

# Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

**Dr. K. Goebel**

und

**Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.  
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**XXII. Band.**

**15. Oktober 1902.**

**Nr. 20, 21, 22.**

**Inhalt:** **Ostwald**, Zur Theorie des Planktons (Schluss). — **Escherich**, Biologische Studien über algerische Myrmekophilen. — **Dorner**, Darstellung der Turbellarienfauna Ostpreußens. — Neue Beiträge zur Musik- und Hörtheorie. — **Näcke**, Einige innere somatische Degenerationszeichen bei Paralytikern und Normalen. — **Zacharias**, Ueber die Ergrünung der Gewässer durch die massenhafte Anwesenheit mikroskopischer Organismen. — **Zacharias**, Zur biologischen Charakteristik des Schwarzsees bei Kitzbühel in Tirol. — **Fritsch** und **Vávra**, Untersuchung des Elbflusses und seiner Altwässer. — Emil Selenka's wissenschaftlicher Nachlass.

## Zur Theorie des Planktons.

Von **Wolfgang Ostwald**, Leipzig.

(Schluss.)

Was die Erreichung des größtmöglichen Widerstandes der Form oder der Gestalt im engeren Sinne anbetrifft, so lässt sich, wie man erwarten kann, feststellen, dass insbesondere die oben erwähnten Schwebevorrichtungen fast immer in der vorteilhaftesten Stellung, also horizontal am Körper des Organismus befestigt sind. Ueber die physikalisch-chemischen Faktoren der Form lässt sich ungefähr dasselbe sagen wie über die der Oberflächengröße. Direkt sind sie, einige wenige Fälle bei sehr niedrigen, einzelligen Planktonorganismen, die besonders noch zu besprechen sind, ausgenommen, ebenfalls hier kaum von irgendwelchem Einfluss. Denn treten wirklich infolge osmotischer Wirkungen oder infolge von Aenderungen der Oberflächenspannung nachweisbare Deformationen der Organismen ein, so ist damit wohl regelmäßig auch der Tod der betreffenden Organismen verknüpft, d. h. wir haben es nicht mehr mit Lebensvorgängen, wie es die Schwebebegehensnisse des Planktons doch sein sollen, zu thun. Immer aber ist zu beachten, dass diese Ausführungen bis jetzt nur für den ersten Planktonbegriff, also für die Summe der zu einem Zeitpunkt etc. beobachteten Organismen gilt. Die Berücksichtigung von Entwicklungen, Generationen etc. kann daher ganz andere Resultate ergeben.

Die erwähnten Ausnahmen nun, bei welchen physikalisch-chemische Faktoren direkt eine Aenderung des Formwiderstandes verursachen können, bestehen in den Fällen, in denen es sich um einzellige Organismen handelt, die entweder ein vollständig frei bewegliches Protoplasma besitzen, oder bei denen wenigstens ein Austritt derselben an Lücken der umgebenden Membran möglich ist. Hier können Verschiedenheiten der Oberflächenspannung, und damit z. B. protoplasmatische Fortsätze, Pseudopodien oder Konzentrierungen zu Kugelgestalt etc. direkt durch physikalisch-chemische Faktoren erzeugt werden. In der That zeigen ja die bekannten Versuche von Bütschli, Bernstein, Quinke und Rhumbler an anorganischen Körpern wie Tropfen und Schäumen solche Möglichkeiten. Zwar gehören derartige Organismen, bei denen Versuche in diesem Sinne angesetzt werden können, nicht gerade zu den charakteristischen Planktonformen; doch sind diese wenigen Formen darum um so wertvoller, als an ihnen der Versuch einer kausalen Erklärung dieser bis jetzt fast nur final verständlichen Schwebbeeinrichtungen begonnen werden kann.

Der zweite Faktor unserer Schwebeformel, welcher von der Natur des Planktons abhängig ist und daher auch zu besonderen Einzeleinrichtungen zur Schwebefähigkeit geführt haben kann, ist das Uebergewicht. Wie wir uns erinnern, bestand es in der Differenz zwischen spezifischem Gewicht des sinkenden Körpers und dem der Flüssigkeit. Da können wir nun zunächst konstatieren, dass das Uebergewicht der Planktonorganismen an und für sich im allgemeinen ziemlich gering sein wird und zwar namentlich wegen des hohen Wassergehaltes der letzteren. Fälle, bei denen spezifisch sehr schwere Stoffe, wie Kieselsäure, und spezifisch leichtere Stoffe als Wasser, wie Oeltropfen etc. (Gasblasen nicht mitgerechnet) auftreten, halten sich ungefähr die Wage. Und zwar wird das spezifische Gewicht des sinkenden Organismus um so weniger von dem des umgebenden Wassers also von 1 abweichen, je größer der Wassergehalt des betreffenden Organismus ist. Was diesen Punkt aber anbetrifft, so ist ja bekannt, dass keine Wasserorganismen so reichlich Wasser aufnehmen und zu einem so großen Teile aus Wasser bestehen als gerade die pelagischen. In der freien Natur kommt nun noch der günstige Umstand hinzu, dass auch das spezifische Gewicht des Wassers wegen der gelösten Salze und Gase immer etwas höher ist als 1, die Differenz also, das Uebergewicht auch noch von dieser Seite her etwas vermindert wird. Immerhin aber beträgt wohl stets das spezifische Gewicht des verhältnismäßig kleinen Volumens Trockensubstanz der Zellwände etc. der pelagischen Organismen soviel, dass ein Uebergewicht, eine Abtriebskraft zu stande kommt.

Wie bemerkt, kann das spezifische Gewicht des Organismus dadurch noch verringert werden, dass derselbe Bestandteile aufnimmt

oder abscheidet, welche spezifisch leichter sind als Wasser und darum, weil sie fest im Zusammenhang mit dem Organismus stehen, auch das spezifische Gewicht des ganzen Körpers vermindern. Diese leichteren Bestandteile bestehen, soweit man diese Verhältnisse bis jetzt kennt, hauptsächlich in Oeltropfen und in Gasblasen. Ferner ist die Möglichkeit vorhanden, dass Wasser von geringerem Salz- oder Gasgehalt innerhalb der Zellen sich befinden kann als ihn das Wasser draußen besitzt. Dies würde ebenfalls eine Verringerung des Uebergewichtes zur Folge haben. Während nun die Oeltropfen kaum oder gar nicht von physikalisch-chemischen Faktoren des umgebenden Wassers abhängig sind, spielen diese natürlich bei den hydrostatischen Apparaten der Gasblasen eine ziemlich beträchtliche Rolle. Insbesondere nun ist ein solches Gasvolumen und entsprechend auch sein spezifisches Gewicht stark abhängig einmal von der Temperatur und dann von dem Drucke des auf ihm lastenden Wassers. Was zunächst den Ausdehnungskoeffizienten genauer anbetrifft, so ist dasselbe bekanntlich bei allen Gasen bekannt und beträgt  $\frac{1}{273}$ . Lassen wir den Druck des Wassers, der durch die Tiefe des schwebenden Organismus und der Vertikalprojektion desselben ungefähr (nämlich mit Vernachlässigung besonders der von der Temperatur abhängigen Oberflächengröße und dem entsprechenden Zuwachs der Vertikalprojektion) gemessen werden kann, konstant, so ist  $v = v_0(1 + \alpha t)$ , d. h. das Volum der Gasblase  $v$  verhält sich bei beliebiger Temperatur  $t$  zu dem Volumen derselben bei  $0^\circ$  wie  $1 + \alpha t : 1$ , wobei  $\alpha$  der Ausdehnungskoeffizient der Gase, also  $= \frac{1}{273}$  ist. Multiplizieren wir dies Verhältnis mit 273, d. h. wenden wir sogenannte absolute Temperaturen an, so gestalten sich die Verhältnisse etwas einfacher, indem wir dann z. B. sagen können, dass das Volum einer Gasblase bei konstantem Drucke direkt proportional der absoluten Temperatur (also  $273 + t$ ) ist. Ferner ergibt sich, da Druck und Volum bei konstanter Temperatur ja umgekehrt proportional sind, dass der Druck der Gasblase umgekehrt proportional der absoluten Temperatur ist. Das Verhältnis aber zwischen Druck und spezifischem Gewicht der Gasblase ist derart, dass beide gleichsinnig sich ändern. Da nun das spezifische Gewicht des Wassers sich bedeutend langsamer bei Berücksichtigung der Temperatur und fast gar nicht unter dem Einfluss des Druckes ändert, so ändert sich auch das Untergewicht der Gasblase, also ihre Auftriebskraft bedeutend stärker als das spezifische Gewicht des Wassers. Infolgedessen wird der Auftrieb der Gasblase im Wasser gleichsinnig mit der Temperatur oder im umgekehrten Sinne des Druckes sich ändern.

Selbstverständlich ist aber zu berücksichtigen, dass die Schwebegesehnisse der pelagischen Organismen mit Gasblasen nicht nur

durch diese einfachen Verhältnisse der Ausdehnungsgesetze von Gasen dargestellt werden, sondern ebenfalls, wie wir es schon allgemein bei Planktonorganismen überhaupt betrachtet haben, vom Formwiderstand und, wie wir es noch sehen werden, von der inneren Reibung des Wassers beeinflusst werden.

Wie schon in unserer allgemeinen Betrachtung über das Uebergewicht der Planktonorganismen erwähnt wurde, besteht ein Faktor, der wesentlich zur Schwebefähigkeit der Planktonorganismen beiträgt, in dem großen Wassergehalt derselben. Wir haben ebenfalls schon bemerkt, dass darum im allgemeinen die einzelnen physikalisch-chemischen Faktoren, welche eine Aenderung des spezifischen Gewichtes des Wassers hervorrufen, fast dieselben Einflüsse auch auf den Körper der schwebenden Organismen ausüben werden. Doch müssen wir diese allgemeine Vermutung noch spezieller an den einzelnen Faktoren prüfen.

Praktisch ganz ohne Einfluss wird zunächst die Temperatur auf die Differenz der spezifischen Gewichte von Organismus und Wasser sein. Ueberdies kommen ja bei den Schwebegeschehnissen lebender Planktonorganismen, und natürlich haben wir jetzt nur solche zu untersuchen, nur Temperaturintervalle von maximal 30—40° in Betracht, so dass der Temperaturkoeffizient erst recht klein wird. Dasselbe gilt auch vom kubischen Ausdehnungskoeffizienten, wobei aber natürlich Organismen mit Gasblasen außer Betracht gelassen werden müssen.

