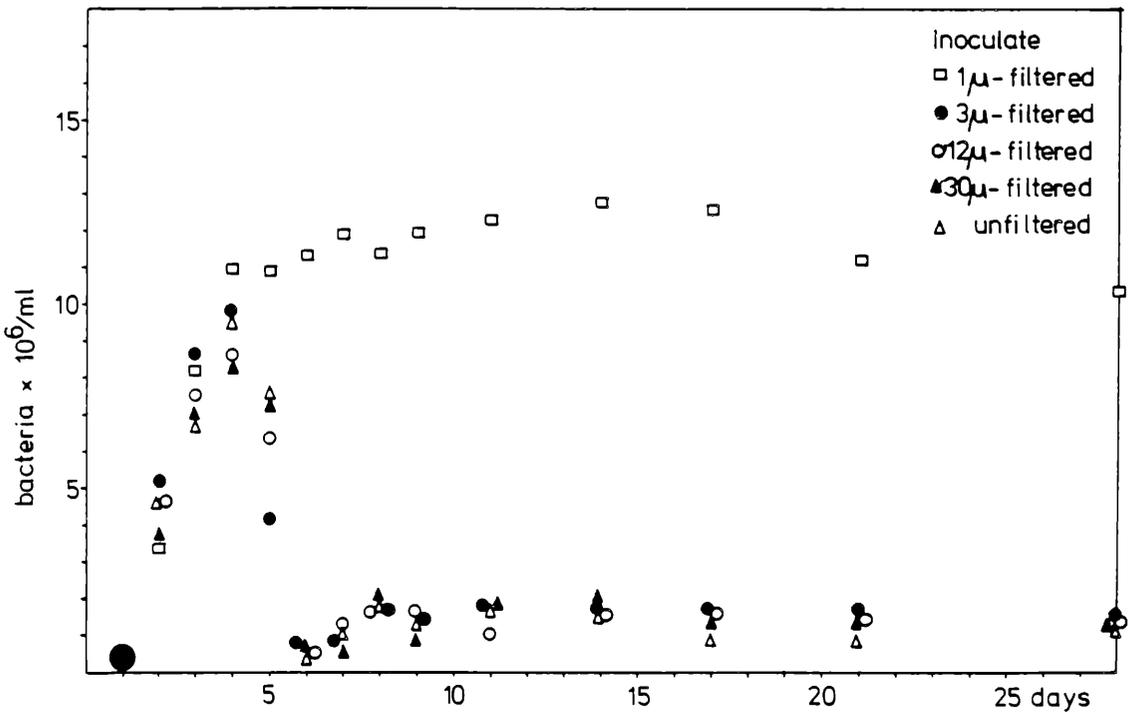


Abbildung 3

Entwicklung von Bakteriendichten in sterilfiltriertem Seewasser (mit Zugabe von 1 mg/l Hefeextrakt) nach Beimpfung mit unterschiedlich vorfiltrierten Wasserproben.

Nur das 1 µm vorfiltrierte Inokulat enthielt ausschließlich Bakterien. Alle anderen Inokulate enthielten zusätzlich Freßorganismen, v.a. Zooflagellaten. Aus: GÜDE (1986)

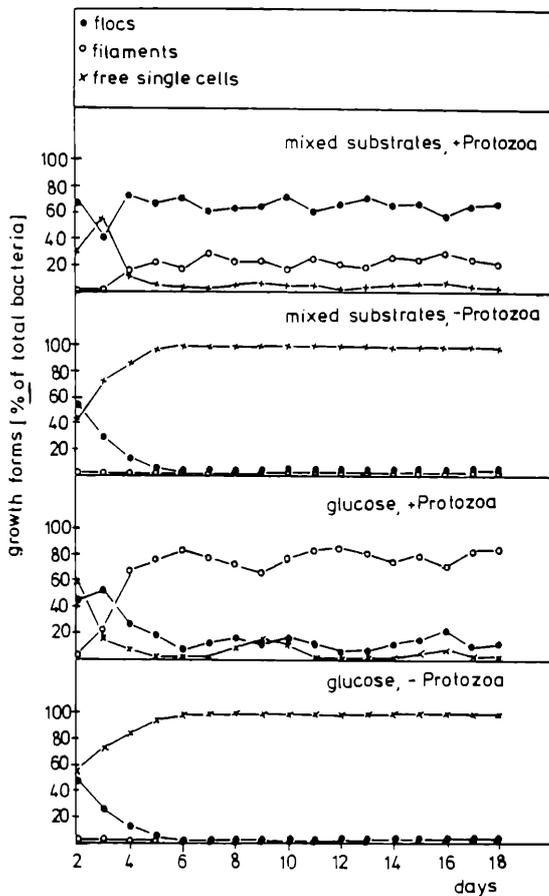


Abbildung 4

Entwicklung von unterschiedlichen bakteriellen Wachstumsformen in Gegenwart und in Abwesenheit von bakterienfressenden Protozoen.

Experimentelle Bedingungen: Chemostat-Kulturen Verdünnungsrate $0,03 \text{ h}^{-1}$, Glukose oder Substratgemisch als limitierende C-Quelle, Beimpfung mit Wasserproben $3 \mu\text{m}$ vorfiltriert und mit Cyloheximid vorbehandelt für protozoenhaltige Kulturen. Aus: GÜDE (1979 b)

gen postuliert und aus Ergebnissen von Laborversuchen vermutet werden müssen, sondern tatsächlich auch beobachtet werden, konnte für den Bodensee gezeigt werden. Dort erwiesen sich vor allem phagotrophe Mikroflagellaten als außerordentlich effiziente Bakterienfresser. Schätzungen aufgrund mehrerer unabhängiger Methoden ergeben, daß die Fraßverluste durch diese Organismen von der gleichen Größenordnung wie die Wachstumsgewinne der Bakterien waren (GÜDE 1986). Neben diesen Zooflagellaten können auch filtrierende Cladoceren als Bakterienkonsumenten auftreten, da die Filterapparate von vielen Vertretern dieser Gruppe hinreichend fein sind, um zumindest die größeren Bakterien erfolgreich herauszufiltrieren (GELLER & MÜLLER 1981). Im Bodensee über die Cladoceren vor allem während des Klarwasserstadiums (LAMPERT & SCHÖBER 1978, LAMPERT dieser Band) Fraßdruck auf die Bakterienpopulationen aus. Noch viel stärker muß aber der Fraßdruck der Cladoceren auf die Zooflagellaten wirken, da diese dann um mehr als ein Zehnerpotenz dezimiert werden, während die Bakterien-dichten trotz erheblich abgesunkener Wachstumsaktivitäten nur auf die Hälfte absinken und in der zweiten Phase des Klarwasserstadiums sogar langsam wieder ansteigen (GÜDE, im Druck).

2. Einfluß auf die Zusammensetzung

Wenn auf die Bakterienpopulationen tatsächlich ein starker Fraßdruck ausgeübt wird, so stellt sich die Frage, ob nicht die Bakterienpopulationen auf diesen

Fraßdruck in analoger Weise antworten werden wie die Algenpopulation auf den Fraßdruck des Crustaceenplanktons (LAMPERT, dieser Band). Demnach wäre zu erwarten, daß sich die Zusammensetzung der Bakterienbiozönose vor allem durch bevorzugte Entwicklung relativ fraßresistenter Formen ändert. Die Beantwortung dieser Frage für die Freilandsituation ist nicht einfach, da die methodischen Voraussetzungen zu einer umfassenden qualitativen Analyse des Bakterienplanktons bislang bei weitem noch nicht ausreichen. Es liegen jedoch genügend Hinweise aus Modellversuchen im Labor dafür vor, daß eine solche Veränderung der Zusammensetzung der Bakterienbiozönose durch Freßorganismen bei genügend hohem Fraßdruck mit Sicherheit zu erwarten ist.

