

I.

Über eine neue theoretische Betrachtungsweise
in der Planktologie, insbesondere über die Be-
deutung des Begriffs der „inneren Reibung des
Wassers“ für dieselbe.

Von

Wolfgang Ostwald (Leipzig).

Bekanntlich fasst man unter dem Namen »Lehre vom Plankton« oder »Planktologie« unsere Kenntnis von den Lebenserscheinungen einer Organismengruppe zusammen, welche sich ziemlich scharf von andern Organismenreichen absondern und für sich definieren lässt. Obwohl auch diese Definition wie jede andere eine willkürliche, wenn schon von selbst sich nach ihrer Zweckmässigkeit richtende Gedankenbildung ist, so wird doch die Definition einer Lehre vom Plankton dadurch nahe gelegt und in gewissem Sinne erleichtert, dass das Plankton einige für dasselbe äusserst charakteristische, wesentliche, d. h. es von andern Organismengruppen scharf unterscheidende Eigenschaften besitzt. Unter diesen ausgezeichneten Eigenschaften ist nun die am stärksten hervortretende, charakteristischste, diejenige, welche überhaupt erst zu einer Zusammenfassung der betreffenden Organismen unter einem Namen Anlass gegeben hat, die Schwebefähigkeit der Planktonorganismen im Wasser. Bekanntlich hat man ja eine grosse Anzahl, teilweise sehr heterogener Planktonunterbegriffe geschaffen; doch alle diese Einzelbegriffe enthalten unter ihren Eigenschaften die der Schwebefähigkeit. Ausserdem aber ist die Schwebefähigkeit des Planktons im Wasser wohl ziemlich der einzige prinzipielle Unterschied, welcher zwischen dieser und andern Organismengruppen besteht; d. h. soviel, als dass alle

andern Unterschiede, soweit sie eben nicht eng mit der Schwebefähigkeit verknüpft sind, nur graduelle oder quantitative sind. Aus diesen Gründen folgt zunächst die Zweckmässigkeit der Definition der Planktologie als der »Lehre von den schwebenden Wasserorganismen«.

Diese Definition nun der Planktologie ist die von vornherein aufgestellte und allgemein anerkannte; der vorliegende »Adam und Eva«-Anfang scheint also vollständig unberechtigt, weil unnütz zu sein. Ich glaube aber, dass dies dennoch nicht der Fall ist, und zwar unter folgendem Gesichtspunkt: Erkennen wir die obige Definition der Planktologie als die Lehre von den schwebenden Wasserorganismen an, so erscheint es mir als eine erste und notwendige Folge dieser Definition, den Begriff des Schwebens selbst einer genaueren Analyse zu unterwerfen. Es ist nur ein anderer Ausdruck für dieselbe Tatsache, wenn wir sagen, dass wir in einer Planktologie zu allererst die Eigenschaften und Abhängigkeitsverhältnisse der Schwebevorgänge an und für sich von allen möglichen Faktoren untersuchen müssen. Für eine andere, z. B. allgemeinere Biologie wird die räumliche Orientierung der Organismen, wie sie in der Schwebefähigkeit zum Ausdruck kommt, bei weitem nicht die wichtige Rolle einnehmen, wie sie es in der Planktologie, einer Lehre, die ihren Namen erst von einer räumlichen Orientierungsweise hat, der Fall ist. Nun scheint mir aber, dass dieser obigen, anerkannten Definition der Planktologie insofern nicht Rechnung getragen wird, als die Schwebefähigkeit der Planktonorganismen keineswegs in den Mittelpunkt der planktologischen Betrachtungen gestellt wird. Ich glaube vielmehr, dass man z. B. vor allen die quantitativen Planktonuntersuchungen, aber auch zum grossen Teil diejenigen wissenschaftlichen Arbeiten, welche sich andererseits mit einer qualitativen Statistik beschäftigen, mit grösserem Rechte einer allgemeineren, geographischen, nationalökonomischen etc. Biologie zuweisen muss als einer speziellen Biologie, einer Planktologie. Dabei beschäftigen sich in der Literatur nur verhältnismässig sehr wenige Arbeiten mit den Schwebegeschehnissen selbst, denen eine ausserordentlich grosse Zahl quantitativ und qualitativ statistischer Untersuchungen gegenübersteht. Solche ihrer Definition besser entsprechende planktologische Arbeiten sind zunächst in den »Plöner Berichten« enthalten, welche sich die Untersuchung aller

mit dem Plankton irgendwie in Verbindung stehender Tatsachen zum Programm gesetzt haben, sowie in einigen wenigen Arbeiten von Brandt, Schütt, Wesenberg-Lund etc. Im folgenden möchte ich nun den Versuch machen, die Eigenschaft der Schwebefähigkeit der Planktonorganismen wieder, wie es bei der Namentgebung dieser Organismengruppe der Fall war, in den Mittelpunkt der eigentlich planktologischen Betrachtungsweise zu stellen. Zugleich aber hoffe ich zeigen zu können, dass sich eine nicht unerhebliche Anzahl von bis jetzt nicht deutbaren Plankton-tatsachen nur durch nähere Definition des Schwebebegriffes, wie ich ausdrücklich betonen möchte, erklären lassen. —

Zunächst ist es notwendig, die Grenzen des Begriffs »Schweben« etwas enger zu ziehen, als es im gewöhnlichen wie im wissenschaftlichen Sprachgebrauch üblich ist. Wir wollen zum Beispiel solch räumliche Orientierungsweisen, wie wir sie bei *Scapholeberis mucronata* oder bei vielen Siphonophoren finden, d. h. also ein Schweben zwischen Luft und Wasser auf dem Spiegel des Wassers, oder aber das auch mit eigentlichen Schwebegeschehnissen verbundene horizontale Schwimmen des Nektons zunächst beiseite lassen. Unter Schwebegeschehnissen wollen wir vielmehr im folgenden diejenigen Vorgänge verstehen, welche sich als Sinkvorgänge von ausserordentlich geringer Sinkgeschwindigkeit auffassen lassen. In der Tat aber deckt sich diese Definition fast vollständig mit der, welche man bisher von dem Schweben des Planktons zu geben pflegt, wie denn auch Formen wie *Scapholeberis mucronata* etc. nicht in der Literatur zum eigentlichen Plankton gerechnet werden. Dadurch aber, dass wir den Schwebevorgängen diese Definition geben, erlangen wir den Vorteil, dieselben als Einzelfall eines viel allgemeineren Geschehnisses, das ausserdem einer physikalischen etc. Analyse leichter zugänglich ist, betrachten zu können. Es ist aber klar, dass alle Schlüsse, welche wir betreffs der Sinkvorgänge machen, auch bei den Schwebegeschehnissen ihre Geltung behalten müssen, da ja, wie gesagt, das Sinken ein Oberbegriff des Schwebens ist. Alle Eigenschaften eines Oberbegriffs aber müssen per definitionem auch in jedem seiner Unterbegriffe enthalten sein.

Unsere nähere Definition der Schwebevorgänge des Planktons wird also mit einer eingehenderen Untersuchung der Sinkgeschehnisse beginnen, und zwar wollen wir drei Fragen stellen:

- I. Welches sind die physikalischen Bedingungen, unter denen Sink- resp. Schwebevorgänge stattfinden und wie hängen die letzteren Geschehnisse von diesen Bedingungen ab?
- II. Welche speziellen Schwebbedingungen finden wir bei den Planktonorganismen?
- III. In welcher Weise reagiert das Plankton auf Veränderungen der Schwebbedingungen?

I.

Zunächst soll es also unsere Aufgabe sein, die physikalischen Faktoren, welche einmal Sink- resp. Schwebegeschehnisse hervorrufen, andrerseits dieselben beeinflussen, einer näheren Betrachtung zu unterwerfen. Wir knüpfen bei dieser Untersuchung zweckmässigerweise bei den entsprechenden Verhältnissen ganz beliebiger Körper an, da wir diese dann von ebenfalls beliebiger Einfachheit wählen können, die gewonnenen Resultate aber, wie wir später sehen werden, zur Beantwortung der beiden andern speziellen, eigentlich biologischen Fragen unumgänglich nötig sind.

Die erste Bedingung dafür, dass ein Körper in Wasser sinkt, besteht darin, dass er spezifisch schwerer ist als das Wasser. Er muss, mit andern Worten, da er nach dem bekannten archimedischen Prinzip ja soviel an Gewicht in Wasser verliert, als das verdrängte Wasservolumen wiegt, ein Übergewicht besitzen. Diesem Übergewicht zunächst proportional ist die Geschwindigkeit, mit welcher der Körper sinkt. Indessen ist auch das Übergewicht eines in Wasser sinkenden Körpers abhängig von mehreren Faktoren, insbesondere von der Temperatur und dem Gehalte des Wassers an gelösten Stoffen (Gasen und Salzen). Der Temperaturkoeffizient des spezifischen Gewichtes des Wassers ist bekanntlich ein sehr kleiner. So beträgt z. B. die Dichte des luftfreien Wassers bei $25^{\circ} = 0.99773$, bei $100^{\circ} = 0.95863$,¹⁾ doch ist nicht zu vergessen, dass für uns nur die Unterschiede innerhalb der ersten $30\text{--}40^{\circ}$ in Betracht kommen.

¹⁾ Nach Landolt-Börnstein: Physikalisch-chemische Tabellen, 2. Aufl.

Setzen wir nun auch voraus, dass das spezifische Gewicht des sinkenden Körpers konstant bleibe (was ja in Wirklichkeit und insbesondere bei Organismen nicht der Fall ist), so würde dennoch die Zunahme des Übergewichtes innerhalb der ersten 30⁰ nur in sehr bescheidenem Masse (in der dritten Dezimale) erfolgen können. Allerdings glaubt z. B. Brandt ¹⁾ schon einer Veränderung des spezifischen Gewichtes infolge Temperaturvariation von 0·0002 einen merkbaren Einfluss auf die Sinkgeschwindigkeit zuschreiben zu müssen; doch werden wir später das Irrige dieser Auffassung ausführlicher zu begründen versuchen.

Der zweite Faktor, welcher einen Einfluss auf das spezifische Gewicht des Wassers und bei Konstanz des spezifischen Gewichtes des sinkenden Körpers, direkt auf das Übergewicht besitzt, ist der Gehalt des Wassers an gelösten Stoffen. Was den Sinn dieser Beeinflussung anbelangt, so wächst das spezifische Gewicht mit der Konzentration der Lösungen. Und zwar findet bei NaCl-Lösungen eine Zunahme pro 1⁰/₀ von durchschnittlich 0·006 bis 0·007 statt ²⁾, also ebenfalls eine nicht sehr beträchtliche Veränderung. Was das spezifische Gewicht von Gaslösungen anbetrifft, so können wir wieder nach gemeinsamen Messungen angeben, dass z. B. eine konzentrierte O-Lösung bei 20⁰ ein spezifisches Gewicht von 0·9986 hat, eine konzentrierte N-Lösung ein solches von 0·9986, eine gleiche CO₂-Lösung 0·9995 und endlich eine konzentrierte CH₄-Lösung ein spezifisches Gewicht von 0·99861, während luftfreies Wasser bei 20⁰ ein solches von 0·99824 besitzt. ³⁾ Diese Zahlen zeigen, dass der Einfluss des Gehaltes an gelösten Stoffen auf das spezifische Gewicht des Wassers resp. auf das Übergewicht, was gelöste Gase anbetrifft, wohl fast vollständig zu vernachlässigen ist, da es sich ja ausserdem bei den angegebenen Zahlen um Maximalwerte handelt. Dagegen ist der Einfluss des Salzgehaltes auf das spezifische Gewicht des Wassers an und für sich nicht zu vernachlässigen. Doch werden wir die für uns in Frage kommende Schätzung dieses Einflusses erst bei Vergleichung desselben mit den übrigen bei Sink- und Schwebevorgängen in Betracht kommenden Faktoren anstellen können.

¹⁾ Brandt: Zool. Jahrbücher, Abt. f. Syst. etc., Bd. IX.

²⁾ Nach Messungen von meinem Freunde A. Genthe und mir.

³⁾ Landolt-Börnstein op. cit.

Der Vollständigkeit halber ist noch zu erwähnen, dass theoretisch ja auch der kubische Ausdehnungskoeffizient des Wassers (sowie des sinkenden Körpers), bei Temperaturänderungen eine Veränderung, speziell Herabsetzung des spezifischen Gewichtes bedingen kann. Indessen ist eine praktische Berücksichtigung dieses Faktors natürlich vollständig unmöglich und zwecklos.

Neben dem Übergewicht des Körpers spielen aber auch noch andere Faktoren bei den Sinkvorgängen ihre wichtige Rolle. So lehrt die Erfahrung, dass durchaus nicht alle spezifisch gleich schweren Körper in demselben Wasser gleich schnell sinken. Wir können z. B. beobachten, dass Wasser durch sehr feinen Sand Tage lang getrübt bleibt, während ein Kieselstein mit demselben spezifischen Gewichte mit grosser Geschwindigkeit sinkt. Ebenso aber sinken z. B. ein scheibenförmiger und etwa ein birnförmiger Körper, die ausser gleichem spezifischen Gewichte auch noch gleiches Volum besitzen können, keineswegs gleich schnell. Die Sinkgeschwindigkeit ist also weiterhin abhängig von einer ziemlich komplexen Grösse, in der die Oberfläche und die Gestalt des Körpers eine wichtige Rolle einnehmen. Wir wollen diese Grösse, um sie leichter handhaben zu können, den Formwiderstand des sinkenden Körpers nennen. Analysieren wir diesen Begriff nun näher, so finden wir ihn der Hauptsache nach aus folgenden Faktoren zusammengesetzt. Zunächst können wir allgemein konstatieren, dass die Grösse der Oberfläche stark die Sinkgeschwindigkeit verändert. Indessen ist dabei zu berücksichtigen, dass dies nicht die absolute Oberflächengrösse ist, welche ja z. B. bei dem schnell sinkenden Kieselstein viel mehr beträgt als bei dem schwebenden Sandkörnchen, sondern dass hier nur das Verhältnis von absoluter Oberfläche und Volumen in Betracht kommt. Wir wollen nun ebenfalls dieser Grösse, dem Verhältnis der absoluten Oberfläche zum Volumen, namentlich da dieselbe schon häufig in der Biologie angewendet worden ist, einen besondern Namen geben, und sie, weil sie vollständig analog dem Begriffe des spezifischen Gewichtes beschaffen ist, die relative oder spezifische Oberfläche eines Körpers nennen. Die Einführung dieses Begriffes erleichtert uns etwas die nähere Bestimmung des Formwiderstandes. Wir können nämlich nun erstens sagen, dass die Sinkgeschwindigkeit um-

gekehrt proportional ist der spezifischen Oberfläche des sinkenden Körpers. Aus diesem Grunde besitzen z. B. kleinere Körper meistens eine geringere Sinkgeschwindigkeit als grössere, immer jedoch, wenn die zu vergleichenden Körper (mathematisch) ähnliche sind. Eine mathematische Behandlung dieses Einflusses ist aber nur in den einfachsten Fällen, etwa beim Vergleiche von Kugeln möglich, und erfordert auch hier noch einen grossen mathematischen Apparat.

