©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Elemente der Steuerung und der Regulation in der Pelagialbiocoenose

Eine Einführung in das Thema des Symposions

Otto Siebeck

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

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

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

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

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

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

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

Nach diesen Ausführungen können wir uns nun von dem gewählten Beispiel lösen und die Kennzeichen des Regelkreises mit negativer Rückkoppelung allgemein betrachten (Abb. 2).

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

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

Dieser Sachverhalt könnte nun an vielen Beispielen demonstriert werden z.B. bei der Regulation des Blutzuckerspiegels, beim CO_2-Fluß zu den photosynthetisch aktiven Mesophyllzellen des Blattes und bei der Regulation der Bluttemperatur. Der zuletzt genannte Fall sei kurz beschrieben (Abb. 3). Die zu regelnde Größe ist die Bluttemperatur, die unter Normalbedingungen 37° C beträgt. Das ist der Sollwert. Gemessen wird die Bluttemperatur über Fühler, die in verschiedenen Teilen des Körpers liegen z.B. im Hypothalamus, im Rückenmark und in der Haut. Die Informationen dieser Fühler müssen dem Modell nach einem Regler zugeleitet werden. Diese Informationsübertragung erfolgt über bestimmte Nervenbahnen. Als Regler kann das ebenfalls im Hypothalamus gelegene Temperaturverarbeitungszentrum aufgefaßt werden, da man weiß, daß von hier aus thermoregulatorische Reaktionen ausgelöst werden, sobald die Bluttemperatur vom Sollwert abweicht. Es gibt verschiedene Strukturen mit sehr unterschiedlichen Funktionen, die man als Stellglieder betrachten kann: Bei zu niedriger Temperatur wird durch erhöhten Stoffwechsel und/oder Muskelaktivität (Muskelzittern) Wärme produziert; bei zu hohen Temperaturen wird die Schweißbildung gefördert (Schwitzen), um durch Verdunstung Wärme abzuführen und durch vasomotorische Reaktionen die Hautdurchblutung zu fördern d.h. vermehrt Wärme zur Körperperipherie zu transportieren. Diese Vorgänge, welchen sehr unterschiedliche Mechanismen zugrunde liegen, werden zusätzlich durch komplexe Verhaltensweisen des betreffenden Individuums unterstützt.

