

DIE VERTIKALVERTEILUNG UND -WANDERUNG DES PLANKTONS IN BILDERN

Mit 11 Abbildungen

Von PROF. DR. FRANZ RUTTNER
(Biologische Station Lunz)

Seit dem Beginn der Erforschung des Planktons in den Seen und Meeren ist es bekannt, daß die Tiere und Pflanzen, welche diese freischwebende Lebensgemeinschaft zusammensetzen, nicht gleichförmig in der Wassermasse verteilt sind, sondern bestimmte Tiefen bevorzugen, in anderen wiederum ganz oder nahezu fehlen. Da die einzelnen Arten sich in dieser Hinsicht ganz verschieden verhalten und außerdem, insbesondere bei tierischen Vertretern des Planktons, gewaltige Unterschiede der Verteilungsbilder im Wechsel der Tageszeiten auftreten, gehören diese Vorgänge zu den eindruckvollsten Erscheinungen im Lebensgetriebe unserer Gewässer.

Es liegt auf der Hand, daß diese Unterschiede der Besiedlung der einzelnen Wasserschichten auf die in vertikaler Richtung auftretenden Veränderungen der lebenswichtigen Umweltbedingungen zurückzuführen sind. So können die autotrophen Pflanzen des Planktons nur in jenen Tiefen gedeihen und sich vermehren, wo die eindringende Lichtintensität für eine positive Assimilationsbilanz ausreicht. Und da die Tiere hinsichtlich ihrer Ernährung im allgemeinen an die Pflanzen gebunden sind, wird auch ihr Wohnbereich annähernd mit jenem des Phytoplanktons zusammenfallen. Aber auch innerhalb dieser mehr oder weniger mächtigen Wohnschicht finden wir die einzelnen Arten, entsprechend den verschiedenen Ansprüchen, welche sie an die Umweltbedingungen stellen, sehr verschieden verteilt. Die Planktonforschung ist seit langem bemüht, durch die Anwendung quantitativer Methoden die kausalen Zusammenhänge der vielgestaltigen Verteilungsbilder mit den den untersuchten Tiefen herrschenden Lebensverhältnissen aufzudecken: die Zahl der in der Volumeinheit des Wassers bestimmter Tiefen lebenden Organismen wird, nach Arten getrennt, festgestellt und mit den gleichzeitig gemessenen physikalischen und chemischen Eigenschaften in Beziehung gebracht. Die Ergebnisse dieser mühsamen Arbeit werden in Form von Tabellen und Diagrammen zusammengefaßt, eine Darstellungsweise, welche wohl für die Auswertung am besten geeignet und unerläßlich ist, aber insbesondere dem Fernerstehenden nicht jenen unmittelbaren, lebendigen Eindruck vermittelt, welchen die Arbeit auf dem See oder am Mikroskop dem Beobachter selbst gewährt.

Es sei deshalb hier der Versuch unternommen, diesem unmittelbaren Eindruck durch Mikrophotographien der Planktonfänge näherzukommen. Wenn ich hiefür Fangserien aus einem tropischen See wähle, so geschieht dies nur deshalb, weil im Zuge der Bearbeitung des Planktons der Deutschen Linnologischen Sunda-Expedition (1928/29) eine große Anzahl von für unseren Zweck geeigneten Mikrophotographien hergestellt wurde. Zur Ver-

anschaulichung der Fragestehenden Erscheinungen hätten ebensogut Fänge aus irgendeinem See unserer Heimat benützt werden können, denn die Verteilung des Planktons bietet in den Binnengewässern aller geographischen Breiten im wesentlichen das gleiche Bild.

Der See, dem die hier behandelten Planktonfänge entstammen, ist der im Süden Sumatras 540 m hoch am Fuße eines erloschenen Vulkans des Barisan-Gebirges gelegene R a n a u. Er ist mit 126 qkm Oberflächenareal der zweitgrößte und mit 229 m Tiefe der zweitiefste See der Insel. In eine



Abb. 1. Der Ranau-See in Südsumatra. (Im Vordergrund Bambu.)

wenig berührte Urwaldlandschaft von seltener Großartigkeit eingebettet, bietet er mit seinem blaugrün leuchtenden Wasser und den steilen, von üppigster Vegetation bedeckten Ufern Landschaftsbilder von großer Schönheit (Abb. 1).