Diese Versuche zeigten, daß sich stets homogen suspendierte Einzelzellen von Bakterien entwickelten, wenn Bakterienfresser vom System ausgeschlossen wurden und somit das Bakterienwachstums ausschließlich durch das Angebot von Nährstoffen gesteuert war. Von der Artenzusammensetzung und der Struktur ganz andere Bakterienpopulationen entwickelten sich dagegen, wenn unter sonst gleichen Systembedingungen Protozoen als Bakterienkonsumenten in das System eingebracht wurden. Dann dominierten nach kurzer Zeit stets Bakterienpopulationen, die sich durch Wachstum als fädige Kolonien oder als flockige Aggregate auszeichneten. Zusätzlich trugen die Bakterienkonsumenten ganz offensichtlich zu einer Erhöhung der Artendiversität bei, da die Zahl der in den protozoenhaltigen Kulturen beobachteten Bakterienarten deutlich anstieg. Solche Beobachtungen waren mit größter Regelmäßigkeit festzustellen, unabhängig davon, ob die Systeme mit Bakterien aus Abwasser oder Seewasser beimpft waren, oder ob künstliche Substrate, wie Glucose oder Aminosäuren in relativ hoher Menge oder natürliche Substrate, wie Algen-Kohlenstoff oder gelöster organischer Kohlenstoff aus Seewasser in vergleichsweise geringer Menge angeboten wurden (GÜDE 1979a,b 1985, 1986). Da die Ingestion von Faden- oder Flockenformen durch Protozoen sicher behindert ist, kann geschlossen werden, daß diese Formen wegen ihrer relativen Fraßresistenz in Gegenwart von Freßorganismen gegenüber frei suspendierten Einzelzellen Selektionsvorteile besitzen. Diese wiederum sind wegen ihres größeren Oberflächen/Volumen-Verhältnisses offensichtlich besser an die Aufnahme geringer Substratkonzentrationen angepaßt, weshalb sie stets dominant werden, wenn Limitierung durch Nährstoffe der alleinige Selektionsfaktor wird.

Auch im Bodensee kann man während kurzer Perioden die vermehrte Ausbildung von Faden- und Flockenformen unter den Bakterienpopulationen beobachten (GÜDE et al. 1985). Wie zu Beginn schon ausgeführt wurde, dominieren dort aber meistens freie Einzelzellen. Aus dieser Beobachtung könnte man demnach ableiten, daß der Fraßdruck auf die Bakterienpopulationen dort nicht so groß wie in den oben geschilderten Laborversuchen war. Zur Bewertung der Freilandsituation ist aber zu berücksichtigen, daß dort neben den Protozoen auch Cladoceren und Copepoden als Filtrierer auftreten. Diese verwerten aber zum Teil ein ganz anderes Größenspektrum von Futterorganismen als die Protozoen. Demnach könnten Formen, die durch ihre Größe für Zooflagellaten fraßresistent sind, durchaus geeignete Futterpartikel für das Crustaceen-Zooplankton sein. Diese Vermutung wird gestützt durch die während des durch intensiven Zooplanktonfraß verursachten Klarwasserstadiums beobachteten Bakterienentwicklungen. Zu diesem Zeitpunkt ändert sich nämlich die Bakterienpopulation von einer relativ inhomogen zusammengesetzten Population mit erhöhten Faden- und Flock-



Abbildung 5:

Schwarz-Weiß-Wiedergaben von Farbaufnahmen der mit DAPI gefärbten Mikroorganismen aus dem Bodensee und aus Seewasser-Kulturen.

Alle Aufnahmen wurden bei gleicher Vergrößerung gemacht. Der dunkle Balken in Abb. 5 a entspricht 3 µm. a) „Normales“ Erscheinungsbild epilimnischer Bakterienpopulationen. b) epilimnische Bakterien mit einer Alge (*Rhodomonas* sp., im Original rot fluoreszierend wegen Chlorophyll-Autofluoreszenz) c) frei suspendierte und partikelgebundene Bakterien (im Original zeigt die Partikelmatrix gelbe Fluoreszenz, während die angehefteten Bakterien blau fluoreszieren.) d) Bakterien aus 150 m Tiefe mit „*Dichotomicrobium*“ e) Bakterien aus 5 m Tiefe (Wasserprobe vom 29.5.1984) mit erhöhtem Anteil von filamentösen und flockenförmigen Wachstumsformen.

f) Selektion von filamentösen und flockenförmigen Wachstumsformen durch starken Fraßdruck von Zooflagellaten auf Bakterienpopulationen in Seewasser-Kulturen. Aus: GÜDE et al (1985)

kenanteilen Ende Mai zu einer außerordentlich homogen verteilten Population mit sehr kleinen Bakterienzellen im Juni (SIMON 1985, GÜDE, im Druck). Unter solchen Verhältnissen würde also eine relative Fraßresistenz nicht durch Ausbildung von großen sperrigen mehrzelligen Formen, sondern durch Wachstum in sehr kleinen Einzelzellen erreicht.

3. Beeinflussung der Aktivität

Wenn Bakterien tatsächlich effizient durch ihre Konsumenten kontrolliert werden können, so stellt sich natürlich die weitere Frage, ob davon nicht auch die Rolle der Bakterien als Stoffumsatzträger berührt wird. In der Tat kann man beobachten, daß die bakteriellen Aktivitäten in Wasserproben, in denen alle Freßorganismen durch Vorfiltration entfernt wurden, innerhalb kurzer Zeit auf niedriges Niveau absinken. Dagegen blieben die bakteriellen Aktivitäten in

den unfiltrierten Kontrollversuchen mit Freßorganismen lange Zeit unverändert auf hohem Niveau (GÜDE 1986). Solche Befunde wurden auch durch eine Reihe von Laborversuchen bestätigt, in denen stets die Stoffumsatzraten in Gegenwart von Freßorganismen deutlich erhöht waren (SHERR & SHERR 1984, Güde 1985). Diese Stimulierung bakterieller Aktivitäten kann zum einen dadurch verursacht werden, daß die bakteriellen Konsumenten stets auch viele Nährstoffe wieder freisetzen können, die dann den Bakterien erneut zur Verfügung stehen. Diese zusätzliche Zufuhr von Nährstoffen wird noch erhöht durch den Umstand, daß die Konsumenten neben den Bakterien ja meist auch Algen verzehren. Dabei wird sonst für die Bakterien nicht verfügbarer Algen-Kohlenstoff zugänglich gemacht (LAMPERT 1978, OLSEN et al. 1986, GÜDE, im Druck). Neben der Bereitstellung von Nährstoffen bewirken die Konsum-

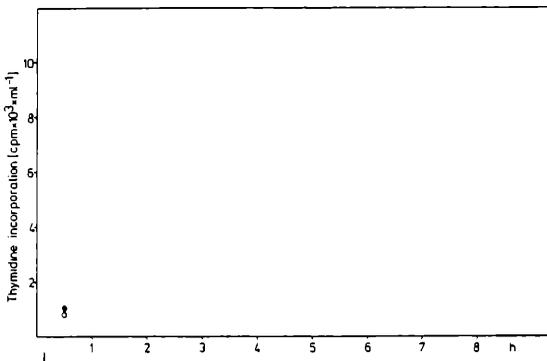


Abbildung 6:

³H- Thymidin-Einbauraten in 1 µm vorfiltrierter und damit ausschließlich Bakterien enthaltener Wasserprobe (helle Kreise) im Vergleich zu der in der unfiltrierten Wasserprobe gemessenen Einbauraten (dunkle Kreise). Die Wasserprobe wurde am 14.5.1984 aus 2 m Tiefe im Bodensee entnommen. Aus: GÜDE (1986)

menten, daß die Dichten der Bakterienpopulationen durch Fraß so niedrig gehalten werden, daß ihr Wachstum weitgehend unlimitiert und damit im Bereich ihrer Maximalgeschwindigkeit erfolgen kann (WRIGHT & COFFIN 1984).

