

# Wucherungen von Phytoplankton in einem abgeschlossenen Hafenbecken

Von Max Gillbricht

Seit dem Bestehen der Planktonforschung stehen produktionsbiologische Fragen im Vordergrund. Die Lösung dieser Aufgaben schien jedoch von Anfang an ohne eine gute Kenntnis der Lebensbedingungen der einzelnen Arten nicht möglich zu sein. Bereits LOHMANN (1908) versuchte in einer grundlegenden ökologischen Untersuchung diese Probleme weitgehend zu klären. Inzwischen hat nun die theoretische Durchdringung des Gebietes große Fortschritte gemacht (z. B. RILEY, STOMMEL und BUMPUS, 1949), aber gerade in diesen neuen Arbeiten erkennen wir deutlich, daß wir natürlich von keiner Art mehr berechnen können, als uns an ökologischen Eigenheiten von ihr bekannt ist.

Mit der vorliegenden Veröffentlichung soll der Versuch unternommen werden, unser Wissen um die Biologie des marinen Planktons zu vermehren. Hierzu die Verhältnisse in einem abgeschlossenen Hafenbecken (Abb. 1) zu wählen, erscheint vielleicht wenig glücklich, jedoch haben wir auf diese Weise derart viele Proben aus demselben Wasserkörper untersuchen können, wie dies in der freien See niemals möglich gewesen wäre.

Die Messungen wurden von 1949 bis 1953 im Rahmen der fischerei-biologischen Abteilung des Max-Planck-Instituts für Meeresbiologie in Wilhelmshaven unmittelbar vor dem Institut durchgeführt.

## Das Untersuchungsgebiet

Das Becken war im Jahre 1949 durch einen Damm von Bauschutt vom übrigen Hafen abgeteilt worden. Diese Trennwand unterbindet den Wasseraustausch nicht vollständig, vielmehr folgt der Wasserspiegel des Hafenbeckens dem des übrigen Hafens bei Schwankungen nahezu ohne Verzögerung. So findet ständig ein nicht unerheblicher Wasseraustausch statt, der jedoch ein gewisses Eigenleben des abgeschlossenen Beckens nicht verhindert. Das Wasser des übrigen Hafens wird weitgehend dadurch beeinflusst, daß hier in jahreszeitlich wechselnder Menge aus dem Ems-Jade-Kanal stark gelbstoffhaltiges Moorwasser einströmt, während wiederum mehr oder weniger willkürlich durch die Schleuse ein Austausch mit dem Jadebusen stattfindet. Von der hieraus zu Zeiten resultierenden Schichtung läßt sich im untersuchten Becken nichts beobachten, da der Damm offenbar nur in einem bestimmten Bereich durchlässig ist, vielmehr nimmt der Salzgehalt von Jahr zu Jahr ab (Abb. 2) und

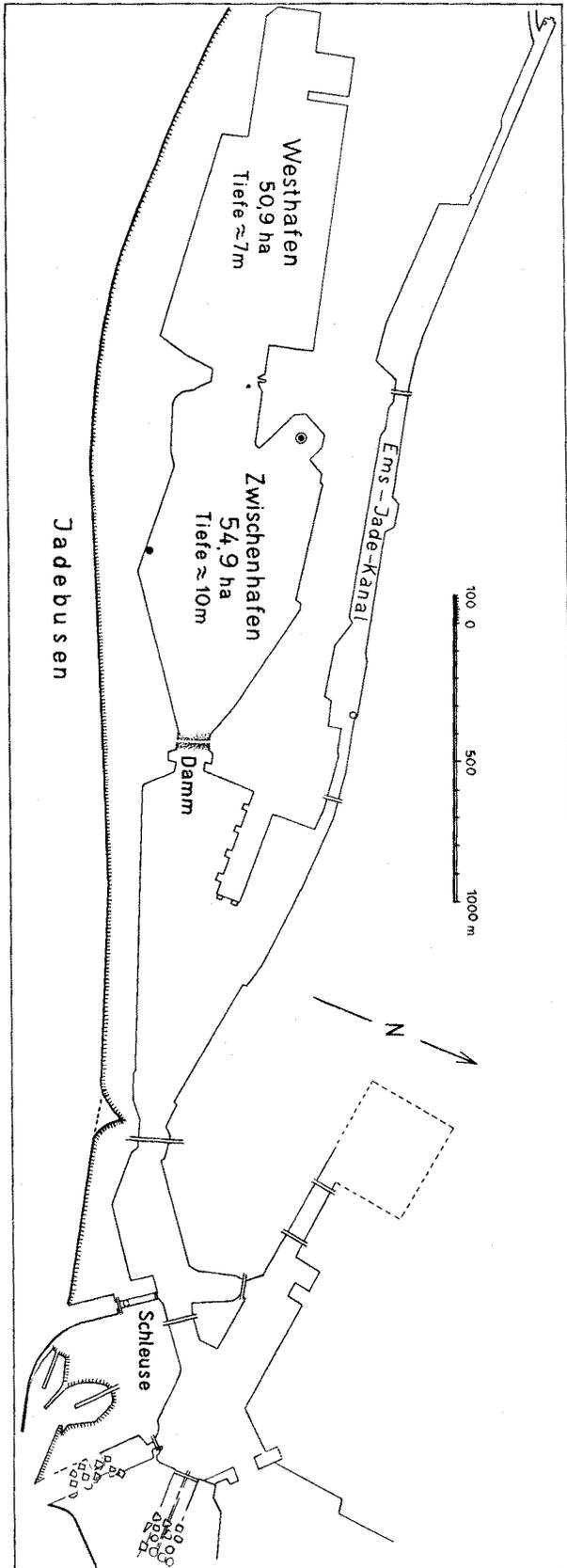


Abb. 1. Das Untersuchungsgebiet. Station Dockgrube: ○, Beobachtungsstelle an der In-  
brücke: ● Beobachtungsstelle im Ems-Jade-Kanal: ○.

strebt anscheinend einem zwischen 13 und 15‰ pendelnden Grenzwert zu. Wir haben es folglich mit einem Wasser von geringem Salzgehalt zu tun, das hohe Extinktionswerte aufweist (GILLBRICHT, 1954) und auch bei stärkster Planktonwucherung für marine Verhältnisse stets reich an den untersuchten Pflanzennährstoffen (P,N) gewesen ist. Entsprechend sind die Lebensbedingungen gegenüber dem freien Wasser in dem Sinne verändert, daß wir im abgeschlossenen Hafenbecken mit einem geringen Salzgehalt, einem großen Nährstoffangebot und einer schmalen euphotischen Zone zu rechnen haben.

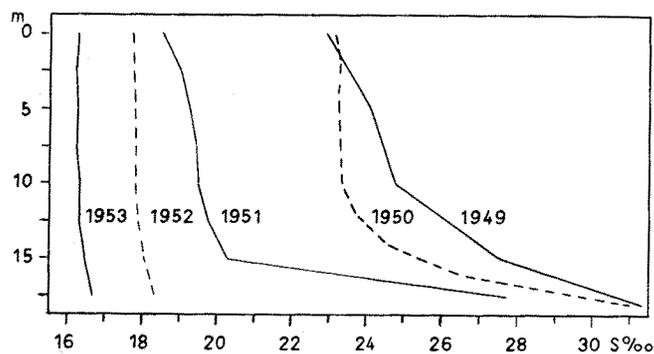


Abb. 2. Mittelwerte des Salzgehaltes der einzelnen Beobachtungsjahre aus der Dockgrube.

Es handelt sich bei Abb. 2 um jährliche Mittelwerte des Salzgehaltes aus verschiedenen Tiefen. Die Proben stammen aus der „Dockgrube“ (Abb. 1). Diese Station wies die größte Wassertiefe (ca. 18 m) auf und wurde daher bevorzugt für Serienuntersuchungen benutzt. Gelegentlich wurden auch auf anderen Stationen Messungen durchgeführt, um so einen Überblick über das Gesamtgebiet zu bekommen. Ferner wurden vom Juli 1952 ab täglich Temperatur und Salzgehalt an der Institutsbrücke gemessen. Diese Bestimmungen wurden vom Januar 1953 ab durch tägliche Planktonproben ergänzt.

Abb. 2 zeigt ferner, daß der Salzgehaltsgradient bis zur Sohle des eigentlichen Hafenbeckens (10 m) nur gering ist, während die abgeschlossene Grube zunächst noch relativ salzreiches Bodenwasser aufweist, das erst 1952 praktisch vollständig verschwunden ist. Das gesamte Hafenwasser ist von diesem Zeitpunkt ab nahezu homohalin. Dementsprechend ist auch die Stabilität geringer und die Durchmischung der Wassermassen von Jahr zu Jahr besser geworden. Dies läßt sich besonders gut am Grad der Durchlüftung zeigen. 1949 ließ sich während des Sommers allenthalben am Boden das völlige Fehlen von Sauerstoff nachweisen. Erst mit Beginn der Vollzirkulation im Herbst besserten sich die Verhältnisse merklich, um 1950 noch günstiger zu werden. Auch in Bodennähe ließen sich bei den meisten Stationen wenigstens geringe Sauerstoffmengen beobachten. Jedoch deutet alles darauf hin, daß in zahlreichen Vertiefungen der Sauerstoff während vieler Monate völlig fehlen dürfte. 1951 war im gesamten Hafenbecken keine bedeutsame Abnahme des Sauerstoffs zum Boden hin mehr nachzuweisen. Eine Ausnahme bildeten lediglich die besonders tiefen Stellen wie z. B. die gut untersuchte Dockgrube. Dafür waren hier die Verhältnisse aber auch extrem. Schon in den vorhergehenden Jahren war in der Tiefe regelmäßig Schwefelwasserstoff zu finden. 1951 waren die Werte sehr hoch und schwankten um  $150 \text{ mg l}^{-1}$ . Von 1952 ab ließ sich kein

nennenswerter Salzgehaltsgradient zum Boden hin mehr beobachten. Folglich wurde auch das Tiefenwasser wenigstens während der Wintermonate voll von der Zirkulation erfaßt und gut durchmischt, so daß sich erst spät im Jahre Sauerstoffmangel und eine leichte  $H_2S$ -Bildung feststellen ließ.

### Das Frühjahrsmaximum

Zunächst richten wir unsere Aufmerksamkeit auf die ausgeprägte Frühjahrswachung des Phytoplanktons und wollen versuchen, durch möglichst zahlreiche Messungen in verschiedenen Tiefen einen Einblick in Ablauf und

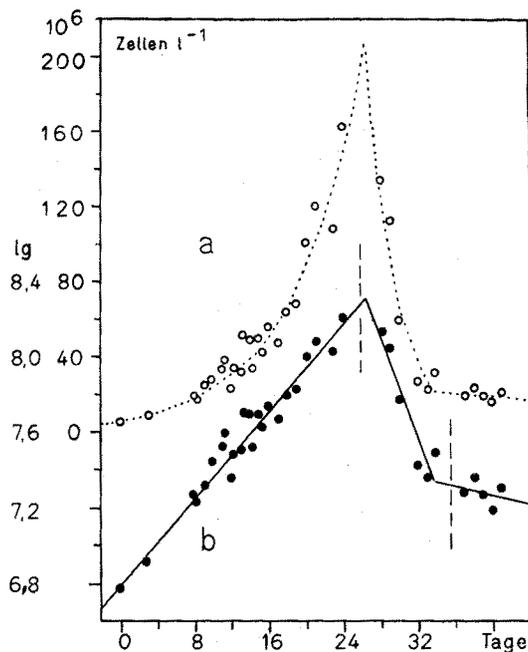


Abb. 3. Zeitliche Entwicklung der Oberflächenwerte von *Skeletonema costatum* im Frühjahr 1951 in der Dockgrube, a linear und b logarithmisch aufgetragen. Die unterbrochen eingezeichneten Senkrechten geben bei dieser und den folgenden Abbildungen die für die Rechnung angenommenen Grenzen zwischen den einzelnen Geraden an.

Ursachen der Entwicklung, Änderung der Tiefenverteilung usw. zu gewinnen. Da wir bereits oben (S. 143) das große Nährstoffangebot erwähnt haben, ist vor allem das Ende des Maximums von Bedeutung, denn zumeist wird hierfür Nährstofferschöpfung verantwortlich gemacht, die in unserem Falle nicht in Frage kommen dürfte. Entsprechend nimmt man eine ständig abnehmende Wachstumsintensität an, die schließlich zu einer Verminderung der Zellzahlen und somit zum Ende der Planktonblüte führt.

