

Was bestimmt die Struktur von pelagischen Biocoenosen? Die Rolle von Phyto- und Zooplankton-Interaktionen.

Winfried Lampert

1. Voraussagbarkeit biocoenotischer Strukturen

Ein selbstregulierendes System besitzt einen hohen Grad von Voraussagbarkeit. Der Zustand, in dem es sich befindet, wird umso besser voraussagbar, je besser es geregelt ist. Auch See-Ökosysteme haben ein gewisses Maß an Voraussagbarkeit, sowohl in der biocoenotischen Struktur, als auch im zeitlichen Ablauf bestimmter Muster. Wenn sich die Rahmenbedingungen nicht ändern, finden wir in einem See Jahr für Jahr die gleichen Arten in einer regelmäßigen Abfolge. Es stellt sich deshalb die Frage, ob auch in diesem Fall die Voraussagbarkeit eine Folge von Selbstregulations-Mechanismen ist. Unter konstanten Bedingungen lassen sich solche Elemente der Selbstregulation nicht erkennen, sie werden nur sichtbar, wenn das System auf eine Störung reagiert. Für einen See stellen die jahreszeitlichen Veränderungen der klimatischen Bedingungen eine starke Störung dar. Obwohl dieses keine Störung im Sinne einer Katastrophe ist, da sie selbst relativ gut voraussagbar ist, setzt sie die autogene jahreszeitliche Sukzession in Gang, bei der die zu einem bestimmten Zeitpunkt vorhandenen Organismen die Bedingungen für die nachfolgenden bestimmen. Das regelmäßige Muster der jahreszeitlichen Sukzession im Plankton kann deshalb dazu dienen, die Rolle der Wechselbeziehungen zwischen den Organismen als Elemente der Selbstregulation zu untersuchen.

Die Plankton Ecology Group hat kürzlich in einem internationalen Projekt versucht, Gemeinsamkeiten im Muster der jahreszeitlichen Sukzession des Planktons von Seen herauszuarbeiten (SOMMER et al. 1986). Es hat sich dabei herausgestellt, daß der Bodensee als Grundlage für ein Modell, mit dem man andere Seen vergleichen kann, gut geeignet ist: Mit dem Einsetzen der Stratifikation entwickelt sich ein Maximum des Phytoplanktons, das aus kleinen zentrischen Diatomeen und Flagellaten besteht. Abb. 1, aus der Arbeit von SCHÖBER (1980), zeigt deutlich, daß der partikuläre Kohlenstoff fast ausschließlich in der Größenfraktion $<30 \mu\text{m}$ zu finden ist. Zu dieser Zeit wird das Zooplankton von *Cyclops vicinus* beherrscht, dessen vierte Copepodidstadien schließlich ins Sediment gehen, um eine Sommerdiapause durchzuführen. Im Anschluß an die Cyclopiden entwickelt sich ein Frühjahrsmaximum von *Daphnia*. Das *Daphnia*-Maximum geht einher mit dem Klarwasserstadium, bei dem die Algenbiomasse fast vollständig verschwindet. Danach entwickelt sich ein neues „Sommermaximum“ des Phytoplanktons, das eine völlig andere Struktur aufweist. Am POC läßt sich schon erkennen, daß jetzt Partikel, die größer als $30 \mu\text{m}$ sind, eine wichtige Rolle spielen. Dabei handelt es sich um große, sperrige Formen, Filamente und Algenkolonien, oft mit Gallerthüllen. Abb. 1 zeigt auch, daß die Daphnienpopulation schnell wieder zusammenbricht und sich im Sommer nicht wieder erholt. Sie durchläuft diese „Sommerdepression“ (THRELKELD 1985, LARSSON et al. 1985), bis im Herbst noch einmal ein kleines Maximum auftritt. Es ist nicht sehr wahrscheinlich, daß solche regelmäßigen Muster allein durch abiotische Faktoren gesteuert werden. Deshalb liegt es nahe zu untersuchen, wieweit Regulationsmechanismen, die auf den Wechselbeziehungen der Organismen beruhen, die jeweilige Struktur der Biocoenose bestimmen.

2. Interaktionen im Pelagial

Solche Wechselbeziehungen können sowohl auf der gleichen trophischen Ebene als auch zwischen Ebenen auftreten (Abb. 2). Die relative Häufigkeit von zwei Arten (A+B) kann durch Konkurrenz um gemeinsame Ressourcen (R) bestimmt werden. Beim Phytoplankton wären das zum Beispiel Nährstoffe oder Licht. Die Theorie der Nährstofflimitation hat in den letzten Jahren erhebliche Fortschritte gemacht (TILMAN 1982; vgl. auch den Beitrag von U. SOMMER). Bei den Konsumenten, herbivoren Zooplanktern und Räubern, sind solche klaren Aussagen noch nicht möglich, da sich die „gemeinsamen Ressourcen“ nicht so genau definieren lassen. Ein limitierender Nährstoff läßt sich nicht durch einen anderen ersetzen; eine mangelnde Futterart von hoher Qualität kann aber unter Umständen durch eine höhere Konzentration von schlechter verwertbarem Futter kompensiert werden. Im Grunde konkurrieren auch Konsumenten um essentielle Stoffe, z.B. Aminosäuren. Entscheidend für den Ausgang der Konkurrenz ist aber die Struktur, in der diese essentiellen Stoffe enthalten sind. Diese Struktur aber kann sich als evolutionäre „Antwort“ auf die Ausbeutung ändern, kann „Verteidigungsmechanismen“ bilden und die zwischenartliche Konkurrenz beeinflussen.

Konkurrenz um Ressourcen entscheidet über die Aufnahme von Stoffen und beeinflusst dadurch primär Wachstum und Reproduktion. Nur wenn die Bedingungen so ungünstig sind, daß die Bilanz für den limitierenden Stoff negativ ist, beeinflusst die Konkurrenzfähigkeit auch das Überleben. Die Abundanz von Organismen ist aber immer das Resultat von Vermehrung und Mortalität. Selektive Mortalität wird durch Prädation (P) erzeugt. Prädation kann in diesem Schema sowohl das „Ernten“ des Phytoplanktons durch das Zooplankton bedeuten als auch den Einfluß von Karnivoren auf ihre Beute. Sie ist eine indirekte Wechselbeziehung zwischen A und B insofern, als die Erniedrigung der Mortalität einer Art durch die Evolution von „Verteidigungsmechanismen“ eine Erhöhung der Mortalität für die andere Art bedeuten kann.