Neben diesen direkten Wirkungen können die bakteriellen Stoffumsätze aber auch indirekt durch Bakterienfraß erhöht werden. Es hat sich nämlich gezeigt, daß die Bakterien mit den Algen erfolgreich um anorganische Nährstoffe, wie Phosphor, konkurrieren

können (COLE 1982, GÜDE 1985). Ohne Bakterienfraß würden also zunehmende Mengen von Pflanzennährstoffen durch Bakterien gebunden und damit die Primärproduktion erniedrigt. Durch Bakterienfraß werden die bakteriengebunden Pflanzennährstoffe freigesetzt und können damit für erhöhte Primärproduktion genutzt werden. Diese hat dann wiederum erhöhte bakterielle Stoffumsätze zur Folge.

4. Ausblick

Hier wurde versucht zu zeigen, daß die Produktion des Bakterienplanktons zu einem hohen Anteil von Zooplanktonvertretern konsumiert wird und daß diese Verwertung der Bakterienproduktion rückwirkend Folgen für die Zusammensetzung und Aktivität des Bakterienplanktons haben kann. Dabei darf aber nicht vergessen werden, daß der vorhandene Kenntnisstand bestenfalls dazu ausreicht, die Beziehungen des Bakterienplanktons zu seinen Konsumenten umrißhaft zu entwerfen. Dementsprechend konnten Elemente der Selbstregulation für das Bakterienplankton hier nur angedeutet werden, während sonst meist der allgemeinere Begriff der Beeinflussung verwendet wurde. Sofern wir unsere Bemühungen fortsetzen, die Beziehungen des Bakterienplanktons zu seiner belebten und unbelebten Umwelt in ihrer ganzen Vielfalt zu durchschauen, dürfen wir sicher sein, daß in Zukunft weitere, das Bakterienplankton steuernde und regulierende Vorgänge aufgedeckt und in ihrer Wirkungsweise geklärt werden.

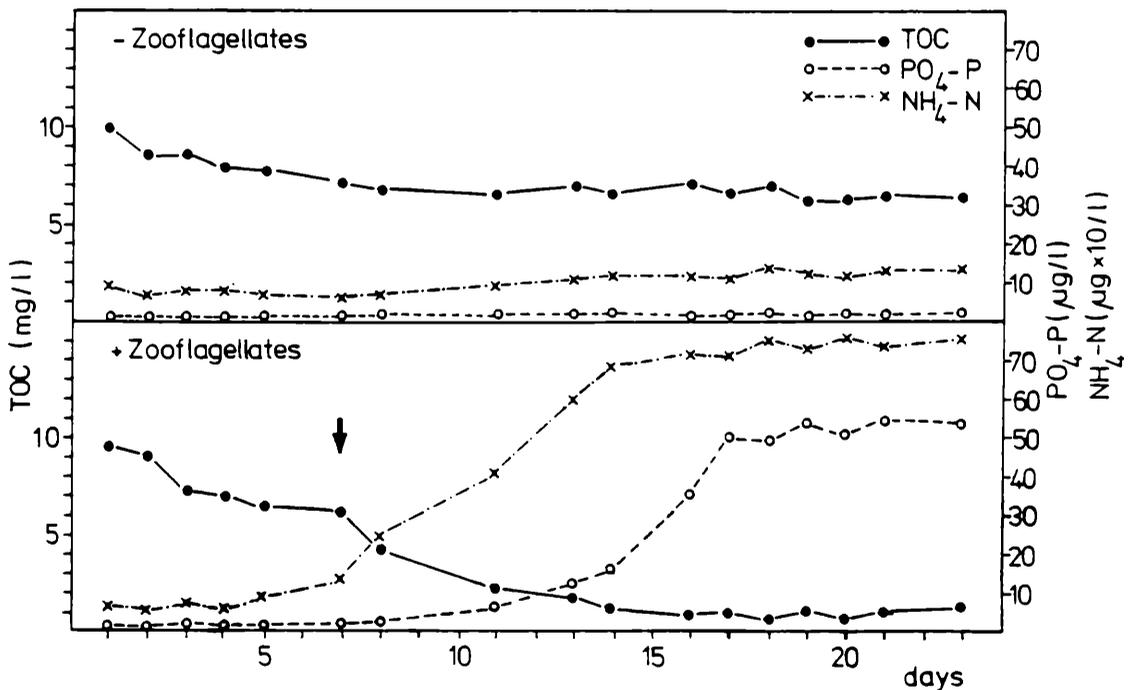


Abbildung 7

Abnahme des organischen Kohlenstoffs und Freisetzung von Ammonium und Phosphat in kontinuierlichen, zweistufigen Algen-Bakterien-Mischkulturen in Anwesenheit und Abwesenheit von phagotrophen Flagellaten.

Der Pfeil zeigt den Beginn der Massenentwicklung von Zooflagellaten. Experimentelle Bedingungen: In der ersten Stufe wuchsen unter P-Limitierung bei Lichtsättigung Algen der Gattung *Chlorella*. Die in der ersten Stufe erzielte bakterienfreie Algenproduktion wurde kontinuierlich in eine zweite Dunkelstufe überführt. Diese zweite Stufe wurde unterschiedlich beimpft, so daß sich dort entweder nur Algen und Bakterien oder zusätzlich noch Zooflagellaten an den Abbauprozessen beteiligen konnten. (Aus GÜDE 1985)

Literatur:

COLE, J. J. (1982): Interactions between bacteria and algae in aquatic ecosystems. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 291 — 314.
GELLER, W. & MÜLLER, H. (1981): The filtration apparatus of cladocera: Filter mesh-sizes and their implication on food selectivity. — *Oecologia* (Berlin) 49: 316 — 321.

GÜDE, H. (1979a): Grazing by protozoa as selection factor for activated sludge bacteria. — *Microb. Ecol.* 5: 225 — 237
— (1979b): Mikrobiell-ökologische Aspekte des Belebtschlammverfahrens. — *Arbeitsberichte Ökologie/Umwelttechnik d. Universität Konstanz* 3: 19 — 30.