Verwickelter nun liegen die Verhältnisse bei dem Einfluss des Gehaltes des Wassers an gelösten Salzen und Gasen. Der Einfluss der Gase auf das Uebergewicht ist aus analogen und ähnlichen Gründen wie beim Temperatur- und kubischen Ausdehnungskoeffizienten ein ziemlich geringer. Bis auf die Sonderfälle, bei denen Gasblasen als hydrostatische Apparate vorhanden sind, wird ziemlich überall der ganze Körper der Planktonorganismen für Gase permeabel sein. Namentlich gilt das für die hier in Betracht kommenden einfachen Gase O, N, CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> etc., sowie für Luft. Ist es das nicht, so findet doch ein gewisser Ausgleich durch das Atemwasser etc. statt. Für die Wertschätzung indessen des Einflusses von Salzlösungen auf das Uebergewicht bedarf es noch besonderer Ueberlegungen. Hier findet lange nicht mit der Schnelligkeit und überhaupt in dem Maße ein Ausgleich der Konzentrationen durch die halbdurchlässigen Wände statt. Vielmehr geschieht durch das osmotische Wahlvermögen der Zellen teilweise eine Speicherung, teilweise aber auch eine unter Umständen sehr bemerkenswerte, scharfe Trennung nicht nur verschiedener Konzentrationen, sondern auch sehr verschiedener Stoffe. Bekannt sind ja die Thatsachen z. B. der Jodspeicherung der Meeresalgen und die relative Armut der Zellen derselben Pflanzen an NaCl. Aehnliches wird, wenn es auch scheinbar bei tierischen Beispielen besonders und

bei Planktonformen überhaupt nicht gerade an eklatanten Beispielen nachgewiesen worden ist, auch hier der Fall sein. Doch lässt sich im allgemeinen folgendes sagen: Die Speicherungs- oder Ausschließungsfähigkeit der Zellen eines Individuums wird einmal, namentlich da das Aufnehmen oder Nichtaufnehmen von Salzen in das tiefeingreifende Gebiet der Ernährung gehört, nicht über ein gewisses Maximum oder Minimum hinausgehen. Dazu kommt dann zweitens, dass es sich bei dem Planktonbegriff, den wir jetzt untersuchen, um eine ziemlich große Geschwindigkeit der Einwirkung der Salzlösungen auf das Individuum handelt. Gewöhnungs- und Anpassungserscheinungen haben wir also einstweilen hier nicht zu behandeln. Bei Ueberschreitung dieser Grenzen wird aber ein Absterben des betreffenden Organismus eintreten müssen. Es werden also auch ferner die regulatorischen Einrichtungen im allgemeinsten Sinne, welche zur Regulierung der Nahrungs- und Wasseraufnahme und damit auch zur Erhaltung einer bestimmten Salzkonzentration im Innern des Organismus vorhanden sind, nur in gewissen Grenzen zur Herstellung eines konstanten Uebergewichtes, das durch extreme Aufnahme oder Nichtaufnahme von Salzen verändert werden könnte, beitragen. Nur in gewissen Grenzen werden sich also Veränderungen des spezifischen Gewichtes auch des sinkenden Organismus durch Salzlösungen, welche gleichsinnig mit den Konzentrationsänderungen des Wassers verlaufen werden, ergeben können. Da aber Maximum und Minimum dieser Eigenschaften von Individuen, insbesondere von so zart gebauten, wie es die Planktonorganismen zum großen Teile sind, erfahrungsgemäß sehr nahe aneinander liegen, die Aenderungen des spezifischen Gewichtes von sinkendem Körper und Flüssigkeit hier noch außerdem gleichsinnig, wenn auch nicht ganz parallel gehen, so wird auch die Differenz der spezifischen Gewichte, das Uebergewicht nur sehr wenig variieren.

Ganz andere Verhältnisse können sich natürlich ergeben, wenn wir den zweiten Planktonbegriff verwenden, also Generationen etc. auf diesen Einfluss hin untersuchen. Doch werden wir darauf erst weiter unten eingehen.

Fassen wir noch einmal die Resultate unserer Erörterungen über die speziellen Eigenschaften des Uebergewichtes bei Planktonorganismen zusammen, so erhalten wir:

Das Uebergewicht wird bei Planktonorganismen durch Abscheidung oder Aufnahme von spezifisch leichteren Stoffen als Wasser, also z. B. durch Oeltropfen und Gasblasen, oder aber besonders häufig durch zuweilen extreme Volumvergrößerung durch Aufnahme von Wasser, resp. Abscheidung von Gallerte auf ein zweckmäßiges Minimum reduziert. Außerdem aber unterscheidet sich das Uebergewicht der Planktonorganismen sehr vorteilhaft von dem Uebergewicht beliebiger Körper dadurch, dass es

1. praktisch nicht abhängig ist von der Temperatur,  
 2. ebenso nicht abhängig ist von dem Druck, kubischen Ausdehnungskoeffizienten etc. (hydrostatische Apparate natürlich abgerechnet),

3. praktisch wenig oder kaum abhängig ist von gelösten Stoffen.

Es ergibt sich also, dass das Uebergewicht des Planktons, wenn wir das letztere in dem ersten Sinne fassen, außerordentlich konstant sein wird.

Unsere zweite Frage lautete: Welche speziellen Schwebbedingungen finden sich beim Plankton? Unsere Untersuchung hat gelehrt, dass einmal von den beiden hier in Betracht kommenden Faktoren der Formwiderstand der Planktonorganismen äußerst variabel ist, während das Uebergewicht meist sehr konstant bleibt. Beide Faktoren aber, Formwiderstand und Uebergewicht erwiesen sich als außerordentlich unabhängig von äußeren physikalisch-chemischen Einflüssen. Doch gelten diese Regeln nur für den Fall, dass wir eine Summe von gleichzeitig schwebenden Planktonorganismen innerhalb einer kürzeren Zeit (also nur Individuen) in Betracht ziehen.

Wir kommen nun zur Beantwortung der dritten Hauptfrage: Auf welche Weise reagiert das Plankton auf Veränderungen der Schwebbedingungen, resp. lassen sich Thatsachen der Planktologie auf Veränderungen der Schwebbedingungen zurückführen?

Bei Beantwortung dieser Frage wollen wir von dem Allgemeinbegriff des Planktons, wie wir ihn ganz zu Anfang gegeben haben, also von einer Summe von schwebenden Organismen, d. h. solchen, deren Sinkgeschwindigkeit minimal ist, ausgehen. Wollen wir nun untersuchen, auf welche Weise dieses Plankton auf Veränderungen der Schwebbedingungen reagiert, so müssen wir vorher angeben, welche Schwebbedingungen bei Planktonorganismen überhaupt variieren können.

Da müssen wir zunächst folgende Ueberlegung anstellen. Bleiben wir bei dem allgemeinsten Begriffe des Planktons, so sind prinzipiell alle Faktoren variabel. Ferner aber besteht zwischen den einzelnen Koeffizienten, wie schon erwähnt, eine vielfache Korrelation, so dass sich meistens mehrere Einzelfaktoren gleichzeitig ändern. Eine derartige synchrone Aenderung muss aber stattfinden, wenn durch die Variation des einen Faktors eine Aenderung, genauer eine Erhöhung der Sinkgeschwindigkeit hervorgerufen worden ist, wenn wir es überhaupt noch mit Schwebvorgängen zu thun haben wollen. Findet eine entsprechende Regulierung der Sinkgeschwindigkeit auf ein Minimum durch eine entgegengesetztsinnige Variation eines anderen Faktors nicht statt, so muss das Plankton passive Bewegungen machen. Nun handelt es sich indessen zunächst darum, festzussellen, welcher Faktor bei

den Schwebevorgängen des Planktons sich zuerst ändert, der primäre ist, auf dessen Variationen die übrigen Faktoren der Formel regulierend antworten. Naturgemäß wird dies derjenige Faktor sein, der in der Schwebeformel den größten Einfluss besitzt, oder, was dasselbe bedeutet, derjenige, welcher am variabelsten ist. Da es nun außerdem ein Kennzeichen der organischen Wesen ist, einen möglichst gleichmäßigen Energiestrom in sich herzustellen, sich bei aller Anpassungsfähigkeit doch möglichst wenig aus der einmal eingenommenen Gleichgewichtslage zu entfernen, so ist ersichtlich, dass der bei weitem variabelste Faktor in unserer Schwebeformel der sogenannte äußere Faktor, die innere Reibung des Wassers sein wird. Dieser wird also in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle der primäre variable Schwebefaktor sein, auf dessen Aenderungen erst die regulierenden Variationen der anderen, „organischen“ Faktoren erfolgen werden. Dass dieser Faktor aber auch in der That der weitaus variabelste ist, haben wir im ersten Abschnitt unserer Untersuchung gesehen. Die Betrachtung der beiden Koeffizienten, die starken Einfluss auf ihn besaßen, lehrt außerdem, dass auch die letzteren in der freien Natur bei weitem die variabelsten physikalisch-chemischen Faktoren der Beschaffenheit des Wassers sind. Die innere Reibung des Wassers war, wie wir uns erinnern, abhängig

1. von dem Vorhandensein gelöster Stoffe, Salze oder Gase;
2. von der Temperatur.

So wurde die innere Reibung des Wassers bei konstanter Temperatur z. B. von einer 20prozentigen Rohrzuckerlösung auf das Doppelte erhöht etc. Ferner nahm die innere Reibung ab mit steigender Temperatur, und zwar um 2—3% pro 1°, so dass also z. B. bei 25° die innere Reibung nur halb so groß war als bei 0°.

Wir werden darum sagen können, dass die innere Reibung als der weitaus variabelste Faktor unserer Schwebeformel der primäre sein wird, so dass die Variationen der anderen organischen oder biologischen Faktoren fast nur in Antworten auf Veränderungen der inneren Reibung des Wassers bestehen werden. Die Veränderung der Schwebbedingungen wird also, um unsere Frage direkt zu beantworten, fast immer in einer Variation der inneren Reibung bestehen.

Es ist vielleicht nicht unzweckmäßig, auch an dieser Stelle noch einmal zu bemerken, dass auch diese Variation der inneren Reibung ihre nicht allzuweiten Grenzen hat, da bei übermäßiger Veränderung dieses Faktors der Tod der Organismen eintritt und die Resultate damit für eine Biologie unbrauchbar werden.

Wenn wir uns nun überlegen, welcher Art die Antworten des Planktons auf die Veränderungen der inneren Reibung des Wassers sein können, so haben wir die zwei Möglichkeiten schon angedeutet:

1. Entweder reagiert das Plankton biologisch, d. h. durch ent-

sprechende Aenderung der anderen beiden Faktoren der Schwebeformel, Uebergewicht und Formwiderstand auf diese Aenderungen, oder

2. das Plankton vermag dieses nicht, oder wenigstens nicht in zu reichendem Maße, es muss mit anderen Worten auf die Aenderungen der inneren Reibung des Wassers mit passiven Wanderungen antworten.

Erinnern wir uns an die zu Anfang des zweiten Abschnittes gemachten Ausführungen, so sehen wir, dass diese beiden Möglichkeiten den beiden Unterbegriffen des Planktons, die durch die verschiedene Rolle, welche der Zeitfaktor in ihnen spielte, ausgezeichnet waren, entsprechen. Und zwar haben wir für das „Individuenplankton“, für die Summe gleichzeitig und in einem nicht zu langen Zeitraum schwebender Organismen ebenfalls im zweiten Abschnitt nachgewiesen, dass die Variabilität der beiden biologischen Faktoren, Uebergewicht und Formwiderstand (die wenigen Fälle, in denen Gasblasen vorhanden sind, wieder ausgenommen) eine äußerst kleine ist. Die andere Möglichkeit, dass wirklich biologische Reaktionen, also Variationen der beiden anderen Faktoren eintreten können, ist nur bei Berücksichtigung des zweiten, allgemeineren Planktonbegriffes, der sich aus Generationen und Entwicklungen etc. zusammensetzt, also nur unter weitgehenderer Mitwirkung der Zeit vorhanden.