Direkte Wechselbeziehungen zwischen Individuen verschiedener Arten auf der gleichen trophischen Ebene können mechanisch oder chemisch sein. Im Gegensatz zu Konkurrenz und Prädation ist über solche Mechanismen sehr wenig bekannt, z.B. die mechanische Beschädigung von Rotatorien durch Daphnien (GILBERT 1985) oder die vermutlich chemische Beeinflussung der Reproduktionsrate von Daphnien (SEITZ 1984). Keine der möglichen Interaktionen aber kann allein betrachtet werden. Eine leicht erhöhte Mortalität durch Prädation, z.B., kann einen Vorteil bei der Konkurrenz um Ressourcen ausbalancieren. Das System aus zwei Arten mit direkten und indirekten Interaktionen bildet ein „Modul“ (KERFOOT et al. 1985), das über ähnliche Interaktionen mit anderen Modulen der Biocoenose verknüpft ist.

3. Grazing und Nährstoffregeneration

Unter bestimmten Bedingungen kann das Phytoplankton auch in großen Seen sowohl qualitativ als auch quantitativ völlig vom Zooplankton gesteuert werden. Die Elimination von Algen durch das

Zooplankton nennen wir, in Analogie zur Tätigkeit der weidenden Tiere, „Grazing“. Der Effekt des Zooplanktons wird besonders an den häufig beobachteten Klarwasserstadien deutlich, deren Entstehung auf das Grazing, vor allem während der Frühjahrsmaxima der Daphnien, zurückzuführen ist. Ein solches Klarwasserstadium zeigt Abb. 3. Die Coulter-Counter-Analyse im holsteinischen Schöhsee demonstriert den Zusammenbruch des Maximums von kleinen Partikeln Mitte Mai und auch die Verschiebung von kleinen zu großen Partikeln im Laufe der folgenden Wochen, analog zum Verlauf im Bodensee, der in Abb. 1 dargestellt ist.

auch einen Einfluß auf die Verluste der Algen. Im Sommer wurden nur ca. 20 % Grazing gemessen.

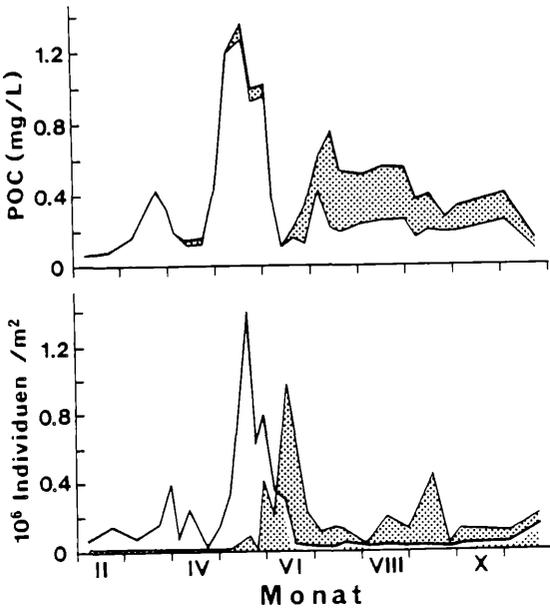


Abbildung 1

Typisches Beispiel für die jahreszeitliche Änderung des Sestons (oben) und des Zooplanktons (unten) im Bodensee.

Daten aus dem Jahr 1977. Die Sestonkonzentration ist angegeben als partikulärer Kohlenstoff (in der Schicht von 0-10 m Wassertiefe) in den Größenfraktionen $<30\ \mu\text{m}</math> (weiße Fläche) und $30-250\ \mu\text{m}</math> (schattierte Fläche). Die Individuenzahlen der Zooplankter (weiß: *Cyclops vicinus*; schattiert: *Daphnia galeata* und *D. hyalina*) beziehen sich auf die oberen 50 m der Wassersäule. (nach SCHOBER 1980)$$

Wir konnten mit Messungen des Grazing in situ zeigen, daß die Filtrieraten des Zooplanktons ausreichen, die komplette Unterdrückung des Phytoplanktons herbeizuführen (LAMPERT et al. 1986). Diese Messungen wurden über einen ganzen Jahreszyklus mit Hilfe der Methode von HANEY (1971) durchgeführt. Den Tieren werden dabei in einer Plexiglaskammer unter natürlichen Temperatur-, Licht- und Futterbedingungen radioaktiv-markierte Algen angeboten. Aus der Radioaktivität in den Tieren berechnet man das Wasservolumen, das von Partikeln befreit wurde (LAMPERT and TAYLOR 1985). Während des in Abb. 3 dargestellten Klarwasserstadiums betrug die Grazingrate 170 % des Wasservolumens pro Tag, d.h., das Wasser in den oberen 5 Metern des Sees wurde $1,7 \times$ pro Tag filtriert (LAMPERT and TAYLOR 1984). Nur wenige Algen mit sehr hoher Wachstumsrate können gegen einen solchen Grazingdruck bestehen. Der wesentliche Faktor, der die Grazingrate bestimmt, ist die Biomasse des Zooplanktons (Abb. 4). Deshalb haben Faktoren, die die Biomasse des Zooplanktons bestimmen,

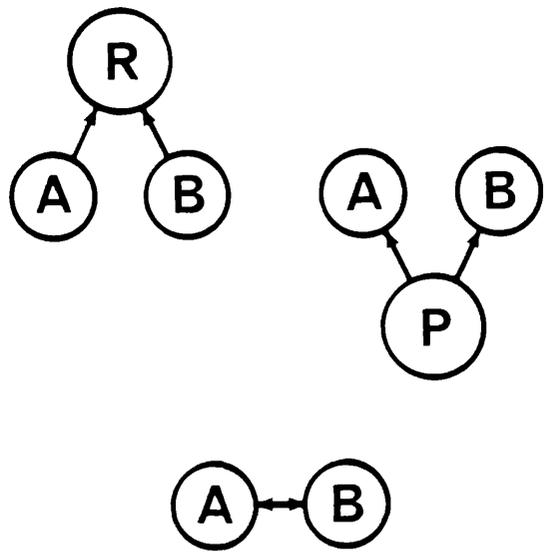


Abbildung 2

Mögliche Interaktionen von zwei Arten (A und B) im Pelagial.

a, Konkurrenz um gemeinsame Ressourcen (R); b, selektive Mortalität durch Prädation (P); c, direkte mechanische oder chemische Beeinflussung. (aus LAMPERT 1986a)

Grazingverluste treffen aber nicht alle Algen gleichstark. Große und sperrige Formen oder solche mit Gallerthüllen sind oft gegen das Gefressenwerden geschützt. Aber auch innerhalb der kleinen Partikel ($<30\ \mu\text{m}</math>), die man üblicherweise als „freßbar“ bezeichnet, gibt es Unterschiede. Daphnien sind relativ unselektive Filtrierer, die auch nicht zwischen Detritus und lebendem Material unterscheiden. Daß sie dennoch nicht alle Formen mit gleicher Effektivität filtrieren (KNISELY and GELLER 1986), ist wohl im wesentlichen auf morphologische Unterschiede zurückzuführen. Copepoden jedoch sind sehr selektiv. Sie können bei Partikeln individuell entscheiden, ob sie sie aufnehmen oder nicht. Dabei spielt nicht nur die Form, sondern auch der „Geschmack“ eine Rolle (De MOTT 1986). Ein schönes Beispiel zeigt Abb. 5. *Daphnia magna* und *Eudiaptomus gracilis* wurden lebende und durch Hitzeschock abgetötete Algen (*Cyclotella*) angeboten, die sich in Form und Größe nicht unterschieden. Die Daphnien mach-$