Über die physikalischen Verhältnisse zur Zeit unserer am 25. und 26. Januar 1929 durchgeführten Beobachtungen wäre zu sagen, daß die Temperatur des Wassers an der Oberfläche am Abend des 25. Januars 27,6°, am Mittag des 26. Januars 27,1°, in 10 m Tiefe 26° und in 100 m Tiefe 25,6° betrug. Die Temperaturunterschiede waren somit, wie es in tropischen Seen die Regel ist, sehr gering, eine Tatsache, welche für die Deutung der Vertikalverteilung des Planktons insofern von Wichtigkeit ist, als der Temperatur-

faktor vernachlässigt werden kann. Die „Sichttiefe“, das ist die Tiefe des Verschwindens einer versenkten weißen Scheibe, wurde an den Tagen der Planktonbeobachtungen nicht bestimmt; am 20. Januar betrug sie 3,25 m, dürfte aber an den Beobachtungstagen größer gewesen sein. Die blaugrüne Farbe des Wassers entsprach der Stufe V der Forel-Ule-Skala. Von der chemischen Beschaffenheit des Wassers (welche hinsichtlich des Salzgehaltes von den normalen Verhältnissen in Süßwasserseen nicht abweicht) ist für die Fragen der Planktonverteilung insbesondere die Sauerstoffschichtung von Interesse. Der O₂-Gehalt zeigte eine sehr allmählich erfolgende Abnahme von 7 mg/Liter bei 5 m Tiefe auf 2,6 mg bei 50 m, also innerhalb einer Größenordnung, die nach unseren Erfahrungen noch ohne Einfluß auf die Verteilung der Organismen ist. Unterhalb 50 m fand ein rascherer Abfall auf 0,12 mg/Liter bei 70 m Tiefe statt, dem eine nahezu gleichförmige Verteilung bis 120 m Tiefe bei einem Gehalt von rund 0,1 mg/Liter folgte (Näheres über die physikalischen und chemischen Verhältnisse unseres Sees siehe RUTTNER 1931).

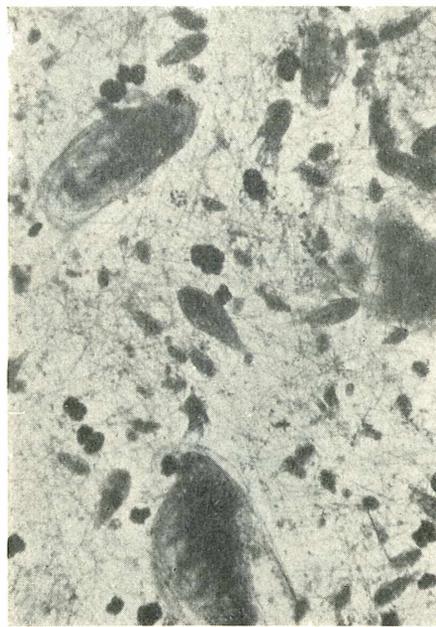
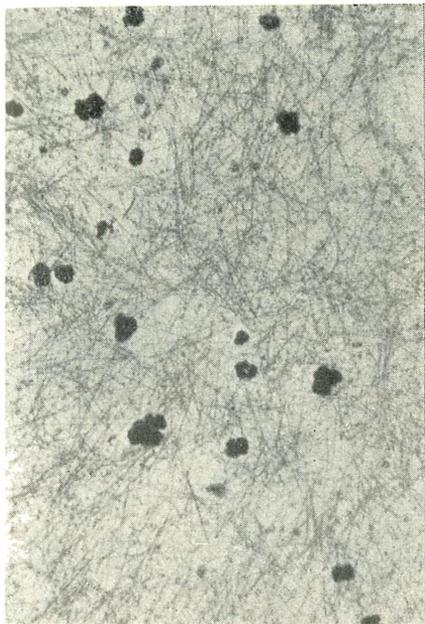
Die Planktonfänge wurden mittels eines sogenannten Horizontalschließnetzes ausgeführt. Dieses ist ein verhältnismäßig schweres Netz mit einer quadratischen Öffnung von etwa 12 cm, welches durch eine geeignete Vorrichtung in jeder beliebigen Tiefe geöffnet und nach Ausführung des Fanges wieder geschlossen werden kann. Das geöffnete Netz wird bei ganz langsamer Fahrt eine gleichbleibende Wegstrecke (deren Länge mittels eines während der Fahrt ins Wasser getauchten hydrometrischen Flügels gemessen wurde) horizontal durchs Wasser gezogen. Von den mit Formol konservierten Fängen wurde je $\frac{1}{20}$ in eine Planktonkammer gebracht und das auf den Deckglasboden derselben sedimentierte Plankton mittels eines „umgekehrten Mikroskops“ nach UTERMÖHL (vgl. RUTTNER 1948 in dieser Zeitschrift) untersucht bzw. photographiert. Die Vergrößerung unserer Abbildungen ist etwa zwanzigfach¹⁾. Da der Boden der verwendeten Kammer 2 qcm mißt, wurde mit dem rund 12 qmm betragenden Ausschnitt etwa $\frac{1}{17}$ des Kammerbodens abgebildet, was etwa $\frac{1}{340}$ des gesamten Schließnetz-fanges entspricht.