Die Masse des Phytoplanktons wird im Hafenbecken von *Skeletonema costatum* gestellt. Daneben kommt noch eine Species von *Coscinodiscus* regelmäßig in auswertbaren Mengen vor. Ein paar weitere Arten treten nur in einzelnen Jahren in hinreichender Anzahl auf. Als einzige Peridinee läßt sich *Peridinium triquetrum* (*Heterocapsa triquetra*) 1951 und 1952 ausreichend häufig beobachten.

Abb. 3 zeigt die Entwicklung von *Skeletonema* an der Oberfläche der Dockgrube im Jahre 1951. Die erste Messung (17. 3.) hat willkürlich den Tageswert „0“ erhalten. Die lineare Darstellung zeigt deutlich das immer raschere Anwachsen der Planktonwerte und anschließend ihr allmähliches Abklingen.

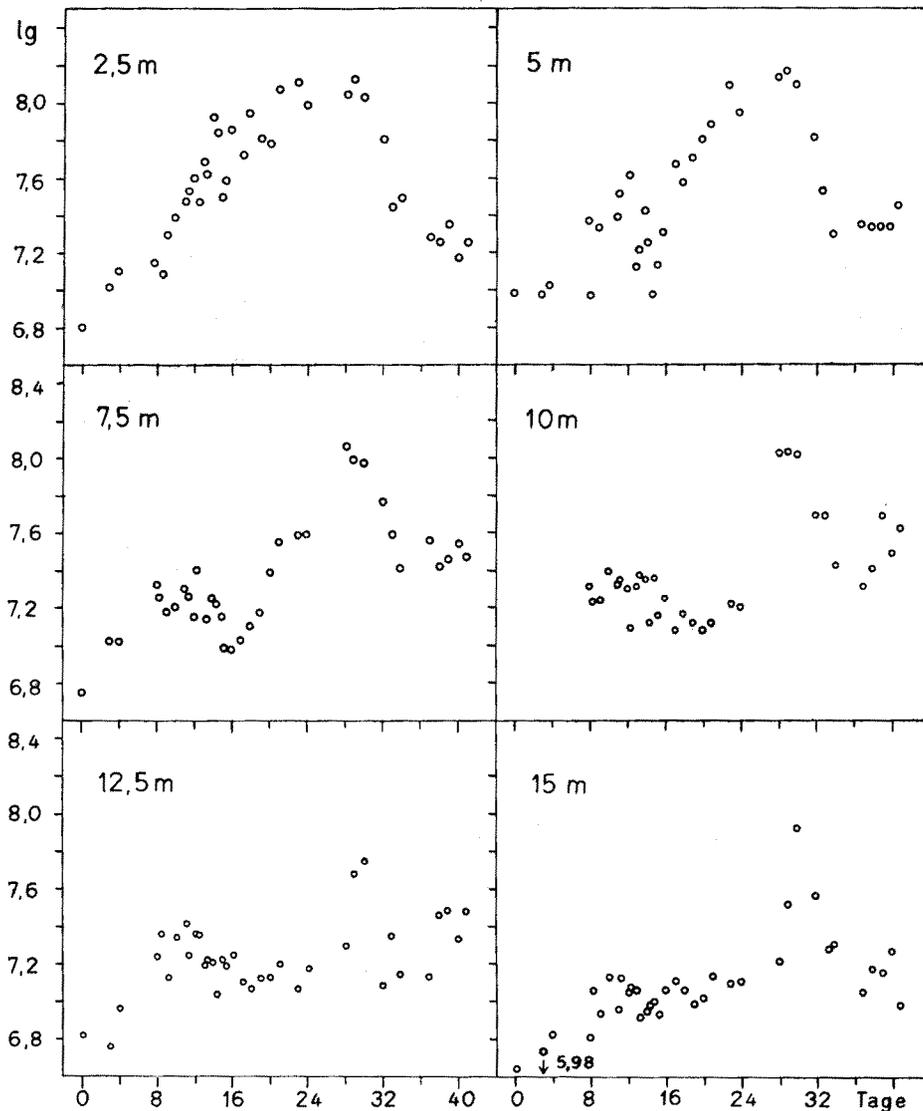


Abb. 4. Zeitliche Entwicklung der Werte aus verschiedenen Tiefen von *Skeletonema costatum* im Frühjahr 1951 in der Dockgrube in logarithmischer Darstellung.

Es hat den Anschein, als wäre die Zu- bzw. Abnahme der Zellzahlen stets der Größe der Population unmittelbar proportional, als hätten wir es also mit der theoretisch primitivsten Form der Bestandsänderung zu tun. Mathematisch lassen sich derartige Wachstumskurven durch Benutzung von Logarithmen zu Geraden strecken. In Abb. 3b ist dies geschehen. Vor allem hinsichtlich des aufsteigenden Astes dürfte an der Berechtigung unseres Verfahrens kein

Zweifel bestehen. Dem Schnittpunkt der Geraden im Maximum kommt natürlich keine Realität zu. Wir können über die tatsächlichen Vorgänge während dieser Tage nichts aussagen, da wegen stürmischen Wetters nicht gemessen werden konnte. Der logarithmische Abfall tritt jedoch wieder deutlich hervor. Der Knick in der Geraden nach etwa 34 Tagen läßt sich auf Grund dieses einen Diagramms nicht ohne Willkür festlegen.

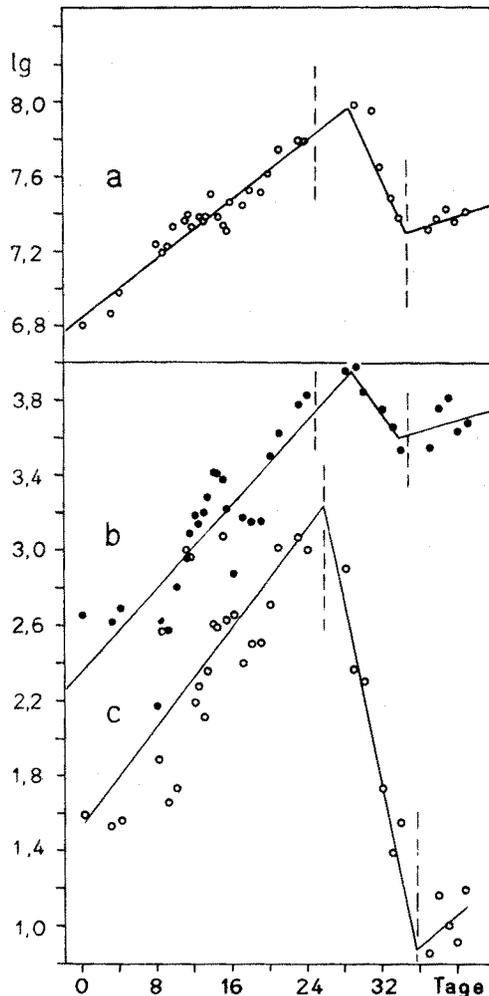


Abb. 5. Zeitliche Entwicklung von *Sceltonema costatum* (a), *Coscinodiscus* spec. (b) und *Thalassiosira gravida* (c) im Frühjahr 1951 in der Dockgrube. Mittelwerte von 0 bis 15 m in logarithmischer Darstellung.

Abb. 4 gibt die Planktonentwicklung in den verschiedenen Tiefen wieder. Die sauberen Verhältnisse an der Oberfläche verwischen mehr und mehr. In 15 m tritt eigentlich nur noch ein scharfes Maximum nach 30 Tagen hervor. Es hat ganz den Anschein, als sei um diese Zeit das Plankton der Oberfläche gleichmäßig über die ganze Tiefe verteilt worden<sup>1)</sup>. Tatsächlich hat es sich an

<sup>1)</sup> Die Proben dicht über dem Boden (17,5 m) wurden bei allen derartigen Überlegungen nicht berücksichtigt.

anderen Beobachtungsreihen zeigen lassen, daß derartige Ereignisse u. U. zu großen Streuungen der Oberflächenwerte führen können. Um derartige Störungen weitgehend auszuschalten, werden deshalb hinfort für unsere Betrachtungen Mittelwerte der gesamten Wassersäule (0 bis 15 m) benutzt, obschon hierdurch bisweilen die auftretenden Gradienten gemildert werden dürften. Das so entstehende Bild für *Skeletonema* zeigt Abb. 5a. Im Gegensatz zu Abb. 3 ergibt sich jetzt nach 34 Tagen ein erneuter Anstieg. Die Zellzahl nimmt also insgesamt zu, während wir an der Oberfläche eine ständige Abnahme haben. Ein qualitativ völlig gleiches Bild zeigen *Coscinodiscus spec.* und *Thalassiosira gravida* (Abb. 5b u. c). Vor allem überrascht die Übereinstimmung der Umkehrpunkte bei den verschiedenen Arten, wie auch ein Längsschnitt während dieser Zeit die gleichen Verhältnisse für das gesamte Untersuchungsgebiet aufzeigt. Wie ist diese plötzliche Änderung der Wachstumsintensität zu erklären? Mit Minimumstoffen ist im Wasser des Hafenbeckens nicht zu rechnen, wie z. T. (P,N) gezeigt werden konnte. Diese dürften auch — genau wie schädigende Stoffwechselprodukte — eine allmähliche Änderung des Wachstums bewirken und wohl kaum alle Arten gleichzeitig erfassen. Wir können jedoch mit einer gewissen Berechtigung wechselnde Turbulenzverhältnisse verantwortlich machen, da sich z. Zt. der Maximalentwicklung stürmisches Wetter und zugleich ein Auftreten großer Planktonzahlen in der Tiefe beobachten ließ (S. 146). Um diese Vermutung zu stützen, zeichnen wir zweckmäßig Vertikalkurven der hydrographischen Daten zu den verschiedenen Wachstumsperioden (Abb. 6). Tatsächlich zeigt sich deutlich, daß der Abfall der Planktonzahlen mit einer Instabilität der Oberschicht verbunden ist, während die Dichte vor- und nachher auch in diesem Bereich zur Tiefe hin merklich zunimmt.

Es erhebt sich nunmehr die Frage, in welcher Weise eine Erhöhung der Turbulenz schädigend auf die Planktonentwicklung einwirken kann. Es ist schließlich bekannt, daß die Planktondiatomeen ständig absinken und nur durch eine entsprechende Durchmischung in hinreichender Anzahl in der euphotischen Zone verbleiben. Ebenfalls für die Versorgung der Oberschicht mit Nährstoffen sind die Austauschvorgänge von Bedeutung. Übersteigt die Turbulenz jedoch ein gewisses Maß, so verteilt sich das Plankton mehr oder weniger gleichmäßig über einen großen Tiefenbereich. Das Durchmischungsgebiet reicht dann von der Oberfläche bis zum Boden bzw. bis zur Sprungschicht. Entscheidend ist das Verhältnis dieser Zone zu dem für die Assimilation geeigneten Bereich (RILEY, STOMMEL und BUMPUS, 1949). Nur wenn jede Zelle im Durchschnitt lange genug dem Lichte ausgesetzt ist, kann sich der Bestand behaupten. Diese Voraussetzung ist jedoch selbst in manchen Meeresteilen nicht erfüllt (SVERDRUP, JOHNSON und FLEMING, 1946). Folglich sollte man annehmen, daß in dem stark gefärbten und getrübbten Hafenwasser mit seiner schmalen Assimilationszone die Lage besonders instabil ist, und schon relativ kleine Turbulenzänderungen die Vermehrung des Planktons zum Erliegen bringen können. Es ist daher auch nicht weiter verwunderlich, wenn die Turbulenz das Ende der Frühjahrswucherung bedingt. Wegen der besonderen Verhältnisse scheint es jedoch nicht angebracht, diesen Zusammenhang ohne sehr kritische Prüfung auf das freie Wasser zu übertragen.

Gleichzeitig mit dem Auftreten der instabilen Oberschicht bildet sich in 10 m Tiefe eine ausgeprägte Sprungschicht heraus. Die Folge hiervon ist wiederum, daß hier das Phytoplankton in großer Zahl angereichert wird.