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

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

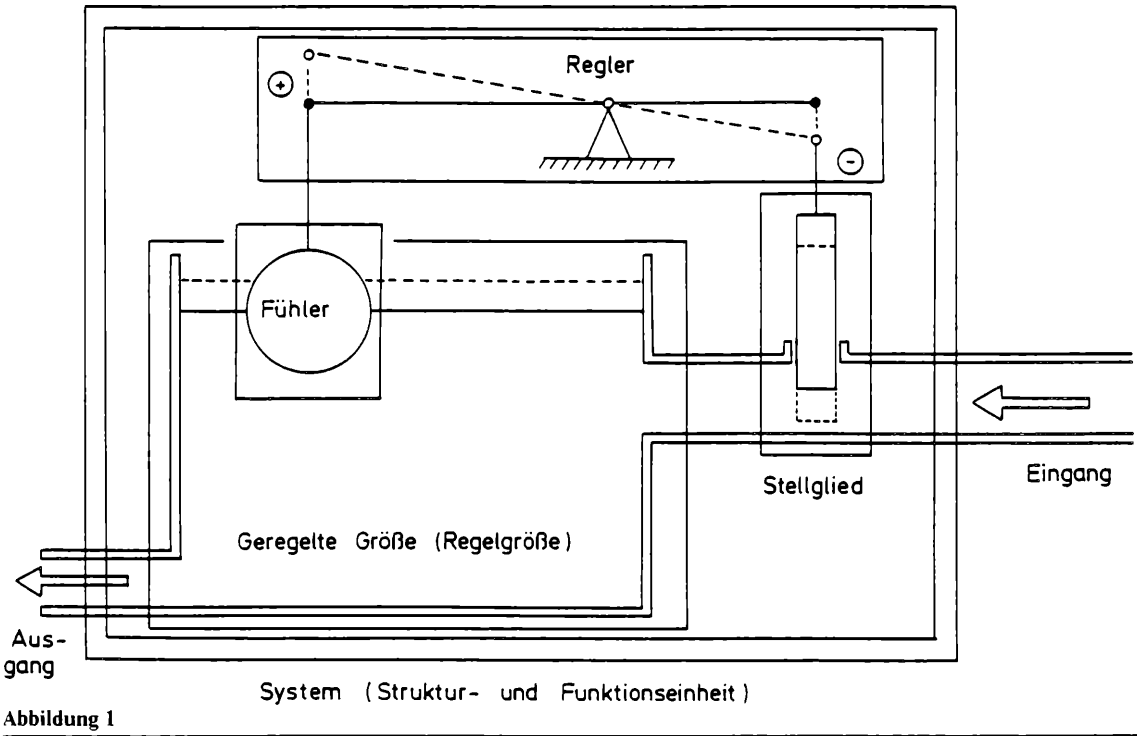


Abbildung 1

Regelung des Wasserniveaus in einem Behälter

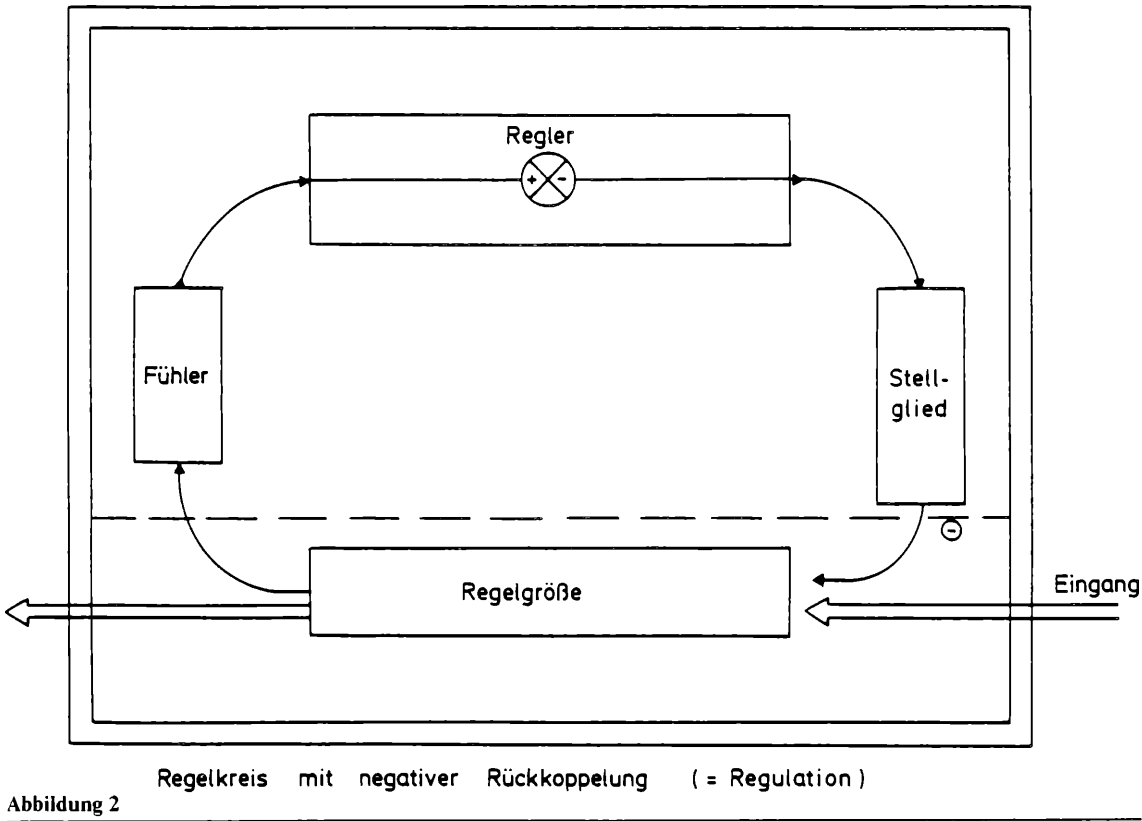


Abbildung 2

Begriffe des Regelkreises

Das Beispiel der Regulation der Bluttemperatur enthält eine weitere wichtige Information. Die Konstanthaltung der Bluttemperatur bedeutet nämlich, daß ein bestimmter Wärmeinhalt beibehalten wird, obgleich es anhaltende wärmeentziehende oder wärmeliefernde Vorgänge gibt. Die Beibehaltung des Wärmeinhalts bedeutet somit die Erhaltung einer Gleichgewichtslage. Derartige Gleichgewichte bezeichnet man in der Biologie als Homöostase (Homöostasie). In der Physiologie bedeutet der Begriff ganz allgemein die Beständigkeit der Eigenschaften des inneren Milieus eines Organismus gegenüber den Entsprechenden Eigenschaften (aber zeitlich wechselnder Größe!) außerhalb des Organismus.

Die Entwicklung der Fähigkeit zur Homöostase nimmt in der Evolution der Organismen einen besonderen Rang ein, da er sie in die Lage versetzt, nicht nur in den physiologisch für sie freundlichen Gebieten zu existieren, sondern auch relativ widrige Lebensräume zu erobern und sich hier im Laufe der Zeit anzupassen. Auch auf der Stufe der Struktur- und Funktionseinheiten, die dem Individuum übergeordnet sind, wie z.B. Populationen (=Gesamtheit der Individuen