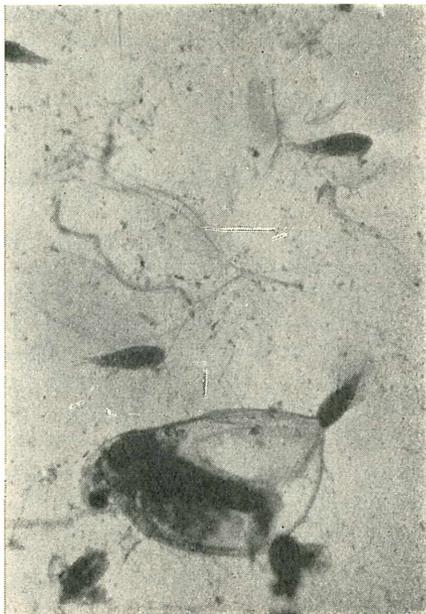
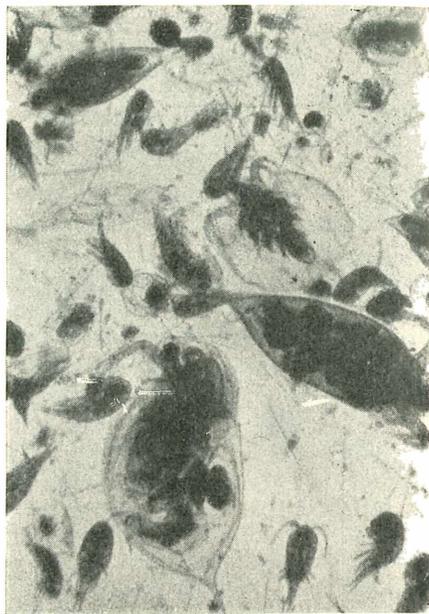
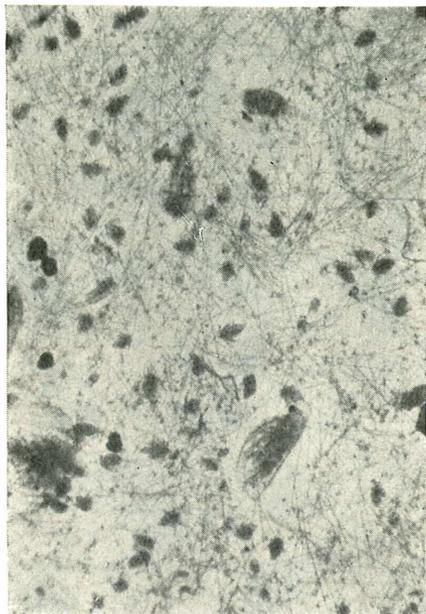
Die Abb. 2 a, 3 a, 4—9 entstammen einer Fangserie, welche am 26. Januar 1929 um die Mittagszeit, bei halbbedecktem Himmel und schwachem Ostwind ausgeführt wurde. Die Abb. 2 b und 3 b bilden Fänge von 19 Uhr des vorhergehenden Tages ab, welche zu Beginn der tropischen Nacht unter sonst gleichen Verhältnissen gewonnen wurden. Auf die Abbildung der übrigen Fänge dieser Nachtserie wurde verzichtet.

Eine eingehende Besprechung und quantitative Auswertung dieser Beobachtungen sind einer schon erschienenen (RUTTNER 1943) sowie

¹⁾ Diese geringe Vergrößerung wurde im Interesse der Übersicht gewählt. Für das Erkennen der kleinsten Vertreter des gefangenen Planktons ist sie etwas zu klein.