Betrachten wir die erste Möglichkeit als den einfacheren Fall zunächst. Das Individuenplankton ist also wegen der geringen Variabilität seiner biologischen Faktoren gezwungen, passive Bewegungen auf Aenderungen der inneren Reibung des Wassers zu machen. Innerhalb einer gewissen Grenze zwar wird das Plankton die einmal eingenommene Stellung im Wasser, welche oft einem Optimum der Lebensbedingungen entsprechen wird, ebenso aber ziemlich zufällig sein kann, durch die kleinen möglichen Variationen seines Uebergewichtes oder seines Formwiderstandes (die oft erwähnten Ausnahmen wieder nicht in Betracht gezogen) erhalten können. Doch wird diese Fähigkeit meist sehr gering sein. Eine andere Steigerungsmöglichkeit dieser Schwebefähigkeit kann dann nur noch darin bestehen, dass das Uebergewicht von vornherein so klein oder der Formwiderstand von vornherein so groß ist, dass erst stärkere Verminderungen der inneren Reibung eine größere Sinkgeschwindigkeit verursachen. Ist dies der Fall, so wird das Plankton, wie aus später anzuführenden Gründen hervorgehen wird, in der obersten Schicht des Wassers schweben müssen. Dies ist ja vor allen Dingen bei einem großen Teile des Phytoplanktons, namentlich bei den größeren Organismen desselben der Fall, und dementsprechend lauten die Litteraturangaben, dass das Phytoplankton speziell in weit geringerem Grade die Wanderungen des Planktons mitmache.

Wir haben zunächst uns mit den Bewegungen des Planktons,

die sich wenigstens zum Teil als ein Postulat einerseits der geringen Variabilität des Uebergewichtes sowie des Formwiderstandes beim Individuenplankton, andererseits der Variationen der inneren Reibung des Wassers ergaben, zu beschäftigen. Indessen ist noch zu überlegen, dass die Schweb- resp. Sinkvorgänge des Planktons nicht in der Einfachheit verlaufen, wie es die analogen Geschehnisse anorganischer Körper thun. Zu den passiven, durch Veränderungen der inneren Reibung veranlassten Bewegungen kommen noch aktive hinzu. Und zwar können alle diese Bewegungen wieder horizontale und vertikale sein. Abgesehen nun vom Nekton haben die aktiven Horizontalbewegungen bei Planktonorganismen eine viel untergeordnetere Bedeutung als die vertikalen Bewegungen. Bei vielen Planktonformen finden sich aktive Horizontalbewegungen im eigentlichen Sinne, z. B. bei Pteropoden (*Creseis*, *Cleodore*), bei den Cladoceren etc. überhaupt nicht, d. h. mit anderen Worten, die Fortbewegungsorgane sind so beschaffen oder an solchen Körperstellen angebracht, dass nur eine Vertikalbewegung möglich ist. Vor allen Dingen aber kommen für wirkliche Schwebvorgänge aktive Horizontalbewegungen gar nicht in Frage, da durch einfache horizontale Verschiebung in einem Wasserbecken sowohl Uebergewicht und Formwiderstand als auch die innere Reibung des Wassers konstant bleiben. In den meisten Fällen, und dies ist auch die Ansicht der Mehrzahl der Planktologen, sind die Horizontalbewegungen des eigentlichen Planktons solche passiver Art, d. h. sie werden hervorgerufen von Strömungen, Wellen und Winden. Was den besonderen Fall der Horizontal- resp. auch Vertikalbewegung des Nektons angeht, so wollen wir ihn uns noch für eine spätere eingehendere Untersuchung vorbehalten.

Wir hätten also insbesondere die Vertikalbewegungen des Planktons in unsere Betrachtung zu ziehen. Zunächst die aktiven Bewegungen. Hier müssen wir wieder als wesentlich voneinander verschieden, die Vertikalbewegungen nach unten und nach oben trennen. Namentlich für die Bewegungen nach oben kommen die aktiven Bewegungen des Planktons in Betracht. Die Bewegungen nach unten werden nur in den seltensten Fällen unter aktiver Beteiligung des Planktons stattfinden. Was nun die aktive Bewegung des Planktons nach oben anbelangt, so beruht sie in letzter Linie in einem Ueberwinden des Uebergewichtes durch Muskelkraft. Indessen hängt ja der positive oder negative Wert und damit Sinn der Sinkgeschwindigkeit nicht nur vom Wert des Uebergewichtes, sondern auch noch von der inneren Reibung des Wassers und dem Formwiderstand des Organismus ab. Während nun die Größe der inneren Reibung auch bei Bewegungen nach oben per definitionem konstant bleibt, ändert sie sich beim Formwiderstand. Der Formwiderstand nach oben wird nämlich fast immer kleiner sein als der nach unten, und

zwar einmal darum, weil ja die optimale Lage des Formwiderstandes, die nur einmal vorhanden sein kann, durch Anpassung fixiert sein wird. Und zwar werden wir unter der optimalen Lage des Formwiderstandes diejenige Stellung des Körpers zu verstehen haben, welche der Definition des Planktons entsprechend einerseits den Sinkvorgängen den größten Widerstand, den Steigvorgängen andererseits den geringsten entgegensetzt. Wie wir uns erinnern, lassen sich thatsächlich eine große Anzahl von derartigen Einrichtungen z. B. besonders häufig einseitige, d. h. nur im unteren, der Sinkrichtung zugekehrten Bogen bewegliche Gelenke etc. an Planktonorganismen nachweisen. Wenn wir übrigens die Anpassungsfähigkeit und Modellierbarkeit der organischen Arten und Generationen in Betracht ziehen wollen und ferner berücksichtigen, dass die Organismen ein aus allen möglichen Gründen vorteilhafte konstante räumliche Orientierung besitzen, so werden wir sagen können, dass der Formwiderstand nach oben einer der kleinsten, wenn nicht der allerkleinsten der möglichen Formwiderstände des Körpers sein wird.

Was nun die auslösenden physikalisch-chemischen Ursachen dieser aktiven Vertikalbewegungen anbetrifft, so pflegt man bei niederen Tieren, falls man überhaupt einige Beziehungen, namentlich Richtungsbeziehungen zwischen physikalisch-chemischen Faktoren und Bewegungen festgestellt hat, von Tropismen zu sprechen. Solche Tropismen, die für die Bewegungen des Planktons besonders in Betracht kommen, sind Heliotropismus, Thermotropismus und Geotropismus. Es ist indessen eine Frage für sich, welche Tropismen speziell und in wie starkem Maße dieselben hier in Frage kommen. Es muss nämlich jedesmal erst scharf durch das übrigens bei Planktonorganismen besonders leicht anzustellende Experiment Auskunft gegeben werden, ob diese Tropismen nicht nur scheinbare sind, d. h. ob die Lebensgeschehnisse, die unter diesem Namen zusammengefasst werden, nicht allgemeine physikalisch-chemische Eigenschaften solcher Gebilde sind, wie die Organismen sie darstellen. Es ist überdies ja nur ein großer Gewinn, wenn sich die letztere Thatsache feststellen lässt und durchaus im Sinne des Entdeckers des Begriffes der tierischen Tropismen, J. Loeb's, wenn wir die tropischen Geschehnisse auf einfach physikalisch-chemische zurückführen. Wir werden an einer anderen Stelle noch ausführlicher hierauf einzugehen haben. — Für die Schweregeschehnisse indessen ist es ja an und für sich ganz gleichgültig, aus welchen Ursachen die aktiven Vertikalbewegungen durch Muskelkräfte nach oben stattfinden.

Eine sehr untergeordnete Rolle bei den aktiven Bewegungen des Planktons nehmen, wie schon oben angedeutet wurde, die Vertikalbewegungen nach unten ein! Beobachtet man z. B. Planktonorganismen im Versuchsgesäß, so wird man unter normalen äußeren Be-

dingungen und normalen Versuchstieren fast nie beobachten können, dass eine direkte Muskelbewegung erfolgt, um den betreffenden Organismus an tiefer gelegene Stellen zu bringen. Bei allen normalen Planktonorganismen findet vielmehr eine Bewegung nach unten nur durch Sinken statt. Es entspricht diese Thatsache ja einfach der Definition des Planktons als der Summe der „schwebenden“ Organismen, d. h. derjenigen, welche die kleinste Sinkgeschwindigkeit besitzen. Eine Muskelbewegung nach unten aber würde ferner die Sinkgeschwindigkeit zu steigern suchen; damit aber wäre der Organismus kein schwebender, kein Planktonorganismus mehr, schied also auch aus unserer Betrachtung aus. Ein weiterer Beweis für die geringe aktive Bewegungsfähigkeit der Planktonorganismen nach unten ist die bekannte Thatsache, dass dieselben, wenn sie einmal an den Wasserspiegel und in Berührung mit der Luft gelangt sind, nicht wieder von ihm loskommen, also kräftigere Vertikalbewegungen nach unten nicht machen können. Wohl die einzige bekannte Ausnahme, die willkürlich den Wasserspiegel wieder verlassen kann, bildet die eigentümliche *Scapholeberis mucronata*, die aus diesem Grunde aber auch von den Planktologen nicht zum eigentlichen Plankton gezählt wird. Und endlich lehrt, wie schon oben bemerkt wurde, die Morphologie des Planktons, dass Bewegungseinrichtungen, die für Bewegungen nach beiden Richtungen, also nach oben und nach unten, oder aber nur nach unten allein angewendet werden können, nicht oder kaum namentlich bei kleineren Formen vorhanden sind. Außerdem müssten dieselben für die Bewegungen von schwebenden Organismen nach unten mindestens ebenso kräftig entwickelt sein wie für Bewegungen nach oben, da, wie wir oben erörtert haben, der Formwiderstand der Planktonorganismen nach unten am größten ist. Dies sind wohl Gründe genug, die aktiven Vertikalbewegungen des Planktons nach unten als äußerst gering und untergeordnet, wenn überhaupt vorhanden, zu kennzeichnen.

Von ganz anderer Bedeutung nun sind die passiven Vertikalbewegungen des Planktons. Und zwar sind sie wichtig für beide Richtungen der Orientierung, wenn auch ungleich mehr für die Vertikalbewegungen nach unten, d. h. für regelrechte Sinkvorgänge. Vergewärtigen wir uns beispielsweise den Einfluss der Temperatur auf die Schwebefähigkeit resp. Sinkgeschwindigkeit, wenn wir Uebergewicht und Formwiderstand sowie die chemische Beschaffenheit des Wassers, wie es ja für kleinere Zeiten auch draußen in der freien Natur geschieht, konstant lassen. Wir finden, dass dann die Sinkgeschwindigkeit direkt umgekehrt proportional ist der inneren Reibung des Wassers. Nun verändert sich aber die innere Reibung des Wassers stark mit der Temperatur, und zwar pro 1° um 2<sup>o</sup>/<sub>o</sub>; folglich wird sich auch die Sinkgeschwindigkeit bei Konstanz der erwähnten Faktoren pro 1° um

2% ändern. — Einen ähnlich starken Einfluss finden wir auch in dem Gehalt des Wassers an gelösten Stoffen, bloß mit dem Unterschiede, dass er dem Temperaturfaktor gerade entgegengesetzt wirkt, dass also die Sinkgeschwindigkeit stark mit der Konzentration der Lösungen abnimmt.

Aus der Betrachtung des Einflusses speziell der Temperatur auf die innere Reibung und damit auf die Sinkgeschwindigkeit des Planktons ergibt sich, beinahe nur als ein Postulat dieser allgemeinen und theoretischen Ueberlegungen, eine Theorie der periodischen Vertikalwanderungen des Planktons. Die Bedingungen hierzu sind bei Berücksichtigung der im zweiten Abschnitt geschilderten Stabilität der Planktonorganismen gegenüber physikalisch-chemischen Faktoren sowie ferner bei einer ungefähren Konstanz des Gehaltes des Wassers an gelösten Stoffen einfach gegeben in periodischen Temperaturänderungen. Damit zerfallen die periodischen Vertikalbewegungen des Planktons ohne weiteres in tägliche und in jährliche. Betrachten wir zunächst die täglichen Perioden.