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

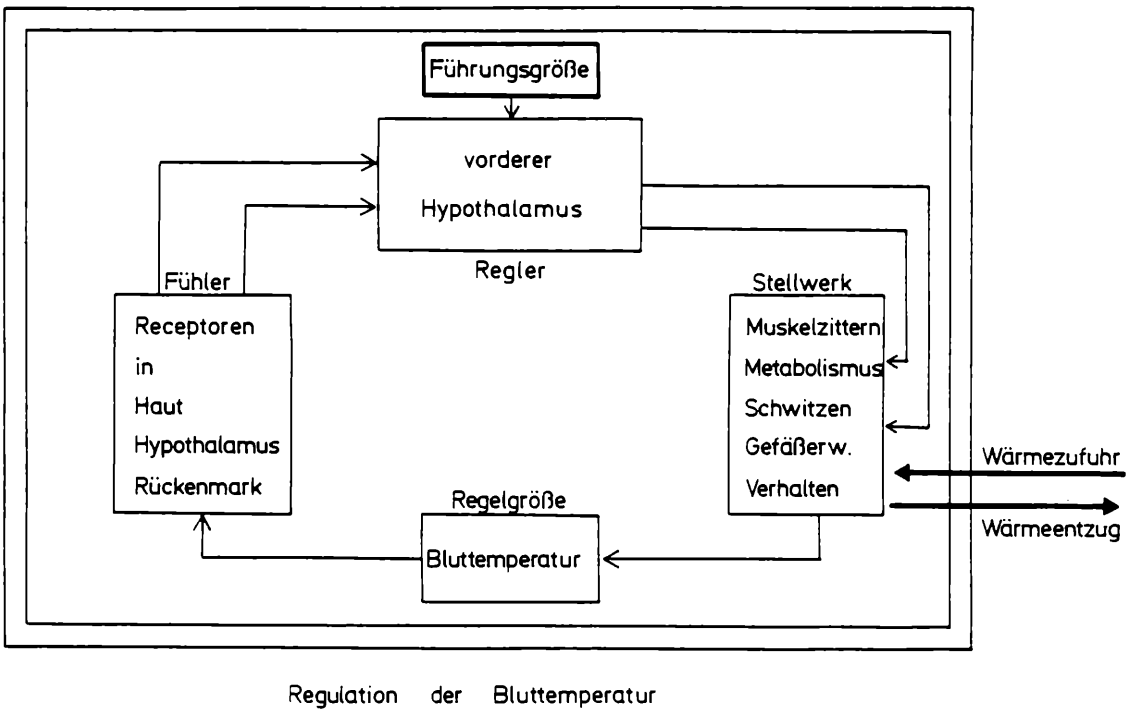


Abbildung 3

Beispiel aus der Physiologie für die Anwendung des Regelkreises

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

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

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

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

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

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

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

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

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

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

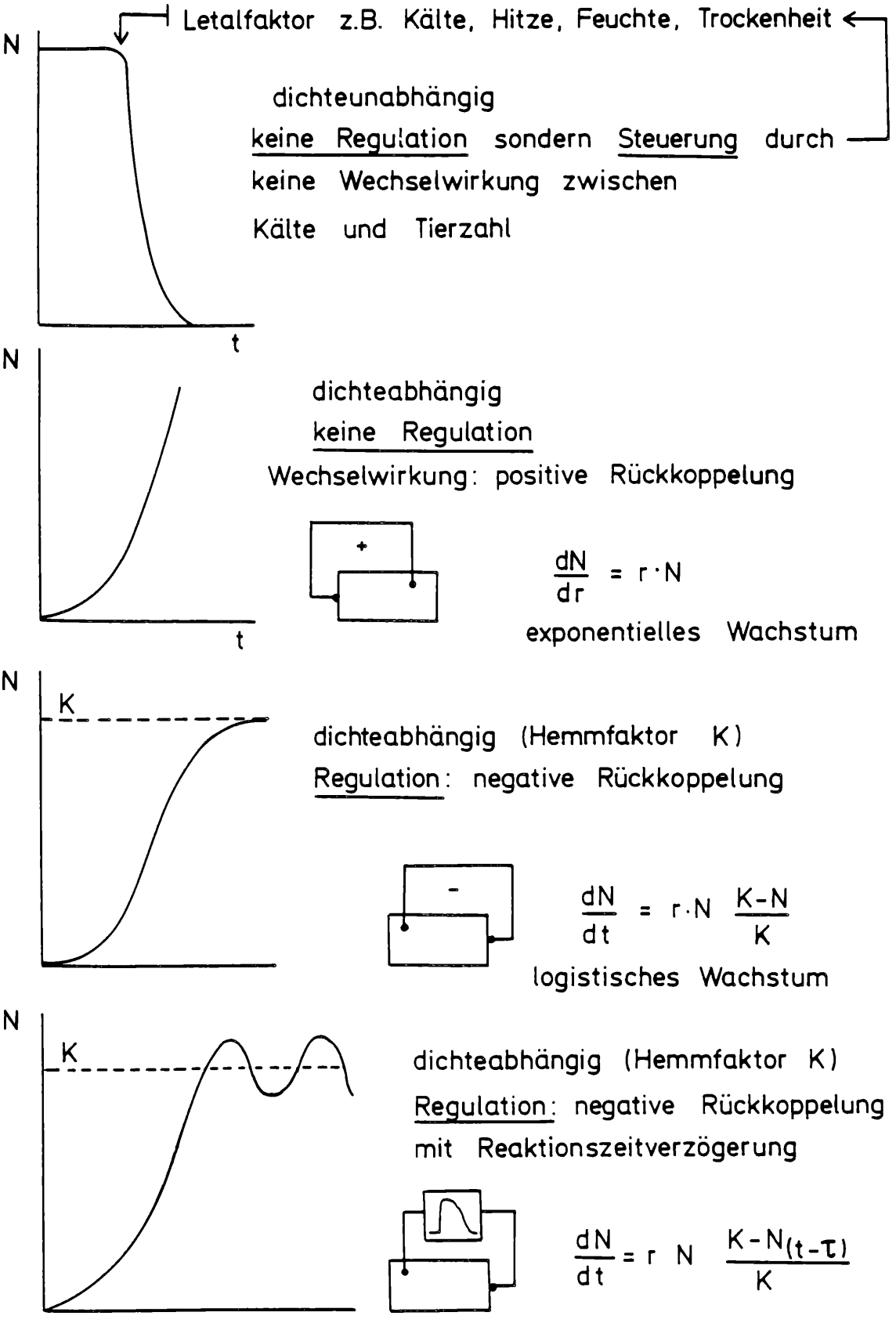


Abbildung 4

nitionen. Da die Begriffe aus der Technik übernommen worden sind und seit langem in der Physiologie angewendet werden, liegen auch die Bedingungen für ihre Anwendung in der Ökologie fest. Es darf nicht von Regelung die Rede sein, wenn Steuerung gemeint ist und umgekehrt. Die Unterschiede zwischen den gebräuchlichsten Begriffen sind klar (Abb. 5): Von S t e u e r u n g spricht man in der Ökologie bei dichte-unabhängigen Wirkungen. Es liegt somit eine einsinnige Wirkung vor. Niedrige Temperatur kann z. B. zu hoher Mortalität führen, doch steigt die Temperatur nicht mit der Zahl der Toten. Die allgemeine Definition lautet: Steuerung ist ein Vorgang, bei welchen die von außen kommenden Eingangsgrößen die Aus-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