Abb. 2. Oberfläche; a) 12 Uhr, b) 19 Uhr. Abb. 3. 2 m Tiefe; a) 12 Uhr, b) 19 Uhr.





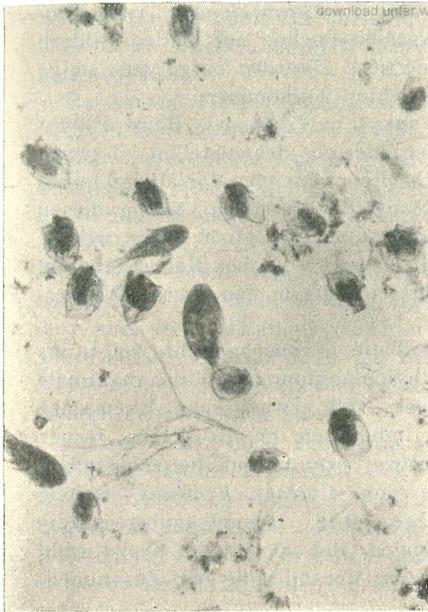


Abb. 8. 12 Uhr, 80 m Tiefe.

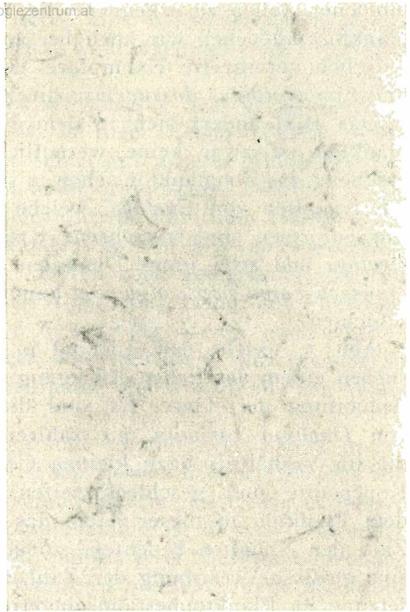


Abb. 9. 12 Uhr, 100 m Tiefe.

in einer im Druck befindlichen Arbeit enthalten. Hier wollen wir uns darauf beschränken, nachzusehen, was aus unseren Abbildungen herausgelesen werden kann.

Vergleichen wir zunächst die Tagfänge (Abb. 2 a, 3 a, 4—9) so fällt zunächst auf, daß auf den Bildern von der Seeoberfläche und aus 2 m Tiefe tierische Planktonorganismen nahezu vollkommen fehlen. Wir sehen lediglich ein dichtes Gewirr zarter Stäbchen, die sich bei stärkerer Vergrößerung als Diatomeen, u. zw. als *Synedra ulna* und *S. rumpens* var. *neogena*, erweisen. Darin eingebettet sind dunkle Ballen, Kolonien der Grünalge *Botryococcus Braunii*. Wenn wir diese *Botryococcus*-Kolonien im Oberflächenfang reichlicher antreffen als in 2 m Tiefe, so hat dies seinen Grund darin, daß diese Alge infolge der Abscheidung von fettem Öl in den Membranen spezifisch leichter ist als Wasser und sich daher (bei ruhigem Wetter) an der Oberfläche anhäuft. Ferner sehen wir noch winzige Sternchen, *Staurastrum variodirectum*, einer dem Ranau eigentümlichen Desmidiacee; auf Abb. 3 a ist schließlich noch eine Kolonie runder, durch Gallerte ver-

Abb. 4. 12 Uhr, 5 m Tiefe. Abb. 5. 12 Uhr, 10 m Tiefe. Abb. 6. 12 Uhr, 20 m Tiefe.
Abb. 7. 12 Uhr, 50 m Tiefe.

bundener Zellen zu erkennen: die Volvocacee *Eudorina elegans*. Vom Zooplankton entdecken wir auch bei aufmerksamen Suchen auf beiden Bildern lediglich vereinzelt Exemplare der Rädertiere *Anuraea valga var. valga* und *Conochiloides dossuarius*; die Krebse fehlen vollkommen.