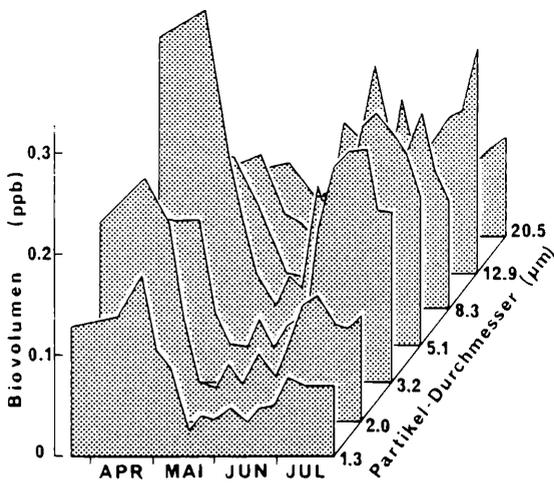


Abbildung 3

Kontrolle des Sestons durch das Zooplankton:

Klarwasserstadium 1983 im Schöensee (Holstein) dargestellt als mit dem Coulter-Counter gemessenes Biovolumen in verschiedenen Größenklassen. (nach LAMPERT et al. 1986a)

ten keinen Unterschied zwischen lebenden und toten Partikeln, aber die Copepoden verschmähten die abgetöteten. Die Mortalität für einzelne Algenarten ist deshalb auch von der Artenzusammensetzung des Zooplanktons abhängig.

Auch mit den in-situ-Messungen des Grazing läßt sich das zeigen. Wir haben bei den oben erwähnten Experimenten zwei Traceralgen gleichzeitig angeboten, die mit unterschiedlichen Radioisotopen markiert waren. Eine Grünalge (*Scenedesmus*, 10 µm) als Repräsentant des Nanoplanktons und eine sehr kleine Cyanophyte (*Synechococcus*, 1 µm) als Repräsentant des Picoplanktons. Aus der Aufnahme der beiden Tracer läßt sich ein Selektivitätsindex (D) (JACOBS 1974) berechnen, der von -1 bis +1 variieren kann. In unserem Fall würde -1 bedeuten, daß nur *Synechococcus* gefressen wurde, und +1 würde vollständige Selektion von *Scenedesmus* bedeuten. Bei gleicher Aufnahme beider Partikel wäre $D = 0$. Abb. 6 zeigt deutlich, daß die Selektion für den größeren *Scenedesmus* umso höher ist, je mehr Copepoden vorhanden sind. Im Extremfall einer Messung, bei der 98 % der Biomasse von *Eudiaptomus* gestellt wurden, betrug $D = 0,9$, d.h., es wurden etwa 20 x soviel *Scenedesmus* gefressen wie *Synechococcus*. Dieses Beispiel zeigt, daß auch Faktoren, die die qualitative Zusammensetzung des Zooplanktons ändern, einen Effekt auf das Phytoplankton haben.

Wenn der See stratifiziert ist, kann die Nährstoffversorgung der Algen im Wasser von der Regeneration durch das Zooplankton abhängen. Auch die Regeneration ist aber selektiv, d.h., die vom Zooplankton konsumierten Nährstoffe werden sehr unterschiedlich wieder freigesetzt. Silicium passiert den Darm in Form von Diatomeenschalen fast unbeeinflusst; es wird also nicht wieder in Lösung gebracht. Die Rückführung des Phosphors ist abhängig von Phosphorgehalt der Zellen (OLSEN et al. 1986). Enthalten die Algenzellen gespeicherten Phosphor, so ist die Rückführung hoch. Sind sie jedoch an Phosphor verarmt, so daß das C:P-Verhältnis über dem des Zooplanktons liegt, so halten die Zooplankter den Phosphor in der eigenen Körpersubstanz fest. Gerade unter starker Phosphorlimitierung ist der Beitrag des Zooplanktons zur Phosphorversorgung der Algen deshalb gering. Ammonium ist als Stoffwechselprodukt relativ unabhängig vom Angebot durch das Futter. Deshalb ist die Stickstoffregeneration durch das Zoo-

plankton immer wichtig. Unter Stickstofflimitierung kann die dadurch verursachte Wachstumsförderung die Grazingverluste kompensieren (STERNER 1986). Abb. 7 zeigt, wie durch die Grazingaktivität des Zooplanktons die Ammoniumkonzentration im Oberflächenwasser des Schöensees, die normalerweise kaum meßbar ist, kurzfristig erhöht wird. Ein Ammoniumpeak tritt völlig synchron mit dem Maximum der Zooplanktonbiomasse und des Grazing während des Klarwasserstadiums auf.

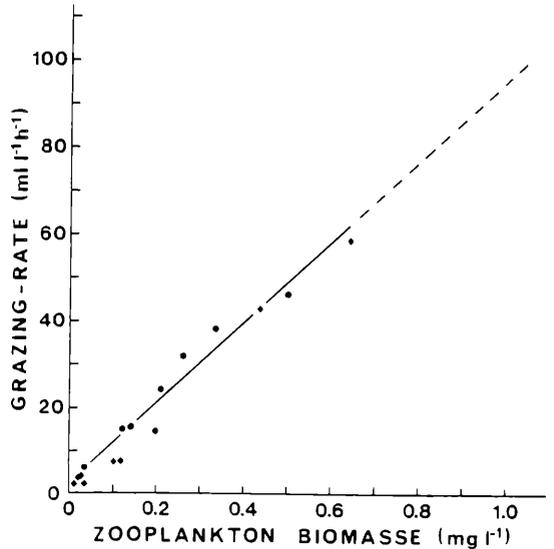


Abbildung 4

Beziehung zwischen der Biomasse des filtrierenden Zooplanktons und der Grazing-Rate, gemessen im Schöensee während eines Jahres.