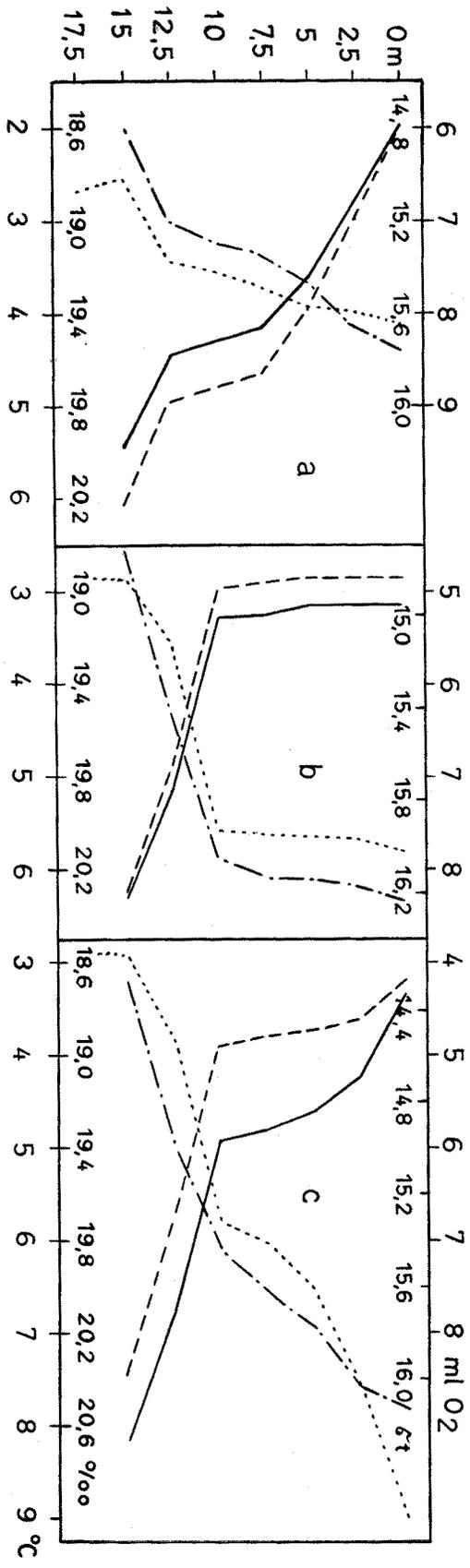


Abb. 6. Vertikalkurven von Temperatur (·····), Salzgehalt (---) und Sauerstoff (—) vom Frühjahr 1951 aus der Dodgegrube z. Zt. des ersten Anstiegs (a), des Abfalls (b) und des zweiten Anstiegs (c).

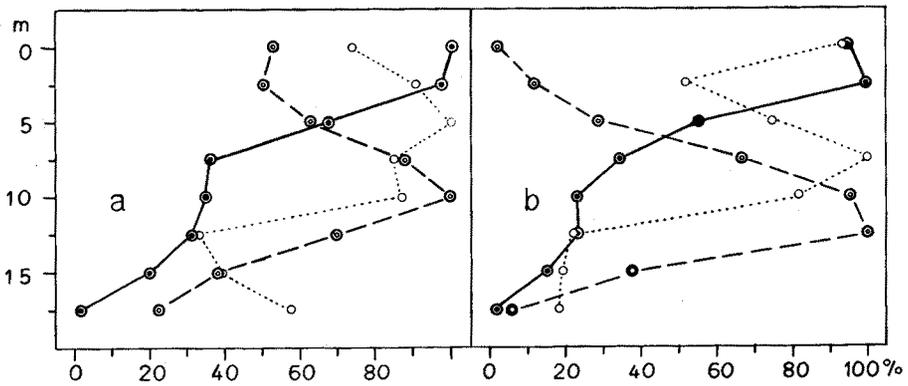


Abb. 7. Relative Vertikalkurven von *Sceletonema costatum* (a) und *Coscinodiscus spec.* (b) im Frühjahr 1951 in der Dockgrube. Verteilung während des ersten Anstiegs (○—), des Abfalls (○....) und des zweiten Anstiegs (⊙—).

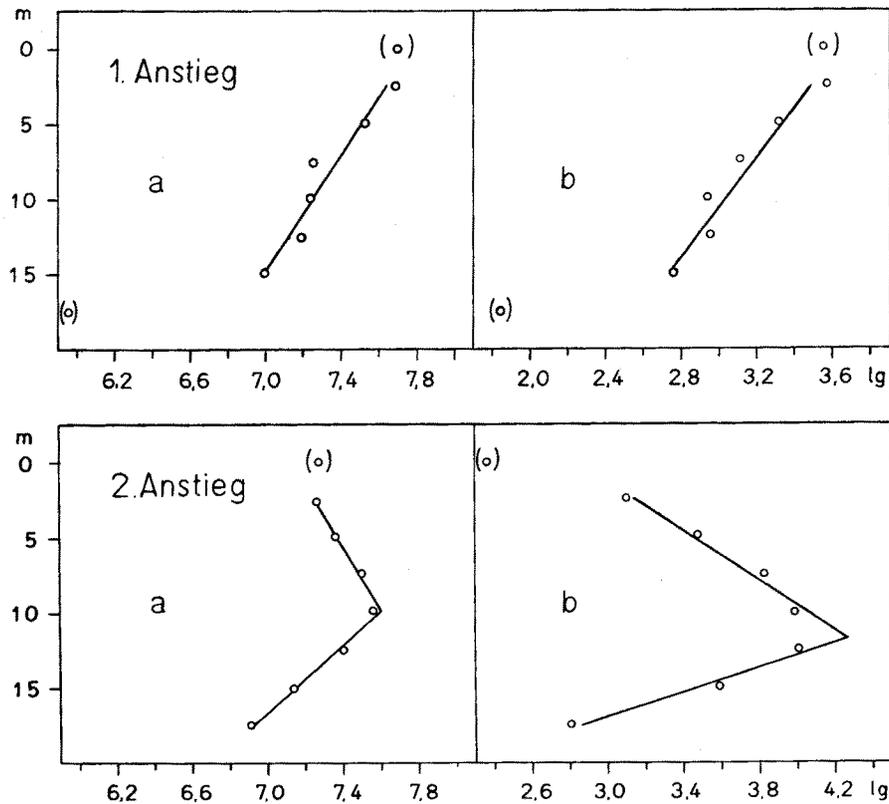


Abb. 8. Logarithmische Tiefenverteilung von *Sceletonema costatum* (a) und *Coscinodiscus spec.* (b) im Frühjahr 1951 in der Dockgrube während des ersten und zweiten Anstiegs.

Während sich zunächst noch ein Übergangsstadium beobachten läßt, haben wir beim zweiten Anstieg schon recht klare Verhältnisse, wie Abb. 7 für *Sceletonema* und *Coscinodiscus* zeigt<sup>2)</sup>. Es wurde hier wie auch in vielen späteren

<sup>2)</sup> Diese beiden Arten lieferten wegen ihrer großen Individuenzahl stets die saubersten Kurven.

Fällen bei der Darstellung mit „relativen Werten“ gearbeitet, d. h. die höchste Zahl von jeder Vertikalkurve ist gleich 100% gesetzt worden.

Wie sehr die Tiefenverteilung beim ersten und zweiten Anstieg theoretischen Überlegungen entspricht, ist aus Abb. 8 zu ersehen. Die Individuenzahl nimmt beim ersten Anstieg bei beiden Arten logarithmisch mit der Tiefe ab, wie dies bei gleichmäßig absinkenden und sich zersetzenden Organismen auch zu fordern ist. Lediglich Oberfläche und Boden zeigen nicht zu verwundernde Störungen. Viel überraschender jedoch ist der Tatbestand beim zweiten Anstieg. Im Bereich der neuentstandenen Sprungschicht bilden sich ausgesprochene Planktonmaxima heraus, obgleich in dieser Tiefe die Lichtmenge zu einer starken Assimilation nicht vorhanden ist (GILLBRICHT, 1954). Der Eindruck in Abb. 8 ist nichtsdestoweniger der, daß sich *Skeletonema* und *Coscinodiscus* von ihrem Maximum aus logarithmisch nach oben und unten ausbreiten, wobei allerdings der Gradient zur Oberfläche hin etwas geringer ist. Offenbar ist die Dichtezunahme zur Tiefe in dieser Zone ausreichend, die Diatomeen rein passiv schweben zu lassen, wie dies auch für einige Arten des Zooplanktons schon gezeigt wurde (HARDER, 1954, GILLBRICHT, 1954).

Abb. 8 läßt ferner erkennen, daß in etwa 10 m Tiefe die Meßpunkte beim ersten Anstieg deutlich von der Geraden abweichen. Nun ist in diesem Bereich die Schichtung relativ instabil (Abb. 6), so daß wir hier mit einer erhöhten Turbulenz rechnen können. Tragen wir entsprechend die Logarithmen der Planktonzahlen gegen die Dichte des Seewassers auf, so ergibt sich tatsächlich eine recht gute lineare Beziehung (Abb. 9). Die Vertikalverteilung wird also auf dieser Entwicklungsphase sicherlich weitgehend von der Stabilität und somit von der Turbulenz bestimmt.

Es folgen jedoch nicht alle Arten dem bisher beschriebenen Entwicklungsgang. *Peridinium triquetrum* z. B. zeigt bei großer Streuung der Werte während des ganzen Zeitraumes eine Zunahme der Individuenzahl (Abb. 10). Diese Peridinee ist eben als kinetische Form weniger von den hydrographischen Gegebenheiten abhängig. Entsprechend erweist sie sich auch in ihrer Vertikalverteilung als extreme Oberflächenform, die bis zuletzt nur eine relativ geringe Anreicherung in der Sprungschicht zeigt (Abb. 11). Die logarithmische Darstellung liefert folglich nur wenig befriedigende Ergebnisse.

Recht eigenartig ist auch das Verhalten von *Rhizosolenia hebetata semispina*. Diese Diatomee vermehrt sich ebenfalls während der ganzen Beobachtungszeit (Abb. 12), wenn auch recht langsam. Zunächst ist sie gleichmäßig über die gesamte Wassersäule verteilt, um sich dann nur zögernd auf die Sprungschicht einzustellen und ohne daher bis zum Ende der Untersuchung eine mathematisch auswertbare Tiefenverteilung zu liefern (Abb. 13). Es hat ganz den Anschein, als hätten wir es hier mit einer Form zu tun, die in einem weiten Lichtbereich zu gedeihen vermag und sich folglich in verschiedenen Tiefen gleich gut vermehrt. Allerdings erlauben die geringen Absolutzahlen keine zuverlässigen Aussagen.

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen führte unsere Untersuchung im Jahre 1953, die erst am 8. April begonnen wurde. Die Abbildung 14 zeigt die Entwicklung bei den Diatomeenarten, die in hinreichender Menge angetroffen wurden. Jedoch war das Wachstum bei den einzelnen Arten verschieden lange kurvenmäßig auswertbar, um dann Nullwerte zu ergeben oder zu völlig unkontrollierbaren Streuungen zu führen, so daß entsprechend verschiedene Beobachtungszeiten resultieren. Die Vertikalverteilung von *Skeletonema* und

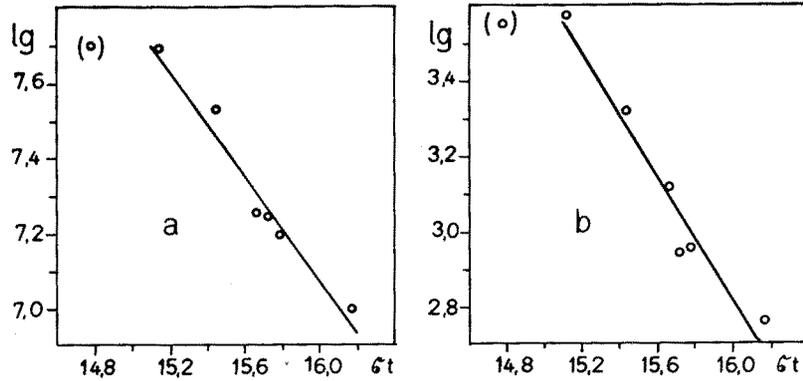


Abb. 9. Beziehung zwischen den Logarithmen der Planktonzahlen von *Skeletonema costatum* (a) bzw. von *Coscinodiscus spec.* (b) und der Dichte im Frühjahr 1951 in der Dockgrube z. Zt. des ersten Anstiegs.

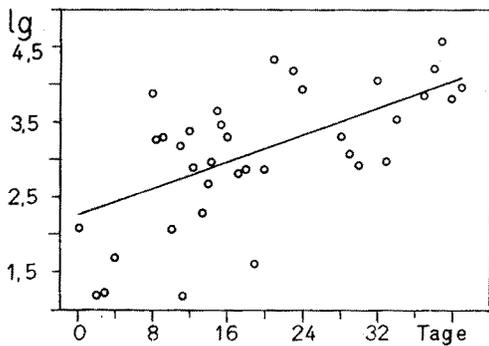


Abb. 10. Zeitliche Entwicklung von *Peridinium triquetrum* im Frühjahr 1951 in der Dockgrube. Mittelwerte von 0 bis 15 m in logarithmischer Darstellung.