- (1985):
Influence of phagotrophic processes on the regeneration of nutrients in two-stage continuous cultures. — *Microb. Ecol.* 11: 193 — 204.
- (1986):
Loss processes influencing growth of planktonic bacterial populations in Lake Constance. — *J. Plankton Research* 8: 795 — 810.
- (im Druck):
Influence of crustacean zooplankton on bacterial populations in Lake Constance. — *Hydrobiologia*
- GÜDE, H., HAIBEL, B., & MÜLLER, H. (1985):
Development of planktonic bacterial populations in a water column of Lake Constance (Bodensee-Obersee). — *Arch. Hydrobiol.* 105: 59 — 77.
- LAMPERT, W. (1978):
Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. — *Limnol. Oceanogr.* 23: 831 — 834.
- (im Druck):
Was bestimmt die Struktur von pelagischen Biozönosen? Die Rolle von Phyto- und Zooplankton Interaktionen. — (im Druck, dieser Band)
- LAMPERT, W. & SCHÖBER, V.:
Das regelmäßige Auftreten von Frühjahrs-Algenmaxima und »Klarwasserstadium« im Bodensee als Folge von klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. — *Arch. Hydrobiol.* 82: 364 — 386.
- OLSEN, Y. VARUM, M. M. & JENSEN, A. (1986):
Some characteristics of the carbon compounds releases by *Daphnia*. — *J. Plankton Research* 8: 505 — 518.
- OVERBECK, J. (1968):
Prinzipielles zum Vorkommen der Bakterien im See. — *Mitt. Verh. Int. Ver. Limnol.* 14: 134 — 144.
- RUTTNER, F. (1940):
Grundriß der Limnologie. — 1. Auflage; Walter de Gruyter, Berlin
- SHERR, B. & SHERR E. (1984):
Role of heterotrophic protozoa in carbon and energy flow in aquatic ecosystems. — In: KLUG M.J. & REDDY C. A. (eds.): *Current Perspectives in Microbial Ecology*, ASM, Washington, pp. 412 — 423.
- SIMON, M. (1985):
Specific uptake rates of amino acids by attached and free-living bacteria in a mesotrophic lake. — *Appl. Environmental Microbiol.* 49: 1254 — 1259.
- STALEY, J. T. & KONOPKA, A. (1985):
Measurements of in situ activities of nonphotosynthetic microorganisms in aquatic and terrestrial habitats. — *Ann. Rev. Microbiol.* 39: 321 — 346.
- WRIGHT, R. T. & COFFIN, R. B. (1984):
Factors affecting bacterioplankton density and productivity in salt marsh estuaries. — In: KLUG M.J. & REDDY, C. A. (eds.): *Current Perspectives in Microbial Ecology*, ASM, Washington, pp. 485 — 494.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Hans Güde
Institut für Seenforschung und Fischereiwesen
Seestraße
D-7994 Langenargen am Bodensee

BERICHTE DER ANL

☐ Berichte der ANL

Die seit 1977 jährlich erscheinenden Berichte der ANL enthalten Originalarbeiten, wissenschaftliche Kurzmittelungen und Bekanntmachungen zu zentralen Naturschutzproblemen und damit in Zusammenhang stehenden Fachgebieten.

Heft 1-3/1979 (vergriffen)	
Heft 4/1980	DM 23,-
Heft 5/1981	DM 23,-
Heft 6/1982	DM 34,-
Heft 7/1983	DM 27,-
Heft 8/1984	DM 39,-
Heft 9/1985	DM 25,-
Heft 10/1986	DM 48,-
Heft 11/1987	Im Druck

INHALT Heft 4/1980

- Ziegler, Josef H.: Geoökologie und Landschaft. Eine Zwischenbilanz. 6 S., 2 Abb.
- Seibert, Paul: Ökologische Bewertung von homogenen Landschaftsteilen, Ökosystemen und Pflanzengesellschaften. 14 S.
- Ringler, Alfred: Artenschutzstrategien aus Naturraumanalysen. 26 S., 16 Abb. und 10 Farbfotos
- Heringer, Josef K.: Wert und Bewertung landschaftlicher Eigenart. 16 S., 2 Abb. und 20 Fotos
- Jodl, Otto: Sanierung bei baulichen Anlagen, die das sog. Landschaftsbild stören. 5 S.
- Engelmaier, Alois: Entwicklungstendenzen der Alm/Alpwirtschaft in Bayern im Hinblick auf Naturhaushalt und Landschaftsbild. 5 S.
- Remmert, Hermann: Feuchtgebiete – von Menschen geschaffen. 1 S.
- Droste, Michael; Nentwig, Wolfgang; Vogel, Michael: Lebensraum Niedermoor: Zustand und geplante Entwicklung. 6 S.
- Tamm, Jochen: Die Edertalsperre – schutzwürdiger Naturraum von Menschenhand. 6 S. 2 Abb. und 4 Farbfotos
- Esser, Joachim, Reichhoff, Josef: Die Höhe der Igelverlute auf bayerischen Straßen. 3 S.
- Bauer, Gerhard: Die Situation der Flußperlmuschel (*Margaritifera margaritifera*) in der Oberpfalz u. Niederbayern. 3 S., 2 Abb.
- Enders, Gerhard: Die Siedlung als klimatisch differenzierter Lebensraum. 7 S., 7 Abb.
- Magerl, Christian: Der Saatkrähenbestand in Bayern in den Jahren 1950-1979. 8 S.
- Bezzel, EINHARD: Beobachtungen zur Nutzung von Kleinstrukturen durch Vögel. 7 S., 6 Abb.
- Veranstaltungsspiegel der ANL. 16 S.

INHALT Heft 5/1981

- Ringler, Alfred: Die Alpenmoore Bayerns – Landschaftsökologische Grundlagen, Gefährdung, Schutzkonzept. 95 S., 26 Abb. und 14 Farbfotos
- Ammer, Ulrich; Sauter, Ulrich: Überlegungen zur Erfassung der Schutzwürdigkeit von Auebiotopen im Voralpenraum. 38 S., 20 Abb.
- Schneider, Gabriela: Pflanzensoziologische Untersuchung der Hag-Gesellschaften in der montanen Egartenlandschaft des Alpenvorlandes zwischen Isar und Inn. 18 S., 6 Abb.
- Krach, J. Ernst: Gedanken zur Neuauflage der Roten Liste der Gefäßpflanzen in Bayern. 20 S., 12 Rasterkarten
- Reichhoff, Josef: Schutz den Schneeglöckchen. 7 S., 4 Abb. und 5 Farbfotos
- Reichhoff, Josef: Die Helmorchis (*Orchis militaris* L.) an den Dämmen der Innstauseen. 3 S.
- Reichel, Dietmar: Rasterkartierung von Amphibienarten in Oberfranken. 3 S., 10 Rasterkarten DIN A 3
- Heringer, Josef K.: Akustische Ökologie. 10 S.
- Hofmann, Karl: Rechtliche Grundlagen des Naturschutzes und der Landschaftspflege in Verwaltungspraxis und Rechtsprechung. 6 S.
- Veranstaltungsspiegel der ANL. 23 S.

INHALT Heft 6/1982

- Dick, Alfred: Rede anlässlich der 2. Lesung der Novelle zum Bayerischen Naturschutzgesetz vor dem Bayerischen Landtag. 2 S.
- Dietzen, Wolfgang; Hassmann, Walter: Der Wanderfalke in Bayern – Rückgangursachen, Situation und Schutzmöglichkeiten. 25 S., Abb.
- Bezzel, EINHARD: Verbreitung, Abundanz und Siedlungsstruktur der Brutvögel in der bayerischen Kulturlandschaft. 16 S., Abb.
- Reichhoff, Josef; Reichhoff-Riehm, Helgard: Die Stauseen am unteren Inn – Ergebnisse einer Ökosystemstudie. 52 S., Abb., 7 Farbfotos

FORTSETZUNG: INHALT Heft 6/1982

- Čeřovský, Jan: Botanisch-ökologische Probleme des Artenschutzes in der CSSR unter Berücksichtigung der praktischen Naturschutzarbeit. 3 S.
- Brackel, Wolfgang v.; u.a.: Der Obere Wöhrder See im Stadtgebiet von Nürnberg – Beispielhafte Gestaltung von Insel- und Flachwasserbiotopen im Rahmen der Pegnitz-Hochwasserfreilegung. 16 S., Abb., 3 Farbfotos
- Müller, Norbert; Waldert, Reinhard: Stadt Augsburg – Biotopkartierung, Ergebnisse und erste Auswertung. 36 S., Abb., 10 Karten
- Merkel, Johannes: Die Vegetation der Naturwaldreservate in Oberfranken. 94 S., zahlr. Abb.
- Reif, Albert; Schulze, Ernst-Detlef; Zahner, Katharina: Der Einfluß des geologischen Untergrundes, der Hangneigung, der Feldgröße und der Flurbereinigung auf die Heckendichte in Oberfranken. 23 S., Abb.
- Knop, Christoph; Reif, Albert: Die Vegetation auf Feldrainen Nordost- und Ostbayern – natürliche und anthropogene Einflüsse, Schutzwürdigkeit. 25 S., 7 Farbfotos
- Leitlinien zur Ausbringung heimischer Wildpflanzen. Empfehlungen für die Wiedereinbürgerung gefährdeter Tiere. Leitsätze zum zoologischen Artenschutz. 4 S.
- Veranstaltungsspiegel der ANL. 25 S.