Punkte sind Werte, die bei Nacht gemessen wurden, Rauten sind Tages-Messungen. Durchschnittswerte für die oberen 5 m Wassersäule. (nach LAMPERT 1986b)

Es ist leicht vorstellbar, daß die Algen, die vom Zooplankton nicht gefressen werden, von der Nährstoffregeneration profitieren, so daß unter Grazingdruck eine Verschiebung von kleinen zu großen und nicht freißbaren Formen stattfinden sollte (PORTER 1977). Dieser Effekt war in Plastiksackversuchen (LAMPERT et al. 1986) nachzuweisen, die parallel zu den Grazingversuchen im Schöensee durchgeführt wurden. Die Säcke mit 1 m Durchmesser und ca. 1,7 m³ Inhalt waren in einem Aluminiumgestell in den See gehängt. Sie wurden mit Seewasser gefüllt, das durch 100 µm-Gaze filtriert wurde. Dann erhielt jeweils ein Sack Zooplankton aus dem See, der andere blieb zooplanktonfrei. In allen Versuchen war nach 10 Tagen mehr Phytoplankton der Größenklasse <35 µm vorhanden, wenn kein Zooplankton anwesend war. Bei den Versuchen, die während des Klarwasserstadiums begonnen wurden, war der Effekt besonders deutlich (Abb. 8). Während die Algen <35 µm in den Säcken ohne Zooplankton drastisch zunahm, aber nicht in den Säcken mit Zooplankton, vermehrten sich die großen Algen unter dem Einfluß der Grazer.

4. Futterlimitation und Prädation

Die durch das Zooplankton geförderten fraßresistenten Algen haben einen negativen Effekt auf einige Zooplankter. Dadurch entsteht ein Regulationsmechanismus, der möglicherweise an der Sommerdepression der Daphnien (vgl. Abb. 1) beteiligt ist. Die selektiven Copepoden können vermeiden, solche Algen aufzunehmen und werden nicht sehr beeinflusst. Bei den weniger selektiven

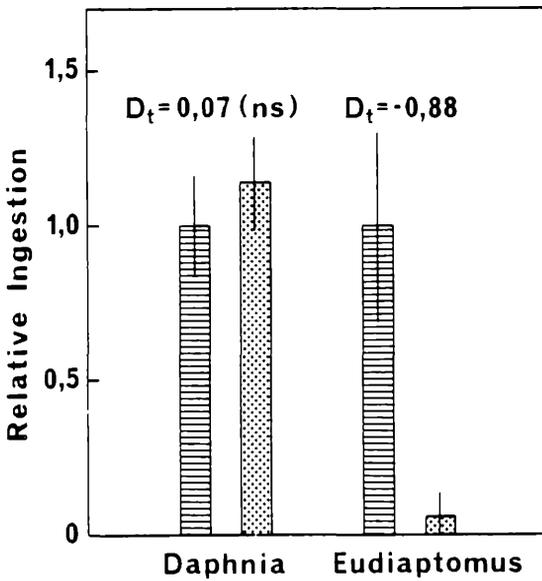


Abbildung 5

Relative Ingestionsrate von *Daphnia magna* und *Eudiaptomus spec.* für die Kieselalge *Cyclotella*, die lebend (quergestreifte Balken) oder durch Hitzeshock abgetötet (punktierte Balken) angeboten wurde. Die lebenden und die toten Algen unterscheiden sich nicht durch Form und Größe. *Daphnia* macht keinen Unterschied zwischen lebenden und toten Algen, während *Eudiaptomus* die abgetöteten Algen verschmäht. D_t ist der Selektivitätsindex nach JACOBS (1974), berechnet für tote Algen (ns = nicht significant). (unpubl. Daten von W.R. DeMOTT)

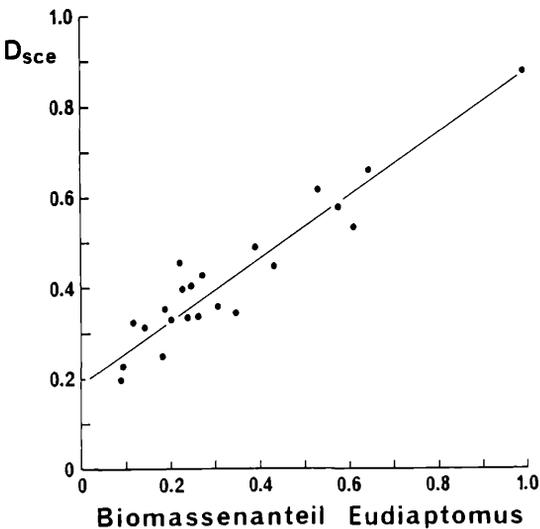


Abbildung 6

Einfluß der Zusammensetzung des Zooplanktons (relativer Anteil von *Daphnia* und *Eudiaptomus*) auf die Selektivität des Grazing, wenn *Scenedesmus* (10 μm) und *Synechococcus* (1 μm) angeboten werden.

Der Selektivitätsindex D_{sce} (Jacobs 1974) ist berechnet für *Scenedesmus*. $D_{sce} = 1,0$ bedeutet, daß nur *Scenedesmus* gefressen würde. Die Punkte repräsentieren in situ-Messungen im Schöensee im Sommer 1982 zu verschiedenen Tageszeiten und in verschiedenen Tiefen.

Daphnien aber gibt es zwei Möglichkeiten: Große Algen können den Filtriervorgang stören (GLIWICZ and SIEDLAR 1980). Kleine, aber verdauungsresistente Formen (z.B. gelatinöse Grünalgen; PORTER 1977) können gefressen werden, sind aber wertlos und verhindern die Aufnahme von gutem Futter.

Da Kohlenstoffassimilationsraten die Freßbarkeit und die Verdaubarkeit integrieren, zeigen sie deutlicher den Nahrungswert, den verschiedene Algen für das Zooplankton haben. Einige Beispiele sind in Abb. 9 zusammengestellt. Die niedrigsten Assimilationsraten wurden mit dem sperrigen *Staurastrum* erzielt, das nur in Ausnahmefällen gefressen wird. Die Größe allein ist aber nicht ausschlaggebend, wenn die Form ein Verschlucken erlaubt, wie bei *Closterium*, oder wenn die Zellen zerbrochen werden können, wie bei *Asterionella*. *Microcystis* ist zwar klein, der verwendete Stamm ist aber toxisch (LAMPERT 1981a). Die *Daphnien* stellen das Filtrieren völlig ein, wenn nur wenige Zellen der toxischen *Microcystis* vorhanden sind. Deshalb können sie auch keine anderen Algen aufnehmen. Die höchsten Kohlenstoffassimilationsraten wurden mit der kleinen Cyanophyte *Synechococcus* gemessen. Das bedeutet jedoch nicht, daß diese ein optimales Futter für das Zooplankton darstellt. *Daphnien* zeigen eingeschränktes Wachstum, wenn mehr als 50 % des verfügbaren Kohlenstoffs auf *Synechococcus* entfallen. Bei reinem *Synechococcus*-Futter können sie überhaupt nicht wachsen (LAMPERT 1981b). Offenbar fehlen der Cyanophyte essentielle Bestandteile für das Wachstum der *Daphnien*.