Gehen wir aus von einem Plankton, das theoretisch vollständig gleichmäßig vertikal verteilt sei, d. h. dessen Sinkgeschwindigkeit an jeder Stelle des betreffenden Wasserbeckens gleich einem Minimum beträgt. Dabei soll es sich ferner um einen sogenannten Normaltag handeln, d. h. um einen Tag etwa im März oder im September mit mittlerer Sonnenhöhe, mittlerer Temperatur etc. Die Betrachtung der Tage zu verschiedenen Jahreszeiten gehört in die Frage von den jährlichen Perioden hinein und wird dort behandelt werden. — Lassen wir nun die Temperaturperiode des Tages, welche selbstverständlich durch die Sonne aber hier nur durch die Sonne, nicht noch etwa nebenbei durch warme und kalte Strömungen etc. bedingt werden soll, auf das Wasserbecken mit dem gleichmäßig verteilten Plankton einwirken. Dies würde also etwa dem Sonnenaufgang des Tages entsprechen. In den Vormittagsstunden nun, nicht gleich in den ersten Morgenstunden, wird dann eine Erwärmung des Oberflächenwassers stattfinden. Der Grund dafür, dass die Erwärmung des Oberflächenwassers nicht parallel geht mit seiner Belichtung, sondern immer etwas nachhinkt, liegt in der hohen spezifischen Wärme des Wassers, d. h. in seiner schweren Erwärm- und Abkühlbarkeit. Wir werden bald wieder auf diesen Punkt zurückkommen. Am höchsten nun wird die Temperatur in den ersten Stunden des Nachmittages steigen. Durch diese Temperaturerhöhung wird indessen, wie wir wissen, die innere Reibung des Wassers stark herabgesetzt, die Sinkgeschwindigkeit entsprechend beträchtlich vergrößert. Das anfangs gleichmäßig verteilte Plankton muss also bei dieser Erwärmung des Oberflächenwassers in den oberen, wärmsten Schichten allmählich abgenommen haben und nach unten haben sinken müssen. Und zwar wird diese

passive Vertikalwanderung nach unten von den ersten Vormittagsstunden an stattgefunden haben. Am stärksten muss der Abtrieb der größten Erwärmung entsprechend in den ersten Nachmittagsstunden sein. Von Nachmittag an bis zum Abend und in der Nacht wird nun genau die parallele Temperaturänderung wie vom Vormittag bis zum Mittag stattfinden, nur natürlich im umgekehrten Sinne. Zunächst wird gegen Abend eine Konzentration des Planktons in tieferen, kühleren Schichten stattfinden, in welchen die innere Reibung des Wassers und die Schwebefähigkeit der Planktonorganismen wieder eine größere ist. In der Nacht, nach Sonnenuntergang, kühlt sich das Wasser der oberen Schicht wieder ab, und zwar auf zweierlei Weise. Einmal von unten her durch Diffusion mit dem kühleren, von der Sonne direkt nicht erwärmbaren Grundwasser, dann aber von der Oberfläche her durch die Winde der Nacht und die entsprechende Verdunstungskälte. Was die Stärke dieser beiden Abkühlungen anbetrifft, so ist die von der Oberfläche aus die ungleich bedeutendere. Die Diffusion des kalten Grundwassers mit dem warmen Oberflächenwasser geschieht erklärlicherweise darum so langsam, weil das warme Wasser spezifisch leichter ist als das kalte und deshalb entweder an der Oberfläche bleibt oder immer wieder zu ihr hinaufsteigt. Durch dies Aufsteigen aber des warmen Wassers bei der starken Abkühlung der Oberfläche in der Nacht entstehen Strömungen von unten nach oben, welche, auch wegen der hohen spezifischen Wärme des Wassers, erst in der zweiten Hälfte der Nacht resp. am frühen Morgen am stärksten sein werden. Das Plankton wird am Abend infolge der Abkühlung der wärmeren Oberflächenschichten durch das kühle Grundwasser sich ein wenig höher hinauf haben verteilen können, ein intensiveres Aufsteigen aber wird erst mit dem Auftreten der Diffusionsströme des warmen Wassers nach der kalten Oberfläche des Wassers hin stattfinden. Es ist dabei durchaus nicht notwendig, dass das Plankton einfach passiv durch die warmen Strömungen von unten nach oben mitgerissen wird. Es kann auch dabei die aktive Schwimffähigkeit des Planktons nach oben sehr wohl beteiligt sein. Nur ist dabei zu beachten, einmal, dass die Schwimmgorgane wohl des größten Teiles des Planktons, welche mit Muskelkraft funktionieren, überhaupt ja nur auf Vertikalbewegungen nach oben eingerichtet sind, und dass ferner zweitens bei jeder einzelnen Bewegung in das kältere Wasser auch die Sinkgeschwindigkeit des Planktons eine immer geringere wird. Die Schwimmbewegungen der Planktonorganismen werden also, in je höhere Schichten die Organismen kommen, um so ökonomischer, ergiebiger, die Sinkgeschwindigkeit des Planktons aber entsprechend noch geringer werden. Sind die einzelnen Individuen bei ihren Muskelbewegungen durch Strömungen oder durch einen beliebigen Zufall in höhere, kältere Wasserschichten gelangt, so bleiben sie gleichsam in ihnen hängen; dieser

Vorgang geschieht in der That bei fast jeder Bewegung. Es wird also in der zweiten Hälfte der Nacht auf diese Weise eine Vertikalwanderung nach oben und eine regelrechte Ansammlung des Planktons in den oberen kühlen Schichten stattfinden. Dass hierbei aber auch die Diffusionsströmungen des warmen Wassers eine große, aber im Sinne dieser Vertikalwanderung nach oben wirkende Rolle spielen werden, liegt auf der Hand. Infolgedessen erscheint auch der Auftrieb, wie die Litteraturangaben ziemlich übereinstimmend lauten, bemerkenswert stürmisch und heftig. Am Morgen dann mit Sonnenaufgang beginnt nach und nach wieder die Erwärmung des Oberflächenwassers und damit die Periode von neuem.

Betrachten wir nun noch einige Einzelheiten, die hier in Frage kommen. Da die Planktonorganismen zunächst einmal durchaus nicht untereinander gleich beschaffen sind, namentlich was ihre Schwebefähigkeit, ferner ihre Größe, aktive Schwimmfähigkeit etc. anbelangt, so können auch die Wanderungen der einzelnen Arten und Individuen nicht vollständig gleichmäßig stattfinden. Denn es ist ja sicher, dass die Sinkgeschwindigkeit eines großen Körpers durch Veränderung der inneren Reibung des Wassers in bedeutend höherem Maße modifiziert wird als die Sinkgeschwindigkeit eines kleinen, ihm sonst in allen anderen Eigenschaften ähnlichen resp. kongruenten schwebenden Körpers. Es ist nämlich der Einfluss des Oberflächen- resp. Formwiderstandes eines großen Körpers in der entsprechenden Schwebeformel im Verhältnis zu dem Einfluss desselben Faktors bei einem kleinen Körper beträchtlich geringer. Die innere Reibung des Wassers spielt also auf der anderen Seite bei dem Zustandekommen der Schwebefähigkeit bei einem großen Körper entsprechend eine viel einflussreichere Rolle als bei einem kleinen. Mithin wird also auch eine Aenderung der inneren Reibung des Wassers auf das Gesamtergebnis, die Sinkgeschwindigkeit, bei größeren Körpern einen viel größeren Einfluss besitzen als bei kleineren. Dies heißt biologisch: Die größeren Organismen werden bei geringeren Temperaturerhöhungen nach unten sinken, aber auch später wieder an die Oberfläche gelangen können. Die Umkehrung dieses Satzes ist vielleicht noch wichtiger, da sie nämlich lauten kann, dass die Jugendformen, die Entwicklungsstadien zuerst nach oben und zuletzt nach unten wandern werden, da ja, mit kaum einer Ausnahme, die Gesamtentwicklung eines Organismus parallel mit seiner Größenentwicklung geht. Das Zweckmäßige dieses längeren Verweilens der Jugendformen als der Formen, bei denen der heftigste Energiestrom stattfindet, an der Oberfläche ist ohne weiteres klar. Es ist nur eine Folge derselben Verhältnisse, dass kleine Formen und Entwicklungsstadien im allgemeinen auch weniger tief nach unten gehen werden als größere und ausgewachsene Individuen.

Was weiter das Verhältnis der verschieden guten Schwimmer des Planktons zu den täglichen periodischen Wanderungen anbelangt, so folgt aus der Theorie, dass zunächst die besten Schwimmer auch im Auftrieb neben den kleinen und Jugendformen die ersten sein werden. Für den Abtrieb, der ja fast nur ein passiver ist, kommt die verschieden entwickelte aktive Schwimmfähigkeit viel weniger und höchstens so in Betracht, dass die erschwerten Vertikalbewegungen nach oben von guten Schwimmern größer und ergiebiger gemacht werden können, so dass auch die passive Sinkbewegung als Resultante der verschiedenen Faktoren ebenso wie bei kleinen Formen und Entwicklungsstadien erst etwas später eintritt.

Selbstverständlich gelten für die Regelmäßigkeit dieser täglichen Periode alle die wechselnden Faktoren, welche die Erwärmung des Wassers durch die Sonne, also die Insolation, beeinflussen. Ferner sind auch noch die Einflüsse, welche Wind und Wellen, dann aber auch der wechselnde Gehalt des Wassers an gelösten Stoffen ausüben, zu berücksichtigen. Wind und Wellen erschweren natürlich das Zustandekommen von Schwebegesehnissen, da durch sie die Orientierung des Organismus im Wasser und damit die Größe sowohl des Formwiderstandes als auch die Wirkungsfähigkeit der Muskel- resp. Schwimmbewegungen stark variiert. Die Wellen erzeugen ferner durch mechanische Arbeit eine gewisse Wärmemenge, so dass auch dies einen Grund dafür darbietet, dass das Plankton sich bei Stürmen in tiefere Schichten zurückzieht.

Eine höhere Salz- oder Gaskonzentration des Wassers erhöht die innere Reibung und die Schwebefähigkeit des Planktons. Planktonorganismen solcher Gewässer werden also längere Zeit bei sonst gleicher Beschaffenheit in den oberen Schichten der betreffenden Gewässer bleiben können, resp. werden weniger tief hinunter wandern als Bewohner von Gewässern mit geringem gelösten Inhalt.

Ferner aber ist die Erwärmung des Wassers in hohem Maße abhängig von der Durchsichtigkeit desselben oder von seinem Gehalt an trüben Partikelchen, Gesteinsdetritus etc. Denn die Erwärmung des Wassers findet nur zu einem Teile durch direkte Absorption von Wärmestrahlen selbst statt. Der andere Teil der Erwärmung, und sicher der größere derselben, geschieht durch Verwandlung von strahlender Energie von geringerer Wellenlänge in solche von größerer Wellenlänge, also von leuchtender Energie in Wärmeenergie. Diese Umwandlung aber kann selbstverständlich nur bei gefärbten, d. h. strahlende Energie kurzer Wellenlänge absorbierenden Körpern eintreten, mit anderen Worten, bei vollständig klaren Wasserbecken, die aber nicht über eine gewisse Tiefe (Maximum 300—400 m) besitzen dürfen, tritt die eigentliche Erwärmung erst am Boden auf. Bei trüberen Wasserbecken wird die Oberflächenerwärmung darum eine

bedeutend stärkere und die tägliche Periode demgemäß auch eine deutlichere sein. Natürlich aber dürfen die Trübungen des Wassers nicht sonst die Lebensbedingungen des Planktons direkt beeinflussen.