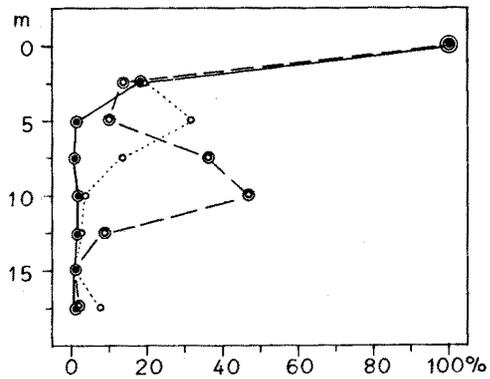


Abb. 11. Relative Vertikalkurven von *Peridinium triquetrum* im Frühjahr 1951 in der Dockgrube. Bezeichnungen wie in Abb. 7.

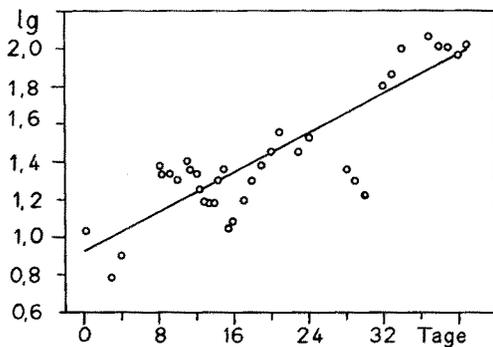


Abb. 12. Zeitliche Entwicklung von *Rhizosolenia hebetata semispina* im Frühjahr 1951 in der Dockgrube. Mittelwerte von 0 bis 15 m in logarithmischer Darstellung.

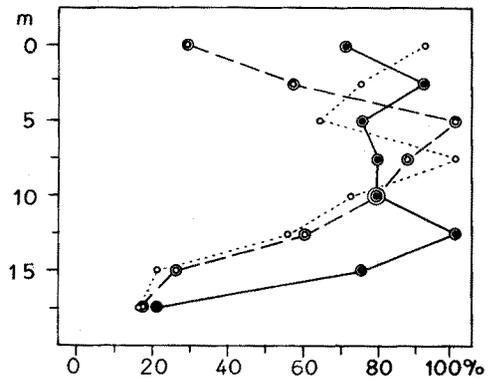


Abb. 13. Relative Vertikalkurven von *Rhizosolenia hebetata semispina* im Frühjahr 1951 in der Dockgrube. Bezeichnungen wie in Abb. 7.

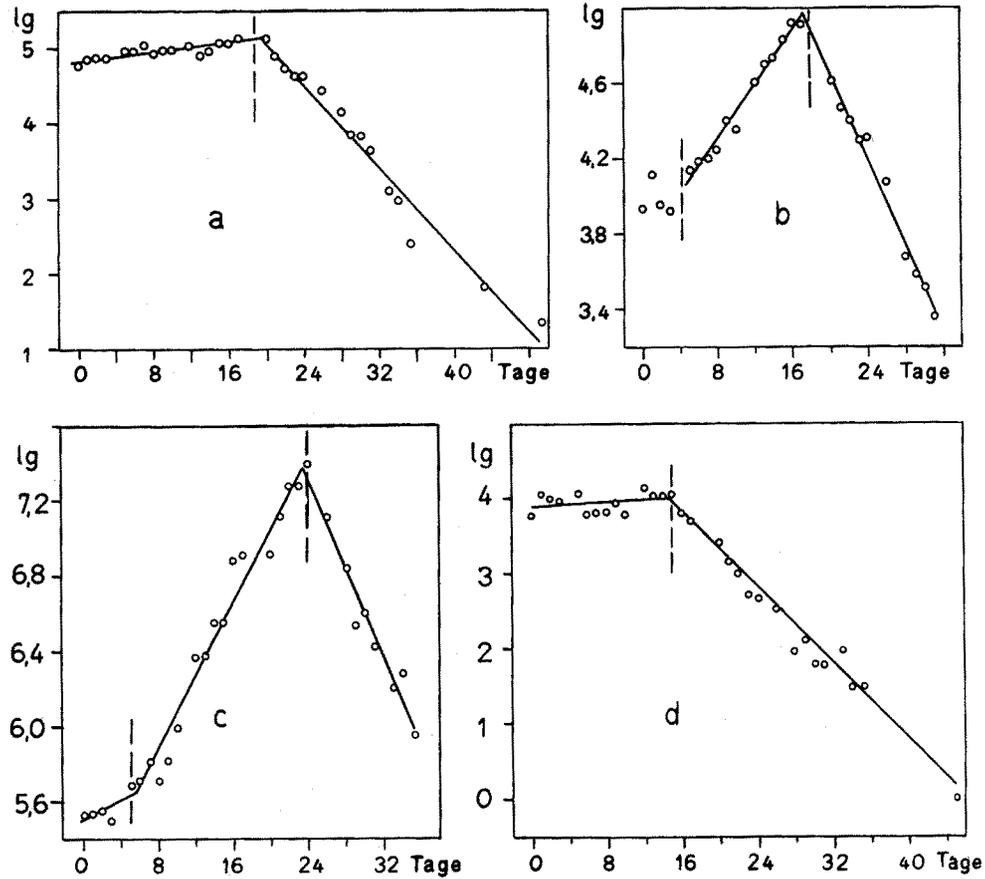


Abb. 14. Zeitliche Entwicklung von *Goscinodiscus spec.* (a), *Detonula confervacea* (b), *Skeletonema costatum* (c) und *Chaetoceros similis* (d) im Frühjahr 1953 in der Dockgrube. Mittelwerte von 0 bis 15 m in logarithmischer Darstellung.

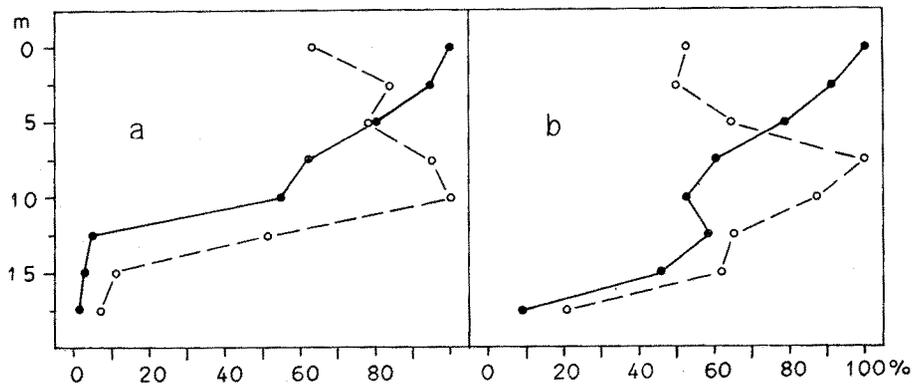


Abb. 15. Relative Vertikalkurven von *Skeletonema costatum* (a) und *Goscinodiscus spec.* (b) im Frühjahr 1953 in der Dockgrube. Verteilung während des Anstiegs (●—) und während des Abfalls (○—).

*Coscinodiscus* ist in Abb. 15 wiedergegeben, die entsprechende logarithmische Darstellung in Abb. 16. Die Abbildungen zeigen also qualitativ genau das Bild, das sich auch im Jahre 1951 ergeben hatte, so daß sich eine Beschreibung der Einzelheiten erübrigt.

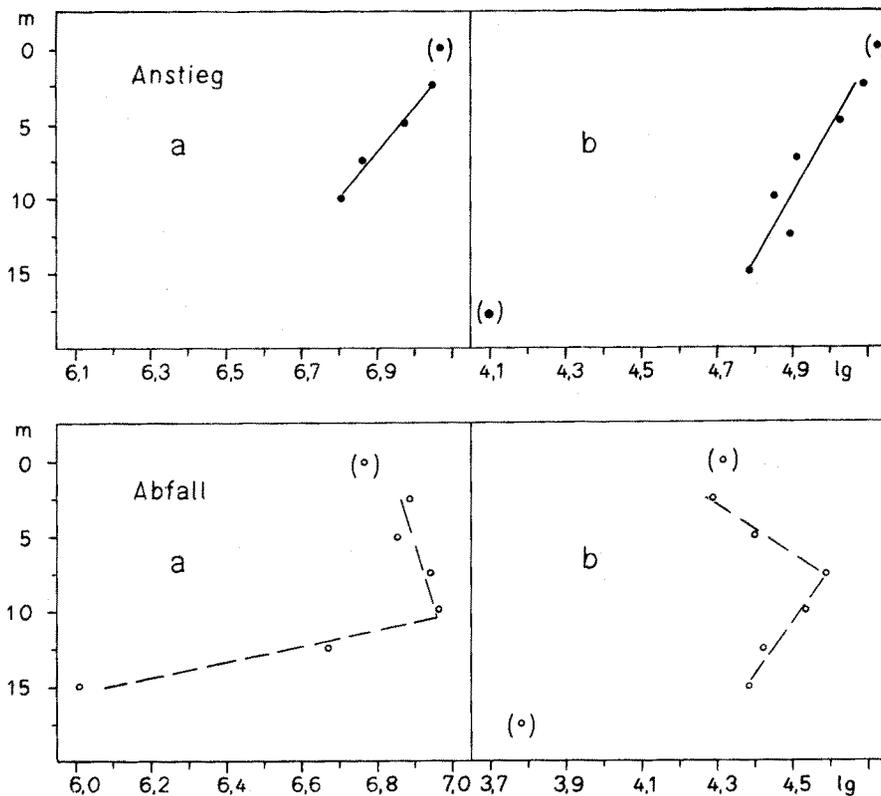


Abb. 16. Logarithmische Tiefenverteilung von *Sceletonema costatum* (a) und *Coscinodiscus* spec. (b) im Frühjahr 1953 in der Dockgrube während des Anstiegs und des Abfalls.

Es liegt folglich die Vermutung nahe, daß wiederum Änderungen der Turbulenz die biologische Entwicklung bedingt haben. Die hydrographischen Daten beim Anstieg und beim Abfall (Abb. 17) zeigen jedoch keine derartig ausgeprägten Unterschiede wie 1951 (Abb. 6). Deutlich zu erkennen ist lediglich die Ausbildung einer schwachen Sprungschicht in 7,5 m Tiefe. Für eine Zunahme des Austausches in den oberen Metern sprechen allenfalls die Vertikalkurven des Sauerstoffs<sup>3)</sup>. Bei den übrigen Komponenten sind eben die Gradienten von Anfang an viel zu gering. Um nun trotzdem zuverlässig zu den gewünschten Angaben zu kommen, untersuchen wir einmal das Eindringen der Temperatur in die obersten Wasserschichten. Der Oberflächenwert wird

<sup>3)</sup> Gleichzeitig ist in Abb. 17 gut zu erkennen, daß die O<sub>2</sub>-Werte beim Anstieg der Planktonzahlen wesentlich höher liegen als beim Abfall. Die pH-Werte hingegen hinken hinter der biologischen Entwicklung her und geben beim Abfall wesentlich höhere Mittelwerte, was auch theoretisch zu fordern ist (GILLBRICHT, 1953). Für die leihweise Überlassung des zur pH-Messung notwendigen ELKO II von Zeiß danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

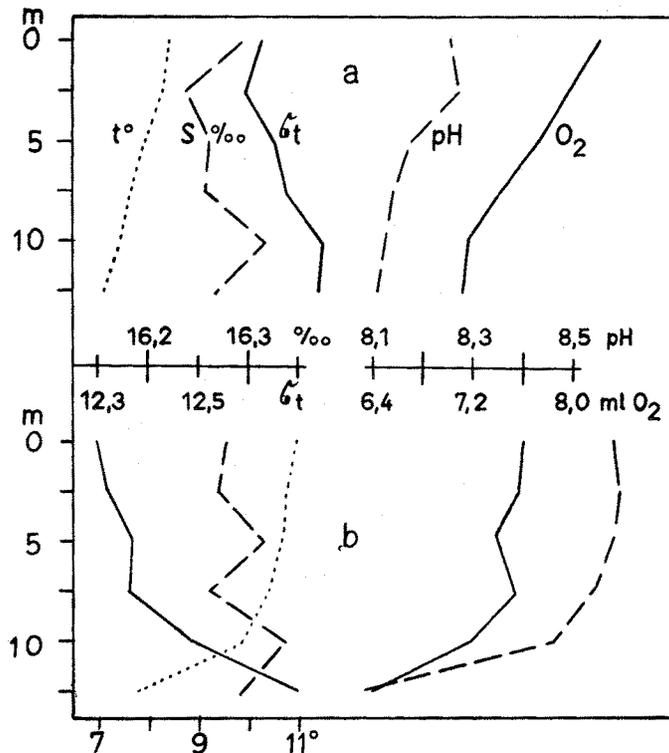


Abb. 17. Vertikalkurven der hydrographischen Daten vom Frühjahr 1953 aus der Dockgrube z. Zt. des Anstiegs (a) und des Abfalls (b).