Quantität und Qualität der Nahrungsressourcen steuern Produktion und Fekundität des Zooplanktons. Wie beim Phytoplankton hängt aber die Abundanz der Arten auch beim Zooplankton von Reproduktion und Mortalität ab. Ein wesentlicher Mortalitätsfaktor ist die Prädation durch invertebrate Räuber ohne Fische. Beide Gruppen von Räufern haben unterschiedliche Effekte auf die Zooplanktonbiocoenose (ZARET 1980). Invertebrate finden ihre Beute mit Mechanorezeptoren. Entscheidend für einen Fang Erfolg ist, neben der Fähigkeit der Beute zu flüchten, deren Größe. Nur kleine Beutetiere können überwältigt werden. Invertebrate Räuber fressen selektiv kleine Beute. Planktivore Fische hingegen orientieren sich optisch. Sie selektieren deshalb die am besten sichtbaren Zooplankter. Da das die großen, Eier tragenden Weibchen sind, ist die Kontrolle durch die Fische sehr effektiv, denn es werden mit jeder Mutter zugleich viele Nachkommen vernichtet. Invertebrate Räuber sind aber auch größer als ihre Beute, so daß auch sie unter dem Einfluß der Fische stehen. Daraus resultiert ein typisches Muster, wie es in Abb. 10 dargestellt ist. In fischfreien Gewässern dominieren große Zooplankter, vor allem große *Daphnien*arten, die effektive Filtrierer sind und deshalb einen starken Grazingdruck auf die Algen ausüben. Eine starke Population von planktivoren Fischen steuert die invertebraten Räuber und die großen herbivoren Zooplankter, so daß kleine Zooplankter dominieren. Niedrige Populationen von planktivoren Fischen, z.B. bei starkem Raubfischbesatz, erzeugen durch direkte und indirekte (teilweise Kontrolle der invertebraten Räuber) Effekte eine Biocoenose aus Individuen von intermediärer Größe.

Die Effektivität der planktivoren Fische bei der Steuerung der Zooplanktonpopulationen und der Einfluß auf die Artenzusammensetzung ist durch viele Beispiele der „Biomaniplation“ (SHAPIRO and WRIGHT 1984; LAMPERT 1983) demonstriert worden. Abb. 11 stammt aus einem solchen Versuch, in dem die Fische in einem See in Minnesota durch Rotenon eliminiert wurden. Es ist erstaunlich zu sehen, wie schnell die Durchschnittsgröße der Zooplankter im See zunimmt, wenn die

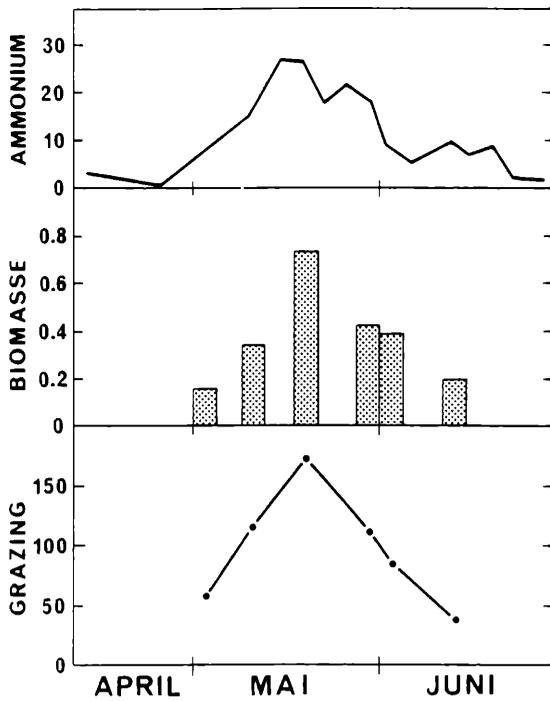


Abbildung 7
Synchroner Verlauf von Zooplankton-Biomasse (g Trockengewicht / m²), Grazing (% des Wasservolumens in den oberen 5 m pro Tag) und Ammonium (µg N / L) im Schöensee während des Klarwasserstadiums 1983 (vgl. Abb. 3).

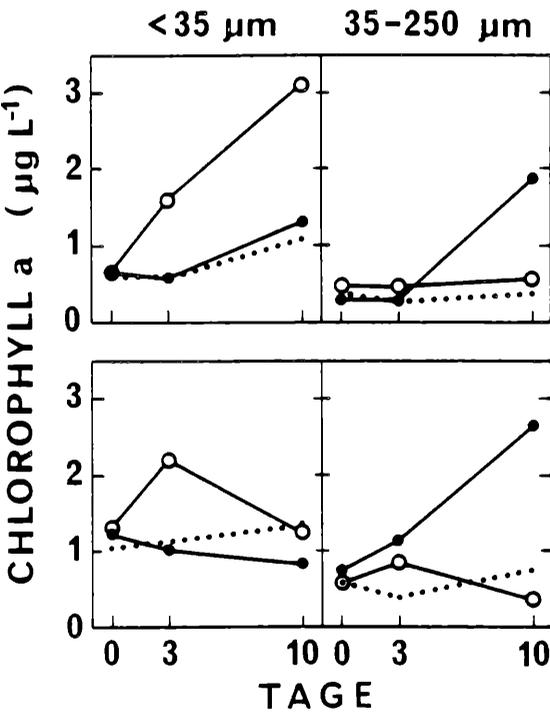


Abbildung 8
Effekt der Entfernung des Zooplanktons auf die Größenfraktionen <35 µm und >35 µm des Phytoplanktons in Plastiksackversuchen im Schöensee. Offene Kreise: ohne Zooplankton; schwarze Punkte: mit Zooplankton; punktierte Linie: See neben den Säcken. Start der Versuche am 16. 5. 83 (oben) und 23. 5. 83 (unten). (nach LAMPERT et al. 1986a)

Fische entfernt werden. In der zweiten Hälfte von 1982 wanderten Sonnenbarsche in den See ein. Daraufhin nahm die Durchschnittsgröße der Zooplankter wieder ab. Der in Abb. 11 angedeutete Trend setzte sich in den folgenden Jahren fort

(SHAPIRO, pers. Mitt.). Wir können deshalb als sicher annehmen, daß planktivore Fische auch in Seen, die sich im Gleichgewicht befinden, einen starken Einfluß auf die Zooplanktonbiocoenose haben. Der stärkste Räuberdruck ist im Sommer zu erwarten, wenn die Jungfische des neuen Jahrgangs heranwachsen und bei den hohen Temperaturen die höchste Aktivität haben. Futterlimitation und erhöhte Mortalität im Sommer wirken gleichsinnig und erzeugen möglicherweise gemeinsam die „Sommerdepression“ des filtrierenden Zooplanktons (vgl. Abb. 1).