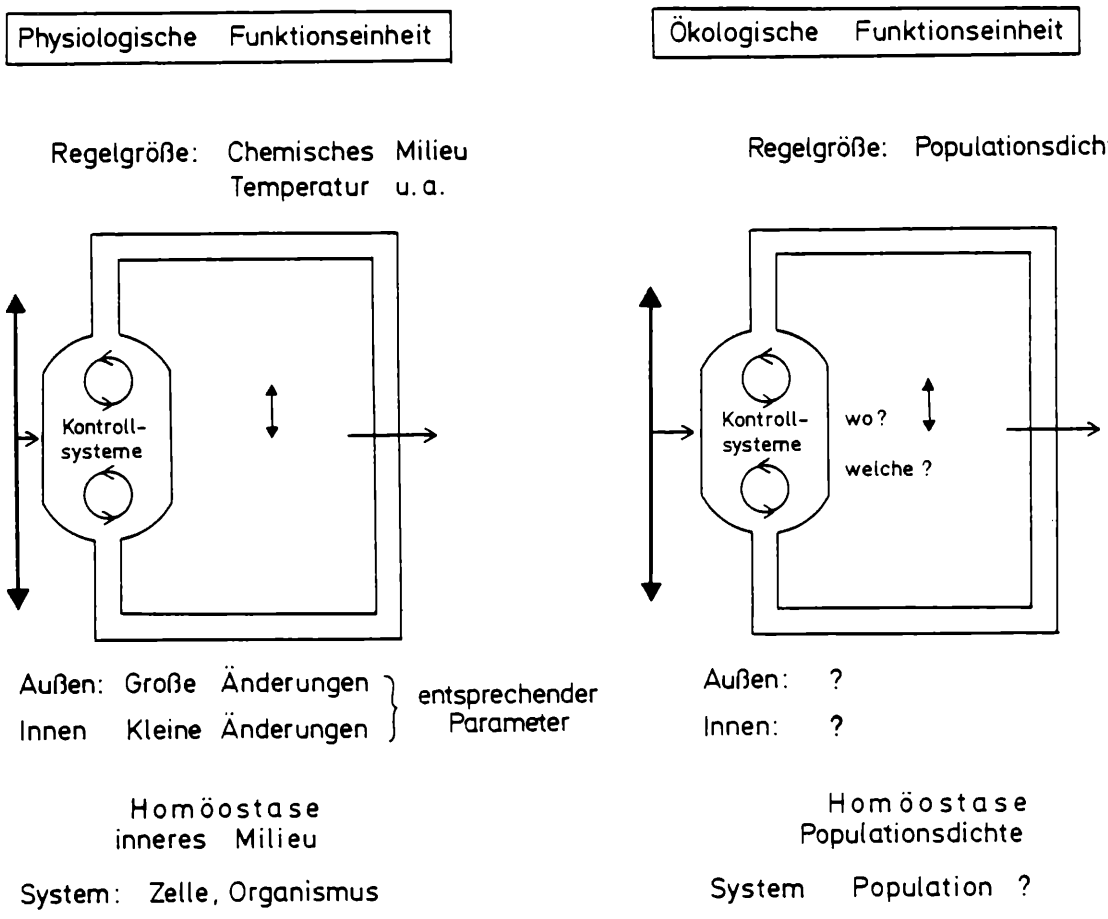


Abbildung 5

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

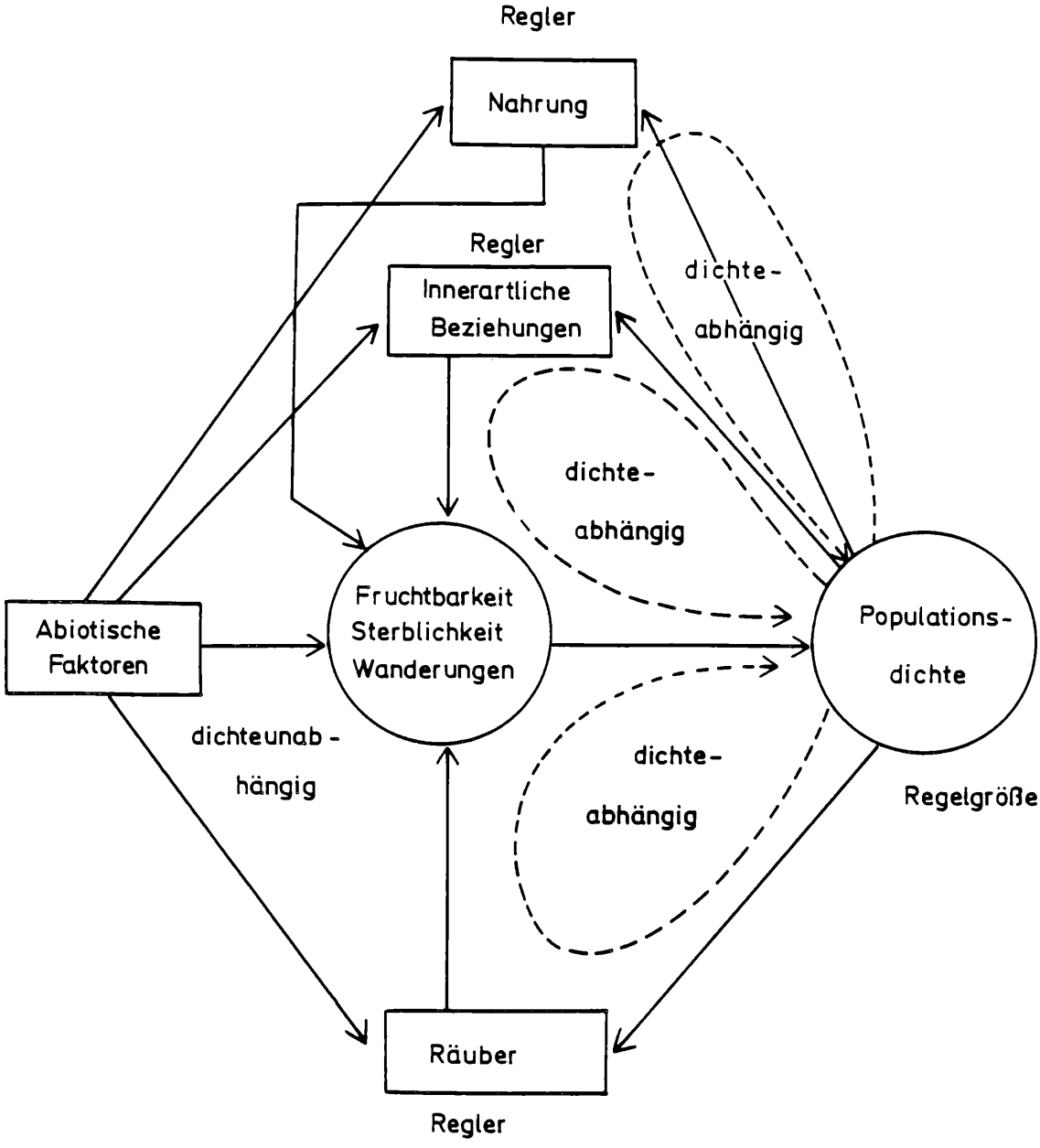
Dichteabhängige Wirkungen lassen sich durch Rückkoppelungen beschreiben. Sie können positiv sein — wie in der exponientiellen Wachstumsphase — oder sie können negativ sein — wie im Falle des sogenannten logistischen Populationswachstums, das in Abhängigkeit verschiedener Eigenschaften (z. B. Reaktionszeitverzögerungen)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