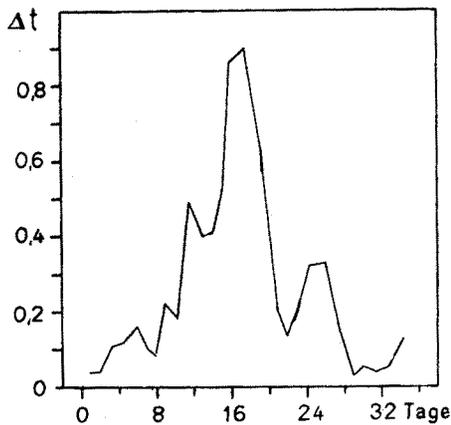


Abb. 18. Dreifach übergreifende Mittel der Temperaturdifferenz zwischen 2,5 und 5 m Tiefe in der Dockgrube im Frühjahr 1953.

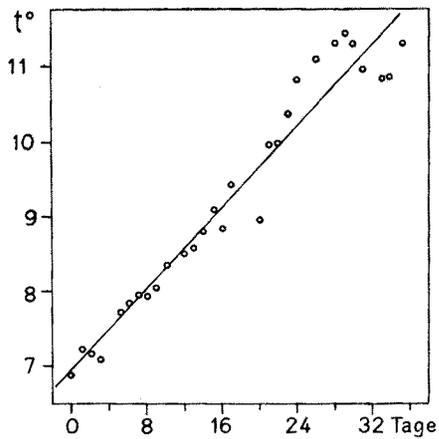


Abb. 19. Erwärmung des Wassers der Dockgrube im Frühjahr 1953. Mittelwerte von 0 bis 7,5 m Tiefe.

hierzu verworfen, um kurzzeitige Störungen weitgehend auszuschließen, und einfach die Temperaturdifferenz zwischen 2,5 und 5 m Tiefe bestimmt (Abb. 18). Die hieraus ersichtliche Abnahme des Gradienten nach etwa 17 Tagen, die eine Zunahme der Turbulenz anzeigt, deckt sich genau mit dem Umschlagsbereich der Planktonentwicklung. Wegen der labilen Lage stellen die ver-

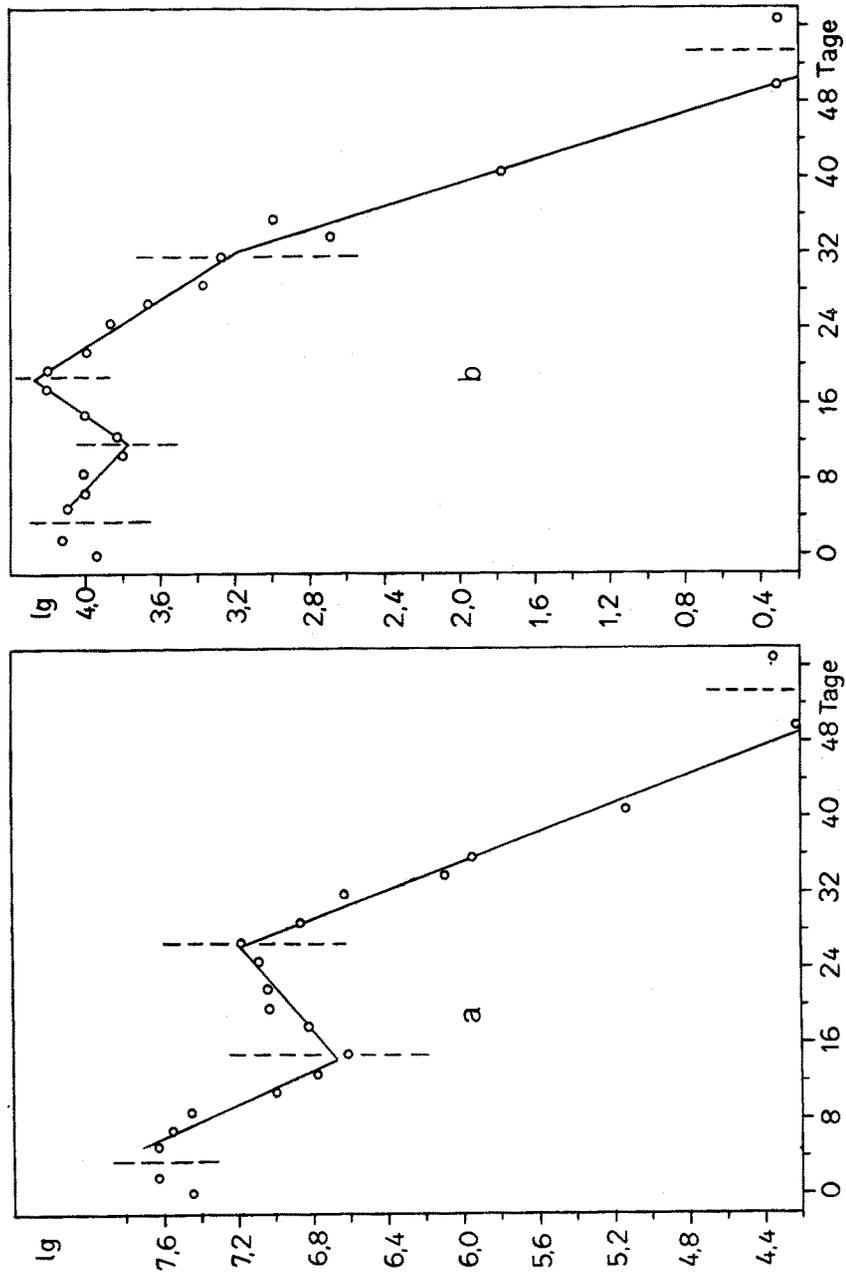


Abb. 20. Zeitliche Entwicklung von *Sceltonema costatum* (a) und *Coscinodiscus spec.* (b) im Frühjahr 1952 in der Dockgrube. Mittelwerte von 0 bis 15 m in logarithmischer Darstellung. Das Diagramm beginnt mit dem 10. April.

schiedenen Arten im Gegensatz zu 1951 ihr Wachstum jedoch nicht gleichzeitig ein, sondern folgen einander im Verlaufe weniger Tage (Abb. 14)<sup>4)</sup>. Um noch sicherzustellen, daß die Kurve in Abb. 18 tatsächlich eine Folge veränderter Turbulenz ist, wurde der Verlauf der Erwärmung des Oberflächenwassers untersucht (Abb. 19). Da wir hierbei eine praktisch lineare Beziehung zwischen Zeit und Temperatur erhalten, können wir also auch in diesem Jahre eine Zunahme der Turbulenz für das Ende der Frühjahrswucherung der Diatomeen verantwortlich machen.

Die Ergebnisse aus dem Jahre 1952 sind hingegen weitaus weniger befriedigend. Die Wachstumskurven der Diatomeen sind sehr unстет (Abb. 20).

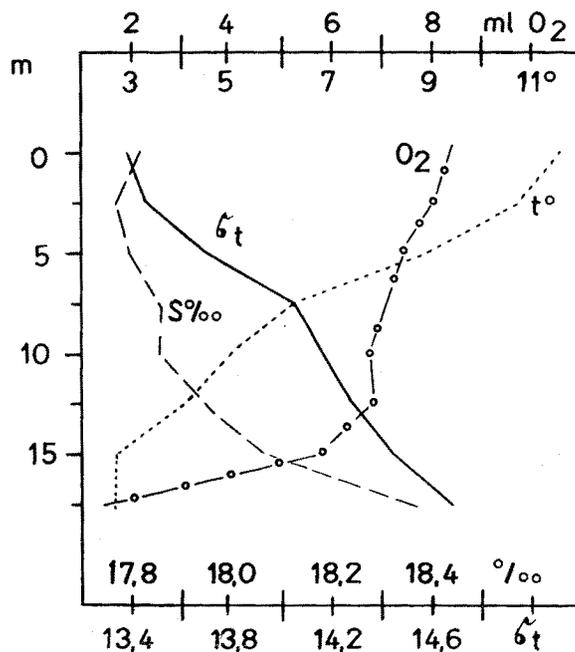


Abb. 21. Vertikalkurven der hydrographischen Daten vom 10. 4. bis zum 16. 5. 1952 aus der Dockgrube.

Nach unseren bisherigen Erfahrungen sollten wir versuchen, diese Beobachtung mit den hydrographischen Gegebenheiten in Zusammenhang zu bringen. Die entsprechenden Daten sind in Abb. 21 wiedergegeben. Die Dichteunterschiede entsprechen größenordnungsmäßig den Verhältnissen des Jahres 1951 (Abb. 6). Auffallend ist die Sprungschicht zwischen 2,5 und 7,5 m, während die oberen Meter relativ instabil erscheinen. Bei der starken Eigenfärbung des Wassers, die nur in einer schmalen Schicht den Diatomeen die Assimilation erlaubt, ist jedoch auch eine so kleine Turbulenzzone schon ausreichend, die Planktonentwicklung grundsätzlich zu beeinflussen. Tragen wir entsprechend den zeitlichen Verlauf der Stabilität der Oberschicht gesondert auf, so ergibt sich das Bild in Abb. 22. Nun können wir mit gutem Grund eine Zunahme der Stabilität

<sup>4)</sup> Diese Labilität dürfte wohl auch der Grund für die insgesamt stark verminderte Planktonproduktion sein.

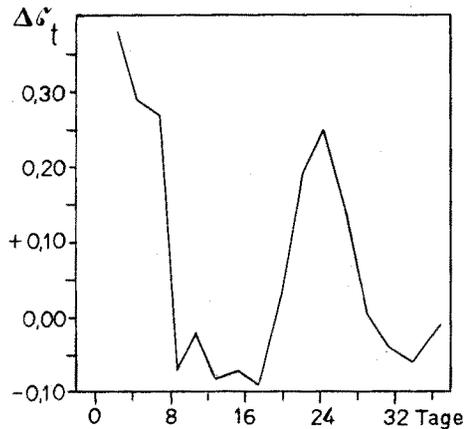


Abb. 22. Dreifach übergreifende Mittel des Dichteunterschiedes zwischen 2,5 und 0 m Tiefe in der Dockgrube im Frühjahr 1952.

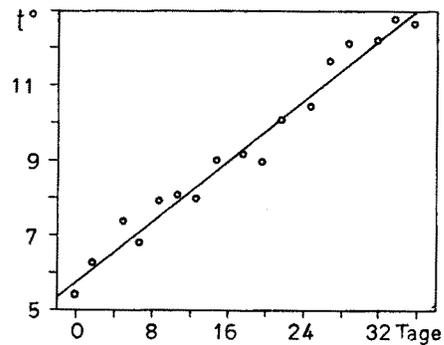


Abb. 23. Erwärmung des Wassers in der Dockgrube im Frühjahr 1952. Mittelwerte von 0 bis 7,5 m Tiefe.

einem geringen Austausch gleichsetzen bzw. umgekehrt, da die Erwärmung des Wassers während dieser Zeit gleichmäßig erfolgte (Abb. 23). Die gelegentlich auftretende Instabilität dürfte durch die nächtliche Abkühlung an der Oberfläche bedingt sein, da stets am zeitigen Vormittag gemessen wurde.