5. Selbstregulation und Voraussagbarkeit

Unter den oben aufgeführten Mechanismen sind zweifellos eine Reihe von negativen Rückkopplungen. Algen können nicht unlimitiert wachsen, ohne daß sie ihre Nährstoffe erschöpfen und das Wachstum reduzieren. Auch Zooplankter können ihre Ressourcen aufbrauchen und damit, wie im Klarwasserstadium, die Reduktion ihrer Vermehrungsrate verursachen. Einige solche Regelkreise sind in dem am Anfang erwähnten Schema der jahreszeitlichen Sukzession des Planktons eingezeichnet (Abb. 12). Neben der direkten negativen Rückkopplung, die intraspezifischer Konkurrenz entsprechen würde, gibt es auch Kreise, die mehrere Glieder umfassen. Eine Erhöhung der Biomasse der freßbaren Algen, z. B., erniedrigt die Futterlimitation des Zooplanktons, führt zu höherer Zooplanktonbiomasse und zu höherem Grazing, was wiederum die Biomasse der kleinen Algen erniedrigt. Oder: Eine Erhöhung der Biomasse der resistenten Algen erzeugt qualitative Futterlimitation für das Zooplankton und erniedrigt die Zooplanktonbiomasse. Dadurch wird das Grazing erniedrigt, was eine höhere Biomasse der freßbaren Algen bedeutet. Damit erhöht sich die Nährstoffkonkurrenz für die großen Algen und erniedrigt sich deren Biomasse. Regelkreise über mehrere Schritte enthalten allerdings mehrere Verzögerungsglieder und die Möglichkeit für Störgrößen, an verschiedenen Stellen anzusetzen. Deshalb ist ihre Regulationsfähigkeit nur schwach, verglichen mit den kurzen Regelkreisen.

Alle diese Regelkreise tragen zur Voraussagbarkeit im System bei. Sie sind jedoch empfindlich gegen Störgrößen. Eine solche Störgröße ist die Prädation, die in unserem Beispiel als einziger Mechanismus nicht Teil eines Regelkreises ist. Fische zeigen keine unmittelbare numerische Reaktion auf eine Verringerung des Zooplanktons. Wenn es als Folge veränderter Zooplanktondichten zu einer Änderung der Fischpopulation kommt, so dauert diese Änderung lange und macht sich frühestens im nächsten Jahr bemerkbar. Auch invertebrate Räuber haben oft festgelegte Lebenszyklen, die durch externe Faktoren, wie die Tageslänge, gesteuert werden. Da die Prädatoren keine direkte Rückkopplung mit der Beute haben, wird ihre Aktivität nicht gedämpft. Sie können deshalb dem System „ihren Stempel aufdrücken“ Da die Lebenszyklen der Räuber fixiert sind, und da ihr Effekt nicht gedämpft wird, tragen sie mehr zur Voraussagbarkeit der zeitlichen und der Arten-Struktur der Biocoenose im Pelagial bei als die Regelkreise (LAMPERT 1986a).

Selbstregulation kann auf der Ebene einer Art, z. B. bei der Regulation der Populationsdichte durch intraspezifische Konkurrenz, wichtig sein. Prinzipiell kann man auch alle Räuber-Beute-Systeme als solche Regelkreise auffassen, auch wenn die Zeitskalen in denen sich Regulationsvorgänge abspielen, sehr unterschiedlich sein können.

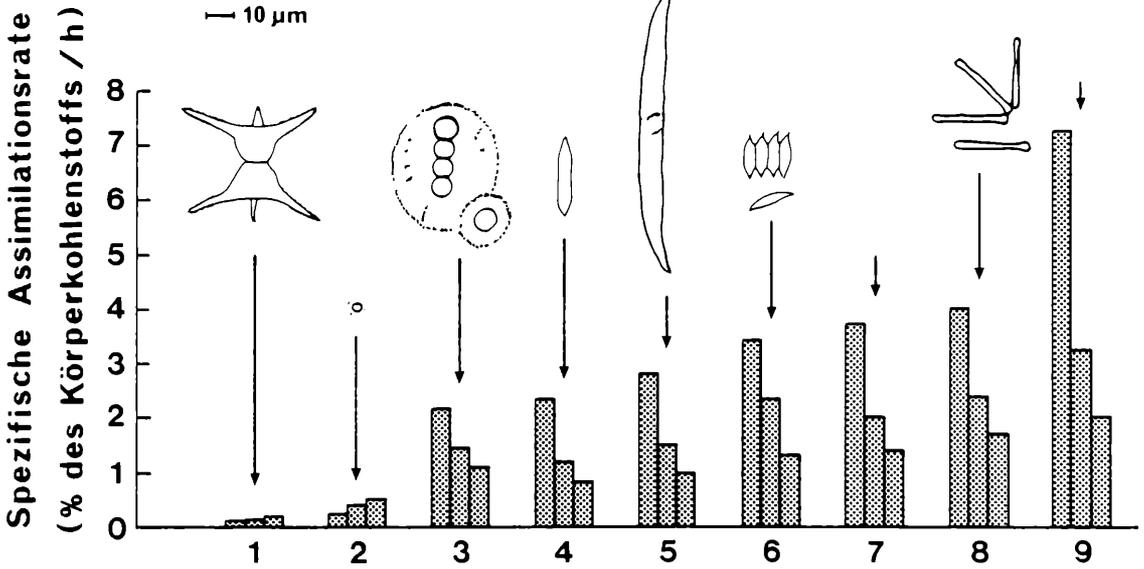


Abbildung 9

Spezifische Assimilationsrate von *Daphnia pulex* bei Fütterung mit reinen Algenkulturen im Labor. Die drei Balken repräsentieren jeweils Tiere verschiedener Größe (links: 1 mm; mitte: 2 mm; rechts: 3 mm). 1. *Staurastrum*; 2. *Microcystis*; 3. *Anabaena*; 4. *Nitzschia*; 5. *Closterium*; 6. *Scenedesmus*; 7. *Stichococcus*; 8. *Asterionella*; 9. *Synechococcus*.