INHALT Heft 7/1983

- Edelhoff, Alfred: Auebiotop an der Saalach zwischen Laufen und der Saalachmündung. 33 S., Abb., Tab., Ktn.
- Bauer, Johannes: Benthosuntersuchungen an der Saalach bei Laufen (Oberbayern). 4 S.
- Ehmer-Künkele, Ute: Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen im Schönramer Filz (Oberbayern). 39 S., Abb., 5 Farbfotos
- Reichhoff, Josef: Relative Häufigkeit und Bestandstrends von Kleinraubtieren (Carnivora) in Südbayern. 4 S.
- Bezzel, EINHARD: Rastbestände des Haubentauchers (*Podiceps cristatus*) und des Gänsejägers (*Mergus merganser*) in Südbayern. 12 S., Abb.
- Beutler, Axel: Vorstudie Amphibienkartierung Bayern. 22 S., Abb.
- Ranftl, Helmut; Reichel, Dietmar; Sogthmann, Ludwig: Rasterkartierung ausgewählter Vogelatlen der Roten Liste in Oberfranken. 5 S., 7 Faltktn.
- Hacker, Hermann: »Eierberge« und »Banzer Berge«, bemerkenswerte Waldgebiete im oberen Maintal: ihre Schmetterlingsfauna – ein Beitrag zum Naturschutz. 8 S.
- Ullmann, Isolde; Rößner, Katharina: Zur Wertung gestörter Flächen bei der Planung von Naturschutzgebieten – Beispiel Spitalwald bei Bad Königshofen im Grabfeld. 10 S., Abb., Tab., 3 Farbfotos
- Ruf, Manfred: Immissionsbelastungen aquatischer Ökosysteme. 10 S., Abb.
- Michler, Günter: Untersuchungen über die Schwermetallgehalte in Sedimentbohrkernen aus südbayerischen und alpinen Seen. 9 S., Abb.
- Grebe, Reinhard; Zimmermann, Michael: Natur in der Stadt – das Beispiel Erlangen. 14 S., Abb., 5 Farbfotos
- Spatz, Günter; Weis, G. B.: Der Futterertrag der Waldweide. 5 S., Abb.
- Veranstaltungsspiegel der ANL. 22 S.

INHALT Heft 8/1984

- Goppel, Christoph: Emittentenbezogene Flechtenkartierung im Stadtgebiet von Laufen. 18 S., 33 Abb.
- Esser, Joachim: Untersuchung zur Frage der Bestandsgefährdung des Igels (*Erinaceus europaeus*) in Bayern. 40 S., 16 Abb., 23 Tab.
- Plachter, Harald: Zur Bedeutung der bayerischen Naturschutzgebiete für den zoologischen Artenschutz. 16 S. mit Abb.
- Hebauer, Franz: Der hydrochemische und zoogeographische Aspekt der Eisenstörfer Kiesgrube bei Plattling. 24 S., Abb. u. 18 Farbfotos
- Kiener, Johann: Veränderung der Auenvegetation durch die Anhebung des Grundwasserspiegels im Bereich der Staustufe Ingolstadt. 26 S., 5 z. T. farb. Faltktn.
- Vogel, Michael: Ökologische Untersuchungen in einem Phragmites-Bestand. 36 S., 9 Tab., 28 Abb.
- Burmeister, E.-G.: Zur Faunistik der Libellen, Wasserkäfer und wasserbewohnenden Weichtiere im Naturschutzgebiet »Osterseer« (Oberbayern) (Insecta: Odonata, Coleoptera, limnische Mollusca). 8 S. mit Abb.
- Reiss, Friedrich: Die Chironomidenfauna (Diptera, Insecta) des Osterseengebietes in Oberbayern. 8 S. mit Abb.
- Burmeister, H.; Burmeister, E.-G.: II. Die Köcherfliegen des Osterseengebietes. Beiträge zur Köcherfliegenfauna Oberbayerns (Insecta, Trichoptera). 9 S.

FORTSETZUNG: INHALT Heft 8/1984

- Burmeister, E.-G.: Auswertung der Befänge aquatischer Wirbelloser (Macroinvertebrata), aquatischer Wirbeltiere (Vertebrata) und terrestrischer Wirbelloser (Macroinvertebrata). Ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna Oberbayerns. 7 S.
- Karl, Helmut; Kadner, Dieter: Zum Gedenken an Prof. Dr. Otto Kraus. 2 S. mit 1 Foto
- Veranstaltungsspiegel der ANL. 6 S.

INHALT Heft 9/1985

- Burmeister, Ernst-Gerhard: Bestandsaufnahme wasserbewohnender Tiere der Oberen Alz (Chiemgau, Oberbayern) – 1982 und 1983 mit einem Beitrag (III.) zur Köcherfliegenfauna Oberbayerns (Insecta, Trichoptera). 25 S., Abb.
- Reichhoff, Josef: Entwicklung der Köcherfliegenbestände an einem abwasserbelasteten Wiesenbach. 4 S.
- Banse, Wolfgang; Banse, Günter: Untersuchungen zur Abhängigkeit der Libellen-Artenzahl von Biotopparametern bei Stillgewässern. 4 S.
- Pfadenhauer, Jörg; Kinberger, Manfred: Torfabbau und Vegetationsentwicklung im Kulbinger Filz. 8 S., Abb.
- Plachter, Harald: Faunistisch-ökologische Untersuchungen auf Sandstandorten des unteren Brombachtales (Bayern) und ihre Bewertung aus der Sicht des Naturschutzes. 48 S., Abb., 12 Farbfotos
- Hahn, Rainer: Anordnung und Verteilung der Lesesteinriegel der nördlichen Frankenalb am Beispiel der Großgemeinde Heiligenstadt in Oberfranken. 6 S., Abb.
- Lehmann, Reinhold; Michler, Günter: Palökologische Untersuchungen an Sedimentkernen aus dem Wörthsee mit besonderer Berücksichtigung der Schwermetallgehalte. 23 S., Abb.
- Veranstaltungsspiegel der ANL. 21 S.