Das Bild ändert sich in dem Fange aus 5 m (Abb. 4). Beim Phytoplankton ist zwar keine wesentliche Veränderung festzustellen, dagegen erscheint das Zooplankton schon in sehr erheblicher Menge. Vor allem sind es die Nauplien von *Cyclops*, welche den Aspekt beherrschen. Neben diesen Larvenformen sind erwachsene Krebse noch selten, lediglich einige wenige *Cyclops* und zwei junge Daphnien sind zu sehen. Von den Rädertieren ist *Anuraea valga var. valga* viel häufiger vertreten als in den oberen Wasserschichten.

Abb. 5, welche den Zustand 10 m Tiefe veranschaulicht, zeigt uns (neben einem deutlichen Rückgang der Phytoplanktonmenge) die maximale Anhäufung der Tiere. Es sind die großen, voll erwachsenen Exemplare von *Daphnia carinata* mit zahlreichen Embryonen im Brutraum, ferner die im Verhältnis dazu kleinen *Ceriodaphnia cornuta* und die zahlreichen Kopepodite und geschlechtsreifen Tiere von *Cyclops hyalinus*, welche dem Plankton in dieser Tiefe das Gepräge geben. Demgegenüber ist die Zahl der Nauplien bedeutend zurückgegangen. Bei 20 m (Abb. 6) ist wohl eine gewisse Verarmung der Zahl, aber keine Veränderung der Zusammensetzung im Planktonbestand eingetreten.

Bei 50 m (Abb. 7) ist jedoch das Bild schon erheblich verändert. Wir haben die durch den Lichtmangel bedingte, untere Grenze der pflanzlichen Produktion überschritten und sind in die Schicht des Abbaues eingetreten. Zwar gibt es auch hier noch abgesunkene Reste des Phytoplanktonbestandes sowie lebende Exemplare der die oberen Schichten bewohnenden Tiere, denen die aus der Produktionsschicht herabrieselnden Stoffe zur Nahrung dienen. Aber die erheblichen Mengen von organischem Detritus, z. B. die auf dem Bilde sichtbaren Exuvien (Häute) und Filterkämme der Daphnien, zeigen, daß wir uns vom Bereich des produktiven Lebens in unserem See entfernen.

Um so überraschender ist das Bild aus 80 m Tiefe (Abb. 8). Es zeigt uns, daß selbst bei dem niedrigen Sauerstoffgehalt bei 0,1 mg/Liter das Wasser des Sees von einem verhältnismäßig reichen Leben bevölkert sein kann, wenn auch in anderer Zusammensetzung als in der Produktionsschicht. Wir finden hier, außer einigen wenigen *Cyclops*, eine Anhäufung von *Ceriodaphnia*, welche, wie die quantitative Auswertung zeigte, dichter ist als jene im eigentlichen Wohnbereich der Art bei 10 m. Für diese Erscheinung gibt es eine plausible Erklärung: an der unteren Grenze des Sauerstoffes treten regelmäßig — und dies ist auch im Ranau der Fall — dichte Wolken gewisser Bakterien auf, deren Leben an niedrige Sauerstoffspannungen gebunden ist (Schwefel- und Eisenbakterien u. dgl.). Diese Bakterien (welche wegen ihrer Kleinheit in unseren Netzfängen nicht in Erscheinung treten, da sie die Netzmaschen passieren) sind für die *Ceriodaphnia* und andere

Krebse (sowie auch für manche Rädertiere) eine willkommene Nahrung. Die Tiere suchen deshalb diese Tiefen (wahrscheinlich nur vorübergehend) auf.

Bei 100 m Tiefe (Abb. 9), wo das Wasser unseres Sees schon meßbare Mengen von Schwefelwasserstoff enthielt, ist dem Leben höherer Tiere jedoch eine absolute Grenze gesetzt. Wir sehen auf unserer Abbildung nur mehr Reste von Daphnienschalen und anderen organischen Detritus. Hier im Ranau ist das völlige Verschwinden des Lebens unterhalb 100 m durch den Mangel an Sauerstoff und das Vorhandensein von Schwefelwasserstoff bedingt. In Seen, welche auch in großen Tiefen noch genügend Sauerstoff enthalten (wie z. B. in unseren oligotrophen Alpenseen), bringt des Planktonnetz auch aus bedeutend größeren Tiefen in geringer Menge noch lebende Tiere herauf, obwohl es in den Binnenseen eine spezifische, aus besonderen Arten zusammengesetzte planktische Tiefenfauna, wie wir sie aus den Weltmeeren kennen, nicht gibt.