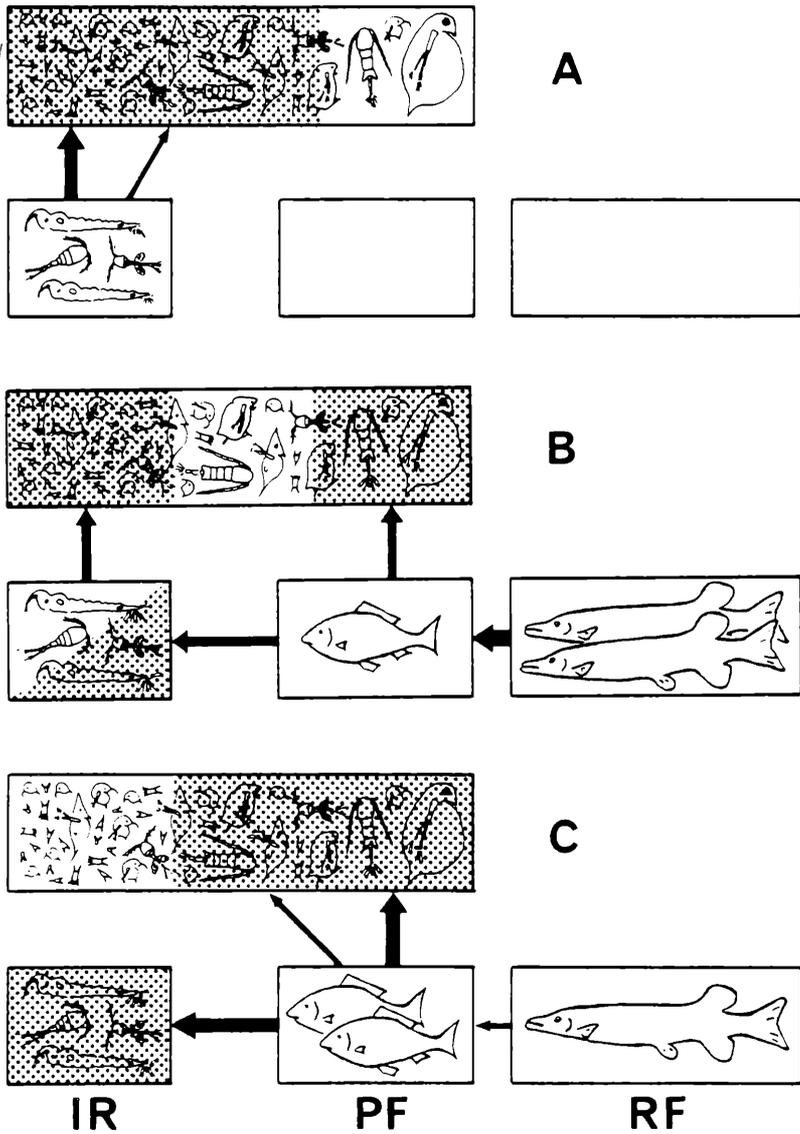


Abbildung 10

Schematische Darstellung des Effekts unterschiedlicher Dichten von planktivoren Fischen auf die Größenstruktur des Zooplanktons. IR, invertebrate Räuber; PF, planktivore Fische; RF, Raubfische. (aus LAMPERT 1986 a)

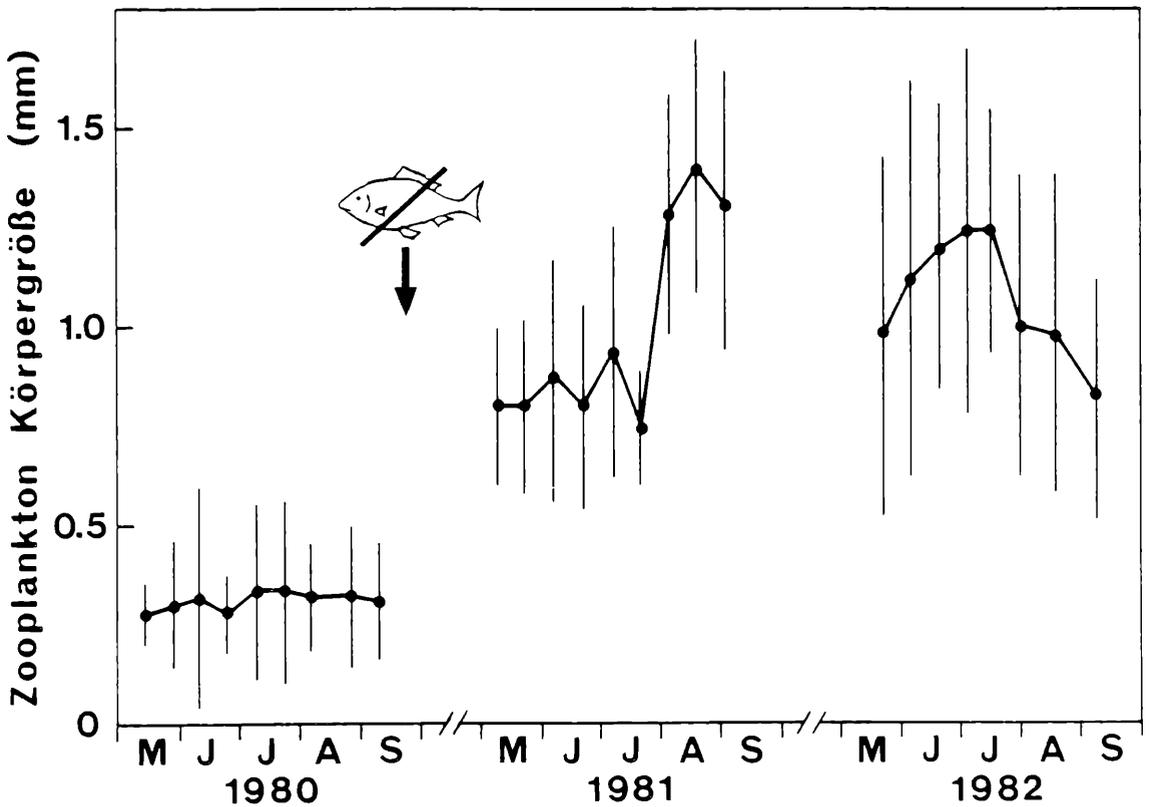


Abbildung 11

Effekt der Elimination der planktivoren Fische auf die Durchschnittsgröße des Zooplanktons im Round Lake, Minnesota. (nach Daten von SHAPIRO and WRIGHT 1984)

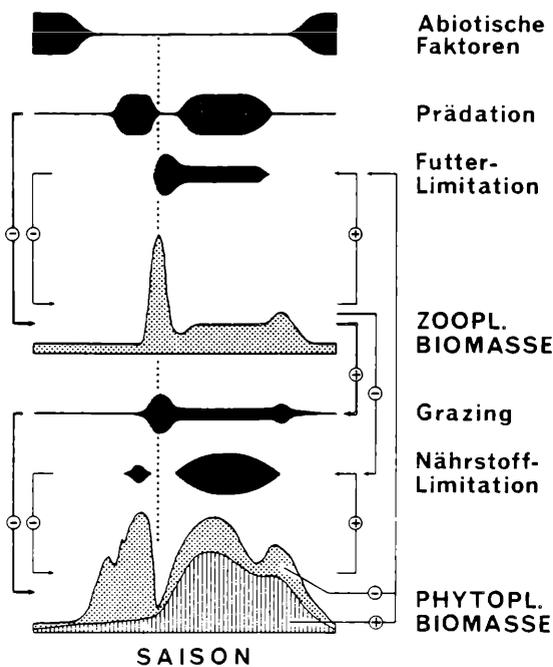


Abbildung 12

Relative Bedeutung verschiedener Mechanismen während der saisonalen Sukzession von Phytoplankton und Zooplankton im PEG-Modellsee (in Anlehnung an SOMMER et al. 1986). Die Dicke der schwarzen Balken gibt die Intensität der Mechanismen an. Phytoplankton-Biomasse geteilt in freißbare (punktiert) und fraßresistente (senkrecht schraffiert) Algen. Die Pfeile bezeichnen Wirkungsbeziehungen.