INHALT Heft 10/1986

- Dick, Alfred; Haber, Wolfgang: Geleitworte.
- Zielonkowski, Wolfgang: 10 Jahre ANL – ein Rückblick.
- Erz, Wolfgang: Ökologie oder Naturschutz? Überlegungen zur terminologischen Trennung und Zusammenführung.
- Haber, Wolfgang: Umweltschutz Landwirtschaft – Boden.
- Sukopp, Herbert; Seidel, Karola; Böcker, Reinhard: Bausteine zu einem Monitoring für den Naturschutz.
- Pfadenhauer, Jörg; Poschold, Peter; Buchwald, Rainer: Überlegungen zu einem Konzept geobotanischer Dauerbeobachtungsflächen für Bayern. Teil 1: Methodik der Anlage und Aufnahme.
- Knauer, Norbert: Halligen als Beispiel der gegenseitigen Abhängigkeit von Nutzungssystemen und Schutzsystemen in der Kulturlandschaft.
- Zierl, Hubert: Beitrag eines alpinen Nationalparks zum Schutz des Gebirges.
- Otte, Annette: Standortansprüche, potentielle Wuchsgebiete und Vorschläge zur Erhaltung einer naturraum-spezifischen Ackerwildkraut-Flora (Agrarlandschaft südlich von Ingolstadt).
- Ullmann, Isolde; Heindl, Bärbel: »Ersatzbiotop Straßenrand« – Möglichkeiten und Grenzen des Schutzes von basiphilen Trockenrasen an Straßenböschungen.
- Plachter, Harald: Die Fauna der Kies- und Schotterbänke dealpiner Flüsse und Empfehlungen für ihren Schutz.
- Remmert, Hermann; Vogel, Michael: Wir pflanzen einen Apfelbaum.
- Reichhoff, Josef: Tagfalter: Indikatoren für Umweltveränderungen.
- Albrecht, Ludwig; Ammer, Ulrich; Geissner, Wolfgang; Utschick, Hans: Tagfalterenschutz im Wald.
- Köstner, Barbara; Lange, Otto L.: Epiphytische Flechten in bayerischen Waldschadensgebieten des nördlichen Alpenraumes: Floristisch-soziologische Untersuchungen und Vitalitätstests durch Photosynthesemessungen.
- Veranstaltungsspiegel der ANL.
- Anhang: Natur und Landschaft im Wandel. S. unter Sonderdrucken.

INHALT Heft 11/1987

- Wild, Wolfgang: Natur – Wissenschaft – Technik.
- Pfadenhauer, Jörg; Buchwald, Rainer: Anlage und Aufnahme einer geobotanischen Dauerbeobachtungsfläche im Naturschutzgebiet Echinger Lohe (Lkr. Freising).
- Odzuk, Wolfgang: Die Pflanzengesellschaften im Quadranten 8037/1 (Glönn; bayer. Alpenvorland).
- Otte, Annette; Braun, Wolfgang: Veränderungen in der Vegetation des Charlottenhofer Weihergebietes im Zeitraum von 1966 – 1986.
- Reichel, Dietmar: Veränderungen im Bestand des Laubfroschs (*Hyla arborea*) in Oberfranken.
- Wörner, Sabine; Rothenburger, Werner: Ausbringung von Wildpflanzen als Möglichkeit der Arterhaltung?
- Schneider, Eberhard; Schulte, Ralf: Haltung und Vermehrung von Wildtierarten in Gefangenschaft unter besonderer Berücksichtigung europäischer Waldvögel – ein Beitrag zum Schutz gefährdeter Tierarten?
- Stöcklein, Bernd: Grünfläche an Ämtern – eine bürgerfreundliche Visitenkarte. Tierökologische Aspekte künftiger Gestaltung und Pflege.
- Bauer, Johannes; Schmitt, Peter; Lehmann, Reinhold; Fischer-Scherl, Theresia: Untersuchungen zur Gewässer-versauerung an der oberen Waldnaab (Oberpfälzer Wald; Nord-Obstbayern).
- Melzer, Arnulf; Sirch, Reinhold: Die Makrophytenvegetation des Abtsees – Angaben zur Verbreitung und Ökologie.
- Zott, Hans: Der Fremdenverkehr am Chiemsee und seine Auswirkungen auf den See, seine Ufer und seine Randbereiche.
- Vogel, Michael: Die Leistungsfähigkeit biologischer Systeme bei der Abwasserreinigung.
- Schreiner, Johann: Der Flächenanspruch im Naturschutz.
- Maucksch, Wolfgang: Mehr Erfolg durch bessere Zusammenarbeit von Flurbereinigung und Naturschutz.
- Zielenkowsky, Wolfgang: Erfordernisse und Möglichkeiten der Fortbildung von Biologen im Berufsfeld Naturschutz.
- Veranstaltungsspiegel der ANL.

Beihette zu den Berichten

Beihette erscheinen in unregelmäßiger Folge und beinhalten die Bearbeitung eines Themenbereiches.

Beihette 1: THEMA und INHALT

HERINGER, J.K.: Die Eigenart der Berchtesgadener Landschaft – ihre Sicherung und Pflege aus landschaftsökologischer Sicht, unter besonderer Berücksichtigung des Siedlungswesens und Fremdenverkehrs. 1981. 128 S. mit 129 Fotos.
= Beihette 1 zu den Berichten der ANL. DM 17,-

- Überblick über den Landschaftsraum Berchtesgadener Land.
- Überblick über die landschaftlich bedeutsamen Teilbereiche Berchtesgadener Geschichte.
- Beurteilungs- und Wertungsmaßstab für landschaftliche Eigenart.
- Eigenartsträger – Wertung, Sicherung und Pflege.
- Fremdenverkehr – Verderben oder Chance für die landschaftliche Eigenart.

Beihette 2: THEMA und INHALT

Pflanzen- und tierökologische Untersuchungen zur BAB 90 Wolnzach-Regensburg. Teilabschnitt Elsendorf-Saalhaupt. 71 S., Abb., Ktn., 19 Farbfotos
= Beihette 2 zu den Berichten der ANL. DM 23,-

- Krauss, Heinrich: Zusammenfassende Aussagen zum Gesamtvorhaben.
Einzelbeiträge der Gutachter:
- Kimmerl, Hans: Vergleichende Untersuchungen von Gehölzstrukturen.
- Mader, Hans-Joachim: Tierökologische Untersuchungen.
- Heigl, Franz und Schlemmer, Richard: Ornithologische Untersuchungen.
- Scholl, Günter: Untersuchungen zum Vorkommen der Amphibien mit Vorschlägen für Erhaltungs- und Ausgleichsmaßnahmen.
- Stubbemann, Hans Nikolaus: Arachnologische Untersuchungen.
Bestandsaufnahmen auf Beobachtungsflächen anlässlich von Trassenbegehungen am 7. und 8.8.1979:
- Zielenkowsky, Wolfgang: Vegetationskundliche Bestandsaufnahmen.
- Zoologische Beobachtungen.

Beihette 3: THEMA und INHALT

Die pflanzenökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken.
= Beihette 3, T. 1 zu den Berichten der ANL. DM 37,-

Gegenstand und Umfang des Forschungsauftrags: Sträucher in der natürlichen und anthropogen beeinflussten Vegetation Mitteleuropas: Kohlenstoffhaushalt, Wachstum und Wuchsform von Holzgewächsen im Konkurrenzgefüge eines Heckenstandortes, Diss. von Manfred Küppers · Die Ökologie wichtiger Holzarten der Hecken · Die Beziehung von Hecken und Ackerrainen zu ihrem Umland · Die Bewertung der nordbayerischen Hecken aus botanischer Sicht · Autoren: Ernst-Detlef Schulze, Albert Reif unter Mitarbeit von Christoph Knop und Katharina Zahner.