Gewöhnlich nun wird sowohl das Sinken des in der Nacht abgekühlten Wassers nur bis zu einer von Fall zu Fall verschiedenen Tiefe gehen, und ebenso werden erst von demselben Punkte aus bei Normaltagen die Diffusionsströmungen des erwärmten Wassers nach oben beginnen. Es wird mit anderen Worten nur die Temperatur einer gewissen, von der Oberfläche beginnenden Schicht sich am Tage ändern, während das Grundwasser unberührt von Tag und Nacht seine Temperatur konstant erhält. Diese Thatsache drückt sich, wie es schon länger bei größeren Landseen, nun aber auch z. B. im Indischen Ozean entdeckt worden ist, darin aus, dass bei Messung der Temperaturen verschiedener Tiefen an einer Stelle, der Grenze nämlich der Wasserschicht von variabler Temperatur, ein mehr oder weniger scharfer Sprung eintritt. Die Höhe dieses Sprunges kann ziemlich verschieden sein; er wird bei trüben Gewässern wahrscheinlich deutlicher sein und tiefer liegen als bei klaren.

Wir kommen jetzt zu den jährlichen periodischen Vertikalwanderungen des Planktons. Hier muss nun ganz besonders betont werden, dass die Genauigkeit der Periode in noch viel höherem Maße abhängig ist von allgemeinen, klimatischen Verhältnissen, als es die tägliche Periode schon ist. Trockene, nasse, warme, kalte etc. Jahre müssen natürlich das theoretische Bild mehr oder weniger stark verzerren. Doch lässt sich etwa folgendes Allgemeine sagen:

Die der jährlichen Vertikalwanderung parallel gehende Temperaturkurve ist nicht, wie man auf den ersten Anblick wohl meinen möchte, identisch mit einer ins Größere übertragenen Tagedemperaturkurve, sondern sie hat ihr vollständig eigenes Gepräge. Gehen wir vom Fröhsummer aus, so findet zunächst mit dem immer höheren Stande der Sonne eine immer stärkere Erwärmung des Wassers von der Oberfläche aus statt. Das Maximum dieser Erwärmung wird wieder wegen der hohen spezifischen Wärme des Wassers nicht mit dem Zenithstande der Sonne zusammenfallen, sondern erst etwas später, also etwa im Juli und August eintreten. Im Beginn des Herbstes (etwa August, September) werden die wieder länger und kühler werdenden Nächte heftigere Diffusionsströmungen nach oben hervorrufen, als im Sommer wegen der kleineren Temperaturunterschiede von Nacht und Tag möglich waren. Dann aber treten bei verschiedenen Gewässern erhebliche Verschiedenheiten der Verhältnisse auf, die sich von der Größe resp. Tiefe der betreffenden Wasserbecken abhängig erweisen. Betrachten wir zunächst einmal wieder als Normalfall einen mittleren Süßwassersee, also einen solchen, dessen Oberfläche im Winter zufriert, dessen Grundwasser und mittlere Schichten aber noch frei bleiben.

Dann wird im Herbst die Ausgleichung der Temperaturen von Oberflächenwasser und Grundwasser durch die Diffusionsströmungen einen Punkt erreichen, wo die Temperatur des ganzen Wasserbeckens überall ungefähr gleich sein wird. Nun aber wird folgendes eintreten. Es wird nämlich im Winter das Oberflächenwasser tiefer als das Grundwasser, und zwar bis zur Eisbildung abgekühlt werden, während die Temperatur des Grundwassers höher und konstant sein wird. Dadurch aber werden zum zweitenmal in der jährlichen Periode stärkere Diffusionsströmungen, und zwar diesmal direkt des wärmeren Grundwassers nach oben eintreten, welche sich im Frühling beim Tauen des Eises und beim Heruntersinken des spezifisch schwereren, nur 0° warmen Schmelzwassers noch steigern werden. Nachdem nun durch die Erwärmung der Frühlingssonne zunächst wieder ein Ausgleich der Temperaturen vom Boden- und Oberflächenwasser hergestellt sein wird, wird nach und nach wieder eine langsame Erwärmung des Oberflächenwassers beginnen, die die jährliche Periode wieder schließt.

Das wesentlich unterscheidende Merkmal zwischen Tages- und Jahreskurve besteht also darin, dass die Jahreskurve bei derartigen Normalseen zwei Maxima der Diffusionsströmungen besitzt, während die Tageskurve nur eins hat. Dies rührt daher, dass die Temperatur des Oberflächenwassers an einem Normaltage, wie wir ihn obiger Betrachtung zu Grunde gelegt haben, meistens nicht oder nur sehr kurze Zeit unter die Temperatur des Bodengewässers sinkt, namentlich wenn das Wasserbecken tiefer ist als die Schicht, welche der wechselnden Erwärmung und Abkühlung durch Tag und Nacht ausgesetzt ist, wenn wir also mit anderen Worten einen deutlichen Temperatursprung in ihm nachweisen können.

Dieser zweigipfligen Temperaturkurve muss nun auch ein doppeltes Maximum des Auftriebes entsprechen. Es muss also theoretisch ein Frühjahrs- und ein Herbstmaximum geben. Ueberlegen wir uns, welches Maximum von beiden das größere sein wird, so wird es, falls wir annehmen, dass die Quantität des Planktons zu allen Jahreszeiten in einem Wasserbecken konstant wäre, aus theoretischen Gründen dasjenige sein, welches die stärksten täglichen Gegensätze, also die größten Diffusionsströmungen zeigt. Dies ist nun unzweifelhaft im Herbst der Fall, da im Frühling die täglichen Temperaturdifferenzen und Diffusionsströmungen darum nicht so groß sein können, weil die Bodentemperaturen der hier in Betracht kommenden Gewässer meist nur wenige Grade über 0 betragen.

Betrachten wir nun, welche Verschiedenheiten in der Zusammensetzung des Planktons zu verschiedenen Jahreszeiten vorhanden sein können, so ist theoretisch zu erwarten, dass im Herbst, zur Zeit der größten Diffusionsströmungen einmal quantitativ mehr Plankton,

dann aber auch eine qualitativ reichere Zusammensetzung vorhanden sein wird, wieder vorausgesetzt, dass alle Arten das ganze Jahr hindurch ungefähr gleichmäßig vorhanden sind. Quantitativ wird das Plankton im Herbst darum reicher sein, weil auch Individuen ein und derselben Art mit individuell geringerer Schwebefähigkeit im Herbst durch die starken Temperatur- und innere Reibungsgegensätze hinaufgeführt und schwebend erhalten werden können; qualitativ darum, weil nicht nur Individuen, sondern auch Arten, was die Schwebefähigkeit anbetrifft, ungleich begabt und damit unter Umständen unfähig sind, bei geringen Diffusionsströmungen mit heraufgenommen und durch innere Reibung dann oben festgehalten zu werden. Sind aber die einzelnen Planktonorganismen, was Art, Geschlecht, Entwicklungsstadium etc. anbetrifft, nicht das ganze Jahr hindurch gleichmäßig vorhanden, wie es so ja auch thatsächlich in der freien Natur der Fall ist, so werden im Sommer z. B. mehr gute Schwimmer zu erwarten sein als im Frühling oder im Herbst, und im Gegensatz hierzu die größeren und schwimm- und schwebeunfähigeren Planktonorganismen im Frühling und besonders im Herbst uns häufiger entgegentreten. Der Frühlingsauftrieb speziell hat noch das besondere Charakteristikum, dass in ihm die Formen vertreten sein werden, welche im Herbst aus dem eigentlichen Plankton ausgeschieden sind und am Boden eine Winterruhe etc. durchgemacht haben, da ja im Frühling die Diffusionsströmungen nicht nur in der Schicht oberhalb des Sprunges, sondern vom Grundwasser aus stattfinden.

Andere Verhältnisse haben wir nun erklärlicher Weise vor uns, wenn es sich nicht um derartige Normalseen handelt, sondern wenn entweder das Wasserbecken vollständig ausfriert, oder wenn es, wie bei den großen Meeren an der Oberfläche im Winter nicht kälter wird als in der Tiefe. Im ersteren Falle wird sich das Plankton immer weiter in die Tiefe zurückziehen und schließlich am Boden überwintern müssen. Umgekehrt im Meere. Hier wird im allgemeinen die Jahresperiode der Tagesperiode viel ähnlicher sein. Indessen treten bei der Betrachtung von Meeren die einzelnen lokalen Verschiedenheiten von geographischer Lage, Strömungen etc. viel mehr als bei Süßwasserseen in den Vordergrund, so dass sich Allgemeines kaum sagen lässt, die einzelnen Variationen der jährlichen Perioden in den Meeren vielmehr einzeln analysiert werden müssen.

Es existiert nun noch eine bemerkenswerte biologische periodische Erscheinung in manchen Süßwasserbecken, bei denen auch das Plankton eine Rolle spielt und die von Steuer<sup>1)</sup> entdeckt wurde. Es ist nämlich die Thatsache, dass sich „Plankton und Littoralfauna (spe-

---

1) Steuer: Die Entomostrakenfauna der „alten Donau“ bei Wien etc. Zool. Jahrb., Abteil. f. Syst. etc. 1901, Bd. XV, p. 28 ff.

ziell der Entomostraken) ablösen und zwar in der Weise, dass im Sommer das Plankton, im Winter die Littoralfauna quantitativ vorherrscht“. Die Deutung ist nach obigen Prinzipien nicht schwer. Nehmen wir wieder eine gleichmäßige Verteilung des Planktons, und zwar diesmal also bis an das Ufer an, so ist es erklärlich, dass im Sommer die Littoraltiere wegen der schnelleren Erwärmung des Uferwassers sich in die Tiefe des Wasserbeckens resp. in seine Mitte zurückziehen müssen. Im Winter dagegen kühlt die Littoralzone zuerst ab, die Planktonorganismen also, welche von den warmen Strömungen unterstützt, nach oben gelangen, werden sich nach den oben dargelegten Prinzipien der täglichen Wanderung besonders an den kühleren Stellen des Ufers an der Oberfläche erhalten und ansammeln können. Auf die weiteren merkwürdigen Details dieser Erscheinung kann ich hier nicht eingehen.

Keineswegs nun aber soll mit der Aufstellung dieser physikalischen Theorie, insbesondere der passiven periodischen Vertikalbewegungen behauptet werden, dass die Veränderungen der inneren Reibung etc. die einzigen Ursachen für vertikale Bewegungsvorgänge des Planktons sind. Wie oben erwähnt, sind eine ganze Anzahl von Tropismen der Planktonorganismen beschrieben worden, welche durchaus, namentlich was die Vertikalbewegung nach oben anbetrifft, bestehen können. Ich betone indessen das „können“, und diejenigen Forscher, welche sich z. B. folgende zwei Regeln von den oben entwickelten Gesichtspunkten ansehen wollen, werden meinem Zweifel beistimmen. Einmal hat bekanntlich Chun das Gesetz gefunden, dass pelagische Meeresorganismen, welche im Frühling an der Oberfläche schweben, sich bei zunehmender Erwärmung des Wassers in die Tiefe zurückziehen (negativer Thermotropismus). Zweitens führe ich die Loeb-Groom'sche Regel an, nach welcher positiv heliotropische pelagische Organismen durch Temperaturerhöhung oder durch chemische Veränderung des Wassers (Konzentrationsabnahme) negativ heliotropisch, negativ heliotropische Organismen aber durch Temperaturerhöhung etc., noch negativer tropisch gemacht werden können. — Wie aber schon oben betont wurde, ist die Auflösung dieser Tropismen in allgemeinere physikalisch-chemische Begriffe ein ganz beabsichtigtes erstrebenswertes Schicksal derselben, welches sie mit jedem anderen, zweckmäßig gewählten Begriffe teilen.