Die spezifische Oberfläche ist indessen keineswegs der einzige Faktor des Formwiderstandes; dies lehrt das oben angeführte Beispiel der zwei Körper, welche gleiches spezifisches Gewicht, gleiche Oberflächengrösse, aber verschiedene Gestalt besaßen. Den Einfluss der Gestalt des sinkenden Körpers auf die Sinkgeschwindigkeit erkennen wir vielleicht noch besser, wenn wir uns etwa die seitlichen Schwimmfortsätze eines beliebigen Planktonorganismus oder eines anorganischen Modells einmal, wie es in der freien Natur die Regel ist, horizontal, dann aber vertikal befestigt oder ausgestreckt denken. Man sieht, dass hier vor allen Dingen der Winkel, unter dem die einzelnen Flächen des sinkenden Körpers zu seiner Bewegungsrichtung stehen, zu berücksichtigen ist. Und zwar lässt sich zunächst zeigen, dass die Arbeit, welche der Widerstand des Wassers pro Flächeneinheit leistet, am grössten ist, wenn der Winkel zur Bewegungsrichtung ein rechter ist (mit einem gleich zu erwähnenden Vorbehalt). Denn da

Arbeit = Kraft \times Kraftweg \times \cos des Neigungswinkels φ

ist, $\cos \varphi$ aber für gewöhnlich ein echter Bruch ist und nur bei 0° den Wert 1 erreicht, so ist natürlich auch der Gesamtwert der Arbeit bei 0° am grössten. Nun aber scheint dieser Berechnung die Tatsache zu widersprechen, dass auch Flächen, welche in einem spitzen Winkel zu der Bewegungsrichtung geneigt sind, wie die Flächen der Subumbrella von Medusen oder die Stachelfortsätze der Echinodermlarven, einen ausserordentlich grossen Einfluss auf die Sinkgeschwindigkeit erkennen lassen. Namentlich im ersten Falle aber tritt hier ein anderer Faktor auf, indem das Wasser innerhalb der Subumbrella und aller ähnlicher glockenförmiger Gebilde bei den physikalischen Sinkvorgängen nicht oder nur zum Teil gewechselt wird, d. h. auch nur teilweise, da es nur teilweise in Bewegung gesetzt wird, eine Arbeit leisten kann. Vielmehr wird durch das Aufnehmen und Behalten eines

solchen mitgeführten Volumens Wasser einfach das spezifische Gewicht resp. das Übergewicht des sinkenden Körpers um ein Beträchtliches verringert, da das spezifische Gewicht dieser Volumzunahme hinsichtlich eines Minimums der Sinkgeschwindigkeit ja ein sehr günstiges ist. Deshalb gelten für derartige glockenförmige Gebilde, in welchen Wasser bei der Sinkbewegung zurückbehalten wird, besondere Erwägungen.

Da nun aber bei den hier in Frage kommenden Fällen die Richtung der Sinkgeschwindigkeit eine vertikale ist, so können wir allgemein bei Vernachlässigung oder Konstanz der übrigen genannten und noch eines später zu berechnenden Faktors sagen, dass diejenigen Körper eine geringere Sinkgeschwindigkeit haben werden, welche eine grössere Vertikalprojektion oder einen grösseren Querschnitt besitzen. Wir wollen darum weiterhin diesen zweiten Faktor des Formwiderstandes die Projektionsgrösse des sinkenden Körpers nennen. —

Diesen beiden Grössen, dem Übergewicht und dem Formwiderstand, steht nun noch eine gegenüber, welche wir, wenn wir die genannten beiden als die biologischen Faktoren der Sinkgeschwindigkeit bezeichnen wollen, da sie doch mehr oder weniger eng mit den betreffenden sinkenden Organismen verknüpft sind, füglich den äusseren Faktor der Sinkgeschwindigkeit nennen müssen. Während das Verhältnis von Übergewicht und Formwiderstand zur Sinkgeschwindigkeit teilweise (insbesondere durch die Untersuchungen von Brandt) schon bekannt war, ist der jetzt zu besprechende Faktor bisher noch nie mit in Rechnung gezogen worden. Wir erkennen ihn aber, wenn wir z. B. die Geschwindigkeiten vergleichen, mit denen ein und derselbe Körper einmal in Äther, das andere Mal in Pech sinkt. Analoge Geschehnisse, z. B. bei verschiedenen konzentrierten Salzlösungen, sind von Biologen insofern gedeutet worden, als sie annahmen, dass der Unterschied des spezifischen Gewichtes der Flüssigkeiten die Differenz der Sinkgeschwindigkeiten hervorrufe. Selbstverständlich wird im allgemeinen das Übergewicht bei zwei derartig verschiedenen Medien nicht gleich sein; doch werden wir auch bei Vergleichung spezifisch gleich schwerer Flüssigkeiten, z. B. einem Alkohol und geschmolzenem Harz oder Wachs, finden können, dass die Differenz der Sinkgeschwindigkeiten bestehen bleibt. Ja,

es gibt sogar Fälle, wo trotz einer Abnahme des spezifischen Gewichtes auch eine Abnahme der Sinkgeschwindigkeit zu konstatieren ist, so z. B. beim Vergleich der Geschwindigkeiten im Wasser und in einem Gemisch von Alkohol und Wasser. Dieser Faktor aber, der unabhängig von dem Übergewicht die Sinkgeschwindigkeit beeinflusst und der augenscheinlich von der chemischen Beschaffenheit des Mediums abhängt, ist eine in der Physik resp. der physikalischen Chemie längst bekannte und vielfach bestimmte und angewendete Grösse, welche den Namen Viscosität, spezifische Zähigkeit oder innere Reibung der betreffenden Flüssigkeiten führt.

Was die Geschichte dieses Begriffes anbetrifft, so wurde er schon von Newton verwendet. Dieser suchte nämlich bei seinen mathematisch-physikalischen Untersuchungen eine ideale Flüssigkeit zu definieren, und gelangte zu dem Satze, dass eine ideale Flüssigkeit eine solche ist, deren Teilchen (oder Teile) sich ohne irgend einen Aufwand von »Kraft« verschieben lassen. Dieses ist bei konkreten Beispielen nicht der Fall, doch lässt sich eine Reihenfolge von Flüssigkeiten aufstellen, deren eines Endglied sich dem mathematischen Ideal am meisten nähert. Für die Verschiedenheit aber der Flüssigkeiten in dieser Beziehung gebrauchte Newton das Wort Viscosität.

Eine weitere Klärung dieses im Grunde naheliegenden Faktors erhalten wir vielleicht, wenn wir kurz die Messmethoden, nach denen in der Physik resp. physikalischen Chemie diese Grössen bestimmt worden sind, charakterisieren. Wir wollen dabei einige kompliziertere, die sich z. B. auf die Verlangsamung einer rotierenden Scheibe in Flüssigkeiten von verschiedener Beschaffenheit gründen etc., beiseite lassen, und nur zwei einfache herausheben. Die eine dieser Methoden, nach der besonders von englischen Forschern gearbeitet worden ist, bezieht sich direkt auf Sinkgeschwindigkeiten, deren Geschwindigkeit mit Berücksichtigung einiger Korrekturen direkt umgekehrt proportional der bewussten Eigenschaft der Flüssigkeit, der innern Reibung ist. Die andere Methode ist noch viel einfacher und besteht in der Bestimmung der Auslaufzeiten gleicher Volumina der zu untersuchenden Flüssigkeiten unter konstanten Aussenbedingungen. Der Apparat besteht zweckmässigerweise in einem U-förmigen Glasrohr, dessen einer, dünnerer Schenkel eine Kugel hat, über

und unter welcher zwei Marken befindlich sind. Durch Aufsaugen und Durchfliessenlassen eines konstanten Volumens der Flüssigkeit, wobei die Zeit des Durchflusses zwischen den beiden Marken festgestellt wird, sowie durch eine einfache Berechnung und Korrektion erhält man die Grösse der innern Reibung. Nähere Einzelheiten müssen in einer Abhandlung von mir und A. Genthe (Zool. Jahrb. 1902—1903, noch im Druck!) nachgesehen werden.

Ich hoffe hiermit zunächst die Berechtigung, d. h. so viel als die Zweckmässigkeit dieses Begriffs der innern Reibung, wie sie ja in der Physik und Chemie längst anerkannt ist, kurz dargetan zu haben. Dies war aber nötig, da ich z. B. mehrere Male schon im Gespräche mit Freunden und Fachgenossen Gelegenheit nehmen musste, auseinanderzusetzen, dass diese Eigenschaft der innern Reibung sowie die gleich näher zu erörternden Geschehnisse infolge der besondern Eigenschaften dieser Grösse, prinzipiell verschieden sind von Über- und Untergewichtserscheinungen, d. h. von Vorgängen, welche nur infolge besonderer Verhältnisse der spezifischen Gewichte von sinkendem Körper und Flüssigkeit stattfinden. Dieselbe Verwechslung liegt auch in der Literatur vor, namentlich in der sonst sehr nachdenklichen und verhältnismässig tief eingreifenden Arbeit von Wesenberg-Lund¹⁾: Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süsswassers. Ich hoffe, dass auch aus den folgenden Auseinandersetzungen einige Klarheit über das Verhältnis dieser beiden Eigenschaften, spezifisches Gewicht und innere Reibung, gewonnen werden wird.

Nach der Feststellung, dass neben Übergewicht und Formwiderstand die innere Reibung des Wassers eine Rolle bei den Sinkvorgängen spielt, haben wir diesen Einfluss nun etwas näher zu studieren. Wie erwähnt hängt diese Grösse zunächst von der chemischen Natur der Flüssigkeiten ab. Da es sich bei uns natürlich immer nur um Wasser handeln kann, so kommen nur Lösungen und zwar Salz- und Gaslösungen in Betracht. In der Tat aber beeinflusst der Gehalt des Wassers z. B. an gelösten Salzen sehr beträchtlich die innere Reibung. So beträgt nach Messungen von A. Genthe und mir²⁾ der Einfluss des NaCl

¹⁾ Wesenberg-Lund: Biolog. Centralblatt 1901.

²⁾ W. Ostwald und A. Genthe: Zoolog. Jahrb. 1902—1903 (noch i. Druck).

pro 1% Salz ca. 1.7—3.6%, d. h. in einer ungefähr konzentrierten Salzlösung ist z. B. die Sinkgeschwindigkeit eines Körpers nur halb so gross oder noch geringer als in reinem Wasser. Näheres muss in der zitierten Abhandlung eingesehen werden. — Bei Gaslösungen (O, N, CO₂, CH₄) ist der Einfluss des gelösten Gases, auch bei konzentrierten Lösungen, sehr gering, so dass er kaum in Betracht kommen kann.

Einen ganz ähnlich starken Einfluss besitzt die Temperatur auf die innere Reibung, und zwar nimmt die letztere ab mit dem Steigen der ersten. Für die ersten 15° beträgt dieser Einfluss ungefähr 3%, für ungefähr die nächsten 20—25° 2%. D. h. also, bei 25° ist die Sinkgeschwindigkeit eines Körpers noch einmal so gross als bei 0°. Nach der eingeführten Bezeichnung der Werte der inneren Reibung, welche das Maximum derselben bei reinem Wasser bei 0° gleich 100 setzt, beträgt dementsprechend die innere Reibung bei 25° genau 49.9 (Landolt-Börnstein). Wir sehen also, dass der Temperaturkoeffizient der inneren Reibung einen ganz hervorragenden Einfluss auf die Sinkvorgänge besitzt. —

Von weiteren physikalischen resp. physikalisch-chemischen Faktoren, welche etwa theoretisch bei den Sinkvorgängen mitspielen könnten, kommt für uns und praktisch wohl keiner mehr in Betracht, da sie alle, z. B. der Druck und die Kompressibilität des Wassers, einen viel zu geringen Einfluss besitzen.

Ordnen wir nun diese Ausführungen über die Abhängigkeit der Sinkvorgänge von physikalischen Faktoren in Gestalt einer Wortformel, so haben wir:

$$\text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Übergewicht}}{\text{Formwiderstand} \times \text{innere Reibung.}}$$

Unter diesen Bedingungen also findet ein Sinkvorgang statt. Unsere zweite Aufgabe ist nun festzustellen, wann dieser Sinkvorgang zu einem Schwebvorgang wird, d. h. auf welche Weise die Sinkgeschwindigkeit auf ein Minimum reduziert werden kann. Nun wird der Bruch immer kleiner und nähert sich um so mehr 0, je kleiner entweder das Übergewicht oder je grösser auf der andern Seite innere Reibung und Formwiderstand werden. Natürlich werden bei konkreten Beispielen immer mehrere Änderungen der beteiligten Faktoren zugleich stattfinden. Insbesondere gilt dies bei Betrachtung der einzelnen Koeffizienten der drei Hauptfaktoren. Praktisch besteht für einzelne Koeffizientengruppen

sogar immer ein solcher Zusammenhang, so dass sich z. B. bei einer Temperaturänderung immer sowohl spezifisches Gewicht als auch innere Reibung der Flüssigkeit ändern, wenn auch in sehr verschieden starkem Masse. Ein anderer solcher Zusammenhang besteht auch z. B. zwischen Volum und Oberfläche, oder zwischen Volum, Oberfläche und Form des betreffenden Körpers etc. Es wird im nächsten Abschnitt unsere Aufgabe sein, die mannigfachen Art und Weisen, auf welchen ein Minimum der Sinkgeschwindigkeit bei Planktonorganismen erzielt werden kann, etwas näher zu charakterisieren.

Damit also ein Sinkvorgang zu einem Schwebvorgang wird, damit ein Körper schwebt, muss der Quotient aus Übergewicht und innerer Reibung mal Formwiderstand ein Minimum betragen. In diesem Satze sowie in der oben aufgestellten Wortformel liegt die Antwort auf unsere unter I. gestellten Fragen.

II.

Die im vorigen Abschnitte angestellten Erörterungen gelten für beliebige Körper; dementsprechend muss alles dort Gesagte auch für den Einzelfall, dass die sinkenden Körper Planktonorganismen sind, volle Geltung behalten. Unter Umständen kann dann nur der günstige Fall eintreten, dass in einem speziellen Falle ein oder mehrere Faktoren infolge besonderer Verhältnisse gleich 1 werden, also ihren Einfluss verlieren. Solche besondere Verhältnisse, die, wenn auch nicht eine direkte Wirkungslosigkeit, so doch eine bedeutende Abschwächung des Einflusses mancher Faktoren resp. deren Koeffizienten bewirken, werden wir in der Tat auch bei Planktonorganismen nachzuweisen haben. Ihre zusammenfassende, systematisierende Charakteristik wird die Antwort auf unsere unter II. gestellte Frage geben: Welche speziellen Schwebbedingungen finden wir bei den Planktonorganismen?

Zunächst können wir unter den Faktoren unserer Schwebformel, wie schon oben angedeutet wurde, unterscheiden zwischen einerseits dem Übergewicht und dem Formwiderstand, andererseits der innern Reibung. Das Charakteristikum dieser Einteilung besteht darin, dass das Übergewicht und insbesondere der Formwiderstand eng mit dem sinkenden Organismus verknüpft und

von ihm abhängig sind, während die innere Reibung des Wassers eine vollständig von den sinkenden Körpern unabhängige, selbständige physikalische Grösse darstellt. Wir wollen im folgenden nun mit der Besprechung der beiden biologischen Faktoren, also des Übergewichts und des Formwiderstandes bei Planktonorganismen beginnen, und die Diskussion des äusseren Faktors, der inneren Reibung, auf zuletzt verschieben.