*Skeletonema* (Abb. 20a) folgt in seinem Wachstumsverlauf hinreichend den Stabilitätsänderungen. Bei *Coscinodiscus* (Abb. 20b) ist dieser Zusammenhang weniger gut. Es ist jedoch zu bedenken, daß auch die in geringer Tiefe gelegene Sprungschicht während der Beobachtungszeit mancherlei Veränderungen erfährt und vor allem langsam in die Tiefe wandert. Dies macht die Verhältnisse derart unübersichtlich, daß an eine exakte Übereinstimmung der verschiedenen Kurven nicht gedacht werden kann. Aus diesem Grunde

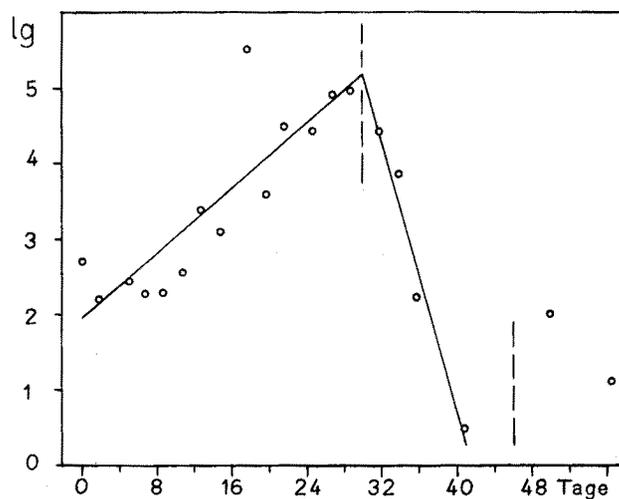


Abb. 24. Zeitliche Entwicklung von *Peridinium triquetrum* im Frühjahr 1952 in der Dockgrube. Mittelwerte von 0 bis 15 m in logarithmischer Darstellung.

mußte auf die mathematische Auswertung der Vertikalverteilung verzichtet werden. Immerhin scheinen aber die Beobachtungen für einen Zusammenhang zwischen Planktonwachstum und Turbulenz zu sprechen.

Auffällig ist auch die Wachstumskurve von *Peridinium triquetrum* (Abb. 24). Während diese Art sich 1951 unabhängig von hydrographischen Gegebenheiten vermehrte (Abb. 10), zeigt sie 1952 eine ganz typische Frühjahrs-

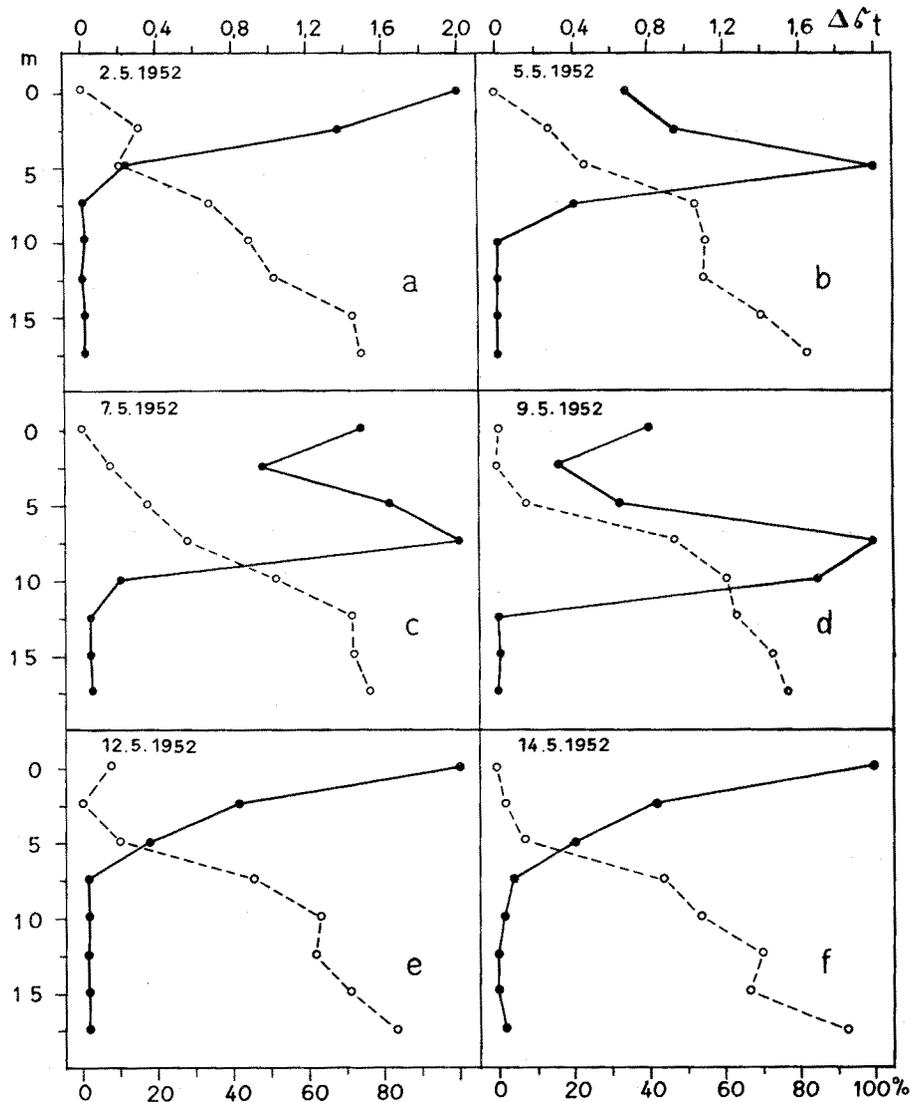


Abb. 25. Relative Vertikalverteilung von *Peridinium triquetrum* (●—) und Dichteunterschied (○—) der einzelnen Meßserien in der Zeit vom 2. bis 14. 5. 1952 aus der Dockgrube.

wucherung mit einem plötzlichen und steilen Abfall. Die Ursache hierfür scheint in dem Verhalten der Sprungschicht zu suchen zu sein. Abb. 25 soll dies durch Vertikalkurven der Dichte und der Peridineenzahlen z. Zt. des Umschlages näher erläutern. Zunächst (a) haben wir noch die typische Verteilung

der (in diesem Gewässer) extremen Oberflächenform<sup>5</sup>), während sich zwischen 5 und 7,5 m Tiefe schon eine Sprungschicht herauszubilden beginnt, die kurze Zeit später (b) bereits *Peridinium triquetrum* zum großen Teil in die Tiefe gezogen hat und dort auch weiterhin festhält (c und d). Hier kann sich die Art jedoch aus Lichtmangel nicht weiter vermehren, und ihr Wachstum hört jählings auf. Während des Abfalls zeigt sich noch einmal eine angenähert normale Verteilung, aber offenbar unter der Wirkung der Sprungschicht nimmt die Individuenzahl zur Tiefe hin weitaus weniger schnell ab. Entsprechend erleidet die Oberschicht ständig einen größeren Substanzverlust als während der Wachstumsphase. Dies scheint hinreichend zu sein, die gesamte Population in kurzer Zeit praktisch völlig verschwinden zu lassen. *Peridinium triquetrum* verhält sich gegenüber Licht und Sprungschicht offenbar ähnlich wie dies bereits früher für *Tintinnopsis beroidea* geschildert wurde (GILLBRICHT, 1954). *Tintinnopsis* bevorzugt im Hafenbecken auch die Oberfläche, reichert sich jedoch sofort in einer Sprungschicht an, wenn diese nicht zu tief liegt und die Individuen mehr oder weniger zufällig (Tageswanderung?) in ihren Machtbereich gelangen und dann festgehalten werden. Jedoch scheint bei *Peridinium* die Reaktion auf das Licht relativ stärker zu sein als die auf Sprungschichten, was bei einem wenigstens bedingt autotrophen Organismus schließlich auch nicht weiter verwundert.

### Die Jahreskurven

Es schien nunmehr noch lohnend zu untersuchen, ob die Gesetzmäßigkeiten der Frühjahrsentwicklung auch zu anderen Zeiten gültig wären. Hierzu wurde im letzten Beobachtungsjahr an der Institutsbrücke (Abb. 1) täglich eine Planktonprobe von der Oberfläche geschöpft. Die entsprechenden Werte von Temperatur und Salzgehalt, deren Bestimmung schon früher begonnen wurde, sind in Abb. 26 wiedergegeben. Für zwei Arten (*Skeletonema* und *Coscinodiscus*) ließen sich die so erhaltenen Zahlen unmittelbar zur Zeichnung von Jahreskurven benutzen (Abb. 27a und 28a), deren Ordinaten jedoch nach dem Vorbilde von LOHMANN (1908) durch Benutzung von Wurzeln verzerrt sind, um so zu einer günstigeren Darstellungsweise zu kommen. Wir erkennen deutlich zunächst nur eine geringe Zunahme der Individuenzahl, bis im Monat März plötzlich eine Wucherung einsetzt, die zu großen Zellzahlen führt und am Ende des Monats April ihr Ende findet. Während der Sommermonate ist der Bestand sehr gering und weist bei *Skeletonema* von Tag zu Tag eine große Streuung auf. Im Spätsommer bzw. Herbst läßt sich ein zweites Maximum beobachten, das in seinen Zellzahlen etwa 10 % der Frühjahrswerte erreicht. Zum Winter hin werden die Zahlen klein, aber relativ beständig. Es wäre nun für theoretische Überlegungen lohnend, die Jahreskurven logarithmisch aufzutragen. Dies ist in Abb. 27b und 28b geschehen<sup>6</sup>).

<sup>5</sup>) Als ausgesprochene Oberflächenform wird *P. triquetrum* auch für den inneren Oslo-Fjord angegeben (BRAARUD, 1945 und HASLE, 1954).

<sup>6</sup>) Hierbei wurde stets wenigstens 1 Zelle/1 angenommen, selbst wenn sich in der Probe keine hatte nachweisen lassen. Dieses Verfahren dürfte bei den geringen untersuchten Wassermengen (10 bzw. 250 ml) durchaus berechtigt sein, da sonst diese Darstellungsweise gar nicht möglich wäre.

Es muß jedoch beachtet werden, daß so Wucherungen weitaus weniger deutlich hervortreten und vor allem der Unterschied zwischen Frühjahr und Herbst stark verwischt wird, die Abbildungen also entsprechend nicht sonderlich anschaulich sind. Da nur die Oberflächenwerte zur Verfügung standen, und die Proben unmittelbar am Ufer geschöpft wurden, ist mit einer großen Streuung der Werte zu rechnen. So gesehen sind die erhaltenen Bilder recht befriedigend.

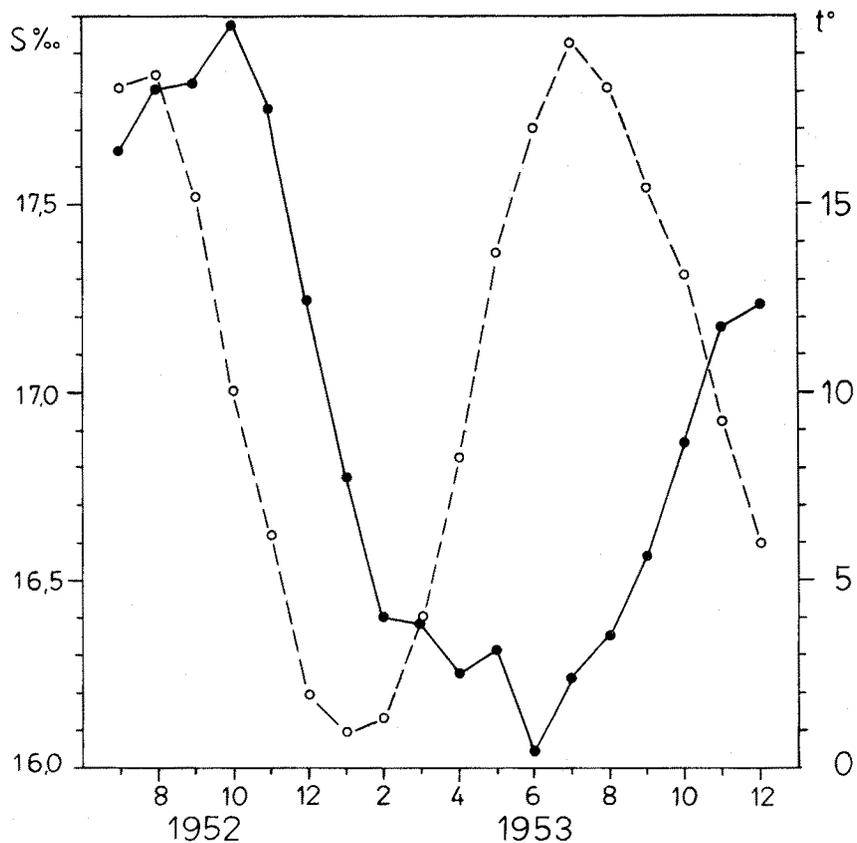


Abb. 26. Monatliche Mittelwerte von Temperatur (○—) und Salzgehalt (●—) am Anleger gemessen (Oberfläche).