Neben den Tropismen als Bewegungsauslösungen sind vor allen Dingen noch die Korrelationen des Planktons unter sich, insbesondere einmal der Tiere untereinander, dann aber auch die der Tiere und Pflanzen bei den Planktonbewegungen in Betracht zu ziehen. Namentlich der Einfluss des viel stabileren Phytoplanktons auf das Zooplankton wird, besonders weil hier noch die wichtigen Ernährungsfragen in Betracht kommen, eine bemerkenswerte Rolle spielen.

Ich möchte noch betonen, dass diese Theorien der periodischen Wanderungen des Planktons nur aus physikalisch-chemischen Voraussetzungen und einigen sehr allgemeinen Lebenseigenschaften des Planktons abgeleitet worden sind, also nicht durch Zusammenfassung von Einzelthatsachen. Erkenntnistheoretisch hätte dieser zweite Weg zu demselben Fortschritt führen müssen, bloß wäre die dazu nötige Zeit wahrscheinlich viel größer gewesen. Die mit der so außerordentlich umfangreichen Litteratur vertrauten Forscher werden indessen trotz des mehr deduktiven Charakters dieser Auseinandersetzungen die Uebereinstimmung vieler, wenn auch noch lange nicht aller hierhergehörigen Thatsachen mit dieser Theorie anerkennen. Wie ich schon bemerkt habe, will ich und kann ich einstweilen hier nur die ganz allgemeinen und prinzipiellen Grundzüge dieser, sowie der noch folgenden Erklärungen von planktologischen Problemen durch Betrachtung derselben unter den anfangs dargelegten physikalisch-chemischen Gesichtspunkten geben. Die ausführliche Untersuchung aller der hochinteressanten Einzelheiten, sowie die Verarbeitung der mächtigen Litteratur, welche letztere, wie wir bald sehen werden, weit über die Werke, die man gewöhnlich zur Planktonlitteratur rechnet, hinausgeht, muss ich mir für später aufsparen.

Mit einigen Worten soll nun noch auf die Bewegungen eingegangen werden, welche durch Veränderungen des Gehaltes des Wassers an gelösten Stoffen hervorgerufen werden können. Die Konzentration einer Lösung ist, wie wir wissen, abhängig von der Temperatur, und zwar nimmt sie gleichsinnig mit der Temperatur ab und zu. Es wird also bei Insolation des Wassers in den oberen Schichten nach und nach eine etwas stärkere Konzentration eintreten, wenn dieselbe auch nur minimal sein wird. Da nun aber gleichsinnig mit der Konzentration auch das spezifische Gewicht der Lösungen sich ändert, so werden die konzentrierten Schichten wieder nach unten sinken und so die Unterschiede wieder ausgleichen etc. Die Temperaturänderung des Wassers durch die tägliche Sonnenerwärmung wird mit anderen Worten auf die Verteilung der im Wasser gelösten Stoffe keinen nennenswerten Einfluss haben, folglich werden auch die Konzentrationsänderungen der Oberfläche keine Rolle bei den Vertikalbewegungen des Planktons spielen. — Etwas bemerkbarer wird der Einfluss der gelösten Stoffe im Grundwasser sein. Durch Verwesung der gesunkenen Organismenreste werden sich bei nicht allzutiefen Wasserbecken Gase wie Kohlendioxyd und Methan bilden, welche sich im Grundwasser lösen und dann langsam nach oben diffundieren. Die innere Reibung des schon an und für sich kalten Bodenwassers wird also durch den größeren Reichtum desselben an gelösten Stoffen noch erhöht. Sie kann sich infolgedessen z. B. bei der Vertikalbewegung des Planktons in der Nacht nach oben wirk-

lich, aber im Sinne dieser Bewegung beteiligen. Sonst indessen wird der Einfluss der wechselnden Konzentrationen der gelösten Stoffe auf die Vertikalbewegungen der Planktonorganismen wegen der großen Empfindlichkeit derselben gegen derartige Veränderungen nicht sehr bemerkenswert sein. Eventuell ließen sich in Gewässern, welche unterirdische Zuflüsse von Lösungen von anderen Konzentrationen besäßen, derartige Einflüsse auf die Vertikalbewegungen konstatieren.

Interessanter und viel bedeutungsvoller sind indessen die Beziehungen, welche zwischen Süß- und Salzwasser und den Bewegungen des Nektons, insbesondere auch seinen Fortpflanzungsgeschehnissen bestehen. Allerdings sind diese Bewegungen meist nur horizontale und kommen darum bei einer Betrachtung der Schwebegeschehnisse nicht eigentlich mit in Betracht. Bei näherer Untersuchung des merkwürdigen Verhaltens des Nektons, das teils zur Fortpflanzung aus dem Süßwasser, teils zu demselben Zwecke gerade umgekehrt wandert, werden sich gewiss auch Anhaltspunkte dafür zeigen, dass auch hier die innere Reibung eine gewisse Rolle spielt. Doch kann ich hier nicht näher auf diese interessanten Dinge eingehen.

Es ist hier vielleicht die passende Stelle, den Begriff der vertikalen Verteilung des Planktons zu erwähnen. Natürlich ist diese hauptsächlich eine Folge der verschiedenen Schwebefähigkeit resp. Sinkgeschwindigkeit der einzelnen Planktonorganismen und -arten. Ob diese auf physikalisch-chemischen Bedingungen sich gründende räumliche Orientierung im Wasser immer dem Optimum der Lebensbedingungen entsprechen wird, ist eine Frage für sich; im allgemeinen wird es nach den beiden Prinzipien der Anpassungsfähigkeit und der natürlichen Zuchtwahl wohl der Fall sein. Doch ist dies für die Einzelfälle natürlich noch genauer zu untersuchen.

Nach der Besprechung der Reaktionen, welche dann eintraten, wenn das Plankton nicht im stande ist, augenblicklich auf die Veränderungen der inneren Reibung zu antworten, kommen wir jetzt zur Untersuchung der Fälle, bei denen eine Reaktion des Planktons eintritt, welche gemäß unserer Schwebeformel nur in einer Aenderung entweder des Uebergewichtes oder des Formwiderstandes bestehen kann.

Da haben wir zunächst die Fälle zu erörtern, bei denen schon das Individuum im stande ist, bemerkbar auf Schwankungen der inneren Reibung zu reagieren. Was nun den Sinn dieser Antwort anbetrifft, so wird die letztere der Definition des Planktons zufolge zweckmäßigerweise immer in dem Bestreben bestehen, die einmal eingenommene räumliche Orientierung, die oft einem Optimum der Lebensbedingungen entsprechen wird, im Wasser auch festzuhalten. Solche Organismen, welche dies in zweckmäßiger Weise, wenn auch durchaus nicht immer biologisch d. h. einstweilen noch nicht physikalisch-che-

misch erklärbar, thun, sind die Planktonorganismen mit Gasblasen. Wie wir oben schon erörtert haben, ist der Auftrieb einer Gasblase stark abhängig von Druck und Temperatur. Da nun der Druck eines Gasvolumens proportional mit der Temperatur wächst, der Auftrieb aber gleichsinnig mit dem Druck zunimmt, so wird also der Auftrieb sich auch im gleichen Sinne wie die Temperatur ändern. Der Organismus aber mit einer Gasblase wird bei Abnahme der inneren Reibung, also bei steigender Temperatur doch ungefähr seine Gleichgewichtslage behalten können, da ja das Uebergewicht, der Auftrieb der Gasblase im entgegengesetzten Sinne wie die innere Reibung sich bei steigender Temperatur ändert, also größer wird. Ueberdies wird ja durch die allmähliche Abnahme der inneren Reibung von der Oberfläche aus die Auftriebsgeschwindigkeit der Gasblase, bei welcher die innere Reibung ja auch ein Faktor ist, um so größer, in je höhere und wärmere Schichten der betreffende Organismus gelangt. Diese Einrichtung der passiven Regulation der Orientierung des Planktons durch Gasblasen ist so außerordentlich einfach und zweckmäßig, dass sie in der That auch ziemlich verbreitet, insbesondere bei Meeresorganismen ist. Sollten sich die Anschauungen Strodttmann's und Klebahn's etc. über die Natur der kleinen, gelbroten Bläschen in vielen Planktonorganismen des süßen Wassers z. B. besonders deutlich bei *Gloiostrichia* bestätigen, so wäre die allgemeine Verbreitung solcher passiver Orientierungsregulatoren aus ihrer großen Zweckmäßigkeit und ihrer leichten Entstehungsweise wohl zu erklären. Dass es indessen auch aktive hydrostatische Apparate giebt, lehrt das Nekton; über die diesbezüglichen Verhältnisse bei *Corethra*-Larven ist mir nichts Näheres bekannt.

Diese passive Regulationsfähigkeit fällt selbstverständlich bei Oel- und Fetttropfen, falls es sich nicht um ätherische Oele handelt, fort. Hier tritt eher der umgekehrte Effekt ein, indem nämlich das Oel mit steigender Temperatur durch chemische Aenderung dickflüssiger und auch spezifisch schwerer werden kann.

Die andere Möglichkeit, durch Regulation des Uebergewichtes dieselbe Sinkgeschwindigkeit beizubehalten, bestände in einer Volumänderung, genauer gesagt: Volumvergrößerung des Individuums. Doch werden bei solchen Fällen fast immer auch zu gleicher Zeit Veränderungen des Formwiderstandes vor sich gehen, und zwar werden die letzteren meist die deutlicheren und tiefeingreifenderen sein, so dass wir die Aenderungen beider Faktoren praktisch zusammen betrachten wollen. Außerdem müssen wir jetzt bei Untersuchung der Aenderungen des Volums und des Formwiderstandes den allgemeineren Begriff des Planktons, der in der Summe von Individuen, Arten und Generationen etc. bestand, wieder in Betracht ziehen. Denn, wie wir oben schon bemerkt haben, ist das Individuum allein in nur sehr wenigen Fällen fähig, merkbare Deformationen bei Erhaltung seiner

normalen Lebensthätigkeit auszuführen. Solche mehr oder weniger willkürlichen Volum- und Formwiderstandsänderungen der Individuen können z. B. bestehen in dem Hervorstrecken oder Einziehen von protoplasmatischen Fortsätzen, dem Konzentrieren zu Kugelgestalt, dem Erhöhen des Formwiderstandes durch geeignete willkürliche Stellung der Schwebefortsätze etc. etc. Wie weit diese Regulationen sogenannte willkürliche sind oder nicht, ist natürlich von Fall zu Fall zu untersuchen. Besonders bei einzelligen Planktonorganismen werden hier sehr erfolgreich Untersuchungen, die sich auf die Beziehungen zwischen Temperaturen, Lösungen und Oberflächenspannung gründen, einsetzen können. Ein großer Teil auch dieser bis jetzt biologischen Regulationen wird dann auf physikalisch-chemische Erscheinungen zurückzuführen sein.