Die tierökologische Bedeutung und Bewertung von Hecken.
= Beihette 3, T. 2 zu den Berichten der ANL. DM 36,-

Ziele und Grundlagen der Arbeit · Wissenschaftliche Ergebnisse · Schlußfolgerungen für die Praxis der Landschaftspflege und für den integrierten Pflanzenschutz Kontakte zu anderen Institutionen · Ergebnisse des Klopfpflanzen-Programms Zur Phänologie ausgewählter Arthropoden-Gruppen Zur Phänologie ausgewählter Lepidopteren-Larven an Schlehe und Weißdorn · Einfluß des Alters auf der räumlichen Verteilung von Weißdornbüschen auf Phytophage und ihre Parasiten · Einfluß von Alter und räumlicher Verteilung von Wildrosen auf den Wirtler *Notocelia roborana* D. & S. und seine Parasiten · Zur Populationsökologie einiger Insekten auf Wildrosen · Untersuchungen zum Verhalten, zur Biologie und zur Populationsdynamik von *Yponomeuta padellus* auf der Schlehe · Faunistisch-ökologische Analyse ausgewählter Arthropoden-Gruppen · Untersuchungen zum Brutvogelbestand verschiedener Heckengebiete · Wildspurendichte und Wildverbiß im Heckenbereich · Analyse des Blatt-Biomasse-Konsums an Schlehe, Weißdorn und Wildrose durch photophagische Insekten · Begründung der Bewertungszahlen für Heckengehölzarten Aus Kleinschmetterlingen in Hecken gezogene Parasitoidarten (Tabellen) Heckenpflanzen als Wirte landwirtschaftlicher Schadorganismen (Tabellen) Autoren: Helmut Zwölfer, Gerhard Bauer, Gerd Heusinger u.a.

Beihette 4: THEMA UND INHALT

Zahlheimer, W.: Artenschutzgemäße Dokumentation und Bewertung floristischer Sachverhalte – Allgemeiner Teil einer Studie zur Gefäßpflanzenflora und ihrer Gefährdung im Jungmoränengebiet des Inn-Vorland-Gletschers (Oberbayern). 143 S., 97 Abb. und Hilfskärtchen, zahlr. Tab., mehrere SV-Fotos.
= Beihette 4 zu den Berichten der ANL. DM 21,-

- Floristische Kartierungsprojekte aus der Perspektive des praktischen Artenschutzes · Erfassung der Bestandesgröße · Erfassung der Pflanzenmenge Verteilungsaspekte (Verteilungsfläche) Floristische Geländearbeit · Flächendeckende floristische Bestandsaufnahme · Biotopkartierung · Alternative Dokumentationsweise botanisch wertvoller Flächen · Floristische Bestandeskarten (Bestandesgrößen-Rasterkarte mit Strichliste, Bestandes-Punkt-Karten) · Das Ringsegment-Verfahren zur numerischen Bewertung der subregionalen Artenschutzrelevanz artgleicher Populationen · „Lokalisationswert“ · Bewertungskomponenten Fundortlage im Areal und subregionale Arealgröße · Gebrauch von Ringsegment-Schablonen · Bestandesgrößenfaktoren und Bestandesgrößenklassen · Umfeldbezogener Bestandeswert · EDV-gemäße Variante des Ringsegmentverfahrens · Konstruktion minimaler Stützpunkt-Verbundsysteme für artenschutzrelevante Pflanzen · Vergleichende numerische Bewertung von Beständen verschiedener Taxa nach den überregionalen, regionalen und subregionalen Verhältnissen · Bewertung der Gefährdung nach Roten Landeslisten · Ergänzungskriterium Anleitung zur Ermittlung des „Regionaler Gefährdungswert“ · Populationspezifischer Artenschutzwert · Bezugsquadrat-Verfahren zur numerischen Bewertung von Sippen und Pflanzenbeständen nach der lokalen Artenschutzrelevanz · Lokale Gefährdungszahl · EDV-gemäße Bewertungsverfahren für Pflanzenbestände · Anmerkungen zur Behandlung vegetationskundlicher Aspekte bei naturschutzorientierten Gebietsbewertungen · Floristische Sachverhalte · Pflanzengesellschafts-Ebene · Vegetationskomplexe · Zusammenfassung · Literatur · Anhang (Arbeitsbegriffe, Verbreitungs- bzw. Bestandeskarten).

Beihette 5: THEMA und INHALT

Lebensbedingungen des europäischen Feldhasen (*Lepus europaeus*) in der Kulturlandschaft und ihre Wirkungen auf Physiologie und Verhalten.
= Beihette 5 zu den Berichten der ANL. DM 28,-

- Organisation und Grundlagen des Forschungsauftrags · Forschungsziel · Forschungsmethoden · Forschungsgebiete · Projektergebnisse · Rückstandsanalysen · Magen-inhaltsanalysen · Freilandbeobachtungen · Auswertung bayrischer Jagdstrecken-Statistiken · Straßenverkehrsverluste · Populationsdynamik · Interpretation der Ergebnisse · Regionale und überregionale Bestandesentwicklung · Populationsökologisches Modell · Relative Wirkung der Einzelfaktoren · Prognosen und Vorschläge · Anhang: Tabellen, Karten, Literaturangaben · Autoren: Prof. Dr. Wolfgang Engelhardt, Roland Obergruber, Dr. Josef Reichhoff.

Laufener Seminarbeiträge Tagungsberichte

Zu ausgewählten Seminaren werden Tagungsberichte erstellt. In den jeweiligen Tagungsberichten sind die ungekürzten Vorträge eines Fach- bzw. wissenschaftlichen Seminars abgedruckt. Diese Tagungsberichte sind ab 1/82 in „Laufener Seminarbeiträge“ umbenannt worden.