Bis zum Ende des Frühjahrsmaximums läßt sich die Planktonentwicklung mit hinreichender Genauigkeit durch eine Reihe von Geraden darstellen. Da 1953 die Verhältnisse schon recht labil waren (S. 154), ist mit einer völligen Übereinstimmung der beiden Kurven nicht zu rechnen. Die Maxima selber decken sich jedoch mit entsprechenden Werten aus der Dockgrube (Abb. 14a und c). Die folgenden Sommermonate bringen dann eine große Schwankung der Werte, die wenigstens bei *Skeletonema* nicht nur methodisch bedingt sein dürfte. Wir müssen vielmehr mit Lebensbedingungen rechnen, bei denen an einzelnen Stellen eine starke Vermehrung möglich ist und an anderen wiederum nicht, so daß wir eine außerordentlich heterogene Verteilung bekommen. Die Ursachen hierfür dürften daher wohl auch nicht in wechselnder Turbulenz

zu suchen sein. Vielmehr wäre eher an eine Schädigung durch das Licht oder die hohe Temperatur zu denken. Zum Herbst hin beginnt dann tatsächlich eine zweite Wucherung, die sehr wohl durch Zunahme der Vermischung (Abkühlung) ihr Ende finden kann. Diese Entwicklung ist allerdings bei *Coscinodiscus* erheblich früher. Hinsichtlich der Turbulenz hatten wir jedoch bereits

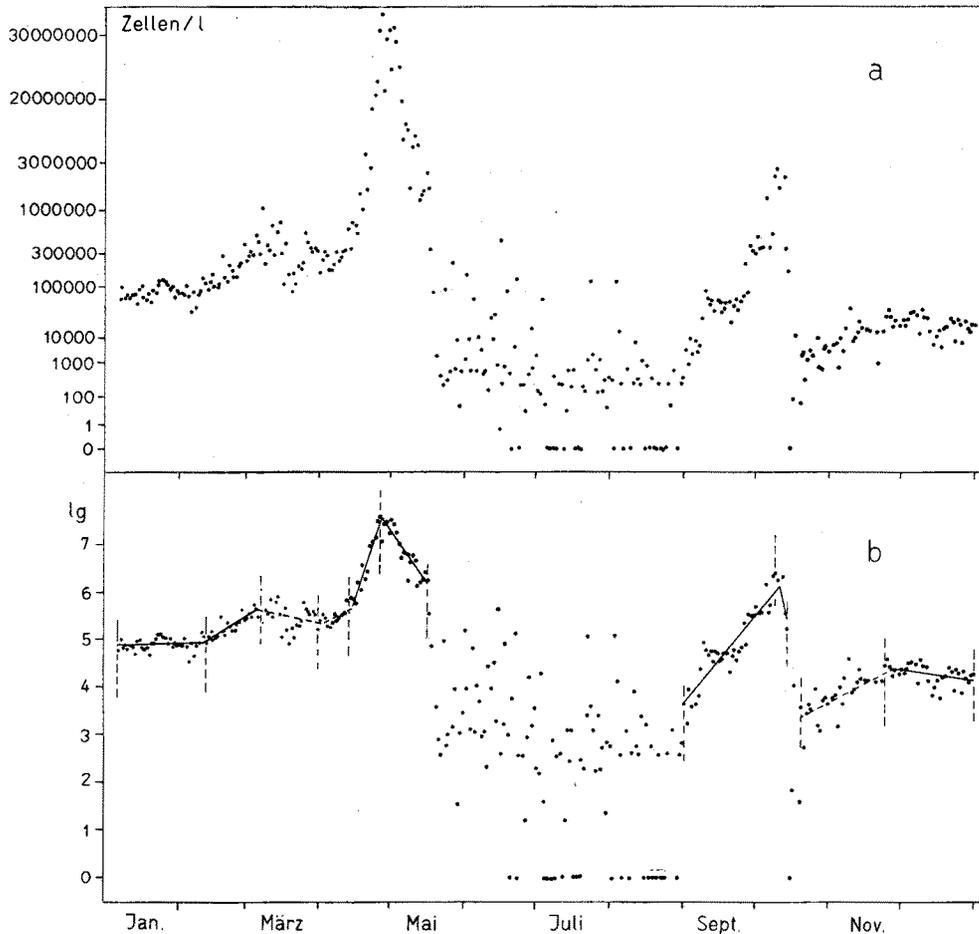


Abb. 27. Oberflächenwerte von *Skeletonema costatum* an der Institutsbrücke aus dem Jahre 1953. a: die Ordinate ist durch Benutzung der sechsten Wurzel verzerrt. b: logarithmische Darstellung.

oben (S. 154) gesehen, daß 1953 die einzelnen Arten wegen der labilen Verhältnisse unterschiedlich reagieren. Dies dürfte für Licht und Temperatur aber erst recht verständlich sein. Der Winter bringt dann wieder geringe, aber recht gleichmäßige Zahlen. Die in Abb. 27b und 28b eingetragenen Geraden sind in Abb. 29 nochmals zusammengefaßt, um so beide Jahreskurven besser vergleichen zu können. Die zugehörigen monatlichen Mittelwerte gibt Abb. 30a. Es ist deutlich zu erkennen, wie sehr diese Art der Darstellung die wirkliche Entwicklung nur unvollkommen wiedergibt. Dies dürfte auch hinsichtlich der Jahreskurven der Copepoden-Nauplien und von *Peridinium triquetrum* gel-

ten (Abb. 30b), jedoch ist in diesem Falle eine andere Auswertung wegen der geringen Absolutzahlen nicht möglich.

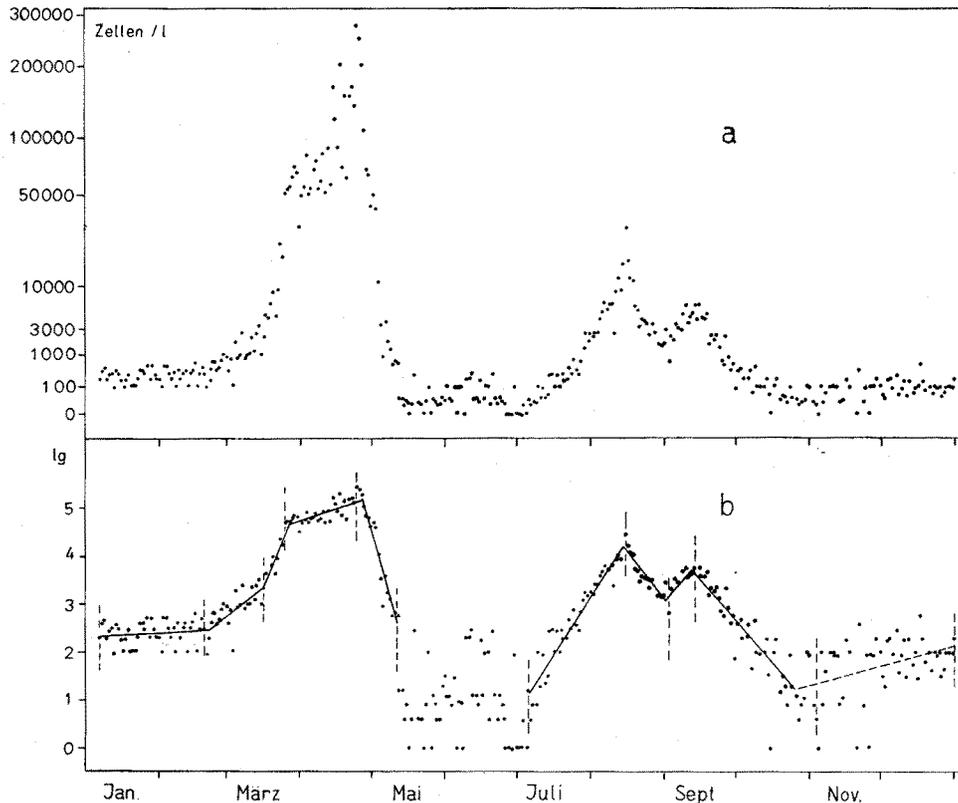


Abb. 28. Oberflächenwerte von *Coscinodiscus spec.* an der Institutsbrücke aus dem Jahre 1953. a: die Ordinate ist durch Benutzung der dritten Wurzel verzerrt. b: logarithmische Darstellung.

### Phytoplankton — Zooplankton

In einer früheren Abhandlung (GILLBRICHT, 1954) wurde der Zusammenhang zwischen der Vertikalverteilung des Zooplanktons und den hydrographischen Gegebenheiten (Sprungschichten) abgehandelt. Entsprechende Ausführungen finden sich oben über das Phytoplankton. Es kann daher der Verdacht aufkommen, daß es sich bei den Bewegungen des Zooplanktons lediglich um Nahrungswanderungen handelt. Ökologisch ist das natürlich der Fall, jedoch hat HARDER (1952, 1954) im Experiment gezeigt, daß Copepoden physiologisch auch allein auf Sprungschichten reagieren. Im Hafenbecken bietet sich nun die Gelegenheit, diese Verhältnisse einmal unter natürlicheren Bedingungen zu untersuchen.

Wir vergleichen hierzu einfach die bereits früher gebrachten Mittelwerte der Vertikalverteilung von *Tintinnopsis beroidea* mit den entsprechenden Daten der häufigsten Planktondiatomee (*Skeletonema costatum*). 1951 (Abb. 31)

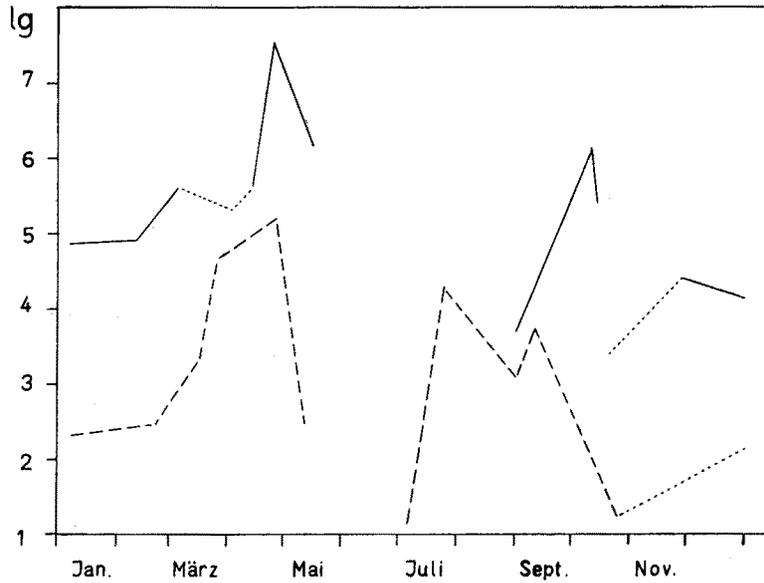


Abb. 29. Logarithmische Geraden der Entwicklung von *Sceletonema costatum* (—) und *Coscinodiscus spec.* (---) an der Institutsbrücke im Jahre 1953. Unsichere Bereiche sind offen gelassen bzw. punktiert eingetragen.