Die nun folgenden Ausführungen werden sich also, wie gesagt, auf eine Summe von Individuen, Kolonien, Arten, Entwicklungen, Generationen etc., d. h. auf ein Plankton, bei welchem der Zeitfaktor eine wichtige Rolle spielt, beziehen. Es ist nur ein anderer Ausdruck für dieselbe Thatsache, wenn wir sagen, dass wir nun die Anpassungsfähigkeit und die natürliche Zuchtwahl der Organismen berücksichtigen wollen, da es ja nur dann einen Sinn hat, andere Reaktionen des Planktons mit Berücksichtigung der Zeit zu erwarten, wenn eine Anpassungsfähigkeit, weniger der Individuen als besonders der Generationen etc. vorhanden ist.

Die erste, ganz außerordentlich allgemeine und höchst bemerkenswerte Anpassung, welche überdies wohl für alle Organismen überhaupt gilt, ist die schon oben erwähnte Thatsache, dass sich die allgemeine Entwicklung des Individuums parallel mit der Größenentwicklung derselben vollzieht. Es ist diese Thatsache durchaus keine Selbstverständlichkeit, sondern ebenso ein Erfahrungsgesetz wie z. B. das, dass bei chemischen Vorgängen die Summe der Gewichte der beteiligten Stoffe konstant ist. Aber ebenso wie dieses physikalisch-chemische Naturgesetz in Zweifel gezogen werden kann, wie es ja auch thatsächlich in neuester Zeit auf experimentellen Grundlagen geschehen ist (Landolt), so werden sich bei näherer Untersuchung auch bei diesem biologischen Gesetze Ausnahmen ergeben. Für die Planktonorganismen speziell folgt aus diesem Verhalten, dass die Jugendformen, wie auch schon oben angedeutet wurde, eine größere Schwebefähigkeit als die älteren Stadien besitzen werden und darum ein sowohl der Definition als auch der Anpassung der gesamten Lebenserscheinungen des Planktons an die schwebende Orientierung im Wasser entsprechendes höheres absolutes Optimum der Lebensbedingungen haben werden. Dies ist insofern auch nötig und erklärlich, weil wir bei den Entwicklungsgeschehnissen den quantitativ größten, aber auch qualitativ reichhaltigsten Energiestrom wahrnehmen können. Dieselbe

Zweckmäßigkeit liegt natürlich vor, wenn nur die Eier oder die Fortpflanzungsprodukte überhaupt größere Schwebefähigkeit besitzen und sich infolgedessen länger in den oberen stärker durchwärmten und durchleuchteten Schichten des Wassers aufhalten können. Umgekehrt aber hat sich dann wegen der stärkeren Abkühlung der Oberfläche in der Nacht und im Herbst durch Anpassungsfähigkeit und Zuchtwahl die teilweise so außerordentliche Widerstandsfähigkeit dieser lebenden Produkte gegen Ausfrieren und Kälte überhaupt, wie sie ja im Extrem bei Crustaceen und Rotatorien vorhanden ist, ergeben müssen und können.

Wir kommen nun zu der größten und mannigfaltigsten Gruppe von Reaktionen des Planktons auf Aenderungen der Schwebbedingungen, zu den sogenannten Temporalvariationen derselben. Hier sind die auslösenden Ursachen der Variation also die Temperaturveränderungen, welche jährlich eintreten. Selbstverständlich ist das Vorhandensein von Temporalvariationen gleichbedeutend mit einem Hinweis darauf, dass die betreffenden Planktonarten das ganze Jahr hindurch oder doch in einem größeren Teil desselben als Planktonformen auftreten. Solche Arten, welche jährlich nur eine Generation hervorbringen, werden dementsprechend auch keine Temporalvariationen zeigen können. Der Uebersichtlichkeit und Einfachheit halber wollen wir uns, da ja die Beschaffenheit der Wasserbecken von großem Einfluss auf die Temperaturverhältnisse ist, wieder sogenannte Normalseen, d. h. an solche mit ein bis zwei Maximis von Diffusionsströmungen, wie es also z. B. viele Schweizerseen sind, halten. Die Hinweise nun, in welcher Richtung die Variationen der Planktonorganismen zu den verschiedenen Jahreszeiten gehen werden, sind einfach genug gegeben einmal in den schon oben, bei Gelegenheit der jährlichen Vertikalwanderung auseinandergesetzten Temperatur- und inneren Reibungsänderungen, und zweitens in der Definition des Planktons, der zufolge das Optimum seiner räumlichen Orientierung in der Schwebefähigkeit besteht. Die Variationen des Planktons zu den verschiedenen Jahreszeiten werden also den Ausdruck der Anpassungsfähigkeit derselben an die verschieden hohen Werte der inneren Reibung geben, so dass zum Schlusse doch die Sinkgeschwindigkeit eine möglichst geringe wird. Nun ist aber klar, dass diese Schwebefähigkeit oder minimale Sinkgeschwindigkeit eines jeden Planktonorganismus einen Punkt erreichen wird, von dem ab bei weiterer Steigerung dieser Geschwindigkeit ein Entfernen aus dem Optimum der Lebensbedingungen stattfindet. Dieser Punkt aber, der z. B. bei aktiv sich an der Schwebung beteiligenden Organismen leicht durch das Experiment nachgewiesen werden kann<sup>1)</sup>,

---

1) Man bestimmt die Temperatur, bei welcher sich die aktiv schwimmenden Formen, welche bei der Erwärmung des Wassers sich an den Boden des

wird sicher bei jedem Organismus verschieden hoch liegen. Erst bei Ueberschreitung derselben werden Temporalvariationen der Generationen stattfinden können.

Was nun im speziellen die Temporalvariationen des spezifischen resp. Uebergewichtes der Planktonorganismen anbetrifft, so werden sie im allgemeinen nicht sehr bedeutend sein. Besonders würden etwa reichlichere Fettansammlungen zu verschiedenen Jahreszeiten oder eine verschieden starke Wasseraufnahme etc. hier in Betracht kommen. Die Einflüsse der Temperatur sind hier namentlich darum nicht sehr eindeutig und direkt, weil sowohl Fettansammlung als Wasseraufnahme und verschieden starke Gallertbildung eng mit der Ernährung, des Planktons einem physikalisch-chemisch noch sehr wenig genau analysierbarem Kapitel, zusammenhängen.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Temporalvariationen des Formwiderstandes. Diese sind so auffällig, dass sie schon seit geraumer Zeit die Aufmerksamkeit des Planktologen auf sich gelenkt haben. Entsprechend nun der Abnahme der inneren Reibung des Wassers während des Sommers können die Sommerformen des Planktons, wenn wir von Variationen des Uebergewichtes, wie wir es ohne grossen Fehler thun können, absehen

- I. entweder eine größere Oberflächen- oder günstigere Formentwicklung haben, oder
- II. sie können bei Konstanz oder auch Inkonstanz der Gestalt kleiner sein als die Winterformen.

Beide Variationsrichtungen ergeben einen Ausgleich der durch die Temperaturverschiedenheiten hervorgerufenen inneren Reibungsunterschiede des Wassers. Beide Richtungen sind beim Plankton in der That vertreten, doch habe ich auf Einzelheiten hier nicht näher einzugehen. Im allgemeinen werden also besonders die mannigfaltigen Schwebvorrichtungen, die oben erwähnt wurden, im Hochsommer ausgeprägter und stärker entwickelt sein als zu anderen Jahreszeiten. Auf der anderen Seite kann dann infolge der Oekonomie des organischen Lebens im Winter bei der großen Schwebefähigkeit der Organismen eventuell eine Reduktion des Formwiderstandes resp. eine Encystierung und eine derartige Winterruhe eintreten, dass die betreffenden Organismen immer noch schweben, also immer noch zu dem Begriff des Plankton gehören. Fälle, bei denen eine Winterruhe am Boden stattfindet, nehmen natürlich eine Extrastellung ein, da bei ihnen ja zeitweilig ein Austritt der Organismen aus dem Plankton vorkommt.

Ueber das Verhältnis nun dieser beiden Richtungen von Temporalvariationen zueinander lässt sich folgendes Interessante sagen: Be-

---

Wasserbeckens haben begeben müssen, wieder mit Erfolg an der Vertikalbewegung nach oben beteiligen können.

trachten wir speziell das Süßwasserplankton, so ist nicht anzunehmen, dass sich dasselbe von seinem Ursprung an immer unter denselben äußeren Verhältnissen, d. h. in einem Wasserbecken von konstanter Größe, bei konstanten klimatischen Verhältnissen etc. befunden haben wird. Das Süßwasserplankton speziell wird also auch seine Geschichte haben. Bekanntlich nun ist von mehreren Forschern namentlich auch auf Grund der geologischen und geographischen Beschaffenheit im Besonderen für die nord- und mitteleuropäischen Seen, neuerdings auch für die Schweizerseen (Zschokke) die Theorie aufgestellt worden, dass das Süßwasserplankton dieser Seen nördlicheren Ursprungs also noch von der Eiszeit herrührt. Diese Theorie, welche übrigens nicht für alle Planktonorganismen zu gelten braucht, findet eine Stütze in der zweiten Art von Temporalvariation, bei der im Winter die größeren, ausgebildeteren Formen vorhanden sind und ein Maximum, resp. auch ihre Fortpflanzungszeit haben. Dies scheint mir ebenfalls dafür ein Beweis zu sein, dass diese Formen früher im kälteren Wasser gelebt haben. Die Sommervariationen sind bei diesen Formen (speziell gilt das für Entomostraken, z. B. für *Bosmina coregoni* — *longirostris* — *cornuta*) erst nachträglich durch Anpassung an die wärmeren Temperaturen gebildet worden. Und zwar wird die erste Anpassung der kälteres Wasser gewöhnten Formen an höhere Temperaturen plausiblerweise so vor sich gegangen sein, dass diese Organismen an irgend einem Punkte der Entwicklung, welche letztere ja weit eher eine höhere Temperatur vertragen kann, stehen geblieben sind und sich dann jetzt schon zu fortpflanzungsfähigen Formen entwickelten. Vielleicht lassen sich hier bei eingehenderem Studium Anknüpfungspunkte an Dissogonie und ähnliche Erscheinungen, sowie an die oft merkwürdigen Fortpflanzungsweisen des Planktons überhaupt finden. Auf Einzelheiten muss ich hier wieder verzichten. Um ein Beispiel anzuführen citiere ich nur eine Bemerkung Steuers über *Bosminen*, der namentlich durch die geographische Verbreitung dieser Entomostraken zu demselben Schlusse von der nordischen Heimat des Süßwasserplanktons spez. der Entomostraken geführt worden ist.

„Ein weiterer Beweis für die nordische Heimat unserer Tiere wäre vielleicht darin zu suchen, dass die jugendlichen *Bosminen* durch ihre längere, gestreckte Antenne in allen Jahreszeiten der *Bosmina longirostris*, also der Winterform, ähnlicher sehen als der var. *cornuta*<sup>1)</sup>.“

Diese Anpassung der nordischen Formen an wärmeres Wasser, welche sich zunächst ungefähr auf eine allgemeine Reduktion der Körpergröße bezog, kann sich dann in der Weise weiter entwickelt haben, dass nachträglich die verstümmelten oder nicht fertig ent-

1) Steuer: Die Entomostraken etc. Zool. Jahrb. Bd. XV, 1901, Abt. f. Syst. etc., p. 129.

wickelten Sommerformen die ursprüngliche Größe wieder zu erreichen suchten, dies aber nur durch Verminderung des spezifischen Gewichtes oder durch Vergrößerung des Formwiderstandes haben thun können. Die ungleich günstigeren Nahrungs- und Entwicklungsbedingungen des Sommers haben wahrscheinlich diese Anpassung unterstützt, so dass polycyclische Sommerformen entstehen konnten, welche schließlich über die nicht so anpassungsfähigen Formen die Oberhand gewannen. Falls wir nun nicht eine mehrfache Einwanderung des Planktons in die Süßwasserbecken in Betracht ziehen wollen, so müssen wir Formen, welche die zweite Art Temporalvariation zeigen, als die altertümlichen und am wenigsten anpassungsfähigen Arten ansehen. Indessen bedürfen diese Gedanken selbstverständlich noch der eingehenderen Prüfung durch die Spezialuntersuchung.