- 2/78 Begrünungsmaßnahmen im Gebirge. DM 6,-
- 3/79 Seenforschung in Bayern. DM 9,-
- 4/79 Chance für den Artenschutz in Freizeitmuseen. DM 4,-
- 5/79 Ist Pflege der Landschaft erforderlich? DM 10,-
- 6/79 Weinberg-Flurbereinigung und Naturschutz. DM 8,-
- 7/79 Wildtierhaltung in Gehegen. DM 6,-
- 1/80 Tierökologische Aspekte im Siedlungsbereich. DM 5,-
- 2/80 Landschaftsplanung in der Stadtentwicklung, in dt. und engl. Ausgabe. DM 9,- / 11,-
- 3/80 Die Region Untermain – Region 1 – Die Region Würzburg – Region 2 – DM 12,-
- 4/80 Naturschutz und Recht, vergriffen DM 8,-
- 5/80 Ausbringung von Wildpflanzen. DM 12,-
- 6/80 Baggerseen und Naturschutz. DM 21,-
- 7/80 Geoökologie und Landschaft. DM 13,-
- 8/80 Freileitungsbau und Belastung der Landschaft. DM 9,-
- 9/80 Ökologie und Umwelthygiene. DM 15,-
- 1/81 Stadtökologie. DM 8,-
- 2/81 Theologie und Naturschutz. DM 5,-
- 3/81 Greifvögel und Jagd. DM 7,-
- 4/81 Fischerei und Naturschutz. DM 11,-
- 5/81 Fließgewässer in Bayern. DM 10,-
- 6/81 Aspekte der Moornutzung. DM 11,-
- 7/81 Beurteilung des Landschaftsbildes. DM 7,-
- 8/81 Naturschutz im Zeichen knapper Staatshaushalte. DM 5,-
- 9/81 Zoologischer Artenschutz. DM 10,-
- 10/81 Naturschutz und Landwirtschaft. DM 13,-
- 11/81 Die Zukunft der Salzach. DM 8,-
- 12/81 Wiedereinbürgerung gefährdeter Tierarten. DM 12,-
- 13/81 Seminartergebnisse der Jahre 76–81. DM 10,-
- 1/82 Der Mensch und seine städtische Umwelt – humanökologische Aspekte. DM 9,-
- 2/82 Immissionsbelastungen ländlicher Ökosysteme. DM 12,-
- 3/82 Bodennutzung und Naturschutz. DM 8,-
- 4/82 Walderschließungsplanung. DM 9,-
- 5/82 Feldhecken und Feldgehölze. DM 25,-
- 6/82 Schutz von Trockenbiotopen – Buckelfluren. DM 9,-
- 7/82 Geowissenschaftliche Beiträge zum Naturschutz. DM 13,-
- 8/82 Forstwirtschaft unter Beachtung forstlicher Ziele und der Naturschutzgesetzgebung. DM 7,-
- 9/82 Waldweide und Naturschutz. DM 8,-
- + 1/83 Dorfköologie – Das Dorf als Lebensraum/ Dorf und Landschaft. Sammelbd. DM 15,-
- 2/83 Naturschutz und Gesellschaft. DM 8,-
- 3/83 Kinder begreifen Natur. DM 10,-
- 4/83 Erholung und Artenschutz. DM 16,-
- 5/83 Marktwirtschaft und Ökologie. DM 9,-
- 6/83 Schutz von Trockenbiotopen – Trockenrasen, Triften und Hutungen. DM 9,-
- 7/83 Ausgewählte Referate zum Artenschutz. DM 14,-
- 8/83 Naturschutz als Ware – Nachfrage durch Angebot und Werbung. DM 14,-
- 9/83 Ausgleichbarkeit von Eingriffen in den Naturhaushalt. DM 11,-
- 2/84 Ökologie alpiner Seen. DM 14,-
- 3/84 Die Region 8 – Westmittelfranken. DM 15,-
- 4/84 Landschaftspflegliche Almwirtschaft. In Vorbereitung.
- 5/84 Schutz von Trockenbiotopen – Trockenstandorte aus zweiter Hand. DM 8,-
- 6/84 Naturnaher Ausbau von Grünanlagen. DM 9,-
- 7/84 Inselökologie – Anwendung in der Planung des ländlichen Raumes. DM 16,-
- 1/85 Rechts- und Verwaltungsaspekte der naturschutzrechtlichen Eingriffsregelung. DM 11,-
- 2/85 Wasserbau – Entscheidung zwischen Natur und Korrektur. (Im Druck)
- 4/85 Naturschutz und Volksmusik. DM 10,-
- 1/86 Seminartergebnisse der Jahre 81 – 85. DM 7,-
- 2/86 Elemente der Steuerung und der Regulation in der Pelagialbiozönose. (Im Druck)
- 3/86 Die Rolle der Landschaftsschutzgebiete. (Im Druck)
- 4/86 Integrierter Pflanzenbau. (Im Druck)
- 5/86 Der Neuntöter – Vogel des Jahres 1985. (Im Druck)
- Die Saatkrähe – Vogel des Jahres 1986. DM 10,-

VORSCHAU

- Freileitungen.
- Biotopverbund in der Landschaft.
- Die Zukunft der ostbayerischen Donaulandschaft.
- Naturschutzpolitik in der Landwirtschaft.
- Pflege von Grünanlagen.
- Dorfökologie – Gewässer.
- Beiheft 6: Ökologische Untersuchungen an südbayerischen Seen.

Sonderdrucke aus den Berichten der ANL kostenfrei

TEROFAL, F.: Das Artenspektrum der Fische Bayerns in den letzten 50 Jahren.
Aus: H. 1/1977.

ESSER, J. u. REICHHOLF, J.: Die Höhe der Igelverluste auf bayerischen Straßen.

BEZZEL, E.: Beobachtungen zur Nutzung von Kleinstrukturen durch Vögel.
Aus: H. 4/1980.

REICHHOLF, J.: Schutz den Schneeglöckchen.
Aus: H. 5/1981.

LEITLINIEN zur Ausbringung heimischer Wildpflanzen.
EMPFEHLUNGEN zur Wiedereinbürgerung gefährdeter Tierarten.

LEITSÄTZE zum zoologischen Artenschutz.
Aus: H. 6/1982.

Sonderdruck aus Berichte der ANL 10/1986

›Natur und Landschaft im Wandel. DM 12,-

Informationen

Informationen 1 –
Die Akademie stellt sich vor.
3., erw. Aufl., *kostenfrei*

Informationen 2 –
Grundlagen des Naturschutzes.
DM 2,-

Informationen 3 –
Naturschutz im Garten – Tips und Anregungen zum Überdenken, Nachmachen und Weitergeben.
DM 1,-

Informationen 4 –
Begriffe aus Ökologie, Umweltschutz und Landnutzung. In Zusammenarbeit mit dem Dachverband wissenschaftlicher Gesellschaften der Agrar-, Forst-, Ernährungs-, Veterinär- und Umweltforschung e. V., München.
DM 1,-

Einzellexemplare gegen Zusendung eines adressierten und mit DM 1,10 frankierten DIN A5 Umschlages kostenfrei. Ab 100 Stk. 10% Nachlaß.

Medien zum Naturschutz

• Diaserie Nr. 1
›Feuchtgebiete in Bayern. DM 150,-
50 Kleinbilddias mit Textheft.

• Diaserie Nr. 2
›Trockengebiete in Bayern. DM 150,-
50 Kleinbilddias mit Textheft.

Plakatserie ›Naturschutz‹

3 Stück im Vierfarbdruck DIN A2 DM 3,-
+ Verpackungskostenanteil bis 15 Serien. DM 5,-

Bezugsbedingungen

1. BESTELLUNGEN

Die Veröffentlichungen der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege können nur über die Akademie, Postanschrift: 8229 Laufen/Salzach, Postfach 12 61 bezogen werden. Die Bestellungen sollen eine exakte Bezeichnung des Titels enthalten. Bestellungen mit Rückgaberecht oder zur Ansicht können nicht erfüllt werden. Der Versand erfolgt auf Kosten und Gefahr des Bestellers. Beanstandungen wegen unrichtiger oder unvollständiger Lieferungen können nur innerhalb von 14 Tagen nach Empfang der Sendung berücksichtigt werden.

2. PREISE UND ZAHLUNGSBEDINGUNGEN

Bei Abnahme von 10 und mehr Exemplaren jeweils eines Titels wird aus Gründen der Verwaltungsvereinfachung ein Mengenrabatt von 10% gewährt. Die Kosten für Verpackung und Porto werden in Rechnung gestellt. Die Rechnungsbeträge sind spätestens zu dem in der Rechnung genannten Termin fällig. Die Zahlung kann nur anerkannt werden, wenn sie auf das in der Rechnung genannte Konto der Staatsoberkasse München unter Nennung des mitgeteilten Buchungskennzeichens erfolgt. Es wird empfohlen, die der Lieferung beigelegten und vorbereiteten Einzahlungsbelege zu verwenden. Bei Zahlungsverzug werden Mahnkosten erhoben und es können ggf. Verzugszinsen berechnet werden. Erfüllungsort und Gerichtsstand für beide Teile ist München. Bis zur endgültigen Vertragserfüllung behält sich die ANL das Eigentumsrecht an den gelieferten Veröffentlichungen vor.

3. SCHUTZBESTIMMUNGEN

Die Herstellung von Vervielfältigungen – auch auszugsweise – aus den Veröffentlichungen der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege sowie die Benutzung zur Herstellung anderer Veröffentlichungen bedürfen der schriftlichen Genehmigung unseres Hauses.