So interessant diese Erscheinungen auch sind, so ändern sie nichts an der Tatsache, daß die Hauptmasse des planktischen Lebens in einer Schicht von verhältnismäßig geringer Mächtigkeit zusammengedrängt ist, wie es unsere Bilder aus dem Ranau erkennen lassen. Zahlenmäßig ist dies aus folgender Aufstellung zu ersehen, welche auf Grund quantitativer Bestimmungen das in einem Liter Wasser der einzelnen Tiefen unseres Sees enthaltene Planktonvolumen wiedergibt:

Ranau, 26. Jänner 1929, 12 Uhr. Planktonvolumen
je Liter in Kubikmillimetern

	0	2	5	10	20	50	80	100
	Meter							
Phytoplankton (ohne Bakterien)	2,463	2,008	2,736	1,873	0,815	0,134	0,052	0,025
Zooplankton	0,009	0,024	0,473	3,497	2,394	0,138	0,232	0,005
Zusammen	2,472	2,032	3,209	5,370	3,209	0,272	0,284	0,030

Aus diesen Zahlen ist zu ersehen, daß schon in einer Tiefe von 50 m kaum mehr als $\frac{1}{10}$ der an der Oberfläche und etwa $\frac{1}{20}$ der bei 10 m lebenden Planktonmasse vorhanden war. Ein (in unsere Tabelle nicht aufgenommener) Fang aus 30 m ergab ein Gesamtplanktonvolumen von nur mehr 0,746 cmn, so daß man sagen kann, daß die Schicht hoher organischer Produktion nur etwa die oberen 25 m umfaßt. Ähnlich wie der Ranau verhalten sich in dieser Hinsicht auch die meisten Seen unserer Alpen. In den Seen des Flachlandes, deren meist gelblich gefärbtes und stark getrübbtes Wasser das Licht und mit ihm die der Assimilation dienende Energie weniger tief eindringen läßt, ist die Produktionschicht noch weit weniger mächtig.

So viel über den Zustand der Planktonschichtung im Ranau während der Tagesstunden. Demgegenüber zeigen die am Beginn der Nacht an der Oberfläche und in 2 m Tiefe ausgeführten Fänge ein völlig verändertes Bild (Abb. 2 b und 3 b). Diese tagsüber vom Zooplankton nahezu vollkommen gemiedene, mehrere Meter mächtige Oberflächenschicht ist nun von Tieren reich bevölkert. Es hat somit ein Aufstieg des Zooplanktons aus der von ihm tagsüber bewohnten Tiefe zwischen 5 und 20 m gegen die Oberfläche stattgefunden, während in der Verteilung des Phytoplanktons im allgemeinen keine Veränderung eingetreten ist³⁾. Diese *Vertikalwanderung* des Planktons im Wechsel von Tag und Nacht ist eine in den temperierten Seen seit langem bekannte und viel studierte Erscheinung. Sie erfaßt jedoch keineswegs die Gesamtmasse des Zooplanktons, sondern die einzelnen Arten, Varietäten und Rassen, ja selbst die Entwicklungsstadien und Geschlechter ein und derselben Art können sich verschieden verhalten. Es gibt Arten, welche regelmäßig wandern, z. B. die Mehrzahl der Krustaceen, dann solche, welche dies nicht tun, z. B. viele Rädertiere.

Sehen wir die Zusammensetzung des Planktons, wie sie unsere Abbildungen der Nachtfänge zeigen, näher an, so finden wir, daß an der Oberfläche (Abb. 2 b) *Cyclops hyalinus* bei weitem vorherrscht. Der auch tagsüber in geringerer Tiefe (bei 5 m) reichlich vorhandene Krebs hatte schon zu dieser frühen Nachtstunde die Oberfläche mit seinem Maximum erreicht. Die Daphnien dagegen sind noch spärlich vorhanden, sie waren zu dieser Zeit, wie Abb. 3 b zeigt, erst bis 2 m in größerer Zahl aufgestiegen. Noch später erschien *Ceriodaphnia* in den oberen Wasserschichten. Bemerkenswert ist, daß die Nauplien von *Cyclops*, die wir tagsüber bei 5 m in großer Menge angehäuft fanden, den Aufstieg nur in geringer Zahl mitgemacht haben, ein Verhalten, das diese Larvenformen auch in den temperierten Seen zeigen. Ferner wird man bei aufmerksamer Durchmusterung unserer Bilder finden, daß auch das Rädertier *Anuraea valga* var. *valga* nachts viel häufiger unter der Oberfläche zu finden ist als bei Tage. Auch diese Art beteiligt sich somit an der Aufwärtswanderung, ein Verhalten, das sie nur mit wenigen Vertretern ihrer Gruppe teilt. Ganz rechts in der Abb. 2 b ist ein seltenerer Vertreter des Planktons der tropischen Seen, das Turbellar *Mesostoma productum*, zu erkennen. Auch dieser Strudelwurm zeigte im Ranau eine ausgeprägte, tägliche Vertikalwanderung.