Die Ausführungen über die Spezialeinrichtungen der Planktonorganismen betreffs der Erlangung eines möglichst geringen Übergewichtes können wir tunlichst kurz fassen, da dieselben ja schon öfters, z. B. von Brandt, Schütt, Zacharias, Strodtmann etc. behandelt worden sind. Im allgemeinen bestehen sie in einem unter Umständen extremen Wasserreichtum der schwebenden Organismen. Dies Verfahren ist insbesondere den Hochseeorganismen eigentümlich. Natürlich ist mit fast jeder Aufquellung auch eine Abnahme des Formwiderstandes speziell der spezifischen Oberfläche verknüpft und das Endresultat wird ein Kompromiss zwischen diesen beiden entgegengesetzten Wirkungen darstellen. Andere Mittel zur Herabsetzung des spezifischen Gewichtes bestehen in der Bildung von Vakuolen, welche insbesondere nach Brandts Untersuchungen an Radiolarien Flüssigkeit von geringerem spezifischen Gewicht enthalten als das Protoplasma resp. sogar das Wasser besitzt. Endlich finden sich bei vielen Planktonorganismen auch Stoffe von bedeutend geringerem spezifischen Gewicht als das umgebende Wasser. Diese können bestehen in grösseren oder kleineren Fett- und Ölsammlungen sowie in Gasblasen, welche letztere wiederum in grosse selbständige Behälter eingeschlossen sein können und ihre Füllung unter Umständen speziellen Gas secernierenden Drüsen verdanken.

Ähnlich wie bei den günstigen Übergewichterscheinungen der Planktonorganismen, ist auch schon auf eine oft extreme Formwiderstandsvergrösserung hingewiesen worden. Allerdings waren diese Angaben noch ziemlich allgemein, wie dies indessen vor der näheren Definition des Formwiderstandes, insbesondere vor der Trennung desselben in die Unterbegriffe spezifische Oberfläche und Projektionsgrösse nicht anders sein konnte. Eine Vergrösserung der spezifischen Oberfläche insbesondere findet z. B. bei den Planktonorga-

nismen statt, welche eine unter Umständen sehr grosse Zahl von Stacheln, Dornen, Borsten, Haaren regellos oder ihrer organischen Gestalt entsprechend ausgebildet haben. Es ist dann ein besonderer Fall, wenn diese Schwebewerkzeuge noch dazu hauptsächlich horizontal ausgebreitet sind, wie sie es in extremer Weise z. B. bei *Calocalanus pavo* sind. Es ist selbstverständlich, dass bei jeder beliebigen Formänderung eines Planktonorganismus sich spezifische Oberfläche und Projektionsgrösse gleichzeitig ändern, ausgenommen den Fall, dass durch Veränderung des Winkels von Schwebeorganen nur eine Vergrösserung des Projektionswiderstandes geschaffen wird. Auch hier habe ich nicht die Absicht, da die vorliegenden Zeilen nur das Allgemeine betonen sollen, auf die einzelnen Modi der Formwiderstandsvergrösserung, wie sie uns in denkbar verschiedenartiger Gestalt an den einzelnen Planktonspezies entgegentreten, einzugehen. Es sollte nur darauf hingewiesen werden, dass eine künftige spezielle Planktologie, wie ich glaube, in den beiden genannten Faktoren des Formwiderstandes ein schärferes Definitionsmittel der in Frage kommenden Erscheinungen zur Hand hat.

Diese genannten Eigenschaften der Planktonorganismen sind nun aber keineswegs die einzigen, welche die letzteren von andern beliebigen sinkenden und schwebenden Körpern unterscheiden. Es kommen zu den speziellen Schwebbedingungen des Planktons namentlich einige Faktoren in Betracht, welche in dem Wesen dieser Körper als Organismen begründet sind.

Zunächst gehört hier eine Eigenschaft eines Teiles der Planktonorganismen her, welche störend und komplizierend auf die theoretische Deutung der Sink- und Schwebevorgänge einwirkt. Dies ist die Eigenbewegung eines grossen Teiles des Zooplanktons. Bemerkenswert ist es, dass dieselbe in weitaus der Mehrzahl der Fälle nur in vertikaler Richtung nach oben stattfindet, wie dies namentlich an der Stellung und Struktur der Bewegungsorgane zu erkennen ist. Natürlich findet diese Tatsache ihre nächste Erklärung in der Tendenz des Zooplanktons, die optimale räumliche Orientierung, welche es, wie wir noch näher sehen werden, ja sehr leicht zu verlassen gezwungen werden kann, wieder zu erlangen. Dass aber die Eigenbewegung des Zooplanktons nicht nur ausschliesslich diese Bedeutung hat, sondern ebenfalls eine wichtige Rolle bei andern Lebensverhält-

nissen, insbesondere auch bei dem Nahrungserwerb und der Fortpflanzung spielt, braucht wohl kaum besonders betont zu werden. Wichtiger als beim Plankton ist selbstverständlich die Eigenbewegung beim Nekton, obgleich auch mit der Orientierungsweise diese Schwebegeschnisse verknüpft sind. Ausserdem aber besteht eine weitere Beziehung zwischen Plankton und Nekton, welche, wie wir später noch sehen werden, für gewisse Verhältnisse von Wichtigkeit ist, darin, dass das Plankton dem Nekton zur Nahrung dient und so auch die räumliche Orientierungsweise des letzteren von der des ersteren in von Fall zu Fall wechselnd weiten Grenzen abhängig gemacht wird.

Zwei weitere wichtige biologische Eigenschaften des Planktons, welche es übrigens mit allen Organismen teilt, bestehen nun fernerhin einmal in der dynamischen Stabilität und zweitens in der Variabilität resp. Anpassungsfähigkeit dieser wie aller Organismen. Beide Faktoren hängen eng miteinander zusammen. Unter der dynamischen Stabilität der Organismen wollen wir aber die Tatsache verstehen, dass Organismen Änderungen der Aussenbedingungen, in unserem Falle also insbesondere Temperatur- und Konzentrationsänderungen, nur innerhalb gewisser Grenzen ertragen können, so dass ihre Existenz (d. h. unter anderem z. B. auch ihre Fortpflanzungsfähigkeit) erhalten bleibt. Und zwar gilt diese Beschränkung sowohl für die Schnelligkeit als auch für die Weite der Änderungen. Hierin also unterscheiden sich Organismen beträchtlich von anderen Körpern, insbesondere von den einfachen, physikalischen Modellen, an welchen wir oben unsere theoretischen Betrachtungen angestellt haben. Eine weitere Folgerung dieser genannten Eigenschaft besteht aber darin, dass, wie wir später noch sehen werden, in den einfach physikalischen und morphologischen Verhältnissen der Planktonorganismen eine ganze Anzahl von regulatorischen Einrichtungen vorhanden sind, welche neben der Erhaltung anderer Lebensverhältnisse auch auf die Konstanz der optimalen räumlichen Orientierung regulierend einwirken. Dieses sind z. B. die osmotischen Eigenschaften der Planktonorganismen, andrerseits aber auch das dem relativ grössten Energiewechsel in der Entwicklung der Organismen entsprechende Gesetz, dass mit ganz wenig Ausnahmen die Gesamtentwicklung eines Organismus parallel geht mit der Grössenentwick-

lung desselben, speziell mit der Abnahme der spezifischen Oberfläche, so dass die Jugendstadien sehr oft bessere Schwebbedingungen besitzen, als die erwachsenen Formen etc. Wir werden auf diese Erscheinungen noch einzugehen haben.

Was die zweite genannte allgemein-biologische Eigenschaft der Planktonorganismen anbetrifft, so liegt in ihr zum Teil eine direkt entgegengesetzte Tendenz zu der erstgenannten. Die Variabilität resp. Anpassungsfähigkeit der Organismen sucht nämlich das normale dynamische Gleichgewicht zu stören, indem sie die Grenzen der Änderungen der Einflüsse zu erweitern oder zu verschieben resp. umzuändern sich bestrebt. Je aber der Stärke dieser Fähigkeit entsprechend können wir zwei Unterbegriffe des Planktons unterscheiden, die sich eben infolge dieser Verschiedenheit, wie wir sehen werden, auch in Bezug auf andere Eigenschaften ziemlich scharf von einander trennen lassen. Wir wollen den ersteren Planktonunterbegriff, bei welchem die Variabilität und Anpassungsfähigkeit eine verhältnismässig nur geringe Rolle spielt, das Individuenplankton nennen, im Gegensatz zu dem andern Planktonbegriff mit weit beträchtlicherer Variabilität und Anpassungsfähigkeit, welches Plankton im allgemeineren Sinne heissen soll. Dabei wollen wir unter Individuenplankton die Summe aller etwa an einem Tage in einem Wasserbecken vorhandenen oder bei einem Fange erbeuteten etc. Planktonindividuen verstehen, während das Plankton im allgemeineren Sinne sich aus Individuen, Entwicklungen, Generationen, Varietäten, Arten etc. zusammensetzt. Derselben Einteilung entspricht hierbei auch die Berücksichtigung des Zeitfaktors, indem nämlich derselbe bei dem ersteren Planktonbegriff im Gegensatz zu dem letzteren eine unverhältnismässig viel kleinere Rolle spielt. Weitere Verschiedenheiten dieser beiden Planktonbegriffe werden weiter unten behandelt werden.

III.

Wir haben im vorigen Abschnitt kurz die Sondereigenschaften betrachtet, welche die Planktonorganismen als sinkende Körper aufwiesen. Und zwar haben wir diese speziellen Schwebeseigenschaften des Planktons in der Weise charakterisiert, wie sie uns als Endprodukte einer grossen Anzahl von Anpassungen an unberechenbar viele äussere und innere Einflüsse, also als Endprodukte einer geschichtlichen Entwicklung entgegen-

traten. Wir haben den Komplex der allgemeinen Eigenschaften des Planktons im vorigen Abschnitt gleichsam auf einen Zeitpunkt projiziert dargestellt, und zwar in der Weise, wie er uns jetzt entgegentritt. Im folgenden umfangreichsten Kapitel wollen wir nun den einzelnen Planktongesehnissen, die, wie wir gleich näher ins Auge fassen werden, in Anpassungen bestehen können, aber nicht brauchen, und welche, soweit sie hier in Frage kommen, per definitionem Veränderungen der Schwebere- resp. Sinkbedingungen und -vorgänge darstellen müssen, nachgehen. Zunächst haben wir aber festzustellen, welche Veränderungen der Schwebbedingungen überhaupt stattfinden können und in der freien Natur stattfinden werden. Theoretisch können natürlich alle drei oben angeführten Faktoren der Sinkgeschwindigkeit variieren. Doch ergibt sich bei näherem Zusehen, namentlich bei Betrachtung der beiden oben aufgestellten Planktonbegriffe in Bezug auf die in ihnen besonders variierenden Faktoren folgendes.

Erstens können wir feststellen, dass sowohl innerhalb beider Planktonbegriffe als auch überhaupt die innere Reibung des Wassers der weitaus variabelste Faktor ist. Dies heisst aber soviel, als dass bei Variationen der Temperatur oder der Konzentration, welche beide Faktoren natürlich auch Einflüsse auf das Übergewicht sowie (durch osmotische Vorgänge etc.) auf den Formwiderstand besitzen, die innere Reibung des Wassers sich weitaus am stärksten ändert, mithin, weil ja alle drei genannten Grössen rein multiplikative sind, zu dem Endergebnis, dem veränderten Schwebere- resp. Sinkvorgang, auch am meisten beiträgt. Wenn wir z. B. die Änderung des spezifischen Gewichtes des Wassers mit der Temperatur prozentualisch unrechnen und dabei während der ersten 10^0 die Änderung pro 1^0 als durchschnittlich $0,03\%$ annehmen, so beträgt die Variation der innern Reibung innerhalb der ersten 10^0 pro 1^0 ungefähr 3% , d. h. der Einfluss der innern Reibung auf den Sinkvorgang ist hier, bei einer Temperaturänderung, die gleichzeitig auch das spezifische Gewicht des sinkenden Körpers sowie des Wassers beeinflusst, ca. 100mal grösser. Fast dasselbe Verhältnis erhalten wir beim Vergleich der Änderungen, welche Wasser und Organismus bei Variation der Salzkonzentration erleiden.¹⁾ Nun kommt aber

¹⁾ Siehe Wo. Ostwald, Theoretische Planktonstudien I. 2. Abhandlung. Zool. Jahrb. (bei Niederschrift dieser Abhandlung noch im Druck).

noch hinzu, dass die Sinkvorgänge nicht direkt vom spezifischen Gewichte des Wassers oder des sinkenden Körpers abhängen, sondern nur von der Differenz beider spezifischen Gewichte, vom Übergewicht. Dies aber erleidet darum eine noch geringere Variation bei derselben Änderung der Temperatur oder Konzentration als das spezifische Gewicht allein, weil ja, wie im vorigen Abschnitt besprochen wurde, der Körper der Planktonorganismen ganz besonders reichhaltig selbst an Wasser ist, welches die Temperaturänderungen direkt oder parallel, die Konzentrationsänderungen aber wenigstens gleichsinnig nachmachen muss. Diese Sondereigenschaft der Planktonorganismen trägt nur noch dazu bei, den Einfluss der innern Reibung des Wassers auf die Sinkvorgänge an Wichtigkeit zu steigern. — Die gleichzeitigen Wirkungen von Temperatur- und Konzentrationsänderungen auf den Formwiderstand, also insbesondere die osmotischen Beeinflussungen, sind, falls überhaupt merkbar, so gering, dass sie im Vergleich gar nicht in Betracht kommen. Indessen gilt das letztere doch nur in einer gewissen Beschränkung. Und zwar werden wir in Betreff dieses Punktes je nach Betrachtung des einen oder des andern Planktonbegriffes, des Individuenplanktons oder des Planktons im allgemeineren Sinne, oder je nach der diesen Begriffen entsprechenden Berücksichtigung der Variabilität, Anpassungsfähigkeit und der Zeit zu verschiedenen Resultaten geführt. Denn, wie wir im vorigen Abschnitt angedeutet haben, ist eine Variabilität und Anpassungsfähigkeit der biologischen beiden Faktoren, namentlich des Formwiderstandes, selbstverständlich wie bei allen Organismen so auch beim Plankton vorhanden; doch war die Stärke der genannten Eigenschaften bei beiden Planktonbegriffen eine recht verschiedene. Immerhin aber ist bei der Betrachtung beider zu sagen, dass doch, namentlich unter dem Gesichtspunkte der oben angeführten dynamischen Stabilität der Organismen, die primären, veranlassenden Reaktionen sehr häufig in Änderungen der innern Reibung bestehen werden.

Es folgt aber aus diesen Gründen, dass wir in der weitaus grössten Mehrzahl der Fälle bei Betrachtung der Reaktionen des Planktons auf Veränderungen der Schwebebedingungen einfach von Reaktionen des Planktons auf Variationen der inneren Reibung theoretisch sprechen können und praktisch (wegen der unpropor-

tionalen Variabilität dieses Faktors) sprechen müssen. Damit aber wird dem Begriff der innern Reibung eine zentrale Stellung in der Planktologie eingeräumt. Nun besteht aber das einfache Kriterium dafür, dass dieser Begriff ein wirklich für unsere Angelegenheiten zweckmässiger ist, und dass er ferner diese ihm hier gegebene Stellung verdient, darin, dass man ihn auf die genannten Eigenschaften hin prüft, anwendet. Die Tatsache, ob er neue Erkenntnisse im allgemeinsten Sinne gewährt, entscheidet über seine Existenzberechtigung. Folgende Ausführungen sollen nun dazu dienen, in allgemeinen Zügen darauf hinzuweisen, dass unter der genannten Verwendung des Begriffes der innern Reibung in der Tat eine nicht unerhebliche Anzahl bisher unerklärlicher Tatsachen gedeutet werden kann, und dass ferner auf demselben Wege neue ordnende Gesichtspunkte, welche für bis jetzt noch unlösbare Planktonprobleme schärfere Definitionen gestatten, gewonnen werden können. —

Der Stoff der folgenden Überlegungen zerfällt von selbst in zwei Teile, und zwar entspricht dieser Teilung die zweifache Art und Weise der Reaktionen, mit welchen das Plankton auf Veränderungen der innern Reibung antwortet.