Auch die Fische werden langfristig durch ihre Ressourcen limitiert. Es ist jedoch unwahrscheinlich, daß eine voraussagbare Struktur in einer Biocoenose entsteht, wenn jede Art unabhängig voneinander durch Selbstregulation begrenzt würde. In vernetzten Systemen erreichen die Arten meistens gar nicht ihre theoretische Kapazität. Ressourcen werden knapp, weil sie durch mehrere Arten genutzt werden, die sich dadurch gegenseitig regulieren. Die Struktur entsteht aus den Wechselbeziehungen der Organismen. Coevolution spielt dabei eine wichtige Rolle. Im Pelagial wirken Konkurrenz um Ressourcen und Prädation zusammen. Die Frage, welcher der beiden Mechanismen wichtiger ist, kann deshalb nur von Fall zu Fall entschieden werden.

Seen als relativ geschlossene, gut abgrenzbare Ökosysteme, machen den Eindruck von homeostatischen Systemen. Sie reagieren auf kurzfristige Störungen von außerhalb oft sehr elastisch (LAMPERT 1978). Ob diese Elastizität aber eine Folge der Selbstregulation des ganzen Systems ist, bleibt fraglich. Störungen, die die biotische Struktur betreffen, können nämlich eine völlige Veränderung des Systems bewirken. Die Einwanderung einer einzigen Fischart kann den Charakter eines Sees grundlegend verändern (BROOKS and DODSON 1965). Die Analogie mit einem vernetzten Regelkreis würde eine Regelgröße erfordern. Es dürfte schwierig sein zu definieren, welches die Regelgröße für ein Ökosystem ist (Diversität? Maximale Energieausnutzung?) und wie die Regelgröße eingestellt wird.

Literatur

- BROOKS, J.L. and DODSON, S.I. (1965): Predation, body size, and composition of plankton. — *Science* 150:28-35.
- DeMOTT, W.R. (1986): The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. — *Oecologia* (Berlin), im Druck.
- GILBERT, J.J. (1985): Competition between rotifers and *Daphnia*. — *Ecology* 66:1943-1950.
- GLIWICZ, Z.M. and SIEDLAR, E. (1980): Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia*. — *Arch. Hydrobiol.* 88:155-177.
- HANEY, J.F. (1971): An in situ method for the measurement of zooplankton grazing rates. — *Limnol. Oceanogr.* 11: 970-977.
- JACOBS, J. (1974): Quantitative measurement of food selection. — *Oecologia* (Berlin) 14: 413-417.
- KERFOOT, W.C., DeMOTT, W.R. and DeANGELIS, D.L. (1985): Interactions among cladocerans: food limitation and exploitative competition. — *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 22: 431-451.
- KNISELY, K. and GELLER, W. (1986): Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton. — *Oecologia* (Berlin) 69: 86-94.
- LAMPERT, W. (1978): Stabilität, Elastizität und Regeneration aquatischer Ökosysteme. — *BIUZ* 8: 33-41.
- (1981a): Toxicity of the blue-green *Microcystis aeruginosa*: Effective defence mechanism against grazing pressure by *Daphnia*. — *Verh. Int. Verein. Limnol.* 21: 1436-1440.
- (1981b): Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on *Daphnia*. — *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 66: 285-28.
- (1983): Biomanipulation — eine neue Chance zur Seensanierung? — *BIUZ* 13: 79-86.
- (1986a): Predictability in lake ecosystems; In: Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis; Schulze, E.D. and Zwölfer, H. (Eds.); *Ecological Studies*, Springer, Heidelberg, im Druck.
- (1986b): Vertical migration of freshwater zooplankton: indirect effects of vertebrate predators on algal communities; In: *Predation: Complex Impacts on Aquatic Communities*; Kerfoot, W.C. (Ed.); University Press of New England, Hanover, N.H.
- LAMPERT, W. and Taylor, B.E. (1984): In situ grazing rates and particle selection by zooplankton: Effects of vertical migration. — *Verh. Int. Verein. Limnol.* 22: 943-946.
- and — (1985): Zooplankton grazing in a eutrophic lake: implications of vertical migration. — *Ecology* 66: 68-82.
- LAMPERT, W. FLECKNER W., RAI H. and TAYLOR B.E., (1986): Phytoplankton control by grazing zooplankton; a study on the clear-water phase. — *Limnol. Oceanogr.* 31: 478-490.
- LARSSON, P., ANDERSON, S., BØRSHEIM, Y., JAKOBSEN, P. and JOHNSEN G., (1985): Individual growth of *Daphnia longispina* in the summer decline phase of the population. — *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 341-350.
- OLSEN, Y., JENSEN, A., REINERTSEN, H., BØRSHEIM, K. Y., HELDAL, M. and LANGELAND, A. (1986): Dependence of the rate of release of phosphorus by zooplankton on the C: P ratio in the food supply, as calculated by a recycling model. — *Limnol. Oceanogr.* 31: 34-44.
- PORTER, K.G. (1977): The plant-animal interface in freshwater ecosystems. — *Am. Sci.* 65: 159-170.
- SCHOBER, U. (1980): Kausalanalytische Untersuchungen der Abundanzschwankungen des Crustaceen-Planktons im Bodensee. — *Diss. Universität Freiburg (Brsig).*
- SEITZ, A. (1984): Are there allelopathic interactions in zooplankton? Laboratory experiments with *Daphnia*. — *Oecologia* (Berlin) 62: 94-96.
- SHAPIRO, J. and WRIGHT, D.I. (1984): Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. — *Freshwater Biol.* 14: 371-383.
- SOMMER, U., GLIWICZ, Z.M., LAMPERT, W. and DUNCAN, A. (1986): The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. — *Arch. Hydrobiol., im Druck.*
- STERNER, R.W. (1986): Herbivores' direct and indirect effects on algal populations. — *Science* 231: 605-607.
- THRELKELD, S.T. (1985): Resource variation and the initiation of midsummer declines of cladoceran populations. — *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 333-340.
- TILMAN, D. (1982): *Resource Competition and Community Structure.* — Princeton University Press, Princeton, N. J.
- ZARET, T.M. (1980): *Predation and Freshwater Communities.* — Yale University Press, New Haven, Co.

Anschrift des Verfassers:

Privatdozent
 Dr. Winfried Lampert
 Abteilungsdirektor am Max-Planck-Institut
 für Limnologie
 Abt. Ökophysiologie
 Postfach 165
 D-2320 Plön

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): Lampert Winfried

Artikel/Article: [Was bestimmt die Struktur von pelagischen Biocoenosen? Die Rolle von Phyto- und Zooplankton-Interaktionen 66-73](#)