Ein anderer bemerkenswerter Fall einer Temporalvariation, die in Aenderung von Volum (also auch Uebergewicht) und Formwiderstand zu gleicher Zeit besteht, liegt bei den Kolonien bildenden Planktonorganismen vor. Hier, z. B. bei den Asterionellen des Süßwassers sind die Kolonien, deren Ursprung vielleicht auf die Fortpflanzungsweise zurückzuführen ist, was hier aber nichts zur Sache thut, im Winter aus bedeutend mehr Individuen zusammengesetzt als im Sommer (siehe z. B. Wesenberg-Lund, Biol. Ctrbl. 1901). Die Erklärung dieses Verhaltens ist einfach genug. Da die Oberfläche eines grösseren Körpers sich ungleich ungünstiger zu seinem Volum verhält als die eines kleinen, die durch die höhere Temperatur herabgesetzte innere Reibung des Wassers in der wärmeren Jahreszeit durch eine entsprechende Erhöhung des Formwiderstandes aber kompensiert werden muss, damit eine Schwebefähigkeit zu stande kommt, so werden sich eben im Sommer nur diejenigen Formen im Plankton erhalten können, welche im Verhältnis einen größeren Formwiderstand besitzen. Eine Veränderung des Uebergewichtes, welches eine zweite regulierende Reaktion darstellen würde, ist scheinbar ausgeschlossen. Dieser notwendige günstigere Formwiderstand aber wird bei Kolonien meist durch eine Verringerung der den eigentlich sinkenden Körper zusammensetzenden Individuenzahl gebildet werden. Natürlich wird dies in den meisten Fällen nicht so zu denken sein, dass im Sommer eine Abtrennung von Individuen vor sich geht, obwohl auch dieser Fall nicht unmöglich wäre. Vielmehr werden sich durch natürliche Zuchtwahl einfach nur die schwebefähigen Exemplare erhalten können. —

Wir kommen nun zu den Variationen, welche dadurch bedingt werden, dass die Konzentrationen der im Wasser gelösten Stoffe variieren. Das Resultat dieser Anpassung muss, wie wir im voraus sagen können, darin bestehen, dass die Formen, welche in Gewässern von geringerer Konzentration leben, entsprechend der kleineren

inneren Reibung dieses Wassers entweder kleine Formen sein, oder ein geringeres Uebergewicht resp. einen größeren Formwiderstand, welcher letzterer bei weitem häufiger variiert, besitzen müssen. Untersuchen wir z. B. den durch die schöne Arbeit von Schmankewitsch bekannten Formenkreis *Artemia Mühlhausenii* — *salina* — *Branchipus stagnalis* darauf hin, so können wir ohne weiteres feststellen, dass die Formen, welche in den konzentrierteren Lösungen leben, einen bedeutend geringeren Formwiderstand besitzen als diejenigen Individuen des Süßwassers. Durch allmähliches Herabsetzen der Konzentration entsteht am Postabdomen von *Artemia Mühlhausenii*, das vollständig glatt und unbehaart ist, zunächst ein weiteres Segment, während gleichzeitig die Kiemen größer werden und sich eine beträchtliche Menge von Borsten, namentlich am Postabdomen entwickeln. Hiermit wäre also auch die finale Erklärung dieses seit Jahrzehnten schon bekannten wunderhübschen Beispiels gegeben. Die kausale Erklärung wird hier lange nicht so einfach zu leisten sein wie etwa bei analogen Erscheinungen von Einzelligen. Doch sind schon die wenigen histologischen Details, die Schmankewitsch über die Entstehung der Borsten aus kleinen Höckern etc. gibt, geeignet den Mut zu erwecken, gerade an diesen interessanten Formen die kausale Bearbeitung zu versuchen. —

Endlich wollen wir noch einer Gruppe von Variationen des Planktons Erwähnung thun, die man als Lokalvariationen bezeichnet hat, und welche diejenigen Abänderungen umfasst, die sich beim Vergleich ein und derselben Species aus verschiedenen Gewässern, Gegenden etc. finden. Bei diesen Lokalvariationen ist es klar, dass sie in der Hauptsache, abgesehen nämlich von Ernährungsbedingungen sowie Korrelationen der Organismen untereinander, auf Variationen der sogenannten äußeren Schwebbedingungen, also der inneren Reibung des Wassers sich zurückführen lassen werden, da ja die Verschiedenheiten der Gewässer nur in Verschiedenheiten der Temperaturen, Temperaturänderungen, des Gehaltes an gelösten Stoffen, der Witterungsverhältnisse etc. beruhen können. Alle diese Faktoren aber sind auch Faktoren der inneren Reibung des Wassers resp. der Schwebefähigkeit des Planktons. In letzter Linie sind also die Lokalvariationen mit einbegriffen unter die Temporalvariationen und unter die, welche Veränderungen der Konzentration der gelösten Stoffe auslösen. Man redet indessen mit Recht dann von Lokalvariationen, wenn diese einzelnen Faktoren der Variationsbildung einstweilen noch nicht scharf voneinander zu trennen sind. Eine genauere Analyse der betreffenden Wasserbecken könnte eine Zurückführung auf diese allgemeineren Faktoren erst möglich machen.

Im allgemeinen wieder lässt sich erwarten, dass die Planktonformen der tropischen Gewässer und die kleineren, flacheren Wasserbecken

wegen der stärkeren Erwärmung und entsprechenden Herabsetzung der inneren Reibung eine stärkere Formwiderstandsentwicklung oder ein geringeres Uebergewicht zeigen werden. Doch kommen gerade hier Einflüsse wie Ernährung etc. sehr beträchtlich in Frage und trüben so die theoretischen Bilder. — Aus obigen Prinzipien ist auch erklärlich, dass in den tropischen Landseen das Plankton außerordentlich arm sein und fast nur aus Zwergformen bestehen soll. Umgekehrt kann man es einstweilen als guten Witz betrachten, dass der Pottwal und die riesigste bekannte Akalephe: *Cyanea arctica* sich gerade in den arktischen Gewässern finden etc.

Dies waren also die Reaktionen des Planktons auf Aenderungen der innern Reibung, wie sie mit Hilfe der Anpassungsfähigkeit und unter Berücksichtigung des Zeitfaktors auf Grund theoretischer Erwägungen und einiger sehr allgemeiner Lebenseigenschaften des Planktons festzustellen waren. Die Einzeluntersuchung wird namentlich hier eine Fülle von Einzelheiten und Erweiterungen dieser allgemeinen Gesichtspunkte ergeben. Die Gesamtheit aller dieser Erfahrungen wird in der Antwort auf unsere dritte Hauptfrage bestehen:

Auf welche Weise reagiert das Plankton auf Aenderungen der Schwebbedingungen resp., wie lassen sich Thatsachen der Planktologie auf Veränderungen der Schwebbedingungen (der innern Reibung) zurückführen?

---

Der Hauptinhalt dieser Auseinandersetzungen besteht in Folgendem:

Die Beantwortung der ersten beiden Hauptfragen giebt eine genauere Definition der Schwebvorgänge des Planktons; im dritten Abschnitt werden die Folgerungen aus dieser Definition gezogen.

Dass sich nun eine so verhältnismäßig beträchtliche Anzahl von planktologischen Problemen nur durch eine nähere Definition der Schwebvorgänge lösen lassen, beruht einfach darauf, dass alle biologischen Fragen des Planktons mit den Schwebegeschehnissen desselben als mit seinem Charakteristikum eng verbunden sein müssen. Eine Förderung der Erkenntnis dieser Haupteigenschaft wird auch verständlicherweise Licht auf einige Nebeneigenschaften werfen. Indessen möchte ich selbst, obgleich ich doch gewiss von der Tragweite des oben entwickelten Prinzipes überzeugt sein werde, mich verwahren, nun alle Planktonfragen mit Hilfe dieser Begriffe lösen zu wollen. Ich betone noch einmal, dass sehr wahrscheinlich noch andere Faktoren, wie Ernährung, Fortpflanzung, Korrelation von Zooplankton und Phytoplankton oder von Zooplankton und Zooplankton, Tropismen etc. etc. bei allen den hier erklärten Vorgängen ihre mitunter sehr wichtige Rolle spielen werden. Ich glaube dies selbst später einmal an einem Beispiel deutlich zeigen zu können.

Dann möchte ich noch hervorheben, dass mit dem Zurückführen der Planktonerscheinungen auf Schwebbedingungen etc. einstweilen in den meisten Fällen nur eine finale Erklärung derselben gegeben wird. Die kausale Zergliederung dieser Erscheinungen wird, wie schon hervorgehoben wurde, erst an vereinzelt Stellen mit Erfolg in Angriff genommen werden können. — In Summa aber bilden die hier ausgeführten Gedanken keine Hypothese, sondern eine Theorie, d. h. sie sind bis in ihre Einzelheiten durchweg prüfbar, insbesondere durch das Experiment, und können durch solche Prüfung in Naturgesetze umgewandelt werden, was bei Hypothesen nicht möglich ist. Gerade die exakte Fragedefinition und die entsprechend meist leichte experimentelle Prüfung möchte ich zu den guten Eigenschaften dieser Theorie zählen.

Zum Schlusse erkläre ich, dass ich hier nur ganz allgemeine Grundzüge habe geben wollen. Insbesondere sind auch die Beispiele sehr willkürlich gewählt worden. Eine ausführlichere Darstellung, speziell eine Verarbeitung der ganz außerordentlich umfangreichen hierher gehörigen Litteratur (es sind ja zur Bearbeitung der dritten Hauptfrage auch die systematischen Arbeiten durchzusehen!), hoffe ich möglichst bald in mehreren grösseren Abhandlungen herstellen zu können.

[46]

## Biologische Studien über algerische Myrmekophilen, zugleich mit allgemeinen Bemerkungen über die Ent- wicklung und Bedeutung der Symphylie.

Von **K. Escherich**, Straßburg i/Els.

Die Berberei ist ein überaus dankbares und interessantes Gebiet für den Myrmekologen; denn sie beherbergt eine ganze Anzahl charakteristischer und endemischer Ameisenarten. Hand in Hand damit ist auch die dortige Myrmekophilen-Fauna eine ungewöhnlich reiche und eigenartige. Während wir aber über die Ameisen Nordafrikas sowohl in systematischer wie biologischer Beziehung durch die Arbeiten von Forel (7, 8, 9) und Emery (1) schon gut unterrichtet sind, ist unser Wissen über die dortigen Myrmekophilen noch recht lückenhaft. Es ist zwar schon eine ganz beträchtliche Anzahl von Ameisengästen aus Nordafrika bekannt, jedoch größtenteils nur ganz einseitig, d. h. nur bezüglich ihres Chitinskelettes und ihrer systematischen Stellung; die Biologie dagegen wurde von den Sammlern und Entdeckern dieser Tiere meistens vollständig unberücksichtigt gelassen. Und bei der morphologischen Eigentümlichkeit, welche so viele algerische Myrmekophilen aufweisen, musste doch gerade die Biologie ein ganz besonderes

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Ostwald Wolfgang

Artikel/Article: [Zur Theorie des Planktons. 609-638](#)