Einmal nämlich reagiert das Plankton biologisch, d. h. durch entsprechende Änderung eines oder beider übrigen Faktoren unserer Schwebeformel auf diese Änderungen. Und zwar ergibt sich bei Heranziehung obenstehender Darlegungen, dass diese Reaktionsweise, wenige, besonders zu besprechende Ausnahmen einstweilen beiseite gelassen, dem zweiten Planktonunterbegriff, dem Plankton im allgemeineren Sinne in weitgehender Weise entspricht.

Andrerseits aber reagiert das Plankton nicht oder in nur unzureichender Weise biologisch auf Veränderungen der inneren Reibung; mithin ist es gezwungen, seine räumliche Orientierung zu ändern; es muss mit andern Worten mit Variationen der Sinkgeschwindigkeit resp. passiven Wanderungen antworten. Wir sehen, dass diese Art der Reaktion, wenn auch nicht ausschliesslich, so doch in hervorragendem Masse namentlich dem ersteren Planktonunterbegriff, dem Individuenplankton zukommt.

Von diesen zweierlei Reaktionen des Planktons wollen wir nun zunächst die Gruppe der zweiten, also die Wanderungen des Planktons betrachten.

Die erste und grundlegende Bedingung dafür, dass eine Veränderung der Sinkgeschwindigkeit des Planktons zustande kommt, besteht darin, dass die Variation der inneren Reibung des Wassers eine stärkere ist als eine etwaige antwortende biologische Reaktion der Planktonorganismen. Denn es ist ja klar, dass ein Minimum der Sinkgeschwindigkeit bei verschiedener Beteiligung der drei Faktoren Übergewicht, Formwiderstand und innere Reibung des Wassers, erreicht werden kann, wie wir dies ja bei der Besprechung der Reaktionen des Planktons zweiter Art noch ausführlich zu besprechen haben werden. Andererseits muss die Störung dieses Zustandes der minimalen Sinkgeschwindigkeit infolge der veränderten innern Reibung des Wassers eine nicht gar zu minimale sein, da die entsprechenden Variationen der Orientierung dann kaum bemerkbar werden. Dies gilt namentlich für Vergrößerungen der innern Reibung, welche selbstverständlich allein nie einen Auftrieb bedingen können, da zu diesem ja eine negative Differenz der spezifischen Gewichte notwendig ist, sondern welche nur eine Erniedrigung, nicht aber eine Änderung des Sinnes der Sinkgeschwindigkeit herbeizuführen vermögen. Bei Herabsetzungen der innern Reibung aber, welche, wie wir sehen werden, für die eigentlichen Wanderungen hauptsächlich in Betracht kommen, genügen natürlich schon ziemlich kleine Änderungen, um eine Änderung der Sinkgeschwindigkeit herbeizuführen, wie denn ja auch neuerdings Planktonwanderungen beschrieben worden sind, welche sich innerhalb eines Meters, ja innerhalb weniger Dezimeter beobachten lassen.

Wir kommen also zu dem bemerkenswerten Resultate, dass sich passive Ortsbewegungen des Planktons, zunächst einmal Vertikalbewegungen nach abwärts, einfach als ein Postulat der physikalischen Schwebbedingungen ergeben. Es ist erst eine sekundäre Anpassung und Vervollkommnung der pelagischen Lebensweise, wenn Einrichtungen vorhanden sind, welche entweder augenblicklich oder doch wenigstens im Laufe der Zeit die Sinkgeschwindigkeit so regulieren, dass ein Minimum, welches oft einem Optimum der Lebensbedingungen entsprechen wird, zu

stande kommt. So gut wie alle Anorganismen und nicht planktonische Lebewesen würden, falls sie plötzlich eine planktonische Lebensweise annehmen müssten, derartige passive Abwärtsbewegungen, die Folge von Temperatur- und Konzentrationsänderungen, mitmachen müssen. Natürlich lassen sich von diesem Gesichtspunkte aus, wie unten noch zu erwähnen sein wird, unter Umständen interessante Ausblicke auf die Geschichte des Planktons im allgemeinen sowie auf die Phylogenie der einzelnen Planktonformen gewinnen. Das Wichtigste ist für uns zunächst nur die Tatsache, dass man aus physikalischen Gründen nach auffallenden Sondereinrichtungen fragen müsste, welche solche leichtmögliche Schwankungen der Sinkgeschwindigkeit, wie sie namentlich durch Temperaturänderungen vorkommen, kompensieren könnten.

Es liegt darum nun nichts näher, als mit besonderer Benützung des Begriffes der inneren Reibung eine von den bisher aufgestellten abweichende Theorie der Wanderungen, insbesondere der periodischen Wanderungen des Planktons aufzustellen. Es ist jedoch zu berücksichtigen, dass die Variation der innern Reibung praktisch keineswegs weder der einzige Faktor ist, welcher einen Einfluss auf die Sinkgeschwindigkeit und räumliche Orientierung des Planktons ausübt, noch allein zureichend ist, die periodischen Bewegungen des Planktons bis in die Einzelheiten zu erklären. Es spielen vielmehr bei diesen zusammengesetzteren biologischen Vorgängen noch eine Reihe anderer Faktoren mit, deren wir zuerst, damit sie uns bei der Darlegung der Theorie nicht aufhalten, Erwähnung tun wollen.

Vor allen Dingen stehen diesen passiven, aus physikalischen Gründen erfolgenden Bewegungen komplizierend und die theoretische Darlegung teilweise erschwerend, noch aktive Ortsveränderungen des Planktons gegenüber. Und zwar können diese aktiven Bewegungen erfolgen, sowohl in horizontaler als auch in vertikaler Richtung. Ihre Bedeutung ist je nach der Betrachtung der vertikalen oder der horizontalen Gesamtbewegungen des Planktons eine verschiedene.

Bei den horizontalen Wanderungen des Planktons, welche bekanntlich viel weniger ausgeprägt sind als die vertikalen, so dass sie von manchen Forschern direkt abgestritten werden, haben scheinbar zunächst die vertikalen aktiven Bewegungen des

Planktons weniger Bedeutung als die horizontalen. Indessen werden wir doch finden, dass gerade die Horizontalbewegungen des Planktons, namentlich mit Rücksicht auf das Resultat dieser Bewegungen, auf die horizontale Verbreitung desselben solch komplexe Erscheinungen sind, dass so allgemeine theoretische Erörterungen einstweilen noch nutzlos sind, und dass wir zweckmässiger vorgehen, wenn wir hier die einzelnen mitspielenden Faktoren an Ort und Stelle betrachten. Dies wird nach der Besprechung der vertikalen Wanderungen etc. geschehen.

Dagegen ist ersichtlich, dass bei den vertikalen Gesamtwanderungen des Planktons die horizontalen Aktivbewegungen viel unwichtiger sind als die vertikalen. Einmal liegt es schon in der Struktur oder der Anordnung der Bewegungswerkzeuge vieler Planktonorganismen begründet, dass horizontale willkürliche Bewegungen nur in sehr geringem Massstabe stattfinden können. Andererseits aber bedeutet eine wirkliche Horizontalbewegung gar keine Änderung der Schwebefähigkeit, da ja durch einfache horizontale Verschiebung, natürlich bei horizontaler Konstanz der inneren Reibung, d. h. also der Temperatur oder des Salzgehaltes, weder Übergewicht noch Formwiderstand geändert wurden. Es werden also bei den vertikalen Gesamtbewegungen des Planktons hauptsächlich seine vertikalen Aktivbewegungen in Frage kommen.

Diese letzteren können nun wieder bestehen in Vertikalbewegungen nach oben und nach unten. Die nähere Betrachtung ergibt, dass Vertikalbewegungen nach unten so gut wie nie unter aktiver Beteiligung der Planktonorganismen stattfinden. Dafür aber sind die Aktivbewegungen des Planktons nach oben die bei weitem wichtigsten. Was nun ihren physikalischen Sinn anbetrifft, so beruhen sie in erster Linie in einem Überwinden des Übergewichtes, und zwar durch Muskelkraft. Wie wir aber oben ausführlich gesehen haben, ist für den Wert einer Sinkgeschwindigkeit das Übergewicht keineswegs der einzige massgebende Faktor. Dasselbe Verhalten gilt ohne weiteres auch für eine negative Sinkgeschwindigkeit, also für eine Bewegung nach oben, bei welcher ebenfalls Formwiderstand sowie innere Reibung des Wassers auf die Geschwindigkeit verringernd einwirken. Nun aber besteht bei der Mehrzahl der Planktonorganismen die Einrichtung, dass der Formwiderstand bei aktiven Bewegungen nach

oben sich ändert, während die innere Reibung des Wassers, als ein vollständig selbständiger, physikalischer Faktor desselben, auch bei Steigbewegungen konstant bleibt. Diese Variation des Formwiderstandes nun, welche meist in einer Änderung der Projektionsgrösse durch Veränderung der Körpergestalt (Einziehen und Anschmiegen der Glieder), aber auch darin bestehen kann, dass durch glockenförmige Gestalt nach unten in der oben beschriebenen Weise eine Vergrößerung des Volumens etc. stattfindet, welche bei Bewegung nach oben unterbleibt, hat aber den Sinn, dass der Formwiderstand nach oben fast immer kleiner ist als nach unten. Ja bei manchen Planktonformen werden wir finden können, dass infolge weitgehender Anpassung der Formwiderstand nach oben der kleinste des betreffenden schwebenden Organismus nach allen möglichen Bewegungsrichtungen überhaupt sein wird. Natürlich ist dies Verhalten auch nur ein Ausdruck für die Tendenz der Planktonorganismen, die aktiven Bewegungen nach oben zu unterstützen und somit zur Erhaltung der ihnen eigentümlichen Orientierungsweise, welche durch das Übergewicht gestört zu werden droht, beizutragen.

Von einigem Interesse ist nun weiter folgender Punkt. Für gewöhnlich pflegt man die Ursachen von Bewegungen, namentlich wenn man einige Richtungsbeziehungen zwischen den Bewegungen und gewissen physikalischen, chemischen etc. Faktoren festgestellt hat, bei niederen Tieren in sogenannten Tropismen zu suchen. Derartige Tropismen, wie positiver und negativer Heliotropismus, Thermotropismus, Geotropismus etc., können und werden sicherlich auch bei den Bewegungen des Planktons mit in Frage kommen; nur ist es zweifelhaft in wie weitem Masse. Es ist nämlich unbedingt nötig experimentell festzustellen, inwieweit diese Tropismen auch wirkliche, die Eigenschaften der Definition aufweisende Tropismen sind, und ob nicht in sehr vielen Fällen unter diesen Namen Lebensgeschehnisse zusammengefasst werden, welche schon jetzt als weiter nichts als mehr oder weniger einfache Folgen allgemeiner physikalischer etc. Eigenschaften der Organismen gedeutet werden können. Ist diese letztere Erklärungsweise möglich, so bedeutet dies selbstverständlich einen kausalen Gewinn, und obgleich ja auf diese Weise einzelnen Tropismen oder Teilen derselben ihre Existenzberechtigung genommen wird, so liegt dies Verfahren doch vollständig im Sinn speziell des Be-

gründers der tierischen Tropismen, im Sinne J. Loeb's, welcher letzterer gleich mir als die einstweilen endgültige Richtung einer Lehre vom Leben die kausale, d. h. energetische Deutung aller Lebensgeschehnisse, speziell auch der Tropismen, betrachtet. In der Tat aber wird eine nähere Analyse der tropischen Geschehnisse gerade der Planktonorganismen eine Absplitterung vieler bisher in dieser Weise zusammengefasster Lebensgeschehnisse und eine physikalische etc. Deutung derselben gestatten. Hier, wo ich nur die ganz allgemeinen Züge der neuen theoretischen Betrachtungsweise darzulegen beabsichtige, möchte ich nur zwei hervorragende Beispiele anführen, welche unter Benützung der oben entwickelten physikalischen Begriffe eine ganz andere Deutung als bisher erlangen. Dies ist zunächst das bekannte Chunsche Gesetz, dass fast alle pelagischen Organismen des Mittelmeeres, welche im Frühling an der Oberfläche schweben, sich im Laufe des Sommers bei zunehmender Erwärmung des Wassers in die Tiefe zurückziehen (negativer Thermotropismus). Als zweites Beispiel aber führe ich die Loeb-Groomsche Regel selbst an, nach der positiv heliotropische Planktonorganismen durch Temperaturerhöhung oder durch chemische Veränderung des Wassers negativ heliotropisch, a priori negativ heliotropische Tiere aber durch Temperaturerhöhung noch mehr negativ und umgekehrt gemacht werden können.

Neben der Eigenbewegung der Planktonorganismen spielen namentlich noch physikalische und chemische Nebengrößen, wie Strömungen nach verschiedenen Richtungen, Wind und Wellen, chemische Beschaffenheit des Wassers, Gestalt etc. des Wasserbeckens etc. etc., bei den Wanderungen ihre teils unterstützende, teils hindernde Rolle. Dann aber ferner sind rein biologische Faktoren, welche wir nicht allgemein präzisieren können, z. B. Nahrungserwerb, Fortpflanzungstrieb, Beziehungen zwischen Zoo- und Zooplankton und zwischen Zoo- und Phytoplankton fraglos in manchen Fällen auch bei den Wanderungen des Planktons von Bedeutung. Immerhin aber haben sich alle Theorien der periodischen Ortsbewegungen des Planktons, die sich auf einen der genannten biologischen Faktoren allein oder aber auch nur auf biologische Faktoren überhaupt stützten, als unzureichend erwiesen. Auch wir werden diesen Grössen mitsamt den aktiven Eigenbewegungen resp. den Tropismen in unserer gleich zu ent-

wickelnden physikalischen Theorie der Wanderungen nur eine Nebenrolle, die unterstützender und hindernder Natur sein kann, zuzuschreiben haben.