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

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

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

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)



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

Abbildung 6

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

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

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

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

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

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

Bei den folgenden Vorträgen geht es dann um Interaktionen zwischen Phytoplankton und Zooplankton, zwischen den Vertretern des Zooplanktons untereinander und schließlich zwischen den Bakterien, dem Phytoplankton und dem Zooplankton. Während Herr Kollege GELLER in seinem Vortrag „Die diurnale Vertikalwanderung des Zooplanktons im Bodensee und ihre populationsbiologischen Auswirkungen" die Steuerungseinflüsse in den Vordergrund stellt, behandelt Herr Kollege LAMPERT u. a. typische Regulationsvorgänge. Sein Thema lautet: „Was bestimmt die Struktur von pelagischen Biocoenosen? Die Rolle von Phyto- und Zooplankton-Interaktionen" Herr Kollege WALZ diskutiert in seinem Vortrag „Wie werden Rotatorienpopulationen reguliert? Beziehungen zwischen Rotatorien, Crustaceen und Phytoplankton" Hinweise auf Regulationsvorgänge, mögliche Komponenten der Regulation und der Einnischung, während der letzte Vortragende, Herr Kollege GÜDE unter dem Thema „Beeinflussung des Bakterienplanktons durch seine Konsumenten" auf die Interaktionen zwischen Phytoplanton, Zooplankton und Bakterien eingehen wird.

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

Literatur:

ECKERT, R. (1986):
Tierphysiologie; pp. 697;
Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.

HASSENSTEIN, B. (1966):
Kybernetik und Biologische Forschung;
In: Handbuch der Biologie; Herausg.: F. Gessner;
Bd. I, S. 629-712;
Akad. Verlagsgesellsch. Athenaion, Frankfurt.

MYERS, J. und KREBS, C. J. (1974):
Population Cycles in Rodents.-
Sci.Amer., S. 38-46

REMMERT, H. (1978):
Ökologie; pp. 269;
Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

STUGREN, B. (1978):
Grundlagen der allgemeinen Ökologie; pp. 312;
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.

Anschrift des Verfassers:

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge (LSB)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: 2_1986

Autor(en)/Author(s): Siebeck Otto

Artikel/Article: Elemente der Steuerung und der Regulation in der Pelagialbiocoenose Eine Einführung in das Thema des Symposions 15-21