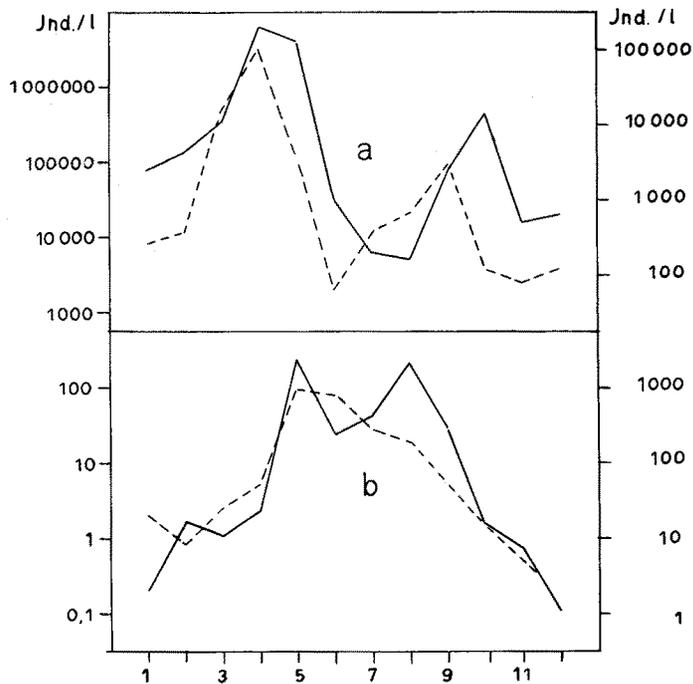


Abb. 30. Monatliche Mittelwerte von a: *Sceletonema costatum* (—) und *Coscinodiscus spec.* (---) und b: Copepoden-Nauplien (—) und *Peridinium triquetrum* (---) an der Institutsbrücke im Jahre 1953 in logarithmischer Darstellung.



hatten wir zunächst nur an der Oberfläche stärkere Dichteunterschiede, während eine ausgeprägte Sprungschicht in der Tiefe fehlte (Abb. 6). Die Tintinnen leben entsprechend zur Hauptsache an bzw. dicht unter der Oberfläche (a bis e), die Diatomeen hingegen sind in ihrer Verteilung stark gestört. Erst ganz allmählich passen sie sich den hydrographischen Gegebenheiten an, so

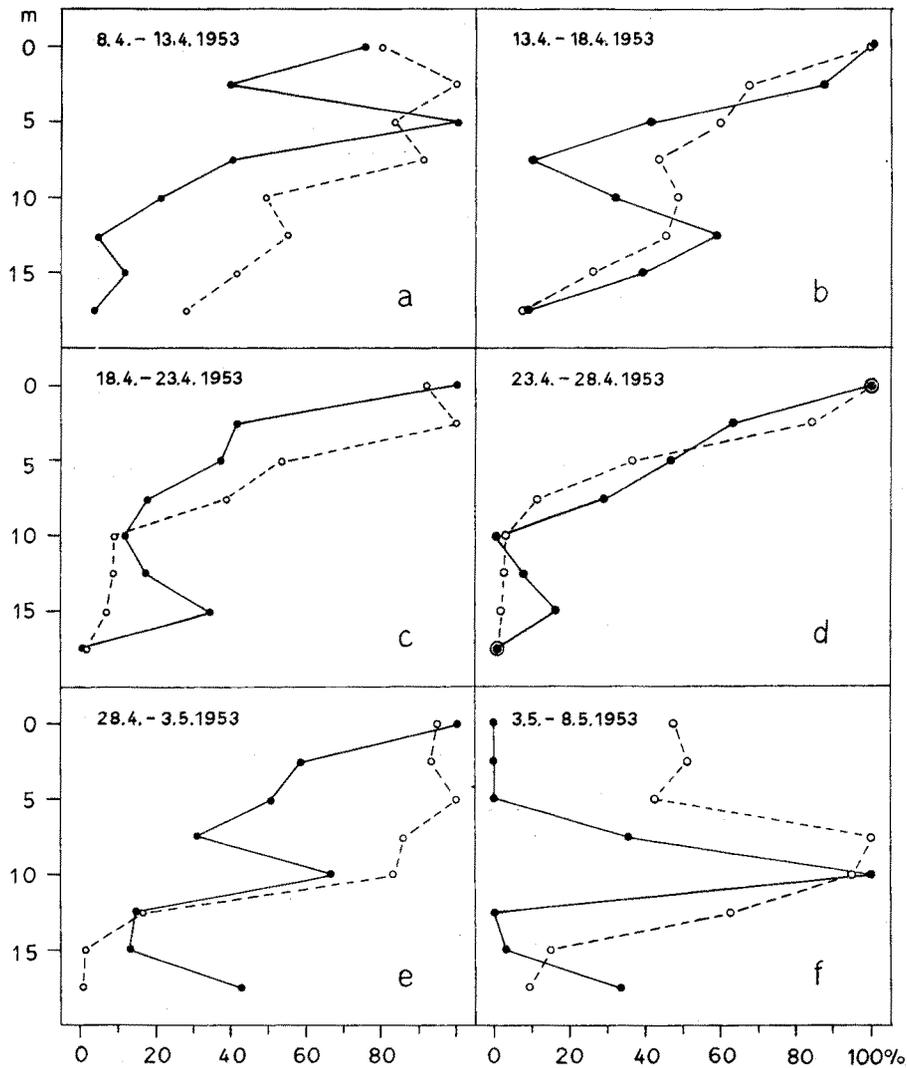


Abb. 32. Relative Vertikalkurven von *Tintinnopsis beroidea* (●—) und *Skeletonema costatum* (○— —) aus der Dockgrube.

daß ihre Vertikalkurve schließlich mit der von *Tintinnopsis* identisch wird (e). Jetzt zerstören ein paar Sturmtage die Stabilität der Oberschicht und schaffen in 10 m Tiefe eine Sprungschicht (Abb. 6b und c). Sofort tritt *Tintinnopsis* vorzugsweise in diesem Bereich auf, während *Skeletonema* nur zögernd sich der neuen Situation anpaßt, um sich schließlich wiederum der Vertikalverteilung der Tintinne zu nähern (f bis h). Die Kurven vermitteln so ganz offen-

sichtlich den Eindruck, daß *Tintinnopsis* stets in kurzer Zeit aktiv die sich für *Skeletonema* ergebenden Zonen der Anreicherung aufsucht, ohne sich durch die tatsächliche Verteilung der Diatomeen beeinflussen zu lassen, die sich rein passiv viel langsamer einstellen.

Ein entsprechendes Bild lieferte auch das Jahr 1953 (Abb. 32). In diesem Jahr bildete sich in der Tiefe langsam eine Sprungschicht heraus, während sonst der Dichtegradient nur gering war (Abb. 17). Durch die labile Lage ist auch die Bildung und die Tiefe der Sprungschicht zunächst wechselnd, was bei *Tintinnopsis* entsprechend zum Auftreten und Verschwinden von Maxima führt. *Skeletonema* macht derartige Bewegungen nur gedämpft mit, um bei stabilerer Lage schließlich wiederum eine der Tintinne etwa identische Tiefenverteilung zu ergeben (a bis d). Bei der endgültigen Ausbildung der Sprungschicht folgen die Diatomeen den Tintinnen wiederum nur zögernd nach (e und f).

1952 lagen die Dinge nicht anders, jedoch sind die Vertikalkurven aus den oben (S. 157) beschriebenen Gründen weniger klar, weshalb hier auf ihre Wiedergabe verzichtet wird.

#### Diskussion der Ergebnisse

Wir haben es im untersuchten Falle mit einem Gewässer zu tun, in dem die Planktonentwicklung während eines großen Teils des Jahres weitgehend durch die Stärke der Turbulenz beeinflusst wird. Unter gleichbleibenden Bedingungen ergeben sich dann Kurven der Zu- bzw. Abnahme, die sich durch Benutzung von Logarithmen zu Geraden strecken lassen. Die Änderung der Turbulenz ist zumeist so plötzlich, daß sich die Jahresentwicklung weitgehend durch eine Reihe von solchen Geraden darstellen läßt, wobei lediglich die Schnittpunkte in ihrer Realität fragwürdig sein dürften. Besonders gut sind die Verhältnisse für das Frühjahrsmaximum untersucht worden. Die Zunahme der Zellzahl beträgt je Tag etwa 16 %, schwankt aber in weiten Grenzen. Der anschließende Abfall ist wesentlich steiler und führt zu einem täglichen Zellverlust von 25 %. Auffallend ist hierbei vor allem, daß die Wachstumsintensität bis zur Erreichung des Maximums erhalten bleibt, wenn wir von dem nicht zu erklärenden Verhalten zweier Arten (Abb. 14a, d und 28b) unter den labilen Verhältnissen des Jahres 1953 absehen.

Offen muß jedoch einstweilen noch die Frage bleiben, in welchem Umfange sich die Beobachtungen aus dem Hafenbecken auf das freie Wasser übertragen lassen. Die Erscheinungsform ist bis in solche Einzelheiten hinein gleich, daß sich nach Ende der Frühjahrswoherung eine Anreicherung des Phytoplanktons in der (vielleicht erst jetzt entstandenen) Sprungschicht nachweisen läßt. Nichtsdestoweniger können aber natürlich andere Gründe hierfür vorliegen, während wiederum nicht ausgeschlossen ist, daß auch bei der Beobachtung von z. B. Nährstoffmangel die entscheidende Änderung der Wachstumsintensität doch durch eine Zunahme der Turbulenz ausgelöst sein kann.

Eine besondere Beachtung verdient ferner die Sprungschicht. Die Anreicherung von Detritus und Plankton in ihrem Bereich ist schon lange bekannt (KREY, 1954, mit weiteren Literaturangaben). Auch die vorliegende Untersuchung zeigt wieder die passive Ausbildung von Diatomeenwolken in dieser Zone. Wichtig ist jedoch die Tatsache, daß das Zooplankton (*Tintinnopsis*) bei

Veränderung der hydrographischen Situation die neue Anreicherungszone der Diatomeen aktiv schneller aufsucht als diese selber, so daß die Tintinnen das Phytoplankton bei seiner Ankunft schon in Empfang nehmen<sup>7)</sup>. An diesem Bild würde auch die Annahme nichts ändern, daß *Tintinnopsis* nur von den Zersetzungsprodukten des Phytoplanktons lebt, da diese sich wegen ihrer geringen Größe sicherlich noch langsamer auf die Sprungschicht einstellen<sup>8)</sup>. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß manche Literaturangaben über abnorme vertikale Verteilungsunterschiede von Phyto- und Zooplankton ihre Ursache in der verschiedenen Reaktionsgeschwindigkeit der beiden Gruppen haben, denn eine bedingte Ausdehnung des an *Tintinnopsis* Beobachteten auf anderes Zooplankton erscheint nach den Angaben von HARDER (1952, 1954) durchaus berechtigt.

Die Messungen wurden 1949 und 1950 durch Herrn Dr. GEISSLER und späterhin durch mich vor allem mit Unterstützung von Herrn H. H. TREKEL durchgeführt. Die Auswertung geschah vorzugsweise an der Biologischen Anstalt Helgoland in List auf Sylt.

#### Zusammenfassung

1. In einem abgeschlossenen Hafenbecken in Wilhelmshaven wurden von 1949 bis 1953 planktologische Untersuchungen durchgeführt.

2. Für den Abschluß der Frühjahrswucherung des Phytoplanktons in dem nährstoffreichen Wasser läßt sich eine Zunahme der Turbulenz verantwortlich machen. Die Bedeutung dieser Beobachtung für das freie Wasser wird diskutiert.

3. Während der Frühjahrswucherung vermehrt sich das Phytoplankton lange Zeit streng logarithmisch ohne Abnahme der Wachstumsintensität; der Umschlag erfolgt dann ganz plötzlich.

4. Bei Ausbildung einer Sprungschicht reichern sich die Diatomeen allmählich in dieser Zone an, während *Tintinnopsis* sie viel schneller aktiv aufsucht.

#### Literaturangaben

- Braarud, T., 1945: A Phytoplankton Survey of the Polluted waters of Inner Oslo Fjord. Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. Hvalrådets skrifter **28**.
- Gillbricht, M., 1953: Die Belüftung von Seewasseraquarien. Kurze Mitt. aus d. fischereibiolog. Abteilung des MPI f. Meeresbiologie **3**.
- 1954: Das Verhalten von Zooplankton — vorzugsweise von *Tintinnopsis berioidea* Entz — gegenüber thermohalinen Sprungschichten. Kurze Mitt. aus d. Institut f. Fischereibiologie der Universität Hamburg, **5**.
- Harder, W., 1952: Über das Verhalten von Zooplankton in geschichtetem Wasser. Kurze Mitt. aus d. fischereibiolog. Abteilung des MPI f. Meeresbiologie. **1**.
- 1954: Weitere experimentelle Untersuchungen über das Verhalten von Copepoden gegenüber Sprungschichten. Kurze Mitt. aus d. Institut für Fischereibiologie der Universität Hamburg, **4**.

<sup>7)</sup> Nur dieses aktive Einstellen gibt bei den geringen Absolutzahlen überhaupt brauchbare Vertikalkurven, *Scletonema* würde sich bei so kleinen Werten überhaupt nicht darstellen lassen.

<sup>8)</sup> Nach JÖRGENSEN (1927) dürfte die Nahrung jedoch wohl wenigstens z. T. direkt aus kleinem Phytoplankton bestehen.

- Hasle, G., 1954: More on Phototactic Diurnal Migration in Marine Dinoflagellates. *Nytt Mag. f. Bot.* **2**.
- Jørgensen, E., 1927: Ciliata. Tintinnidae. *Tierwelt der Nord- und Ostsee.* **2**.
- Krey, J., 1954: Beziehungen zwischen Phytoplankton, Temperatursprungschicht und Trübungsschirm in der Nordsee im August 1952. *Kieler Meeresf.* **10**.
- Lohmann, H., 1908: Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel, N. F.* **10**.
- Riley, Stommel und Bumpus, 1949: Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. *Bulletin Bingh. ocean. Coll.* **12**.
- Sverdrup, Johnson und Fleming, 1946: *The Oceans.* New York.