In den obigen physikalischen Erörterungen der Schwebbedingungen haben wir angegeben, dass eine Änderung der innern Reibung des Wassers auf zweierlei Weise vor sich gehen kann: einmal durch Variation der Temperatur und andererseits durch Änderung des Salzgehaltes. Ferner haben wir ebenfalls schon erwähnt, dass eine merkbare Änderung der Sinkgeschwindigkeit von Planktonorganismen fast ausschliesslich in Erhöhungen derselben bestehen wird, dass also zu Wanderungen des Planktons, von denen wir zunächst die Vertikalwanderungen betrachten wollen, Erniedrigungen der innern Reibung die Auslösung geben müssen. Eine noch so grosse innere Reibung ist also, um zu wiederholen, keineswegs im stande, die geringste Bewegung nach oben zu bewirken; hierzu ist unbedingt ein Untergewicht oder eine negative Differenz der beiden beteiligten spezifischen Gewichte nötig. Diese Erniedrigungen der innern Reibung können aber auf zweierlei Weise hervorgerufen werden, einmal durch Erhöhung der Temperatur, zweitens durch Erniedrigung des Salzgehaltes. Dabei ist ersichtlich, dass die durch Erniedrigung des Salzgehaltes ausgelösten Änderungen der Sinkgeschwindigkeit sehr selten in der freien Natur vorkommen werden. Überhaupt wird der Salzgehalt des Wassers, wie ich a. a. O. näher auseinandergesetzt habe, bei Vertikalwanderungen fast ausschliesslich nur eine einschränkende etc. Rolle spielen.¹⁾ Die Hauptmenge der Variationen der innern Reibung des Wassers und damit der Sinkgeschwindigkeit wird infolge von Temperaturänderungen hervorgerufen werden. Aus der Betrachtung nun dieser Temperaturänderungen in der freien Natur werden wir, vollständig als Folgerung oder Postulat theoretischer Betrachtung, auf eine Theorie der periodischen Vertikalwanderungen des Planktons geführt.

Dabei ergeben sich zunächst von selbst, den verschiedenen Temperaturvariationen in der freien Natur entsprechend, zwei Gruppen von periodischen Vertikalwanderungen, die täglichen und die jährlichen; betrachten wir zuerst die täglichen Perioden.

¹⁾ Das Nähere in meiner citierten Abhandl. in den Zool. Jahrb. 1902—1903.

Gehen wir aus von einem sog. Normaltag, d. h. von einem Tag, dessen Durchschnittstemperatur sowie absolute Temperaturen von mittlerer Höhe sind, und der also einem Sonnenstand entspräche, wie er etwa im März oder September zu finden ist. Weiterhin soll es sich auch einstweilen um einen Normalsee, das heisst um ein Süswasserbecken von mittlerer Grösse, Tiefe, Lage etc., wie wir solche etwa in Norddeutschland finden, handeln. Natürlich werden diese Voraussetzungen nur um der Einfachheit der Schilderung gemacht; später werden die hier in Betracht kommenden variierenden Punkte, soweit dies möglich ist, einzeln betrachtet werden. — Gehen wir nun aus von einer vertikalen Verteilung des Planktons, die theoretisch überall gleich ist, d. h. also von einem Plankton, das überall in dem Wasserbecken zunächst eine minimale Sinkgeschwindigkeit besitzt, aber auch gleiche sonstige Existenzbedingungen findet. Untersuchen wir nun, welche Änderungen dieser Verhältnisse zu stande kommen, wenn wir die Einwirkungen der Temperaturperiode des Tages betrachten. Zunächst wird von Sonnenaufgang an eine gelinde Erwärmung des Oberflächenwassers beginnen. Dabei geht aber diese Erwärmung nicht parallel mit der Höhe des Sonnenstandes und damit der Intensität der Einwirkung der Sonne, sondern hinkt etwas nach. Dies findet seinen Grund natürlich in der ausserordentlich hohen spezifischen Wärme des Wassers, die ja bekanntlich überhaupt die grösste bisher bekannte darstellt. Die Erwärmung des Oberflächenwassers wird indessen weiter zunehmen und wird einige Stunden nach dem höchsten Sonnenstande, also in den ersten Nachmittagsstunden ihr Maximum erreicht haben. Nun aber ist dieser Temperaturerhöhung des Wassers, wie wir aus vorigen Abschnitten wissen, eine starke Abnahme der innern Reibung und damit eine beträchtliche Zunahme der Sinkgeschwindigkeit des Planktons parallel gegangen. Das heisst aber mit andern Worten, es muss seit den ersten Vormittagsstunden zugleich mit der allmählichen Erwärmung des Oberflächenwassers eine langsame passive Wanderung zunächst des oberflächlichen Planktons, falls dasselbe in der Tat ein Übergewicht besitzt und den obigen physikalischen Ausführungen entspricht, d. h. also z. B. auch nicht mit Gasapparaten etc. versehen ist, stattgefunden haben. Diese passive, physikalisch notwendige Abwärtsbewegung wird nun gegen Mittag stärker werden und

weitere Schichten ergreifen, bis sie am Nachmittag ebenfalls ihr Maximum erreicht haben wird. Dies bedeutet also fernerhin, dass am Nachmittag und gegen Abend eine Ansammlung oder Konzentrierung des Planktons in tieferen Schichten stattfinden wird, während die obersten Schichten leer (bis auf die erwähnten Ausnahmen) sein werden. Am Nachmittag nun und bis zum Abend wird natürlich der umgekehrte Vorgang wie am Morgen und Vormittag stattfinden, d. h. das Wasser wird sich langsam wieder abkühlen und die innere Reibung ebenso zunehmen. Dadurch wird nun nach und nach die Sinkgeschwindigkeit des Planktons, welche ihr Maximum nach Mittag hatte, wieder erniedrigt werden. Doch findet bis an den Punkt, welcher dieselbe Temperatur zeigt wie das Wasser, welches wir am Morgen früh vor Sonnenaufgang angenommen hatten und welche einem Minimum der Sinkgeschwindigkeit entspricht, eine Abwärtswanderung und Konzentrierung des Planktons in den unteren Schichten statt. Denn wie schon oben erwähnt, kann auch durch eine extreme Zunahme der innern Reibung nie eine Bewegung nach aufwärts, sondern maximal ein scheinbarer Stillstand eines sinkenden Körpers bewirkt werden. Die Abkühlung der von der Sonne erwärmten oberen Schicht findet nun auf zweierlei Weise statt. Einmal verursacht das regelmässig kältere Grundwasser nach und nach, wenn auch langsam, einen Ausgleich der Temperaturen von unten her. Dann aber findet eine Abkühlung, und jedenfalls die ungleich stärkere, auch von oben her statt, einmal durch die tiefere Temperatur der Nacht und dann durch die Nachtwinde und die entsprechend grössere Verdunstungskälte des Wassers. Der Ausgleich der Temperaturen von Grund- und Oberflächenwasser durch Diffusion hat namentlich auch darum einen viel geringeren Effekt als der zweite Abkühlungsvorgang, weil ja das kältere Wasser auch spezifisch schwerer ist als das wärmere und deswegen immer und möglichst in der Tiefe bleibt. Nun aber findet die Hauptabkühlung des warmen Oberflächenwassers in derselben Art und Weise wie seine Erwärmung statt; d. h. die obersten Wasserschichten erhalten zuerst eine tiefere Temperatur. Da nun das kältere Wasser wegen seines höheren spezifischen Gewichtes nach unten sinken muss, das spezifisch leichtere und wärmere aber, welches sich jetzt in der Mitte findet, nach oben steigen wird, werden auf diese Weise Diffusionsströme von unten nach

oben entstehen. Und zwar werden diese Strömungen darum die Richtung von unten nach oben haben, weil ja die Menge des warmen Wassers eine viel grössere ist als die des kälteren Oberflächenwassers, welches sofort wieder erwärmt wird. Wegen der grossen spezifischen Wärme des Wassers nun werden diese Strömungen erst in der zweiten Hälfte der Nacht und gegen Morgen am stärksten sein. Was unterdessen das Verhalten des Planktons anbetrifft, so wird in der Nacht nach und nach eine etwas breitere Ausdehnung desselben von unten her hat statt haben können, da ja, wie gesagt, auch eine Abkühlung von unten, vom Grundwasser erfolgen wird, welche wiederum die Sinkgeschwindigkeit auf ein Minimum reduziert. Indessen wird ein intensiveres, erfolgreicherer Aufsteigen erst bei dem Auftreten der Diffusionsströme stattfinden können. Und zwar wird diese Bewegung nach oben erst nach dem Auftreten der Diffusionsströmungen passiver Natur sein, während eine Ausbreitung nach oben vorher nur mit Hilfe von aktiven Schwimmbewegungen möglich gewesen war. Nun soll aber durchaus nicht damit behauptet werden, dass das Plankton nur passiv durch die Diffusionsströmungen mit an die Oberfläche geführt werden, mitgerissen werden soll. Soweit aktive Schwimmfähigkeit beim Plankton vorhanden ist, wird diese selbstverständlich bei diesem Auftrieb mit beteiligt sein und zwar in der denkbar vorteilhaftesten Weise. Denn einmal sind die meisten Bewegungsorgane der Planktonorganismen, wie wir oben schon bemerkten, so eingerichtet, dass sie hauptsächlich und am vorteilhaftesten zu einer Vertikalbewegung nach oben verwendet werden; dann aber gelangt das Plankton fast bei jeder willkürlichen oder durch die Diffusionsströme verursachten unwillkürlichen Bewegung nach oben in immer kälteres Wasser, d. h. auch in solches von immer grösserer innerer Reibung. Damit aber werden einmal die Bewegungen nach aufwärts ökonomischer, ergiebiger, andererseits verringert sich von einer Aufwärtsbewegung zur andern auch die dagegenwirkende Sinkgeschwindigkeit. Die einmal willkürlich oder unwillkürlich nach oben geschleuderten Individuen bleiben gleichsam in den oberen, kälteren Schichten hängen. In dieser Weise erklärt sich eine Vertikalwanderung nach oben, welche während der zweiten Hälfte der Nacht resp. am Morgen am stärksten ist, in physikalischer Weise, namentlich da hierbei die Diffusions-

strömungen nach oben eine sicher nicht zu unterschätzende Rolle spielen werden. Aus der Mitwirkung dieser Strömungen erklärt sich aber auch, dass der Auftrieb des Planktons in der Regel immer als viel heftiger, ungestümer und ungleichmässiger geschildert wird als der gleichmässiger, auf einer allmählichen, kontinuierlichen Zunahme der Sinkgeschwindigkeit beruhende Abtrieb. — Mit Sonnenaufgang findet dann natürlich nach und nach wieder eine Erwärmung statt, welche die Periode wieder schliesst.

Es ist ersichtlich, dass diese Wanderungen des Planktons hinsichtlich der Beschaffenheit der dasselbe zusammensetzenden Organismen keineswegs gleichmässig verlaufen werden. Was zunächst die Rolle der aktiven Schwimmbewegungen anbetrifft, so werden sich in den täglichen Planktonwanderungen natürlich je nach der Schwimmfähigkeit der Organismen Verschiedenheiten ergeben. Zuerst folgt aus der oben entwickelten Theorie, dass beim Auftrieb die guten Schwimmer im allgemeinen unter die ersten gehören werden, welche die oberflächlichen Schichten erreichen. Auf der andern Seite aber werden bei dem am Tage stattfindenden passiven Abtrieb die guten Schwimmer sich länger an der Oberfläche, d. h. in einer Schicht, welche meist optimale Lebensbedingungen besitzt, aufhalten können und darum wahrscheinlich etwas später nach unten sinken.

Weitere Unterschiede, und wohl die beträchtlichsten innerhalb der einzelnen Planktonformen, Individuen und Formen überhaupt, ergeben sich bei Betrachtung der Vertikalbewegungen unter Berücksichtigung des Formenwiderstandes der einzelnen Organismen. Namentlich hinsichtlich der Grösse (im allgemeinsten Sinne) der wandernden Einzelformen werden sich bemerkenswerte Verschiedenheiten beobachten lassen. Denn die nähere Betrachtung zeigt, dass der Formwiderstand eines grossen Körpers im allgemeinen, seine spezifische Oberfläche im speziellen bei den Schwebevorgängen, wie dies durch einen Vergleich der entsprechenden Formeln gezeigt werden könnte, im Vergleich zu denselben Grössen eines kleinen Körpers eine verhältnismässig viel kleinere Rolle spielt. Das heisst aber mit andern Worten, dass der innern Reibung andererseits bei grossen Körpern im allgemeinen ein viel grösserer Einfluss zukommt als bei kleinen, dass also die Sinkgeschwindigkeit eines Körpers mit geringerem Formwiderstand, wie dies durchschnittlich alle grösseren

Organismen sind, durch dieselbe Änderung der innern Reibung in viel grösserem Masse, schneller modifiziert wird als die eines kleineren Körpers. Biologisch angewendet heisst aber dies, dass die grösseren Organismen schneller und eher bei Erwärmung des Wassers nach unten sinken werden, umgekehrt aber auch länger in der Tiefe verweilen und erst später mit dem Auftrieb wieder an die Oberfläche gelangen werden. Die noch wichtigere Umkehrung dieses Satzes besagt dann, dass die kleineren Planktonformen, insbesondere aber auch die Jugendformen und Entwicklungsstadien des Planktons zuerst nach oben und zuletzt nach unten passiv wandern werden. Die Bedingung hierfür ist, dass die Jugendformen einen grösseren Formwiderstand besitzen, wie dies ja einem sehr allgemeinen, fast nur eine Ausnahme besitzenden biologischen Gesetze zufolge, welches dahin lautet, dass die Gesamtentwicklung eines Organismus gleichsinnig mit seiner Grössenentwicklung resp. im umgekehrten Sinne mit der Änderung seiner spezifischen Oberfläche vor sich geht, entspricht. Eine weitere Folge der grösseren spezifischen Oberfläche würde natürlich auch die Tatsache sein, dass Jugendformen und Entwicklungsstadien weniger tief nach unten sinken werden als Formen mit geringerem Formwiderstand. Selbstverständlich ist nun nicht hiermit gesagt, dass alle Entwicklungsstadien dies Verhalten zeigen müssen; die Bedingung vielmehr besteht darin, dass diese Formen tatsächlich einen grösseren Formwiderstand, der aber aus spezifischer Oberfläche und Projektionsgrösse etc. besteht, besitzen. Das ungemein Zweckmässige dieses Verhaltens liegt indessen auf der Hand. Denn die Entwicklung eines Organismus ist jedenfalls diejenige Zeit seiner Existenz, in der die intensivsten und verschiedenartigsten Energiewechsel vor sich gehen, in welcher also auch eine besonders kräftige Zufuhr von Licht und Wärme, welche ja hier oft die einzigen Nahrungsquellen sind, nötig ist.

Neben diesen beiden biologischen Faktoren gelten nun für die Regelmässigkeit etc. der oben geschilderten Tagesperiode eine grosse Zahl von äusseren, physikalischen etc. Faktoren.

Was den Einfluss des Salzgehaltes des Wassers auf die täglichen Wanderungen anbetrifft, so habe ich an anderer Stelle¹⁾

¹⁾ Zool. Jahrbücher. Abt. f. Syst. etc. 1902 (noch im Druck).

ausführlich auseinanderzusetzen versucht, dass derselbe zunächst die Tiefe der Wanderungen, alle anderen Verhältnisse natürlich übereinstimmend mit den in vorigen Auseinandersetzungen vorausgesetzten angenommen, beeinflussen wird, und zwar werden die passiven Vertikalbewegungen um so geringer werden, je höher der Salzgehalt ist. Denn es ist ja ersichtlich, dass beim Abtrieb das Plankton bei gleicher Erwärmung des Wassers eher an einen Punkt kommt, an dem eben wegen des Salzgehaltes die innere Reibung genügend gross ist, um die Sinkgeschwindigkeit wieder auf ein Minimum zu reduzieren. Andererseits werden Formen in salzreichen Gewässern dann gleich den besseren Schwimmern und den Entwicklungsstadien einer längeren Zeit sich in den oberflächlichen, durchwärmten und durchlichteten Schichten des Wassers aufhalten können.