Es ist hier nicht der Raum, auf die mannigfaltigen und verwickelten Erscheinungen der täglichen Vertikalwanderung des Planktons näher einzugehen. Interessenten seien auf die Lehrbücher der Limnologie und, so weit

³⁾ Nach unseren Bildern hat es den Anschein, als ob am Abend weniger Phytoplankton vorhanden wäre als am Mittag. Dieser Eindruck wird jedoch nur vorgetäuscht, und zwar dadurch, daß im Abendfang die reichlich vorhandenen, großen Tiere eine glatte Sedimentierung des Phytoplanktons, besonders der sperrigen Diatomeen, auf dem Boden der Planktonkammer verhindern, so daß ein großer Teil der Diatomeen nicht in die Bildebene zu liegen kommt. Das gleiche gilt für die Tagesfänge aus 10 und 20 m.

es sich um die speziellen Verhältnisse im Ranau handelt, auf die darauf bezügliche Veröffentlichung (RUTTNER 1943) verwiesen. Für die Beantwortung der Frage nach den Ursachen dieser regelmäßigen Auf- und Abstiegsbewegungen bzw. der Tatsache, daß während der hellen Tagesstunden die oberen Wasserschichten nahezu leer sind von tierischem Plankton kommt Untersuchungen tropischen Seen deshalb eine besondere Bedeutung zu, weil hier die vertikaler Richtung auftretenden Temperaturunterschiede meist so gering sind, daß sie als wirksamer Faktor für das Zustandekommen dieser Erscheinungen außer Betracht fallen. Für unsere Fangserien im Ranau geht dies schon aus den eingangs mitgeteilten Temperaturdaten hervor. So ist in unserem Falle als alleiniger wirksamer Faktor, der im Wechsel der Tageszeiten und in vertikaler Richtung Veränderungen erfährt, das Licht zu nennen, auf das die Unterschiede der Planktonverteilung und der im Tagesrhythmus erfolgende Wechsel der Besiedlung innerhalb der oberen Wasserschichten zurückzuführen ist. In welcher Weise das Licht die Bewegungen der Tiere beeinflußt und wie der rasche nächtliche Aufstiegszustand kommt, ist jedoch eine noch nicht in allen Einzelheiten geklärte Frage, welche — angesichts des so verschiedenen Verhaltens der einzelnen Arten — nicht generell zu lösen ist.

Der Versuch, die vertikale Planktonverteilung durch Photographien von Netzfängen darzustellen, kann selbstverständlich nie einen Ersatz für die quantitativ-statistische Bearbeitung des Problems bilden; aber sie kann als Ergänzung der exakten Methoden dazu beitragen, die Ergebnisse der Forschung in anschaulicher Weise zu illustrieren.

Literatur

1. *Ruttner F.*, Hydrographische und hydrochemische Beobachtungen auf Java, Sumatra und Bali. Arch. Hydrobiol. (1931), Suppl. 8.
2. — Grundriß der Limnologie. Berlin, 1940.
3. — Beobachtungen über die tägliche Vertikalwanderung des Planktons in tropischen Seen. Arch. Hydrobiol. (1943): 40.
4. *Ruttner F.*, Planktonstudien der Deutschen Limnolog. Sunda-Expedition. Arch. Hydrobiol. (im Druck).
5. — Die Methoden der quantitativen Planktonforschung. Mikroskopie 3 (1948).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mikroskopie - Zentralblatt für Mikroskopische Forschung und Methodik](#)

Jahr/Year: 1949

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Ruttner Franz

Artikel/Article: [Die Vertikalverteilung und -wanderung des Planktons in Bildern. 162-171](#)