Weiterhin ist die Erwärmung eines Wasserbeckens in hohem Grade abhängig von der Durchsichtigkeit desselben oder von seinem Gehalt an ungelösten trübenden Partikelchen, Gesteinsdetritus etc. Denn es ist sicher, dass nur ein ganz geringer Teil der Erwärmung des Oberflächenwassers durch direkte Wärmeabsorption der Sonnenwärme stattfindet; bei weitem der grössere Teil der Erwärmung findet jedenfalls durch Umwandlung der Lichtenergie in Wärmeenergie, besser gesagt, durch Umwandlung der strahlenden Energie von kürzerer Wellenlänge in solche von grösserer statt. Dieses geschieht hier aber nur durch Absorption der Lichtwellen, und dementsprechend wird die Erwärmung gleichsinnig mit der Menge der vorhandenen absorbierenden Teile des sonst durchsichtigen Wassers vor sich gehen. Biologisch heisst dies soviel, als dass die Wanderungen in trüben Gewässern intensiver, und zwar nach beiden Richtungen, sowohl was die Tiefe derselben als auch ihre Zeitdauer anbetrifft, stattfinden werden. Natürlich kann dies nur bei sonst vollständig gleich beschaffenen Gewässern der Fall sein, und wenn schon dies auch nie ganz in der freien Natur zutreffen wird, so wird doch durch derartige theoretische Betrachtungen, wie wir sie hier anstellen, der Sinn des Einflusses einer derartigen Verschiedenheit festgelegt.

Endlich gelten natürlich auch hier alle jene schwer oder auch gar nicht bestimmbareren Einflüsse, welche allgemeine klimatische Verhältnisse ausüben. Als solche allgemeine Faktoren sind

zunächst zu nennen: Wind und Wellen. Die bekannte Erscheinung, dass sich das Plankton bei stärkerem Wellenschlag in die Tiefe zurückzieht, findet wohl zunächst und hauptsächlich darin seine Erklärung, dass durch die seitliche Bewegung des Wassers und der Organismen einmal der in vertikaler Richtung nach unten meist maximale Formwiderstand derselben nicht zur Geltung kommt, sondern Stellungen gegeben werden, welche einen geringern Formwiderstand, insbesondere Projektionswiderstand besitzen und damit auch eine grössere Sinkgeschwindigkeit verursachen. Zweitens aber wird auch die Wirkung der aktiven Vertikalbewegungen nach oben mittels Muskelbewegung durch unruhiges Wasser stark herabgesetzt werden. Und drittens endlich wird bei Seegang durch mechanische Arbeit, wie Messungen gezeigt haben, eine unter Umständen nicht unansehnliche Wärmemenge erzeugt, die natürlich durch Herabsetzung der inneren Reibung auch zum Abwärtswandern des Planktons beitragen wird.

Weitere Verschiedenheiten der täglichen Wanderungen sind nun endlich auch der Beschaffenheit der Gewässer, insbesondere ihrer verschiedenen Gestalt, Grösse, Tiefe, Lage etc. zuzuschreiben. Doch ist ersichtlich, dass hier einstweilen noch viel weniger als bei den oben genannten Faktoren allgemeine Gesetze aufzustellen sind, welche diesen Verschiedenheiten Rechnung tragen. Soweit ihre Einflüsse sich nicht unter die genannten Kategorien: biologische Faktoren, Temperatur, Salzgehalt etc. einreihen lassen, müssen sie einem späteren, eingehenderem Studium vorbehalten bleiben. —

Nach der Darlegung der Theorie der täglichen Wanderungen des Planktons haben wir uns nun zur Betrachtung der jährlichen Perioden der passiven Vertikalbewegungen zu wenden. Was die primären und auslösenden Temperaturänderungen des Wassers anbetrifft, so scheint es im ersten Augenblick, als ob die Jahresperiode nur eine allgemeine Vergrößerung der Tagesperiode darstelle. Wenn dies in Betreff der Temperaturänderungen, namentlich was den Sinn derselben anbelangt, im ganzen und grossen auch zutrifft, so werden wir doch konstatieren können, dass die bis jetzt parallel gehenden biologischen Erscheinungen keineswegs eine gleiche Übereinstimmung zeigen. Ferner ist zu bemerken, dass bei den jährlichen Perioden der Vertikalbewegungen des Planktons, allgemeine Faktoren in der

Art, wie wir sie schon oben angeführt haben, natürlich noch einen viel grösseren Einfluss besitzen, dass entsprechend die theoretischen Auseinandersetzungen um so weniger Genauigkeit beanspruchen können. Immerhin lässt sich doch folgendes Allgemeingültige sagen.

Was die Temperaturkurve selbst anbelangt, so wird die tägliche Erwärmung des Oberflächenwassers, wenn wir etwa vom Frühling ausgehen, parallel mit dem immer höheren Sonnenstande eine immer intensivere, und erreicht ihr Maximum, wieder der hohen spezifischen Wärme des Wassers Rechnung tragend, nach dem Zenithstande der Sonne, also bei uns ungefähr im Juli und August. Von diesem Maximum an wird aber gleichzeitig, namentlich wenn die Herbstmonate September, Oktober, November kommen, in den längeren und erfahrungsgemäss kühleren Nächten umgekehrt eine stärkere Abkühlung des Oberflächenwassers eintreten, welche in der oben beschriebenen Weise auch intensivere Diffusionsströmungen hervorrufen wird. Die Erwärmung des Oberflächenwassers wird nun nach und nach schwächer werden und einen Ausgleich der Temperaturen in der Nacht immer mehr begünstigen. Im allgemeinen wird dann ein Punkt auftreten müssen, an dem nur sehr schwache oder kaum nachweisbare Diffusionsströmungen vorhanden sind, da die Insolation zu schwach ist und erhebliche Temperaturdifferenzen nicht mehr zu stande kommen. Dies würde ungefähr den ersten Wintermonaten entsprechen. Dann aber treten einige Verschiedenheiten in der Jahreskurve verschiedener Gewässer auf, die darin bestehen, ob und wie weit ein Gefrieren des Wassers stattfindet. Betrachten wir wieder einen sog. Normalsee, d. h. ein solches Gewässer, dessen Oberflächenwasser zwar gefriert, dessen Grund- und Mittelschichten jedoch immer noch eine Temperatur über 0° besitzen. Bei einem solchen See nun wird die Abkühlung des Oberflächenwassers bei der immer fortschreitenden Abkühlung der Luft und Abschwächung der Insolation, wie gesagt, an der Oberfläche Eisbildung verursachen. Gleichzeitig aber werden die Diffusionsströmungen wieder an Stärke zunehmen, da ja das Grundwasser in der Regel eine höhere Temperatur als 0° besitzt. Das Maximum dieser Diffusionsströmungen, also das zweite Maximum in der Jahreskurve wird dann eintreten, wenn im ersten Frühling das Eis der Oberfläche schmilzt, und das

spezifisch schwerere Schmelzwasser von 0° nach unten sinkt. Durch die allmähliche Erwärmung der höher steigenden Sonne nun werden dann die scharfen Temperaturoegensätze ausgeglichen werden, und die Jahreskurve beginnt von neuem.

Der hauptsächlichliche Unterschied, welcher zwischen der Tages- und Jahrestemperaturkurve resp. den ihr parallel gehenden Diffusionsströmungen besteht, liegt offenbar darin, dass die Jahreskurve theoretisch zwei Maxima der Strömungen besitzt, während die Tageskurve nur eins aufweist. Der wesentlich diese Verschiedenheit bedingende Grund liegt nun darin, dass bei der Temperaturvariation eines Normaltages die Abkühlung des Oberflächenwassers nicht bis unter die Temperatur des Grundwassers vor sich geht, im Gegensatz beispielsweise zu einem Wintertag. —

Diesen aus physikalischen Bedingungen abgeleiteten zwei Maxima von Diffusionsströmungen müssen nun, falls unsere physikalische Theorie richtig ist, zwei Maxima des Auftriebs entsprechen. In der Tat bestätigen die Untersuchungen früherer Forscher diese Theorie, da zwei Maximalauftriebe, einer im Frühling und einer im Herbst, für derartige Wasserbecken, wie wir sie unserer Besprechung zu Grunde gelegt haben, festgestellt worden sind. Was die Grösse dieser beiden Maxima unter sich betrachtet anbetrifft, so folgt aus theoretischen Gründen, dass das Herbstmaximum grösser sein wird als das Frühjahrsmaximum, da im Herbste grössere tägliche Temperaturdifferenzen auftreten als im Frühling, weil ja die Bodentemperatur der Gewässer in der Regel nur sehr wenige Grade über 0 beträgt.

Natürlich — und ich möchte diesen Punkt ganz besonders betonen — sind, namentlich was die Temperaturverhältnisse anbetrifft, solche Verschiedenheiten bei den praktisch zu untersuchenden Gewässern vorhanden, dass das hier geschilderte Verhalten sich nie vollständig mit dem eines konkreten Beispiels decken wird. Doch haben derartige allgemeine Betrachtungen immerhin den Nutzen, dass sie ein Schema darstellen, welches die hauptsächlichsten in Betracht kommenden Eigenschaften auch enthält und damit eine Anleitung und Anordnung gibt, nach der das Verhalten eines Einzelfalles untersucht werden kann. — Überdies möchte ich nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, dass unter den obigen Gesichtspunkten ebenfalls die Unsumme allgemein klimatischer Grössen, welche jetzt schon an manchen Seen fest-

gestellt worden ist, eine etwas konkretere biologische Verwendung und Bedeutung findet als bisher. Namentlich gilt dies, wie ich weiter unten noch näher begründen werde, für die ozeanographischen Daten. —

Betrachten wir nun einige Einzelheiten dieser Maxima etwas näher. Setzen wir z. B. voraus, dass alle Planktonformen das ganze Jahr hindurch gleichmässig vorkommen, so würden die Maximalauftriebe quantitativ wie qualitativ reicher sein als die Auftriebe zu andern Jahreszeiten. Das erstere wird darum der Fall sein, weil im Herbst durch die starken Diffusionsströmungen auch solche Individuen, welche sonst wegen individuell gering entwickelter Schwebefähigkeit zurückbleiben oder verkümmern mussten, hinaufgeführt und dort schwebend erhalten werden können. Qualitativ aber würden die Maximalauftriebe darum ansehnlicher sein, weil aus dem ganz analogen Grunde auch Arten mit geringerer Schwebefähigkeit die Wanderungen mitmachen können. Was die relative Menge von guten Schwimmemern im Auftrieb zu verschiedenen Jahreszeiten anbetrifft, so scheint es theoretisch, dass solche Planktonformen zu den Zeiten der schwächeren Diffusionsströmungen, also besonders im Sommer häufiger sein werden als zu Zeiten der Maxima, in welchen ja auch, die gesagt, schlechte Schwimmer die täglichen Wanderungen mitmachen, insbesondere auch wieder an die Oberfläche gelangen können etc.

Weitere sehr grosse Verschiedenheiten in dem Charakter der jährlichen Periode treten uns entgegen, wenn wir besonders die verschiedenen Temperaturverhältnisse näher berücksichtigen. Gefriert beispielweise das Wasser eines Sees vollständig bis auf den Grund, wie dies sehr gut infolge von abnormen Witterungsverhältnissen sein kann, so wird das Plankton als solches vernichtet, d. h. alles, was sich noch lebend erhält, muss am Boden des Sees im Schlamm existieren, eine Winterruhe durchmachen. Bei manchen Formen des Planktons ist nun überhaupt ein derartiges Ruhestadium, insbesondere also eine Überwinterung in ihren Lebenszyklus eingeschaltet, ohne dass deswegen das betreffende Wasserbecken ausfrieren muss. Dies gibt aber theoretisch ein Charakteristikum für das Frühjahrsplankton, speziell für das Frühjahrsmaximum ab, indem nämlich besonders in diesem Formen auftreten werden, welche eben ein solches Ruhestadium hinter

sich haben und mit dem wärmeren Grundwasser nach oben kommen.

Im Meere nun tritt in verhältnissmässig seltenen Fällen eine so starke Abkühlung des Oberflächenwassers ein, dass die Temperatur der Oberfläche niedriger ist als die der Mitte und des Grundes. Allerdings aber besitzen gerade hier die erwähnten allgemeinen klimatischen Faktoren, Strömungen, Wellen und Winde etc. einen solchen Einfluss, dass sich bis jetzt kaum etwas Allgemeingültiges sagen lässt. Hier müssen Einzelstudien an der Hand obiger Gesichtspunkte die entsprechenden Verhältnisse aufzuklären suchen. —

Als Konsequenz nun aller möglichen passiven und aktiven Vertikalbewegungen des Planktons haben wir seine vertikale Verbreitung unter den erwähnten Gesichtspunkten etwas näher zu betrachten. Allgemein ist ersichtlich, dass dieselbe, falls wir wegen der Unfähigkeit sehr vieler Planktonformen, passive Wanderungen zu vermeiden, überhaupt von einer solchen sprechen wollen, jedesmal ein Kompromiss sein wird zwischen den günstigsten Schwebepositionen und andererseits den besten anderen Existenzbedingungen. So wird z. B. das Phytoplankton, soweit es nicht durch Gasvakuolen etc. Schwankungen der innern Reibung und damit seiner Schwebefähigkeit regulieren kann, wegen seiner Abhängigkeit vom Licht gezwungen sein, die oberen Wasserschichten, welche am meisten der Erwärmung ausgesetzt sind, zu bewohnen, während das Zooplankton natürlich viel unabhängiger ist und deshalb in tieferen, kühleren Schichten mit grösserer innerer Reibung existieren kann etc. Neben der Temperatur wird natürlich auch der Salzgehalt auf die vertikale Verbreitung von Einfluss sein; doch kann hier nicht weiter auf die Einzelheiten eingegangen werden. Die Details sind theils an a. O. einzusehen, theils müssen sie besonders, eingehenderen Studien noch vorbehalten werden. —

Neben der vertikalen räumlichen Orientierung haben wir noch die horizontale zu erwähnen. Wie schon oben gesagt, ist diese, namentlich soweit sie in Ortsveränderungen, also horizontalen Bewegungen besteht, viel weniger ausgeprägt, als in der andern Richtung des Raumes. Bei unserer Untersuchung mit den oben aufgestellten Begriffen wird sich indessen wohl zeigen lassen, dass insbesondere die Strömungen von ver-

schiedener Temperatur auch verschiedenen Einfluss auf die horizontale Verbreitung des Planktons haben. Was allgemein gesagt den Sinn der Beeinflussung der horizontalen Temperatur- und Salzgehaltverschiedenheiten anbetrifft, so ist ersichtlich, dass sich das Plankton einfach passiv an Stellen grösserer Reibung ansammeln und auch am üppigsten gedeihen wird, einmal, weil dort die Sinkgeschwindigkeit am geringsten ist, andererseits, da ja auch die vertikalen Wanderungen an solchen Stellen weniger intensiv sind, weil dort weniger Energie durch aktive Bewegungen verbraucht werden wird, und umgekehrt eventuell durch reichlicheres Sonnenlicht und -wärme auch eine grössere Energiezufuhr stattfinden kann.

Welche Wichtigkeit indessen die horizontale Verbreitung des Planktons, betrachtet unter den obigen physikalischen Gesichtspunkten, erlangen kann, zeigt der Gedanke, dass, wie mir nach meiner Literaturkenntnis über diesen Gegenstand scheint, auch auf die Wanderungen des Nektons, speziell der Heringe, durch Anwendung der erwähnten neueren Hilfsmittel einiges Licht geworfen wird. Denn das wesentlichste Resultat der bisherigen Forschungen besteht darin, dass die Heringe, sei es nun mit oder ohne Berücksichtigung des Zwischengliedes des Copepodenplanktons, den Strömungen von grosser innerer Reibung, besonders von tieferer Temperatur nachgehen. Ein Ausbleiben des Planktons und der Heringe wurde z. B. von Römer und Schaudinn an der Murmanküste »zweifellos« auf die abnorm hohen Temperaturen des betreffenden Jahres bezogen. Umgekehrt sollen die Heringe an den norwegischen Küsten immer mit dem 5⁰-Strom, also einem Wasser von grosser innerer Reibung, kommen etc. Zu einer genaueren Untersuchung aber dieses offenbar höchst interessanten und wichtigen Problems wird es unumgänglich nötig sein, Karten mit »Isotriben«, d. h. mit Linien resp. Flächen, welche gleiche innere Reibung, und zwar die letztere als Ergebnis sowohl von Temperatur- als auch Salzeinflüssen, herzustellen. Die Anleitung hiezu habe ich in meinen zitierten Abhandlungen gegeben; ich selbst hoffe in nächster Zeit einen Teil dieser Untersuchungen fertigstellen zu können. Wenn also, wie gesagt, die horizontalen Bewegungen des Planktons von geringerer Deutlichkeit sind als die vertikalen, so haben sie doch, wie dies Beispiel zeigt, ein hohes praktisches Interesse. —

Eine besondere Erscheinung aus dem Kapitel der horizontalen Verbreitung des Planktons verdient indessen noch einige Berücksichtigung, das ist die von Steuer¹⁾ gemachte Entdeckung, »dass sich Plankton und Litoralfauna (speziell die Süßwasserentomostraken) ablösen, und zwar in der Weise, dass im Sommer das Plankton, im Winter die Litoralfauna quantitativ vorherrscht.« Ich glaube, dass sich diese Erscheinung, bei welcher übrigens noch betont werden muss, dass eine ganze Anzahl gleicher oder verwandter Formen sowohl der Litoralfauna als dem Plankton zu gleicher Zeit zukommt, folgendermassen deuten lässt. Gehen wir wieder von einem Plankton aus, das vollständig gleichmässig in dem betreffenden Wasserbecken, diesmal aber auch bis an das Ufer verbreitet ist, so ist es wohl verständlich, dass sich im Sommer, bei der schnelleren Erwärmung der Uferzone, die Tiere des Litorals tiefer resp. in die Mitte des Sees zurückziehen werden. Natürlich kann dies wie bei den besprochenen vertikalen Wanderungen sowohl auf aktive wie auf passive, zufällige Weise geschehen. Wie die Erwärmung im Sommer, so geschieht indessen auch die Abkühlung im Winter von oben her; d. h. die Uferzone des Wassers wird zuerst am meisten abgekühlt werden und, namentlich hier unterstützt von Diffusionsströmungen, welche den Auftrieb verstärken oder bewirken, wird dann beim Abtrieb das Plankton an den kältesten Stellen, d. h. hier am Ufer, an welchem vielleicht sogar schon die Eisbildung begonnen hat, am langsamsten sinken, mit andern Worten sich hier passiv ansammeln. Auf die zum Teil sehr merkwürdigen Einzelheiten dieser Erscheinungen kann ich jetzt, da hier nur allgemeine Betrachtungen angestellt werden sollen, nicht eingehen. —

Es wäre nun eigentlich meine Aufgabe, nach Aufstellung dieser physikalischen Theorien der passiven periodischen, insbesondere vertikalen Bewegungen des Planktons alle die theoretisch abgeleiteten Erscheinungen an der Hand der vorhandenen Literatur zu prüfen, d. h. mit andern Worten die Richtigkeit dieser Theorie dadurch zu erhärten. Hierauf muss ich indessen jetzt und an dieser Stelle verzichten; der mit der Literatur des Planktons vertraute Forscher wird indessen die

¹⁾ Ad. Steuer: Die Entomostrakenfauna der „alten Donau“ bei Wien. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. etc. Bd. XV. 1901.

Übereinstimmung einer nicht unerheblichen Anzahl von empirischen Beobachtungen mit fast allen diesen aus theoretischen Gründen gezogenen Schlussfolgerungen konstatieren können. Andererseits möchte ich nicht unterlassen, auch darauf hinzuweisen, dass eine ganze Unsumme neuer Probleme durch die Anwendung obiger begrifflicher Hilfsmittel aufgestellt worden ist. Was zunächst ihre theoretische Lösung anbetrifft, so will ich versuchen, diese, die also auch in einer eingehenderen Begründung der gegebenen Betrachtungen unter Berücksichtigung der in Frage kommenden Literatur bestehen wird, in einer Anzahl von Abhandlungen unter dem Titel »Theoretische Planktonstudien«, von denen die ersten beiden, den Einfluss des Salzgehaltes der Gewässer auf die innere Reibung und das Plankton betreffend, bereits im Drucke sind, zu geben. Ich hoffe, dass dadurch auch der experimentellen planktologischen Forschung durch Zusammenfassung des bisher Bekannten, wie eine solche eben jetzt mit Hilfe besonders des Begriffes der inneren Reibung möglich ist, ein Dienst geleistet wird, da hierdurch ihre Ansatzpunkte fester und mannigfaltiger werden.

Nachdem wir so die Erscheinungen näher ins Auge gefasst haben, welche eintraten, wenn das Plankton nicht biologisch auf Änderungen der Schwebefähigkeit infolge Herabsetzung der inneren Reibung antworten konnten, wollen wir jetzt die Fälle betrachten, bei welchen eine derartige regulierende, biologische Reaktion eintritt. Unserer Schwebeformel gemäss kann diese Regulation nur vor sich gehen durch entsprechende Änderungen entweder des Übergewichtes oder des Formwiderstandes. Beide Arten von Regulationen kommen vor, zuweilen sogar gleichzeitig. Was den Sinn derselben näher anbelangt, so liegt auf der Hand, dass diese Reaktionen der Definition des Planktons gemäss bestrebt sein werden, die betreffenden Individuen an dem einmal eingenommenen Orte, der meist einem Optimum der Lebensbedingungen entsprechen wird, zu erhalten. Behandeln wir zuerst kurz diejenigen Erscheinungen, welche wir am Individuenplankton wahrnehmen können und die dem genannten Zwecke dienen.

Vor allen Dingen kommen hier diejenigen Planktonformen in Betracht, welche mit Gasblasen ausgestattet sind. Denn bekanntlich ist der Auftrieb, das Untergewicht resp. das spezifische

Gewicht einer Gasblase stark abhängig vom Druck und von der Temperatur. Nun aber wächst der Druck einer Gasblase gleichsinnig mit dem spezifischen Gewicht des betreffenden Gases; bestände nicht der Widerstand des Wassers, der das Gas hindert, sich auszudehnen, so wäre das spezifische Gewicht der Gasblase direkt proportional ihrem Druck. Der Druck nun wieder ist seinerseits bekanntermassen umgekehrt proportional der Temperatur. Mithin wächst auch der Auftrieb der Gasblase, die negative Differenz der spezifischen Gewichte von Wasser und Gas, gleichsinnig mit der Temperatur und darum im entgegengesetzten Sinne wie die innere Reibung des Wassers. Es wird also bei steigender Temperatur der durch Abnahme der inneren Reibung vergrösserten Sinkgeschwindigkeit durch Zunahme des Auftriebes der Gasblase ein Compens und zwar auf rein physikalischem Wege geschaffen, das unter Umständen, je nach der Menge resp. der Schwere der übrigen Teile des mit der Gasblase versehenen Organismus, sehr gut die Sinkgeschwindigkeit immer auf ein Minimum erhalten kann. Unterstützt wird der Auftrieb des mit einer Gasblase verbundenen Körpers noch dadurch, dass, da ja die Erwärmung von oben aus stattfindet, gerade die Bewegung nach oben, eben der Auftrieb, bei dem ja die innere Reibung auch mitspielt, leichter gemacht wird. Es ist nicht zu leugnen, dass diese Art der Regulation ebenso praktisch wie relativ leicht biologisch von den Organismen zu erwerben ist. Insbesondere gilt dies für das Phytoplakton, bei welchem einfach nur das eine Stoffwechselprodukt, die Kohlensäure behalten zu werden braucht, um dergleichen Apparate herzustellen. In der Tat scheinen auch die Untersuchungen insbesondere Strodtsmanns und Klebahns über die Natur gewisser roter Körnchen, wie sie sich besonders auffällig bei *Gloietrichia* aber auch bei andern planktonischen Pflanzen finden, die weite Verbreitung gerade dieser passiv-regulatorischen und physikalischen Einrichtungen zu erweisen. — Im Gegensatz hierzu existieren nun auch aktive hydrostatische Apparate, wie sie uns in besonders typischer Ausbildung bei dem Nekton entgegentreten.

Ebenfalls nicht passiv, sondern höchstens aktiv regulierbar sind die hydrostatischen Einrichtungen, welche in Öl- und Fetttropfen oder Fettblasen bestehen. Denn hier kann unter Umständen bei Erwärmung eher das Umgekehrte eintreten, d. h.

es kann eine Verdickung resp. Zersetzung sowie Erhöhung des spezifischen Gewichtes stattfinden.

Wie nun schon oben einmal erwähnt wurde, sind mit Änderungen des spezifischen Gewichtes durch Volumvergrößerung immer auch Änderungen des Formwiderstandes verknüpft. Derartige zusammengesetzte Reaktionen des Individuenplanktons können z. B. auch bestehen in dem Hervorstrecken und Einziehen von Pseudopodien etc. Die physikalischen resp. chemischen Ursachen hierfür sind zum Teil schon allgemein definierbar und können besonders bestehen in Änderungen der Oberflächenspannung infolge von physikalischen, chemischen etc. Reizen einerseits und andererseits in der wechselnden physikalischen, chemischen etc. lokalen Verschiedenheit des Protoplasmas. Allerdings existieren schon Untersuchungen über derartige künstliche Hervorrufungen von Pseudopodien z. B. von Zacharias und Verworn; doch fehlen noch systematische Studien hierüber, insbesondere mit Berücksichtigung der in der freien Natur und besonders im Plankton vorkommenden Fälle solcher Pseudopodienbildungen.

Eine weitere Klasse derartiger physikalischer Regulationen des Individuenplanktons auf Änderungen der Schwebbedingungen besteht in den Reaktionen desselben auf chemische Änderung des Wassers, insbesondere auf Variationen seines Salzgehaltes. Wie ich an anderer Stelle (op. cit.) ausführlicher auseinandergesetzt habe, gehen die osmotischen Veränderungen der Planktonorganismen, soweit sie für die Schwebegeschehnisse in Frage kommen, in der Weise vor sich, dass zunächst einer Erniedrigung des Salzgehaltes und damit einer Abnahme der innern Reibung und Zunahme der Sinkgeschwindigkeit insbesondere auch eine regulierende Abnahme des spezifischen Gewichtes durch Wasseraufnahme entspricht. Umgekehrt findet bei Erhöhung des Salzgehaltes und entsprechender Erhöhung der innern Reibung auch eine Erhöhung des spezifischen Gewichtes durch Wasserabgabe statt, wenn schon diese Reaktion, namentlich auch was die Beteiligung des Formwiderstandes anbetrifft, nicht so deutlich regulierend wirken wird wie die erstere, umgekehrte. Immerhin sind beide rein physikalisch-chemisch begründete Reaktionen zu beachten, namentlich da sie, obwohl nur in sehr geringer Ausdehnung, so gut wie allen Planktonorganismen zukommen.

Wir kommen nun zu einer Klasse bemerkenswerter Erscheinungen, welche die biologischen Anpassungen des Planktons an Veränderungen der Schwebefähigkeit, d. h. hier der innern Reibung zeigen. Und zwar wollen wir, wie schon oben erwähnt wurde, unter biologischen Variationen und Anpassungen, Änderungen des Übergewichtes und besonders des Formwiderstandes, die sich in Bezug auf die Schwebefähigkeit der Planktonorganismen als zweckmässig erweisen, verstehen. Nun bestehen ja auch die eben besprochenen Regulationen in derartigen Änderungen; doch ist immerhin zu bemerken, dass ein Unterschied insofern zwischen diesen und den noch zu erörternden Erscheinungen vorhanden ist, als diese obigen Vorgänge kausal, d. h. hier physikalisch-chemisch, zu erklären waren, während wir dies von den im folgenden beschriebenen nicht sagen können. Allerdings aber werden wir für die grösste Mehrzahl der letzteren eine finale, d. h. sich auf ihre Zweckmässigkeit oder besser Erhaltungsmässigkeit beziehende Erklärung geben können.

Wie auch schon oben angedeutet, finden wir diese Art von Reaktionen auf Änderungen der Schwebbedingungen bei weitgehenderer Berücksichtigung des Zeitfaktors oder der mit der Zeit sich steigernden Anpassungsfähigkeit. Es ergibt sich aber, dass diese Variationen auch schon früher und auf rein empirischem Wege beobachtet und beschrieben worden sind. Denn es ist klar, dass die Variationen der beiden biologischen Faktoren, insbesondere des Formwiderstandes, Anlass zur Aufstellung der bekannten Temporal-, Saison-, Lokal- etc. Variationen des Planktons gegeben haben. Wir haben also im folgenden diesen einzelnen Variationsarten eine finale, d. h. hier sich ganz besonders auf die Schwebefähigkeit beziehende Besprechung zu teil werden zu lassen.

Vorher aber sind noch zwei Punkte zu berücksichtigen. Einmal nämlich muss konstatiert werden, dass wir von Variationen des Übergewichtes noch so gut wie garnichts wissen. Dies liegt zu einem Teil daran, dass wir bis jetzt, wie schon oben erwähnt wurde, keine genauen Methoden haben, um das spezifische Gewicht solcher kleiner und unregelmässiger Körper, wie es die Planktonorganismen meist sind, zu bestimmen, zum andern Teil daran, dass soweit unsere Kenntnisse bis jetzt reichen, besonders deutliche Variationen in dieser Hinsicht überhaupt nicht

bekannt sind. Zwar zeigen manche Planktonorganismen, z. B. niedere Crustaceen, zu gewissen Zeiten einen besonderen Fett- resp. Ölreichtum, doch sind gesetzmässige Beziehungen zwischen Temperatur, Salzgehalt etc. und diesen Erscheinungen noch nicht vorhanden und werden wahrscheinlich auch nicht so bald gefunden werden. — Der andere, vorher zu erwähnende Punkt ist der, dass zum Vorhandensein von Temporal- und Saisonvariationen unbedingt nötig ist, dass die betreffenden Planktonformen während einer längeren Zeit ein planktonisches Leben führen, resp. mehrere Male hintereinander planktonische Entwicklungsstadien haben. Denn bei Formen, welche nach dem einmaligen Auftauchen und Blühen im Plankton die Lebensweise desselben aufgeben, sich beispielsweise encystieren und auf den Boden fallen lassen, können wir selbstverständlich keine Anpassungen an verschiedene Schwebbedingungen infolge verschiedener Temperaturen etc. erwarten.

Die am schärfsten umgrenzte Gruppe derartiger biologischer Reaktionen bilden die Temporal- oder Saisonvariationen. Auf diese bemerkenswerten Erscheinungen wurde insbesondere in neuerer Zeit von Zacharias, Stingelin, Lauterborn, Wesenberg-Lund u. a. hingewiesen. Es ist nun unsere Aufgabe, zu prüfen, ob diese Variationen in irgend einer Weise den veränderten Schwebbedingungen entsprechen. Betrachten wir zunächst Sommer- und Wintervariationen in ihrem Verhältnis zu einander, so erfordert die entwickelte Theorie, dass die Sommerformen, von Änderungen des Übergewichts abgesehen, einen grösseren Formwiderstand besitzen müssen. Nun kann aber diese Änderung besonders auf zwei Weisen erreicht werden, einmal durch ganz besonders starke Zunahme der absoluten Oberfläche, wie dies z. B. in der Bildung von Dornen, Stacheln, Borsten etc. geschehen kann, oder aber durch mehr direkte Zunahme der spezifischen Oberfläche, durch eine Verkleinerung des gesamten Körpervolums. Beide Wege können wir nun an den Temporalvariationen des Planktons konstatieren. Die häufigsten und bekanntesten sind die, welche vornehmlich in einer Vergrösserung der absoluten Oberfläche bestehen. Solche Variationen sind z. B. in den oben zitierten Abhandlungen von Zacharias, Stingelin, Lauterborn etc. beschrieben worden. Auf Grund dieser Arbeiten hat in letzterer Zeit eine Revision der

Systematik vieler planktonischer Organismen stattfinden müssen, eine Tatsache, welche die grosse Wichtigkeit gerade dieser Variationen zeigt. Es ist interessant, dass dieselben unter Berücksichtigung der oben aufgestellten allgemeinen Begriffe nun eine finale, wenn auch noch nicht kausale Deutung erfahren. — Die zweite Variationrichtung besteht darin, dass die Sommerformen kleiner sind als die Winterformen und auf diese Weise durch eine mehr direkte Vergrösserung der spezifischen Oberfläche eine erhöhte Schwebefähigkeit erlangen. Diese Art der Variation ist z. B. von Steuer für Bosminen nachgewiesen worden, indem nämlich die Sommerform *Bosmina* var. *cornuta* sichtlich kleiner ist als die Winterform *B.* var. *longirostris*. Wir werden auf diese Variationsart noch gleich weiter einzugehen haben.

Eine weitere Form von Temporalvariation besteht auch darin, dass koloniebildende Planktonarten im Sommer anders beschaffen sind als im Herbst oder Winter. So setzt sich z. B. *Asterionella gracillima* im Winter aus bedeutend mehr Exemplaren zusammen als im Sommer. Ich glaube, dass sich dies so deuten lässt, dass der Formwiderstand, speziell die spezifische Oberfläche einer grösseren Kolonie, wenn auch gerade hier nur in sehr geringem Masse, kleiner ist als die einer weniger zahlreicheren Kolonie. Doch werde ich auf diese ziemlich komplizierten Verhältnisse noch an anderer Stelle eingehen; hier soll es genügen auf eine Deutung derartiger Variationen unter dem beschriebenen Gesichtspunkte hinzuweisen.

Eine zweite Gruppe von Variationen, welche einigermassen bestimmt einem bekannten äusseren Faktor zuzuschreiben sind, sind die Variationen des Formwiderstandes mancher Planktonorganismen infolge eines wechselnden Salzgehaltes des Wassers. Ich bin in meiner zitierten Abhandlung (Zool. Jahrb. 1902—1903) näher auf dieselben eingegangen; hier sollen nur einige Beispiele angeführt werden. Vor allen Dingen möchte ich auf die alte, berühmte Arbeit von Schmankewitsch über die Abhängigkeit des Formenkreises *Artemia Mülhausenii* — *salina* — *Branchipus* von dem Salzgehalte des umgebenden Wassers hinweisen. Die Prüfung dieser Resultate sowie der übrigen von ihm und von andern Forschern über dasselbe Thema bei andern Organismen angestellten Untersuchungen ergibt aufs evidenteste, dass die Süsswasservariationen einen ganz bedeutend grösseren Form-

widerstand in Gestalt von verlängerten Borsten, Dornen, Stacheln, vergrößerten Kiemenblättern etc. etc. besitzen als die Formen, welche in Salzlösungen leben. Bekanntlich vermochte Schmanke-witsch eine ganz allmähliche Abstufung dieser Charaktere, d. h. eine ganz allmähliche Vergrößerung oder Verkleinerung des Formwiderstandes je nach der Konzentration der Lösungen, in welcher er die Tiere züchtete, herzustellen. Einzelheiten, sowie weitere hierher gehörige Beispiele sind, wie gesagt, in meiner zitierten Abhandlung einzusehen. Nur einen Punkt von allgemeinerem Interesse möchte ich hier noch erwähnen, indem nämlich von Semper¹⁾ eine Tatsache beschrieben wird, welche geeignet ist, eine Hoffnung auch auf eine kausale Erklärung diesen Konzentrationsvariationen zu erwecken. Nach ihm sind nämlich die Variationen des Gehäuses von Neritina, welche aus konzentriertem Salzwasser stammen, fast vollständig glatt, während die Brackwasser- und Süßwasserformen deutliche Borsten oder Stacheln aufweisen. Doch muss natürlich zugegeben werden, dass diese Analogie jedenfalls eine nicht sehr tiefgehende sein wird.

Drittens endlich wäre die Gruppe von Variationen einzelner Planktonformen zu nennen, welche keinem bestimmten Faktor bis jetzt zuzuschreiben sind, und welche wir darum Lokalvariationen nennen. Aus ihrer Definition folgt schon, dass sich Allgemeingültiges nicht über sie sagen lässt, sondern dass es eingehenderen Studien überlassen werden muss, die Ursachen dieser Variationen zu analysieren und sie auf einfachere Faktoren, welche durchaus nicht nur in Temperatur und chemischer Beschaffenheit des Wassers zu bestehen brauchen, zurückzuführen.

Überhaupt aber möchte ich zum Schlusse der Besprechung der Variationen des Formwiderstandes nicht unterlassen, nachdrücklich zu betonen, dass die Schwebefähigkeit der Planktonorganismen keineswegs ihre einzige, wenn schon charakteristische Lebenseigenschaft ist. Das heisst soviel, als dass sich auch eine Unmenge von Anpassungen an andere Lebensgeschehnisse (Ernährung und Fortpflanzung z. B.) nachweisen lassen, welche notwendigerweise nur durch ein Kompromiss mit der Schwebefähigkeit der betreffenden Organismen erlangt werden konnten. Umgekehrt aber werden, wie schon früher betont wurde, auch solche

¹⁾ Semper: Existenzbedingungen der Tiere, B. I.

andersartige biologische Geschehnisse Änderungen der Schwebefähigkeit hervorrufen und damit ebenfalls primär den Anstoss zu Anpassungen etc. geben. Darum möchte ich zum Schluss noch auf ein paar Punkte hinweisen, welche zeigen, wie eng allgemeine biologische Eigenschaften mit der speziellen, charakteristischen Eigenschaft der Schwebefähigkeit des Planktons verknüpft sind.

Namentlich hinsichtlich der Fortpflanzung mancher Planktonorganismen ergeben sich einige interessante Zusammenhänge oder Ausblicke. So ist es z. B. bemerkenswert, dass unter den Ctenophoren des Hochseep planktons des Mittelmeers nach Chuns eingehenden Untersuchungen nur die Lobaten (unter diesen wiederum nur *Bolina* und *Eucharis*) während des heissen Sommers an der Oberfläche des Wassers bleiben. Es ist ersichtlich, dass speziell die Lobaten von allen Ctenophoren den relativ grössten Formwiderstand, insbesondere auch Projektionswiderstand, besitzen. Aus diesem Grunde aber, da nur diese Formen eine so grosse Schwebefähigkeit infolge ihres grossen Formwiderstandes besitzen, glaube ich, dass bei ihnen jene extrem fruchtbare Fortpflanzungsart, die Dissogonie, hat entstehen können, da ja auf der andern Seite unzweifelhaft erhöhte Sonnenwärme günstig, d. h. auch beschleunigend auf die Fortpflanzung einwirkt.

Sehr bemerkenswert sind auch folgende zwei Zusammenhänge zwischen der Fortpflanzung von Planktonorganismen und den Schwebegeschehnissen. Wie bei Besprechung der Temperaturvariationen des Planktons schon erwähnt wurde, besitzen die Sommerformen von *Bosmina* zweckmässigerweise insofern einen geringeren Formwiderstand, als sie absolut kleiner sind als die Winterformen. Nun aber besteht fernerhin die Tatsache, dass die Jugendformen beider Variationen einmal sich untereinander ähneln, dann aber auch in ziemlich deutlicher Weise den erwachsenen Exemplaren der var. *longirostris* natürlich bis auf die Grösse nahekommen (Steuer). Ich glaube, dass Steuer mit Recht hieraus den Schluss zieht, dass dies Verhalten ein weiterer Beweis für die sich noch auf andere Gründe aufbauende Theorie ist, dass ein Teil der Planktons, speziell die Entomostraken, eine nordische Heimat haben. Es würden dann die Wintervariationen die ursprünglicheren Formen darstellen, welche nach und nach sich dem wärmeren Wasser des Sommers mit seinen sonst soviel

günstigeren Existenzbedingungen angepasst haben. Den Ansprüchen aber an die erforderliche grössere Schwebefähigkeit infolge der kleinern innern Reibung des Wassers würde insofern Rechnung getragen, als der Formwiderstand durch eine Reduktion der allgemeinen Körpergrösse erhöht würde. Was die Art und Weise dieser Variationsbildung anbetrifft, so wird sie wahrscheinlich bei weitem hauptsächlich nur darin bestanden haben, dass die Individuen des Winterplanktons in den wärmeren Jahreszeiten einfach auf einer frühern Entwicklungsstufe stehen blieben und geschlechtsreif wurden. Nachträglich wird natürlich noch eine Ausbildung von Schwebewerkzeugen in Gestalt von Borsten, Dornen etc. haben stattfinden können. Für den ersteren Schluss spricht einmal das analoge Verhalten bei den Lobaten, dann aber noch folgende hübsche Beobachtungen von Schmankewitsch, welche genau das Spiegelbild dieser Tatsachen abgeben.

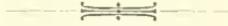
Schmankewitsch stellte nämlich fest, dass mehrere niedere Crustaceenformen in der Art je nach der Konzentration des Salzwassers variierten, dass die Variationen der stärkeren Konzentrationen weiter nichts als Entwicklungsstadien der Süsswasser- etc. Formen darstellten. Er betont bis in alle Einzelheiten hinein die ganz ausserordentliche Deutlichkeit dieses Zusammenhanges. Und zwar bleiben nun diese Formen auf einem solchen Stadium der Entwicklung stehen, welches hinsichtlich seiner absoluten Grösse nicht übermässig von den Süsswasserexemplaren abweicht, bei dem aber alle die charakteristischen Borsten, Dornen, Stacheln etc. der Süsswasserformen noch unausgebildet sind. Wenn also auch durch die etwas geringere absolute Grösse der Salzwasserexemplare der Formwiderstand etwas erhöht wird, so entspricht diese geringe Zunahme doch keineswegs dem gewaltigen Defizit der Salzwasserexemplare an Formwiderstand, welches infolge der Nichtausbildung der erwähnten Schwebefortsätze entsteht. Die frühere Geschlechtsreife wird aber wie bei vorigen Beispielen darauf zurückzuführen sein, dass, wie oben schon auseinandergesetzt wurde, der Salzgehalt der Gewässer besonders die täglichen periodischen Vertikalwanderungen abschwächt, so dass das Plankton solcher Gewässer einem grösseren Quantum Sonnenlicht und -wärme ausgesetzt ist. Auf weitere physiologische Folgen dieser Tatsachen, z. B. auf die stärkere Färbung von Salzwasserexemplaren etc., will ich hier nicht eingehen. —

Zum Schlusse möchte ich endlich noch einmal darauf hinweisen, dass vorliegende Abhandlung zwar nur theoretische, wohl aber zum Unterschied von hypothetischen, sämtlich prüfbare, zum grossen Teile sogar Gedanken, welche experimentell geprüft werden können, enthält. Ich weiss natürlich sehr wohl, dass manche derselben späterhin durch solche eingehenderen Prüfungen und Untersuchungen Änderungen und Erweiterungen erfahren werden. Hieran hoffe ich mich selbst beteiligen zu können, und an Stelle dieses sehr allgemeinen und unvollständigen Gedankentorso durch eingehendere, zunächst ebenfalls nur theoretische Studien in der Art, wie ich sie speziell über den Einfluss des Salzgehaltes der Gewässer auf das Plankton begonnen habe, einen besser proportionierten und vollständigeren wissenschaftlichen Körper aufrichten zu können. Den Schwerpunkt aber glaube ich hierbei, gemäss den obigen Auseinandersetzungen, auf die entwickelten physikalischen Begriffe und die entsprechende Definition der Schwebevorgänge selbst legen zu müssen, da eine Planktologie ihrem Namen gemäss eine Lehre von den schwebenden Organismen ist. Ich weise darauf hin, dass alle etwaigen Resultate, welche mit Hilfe der hier entwickelten Anschauungen gewonnen werden, einzig und allein ihren Ursprung in einer näheren und genaueren Definition des Schwebens haben.

Ich möchte noch hinzufügen, dass ich während eines mehrwöchentlichen Aufenthaltes in der Biologischen Station zu Plön Gelegenheit hatte, einige der hier theoretisch abgeleiteten Gedanken experimentell zu prüfen. So konnte ich z. B. konstatieren, dass Diaptomus und Hyalodaphnien, welche ich draussen bei einer Temperatur von vielleicht 5° gefischt hatte, im geheizten Zimmer infolge der Abnahme der innern Reibung auf den Boden sanken, sich aber sehr schnell wieder gleichmässig im Gefäss verteilten, als die Temperatur künstlich wieder herabgebracht wurde etc. Insbesondere aber habe ich durch Züchtungsversuche einige experimentelle Stützen für die Ansicht erbringen können, dass die Temporalvariationen der Hyalodaphnien, welche oben eine theoretische resp. finale Deutung erhielten, in der Tat ausgelöst werden von Variationen der Temperatur, d. h. hier der innern Reibung des Wassers.

Der Umstand, dass das Plöner biologische Institut inmitten

einer ganzen Gruppe von Seen und seenartigen Gewässern liegt, erleichtert die Erlangung von Material zu solchen Experimenten, wie ich sie anzustellen die Absicht hatte, ausserordentlich, und ich möchte die Gelegenheit nicht vorübergehen lassen, um Andere, die sich mit biologischen Studien über das Süsswasserplankton befassen wollen, hierauf hinzuweisen. Auch ist es in Plön möglich, sich in der aller kürzesten Zeit über die Fauna und Flora des Planktons zu orientieren, weil die Mannigfaltigkeit der dortigen Gewässer es möglich macht, dass man diejenigen Schweborganismen, welche vielleicht gerade zu einer gewissen Zeit im Grossen Plöner See fehlen, doch mit grosser Wahrscheinlichkeit in einem andern der in unmittelbarer Nähe befindlichen Wasserbecken anzutreffen die Chance hat.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Forschungsberichte aus der Biologischen Station zu Plön](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [10](#)

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

Artikel/Article: [Über eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktologie, insbesondere über die Bedeutung des Begriffs der "inneren Reibung des Wassers" für dieselbe 1-49](#)