

Die Jahressukzession des Phytoplanktons: Ursache und Bedeutung für das marine Ökosystem*)

Victor Smetacek

The plankton community undergoes continuous changes in species composition and biomass in the course of a year. Species succession is more or less repetitive from year to year, although - particularly in coastal areas - considerable variations depending on the environment can occur. Environmental factors such as temperature, salinity, light and nutrient supply, degree of turbulence etc. play important roles in the development of populations. The plankton succession must be regarded as part of the annual cycle of the entire pelagic system; as such, the development of each new population is caused by the interaction of many different factors.

The disappearance of populations from the water column is due to sinking as well as to remineralisation within the water column, the latter either directly by zooplankton grazing or indirectly through detritus formation and bacterial decomposition. The species composition of phytoplankton is an important factor in determining whether the products of pelagic photosynthesis are utilized within the pelagic or benthic food web. Herein lies the importance of phytoplankton succession for the entire marine ecosystem.

Einleitung: Die planktische Lebensgemeinschaft ändert ihre Artenzusammensetzung im Jahresverlauf, wodurch es ebenfalls zu einer Veränderung der Struktur des Nahrungsnetzes kommt. Dieser Artenwechsel, der bei dem Phytoplankton (der photosynthetisierende Teil des Planktons) besonders ausgeprägt ist, wird Sukzession genannt. Das Phänomen der Sukzession ist auf die sich im Jahresverlauf ändernden Umweltbedingungen zurückzuführen (MARGALEF 1958, SMAYDA 1963) und kann daher als eine Widerspiegelung der Verhältnisse im Pelagial betrachtet werden.

Eine charakteristische Eigenschaft des Pelagiens ist die Dynamik der hier ablaufenden Prozesse (ROHDE et al. 1958). Eine detaillierte Untersuchung des pelagischen Systems ist daher nur sinnvoll, wenn die Probennahme in kurzen Zeitintervallen erfolgt, und wenn möglichst viele Parameter erfaßt werden. Dieses ist aber mit erheblichem Aufwand verbunden, nicht nur bei der Probennahme, sondern auch bei der Auswertung der Proben. Hinzu kommt die große Zahl der Schiffsreisen, die zusätzlich mit erheblichem Kostenaufwand verbunden sind.

Im Rahmen des Sonderforschungsbereiches 95 der Deutschen Forschungsgemeinschaft wurde eine solche umfangreiche Untersuchung des pelagischen Teils des Flachwasserökosystems der Kieler Bucht ermöglicht. Diese Untersuchungen, die von 1972 bis April 1974 in kurzen Intervallen stattfanden und in unregelmäßiger Folge danach weitergeführt wurden, sind von der "Planktongruppe Tannenberg" im "Hausgarten" des SFB 95 vor Boknis Eck durchgeführt worden. Die Ergebnisse sind in Form mehrerer Arbeiten erschienen, die jeweils Teilespektre des Systems behandeln (BODUNGEN 1975, BRÖCKEL 1975, MARTENS 1975, PROBST 1975, SMETACEK 1975). Die im Rahmen dieser Untersuchung ermittelten Erkenntnisse über die Sukzession werden hier in kurzer Form dargestellt und dienen als Grundlage für die spätere Diskussion über die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten der Sukzession.

Die Sukzession in der Kieler Bucht: Die wichtigsten Vertreter des Phytoplanktons in der Kieler Bucht gehören im wesentlichen zu den Diatomeen (*Bacillariophyceae*) und den Dino- flagellaten (*Dinophyceae*). Die anderen Gruppen sind biomassenmäßig weniger wichtig. Es sind Flagellaten der Klassen *Chrysophyceae* und *Euglenophyceae* sowie Blaualgen. Die Diatomeen haben meistens eine zylindrische Form und können sowohl fast kugelförmig als auch nadelförmig ausgestreckt sein. Ihre Größe variiert zwischen 5 μ und 300 μ . Die Dino- flagellaten sind sehr vielgestaltig. Es gibt hier ebenfalls fast kugelige Vertreter von nur 5 μ Durchmesser. Andere, wie *Ceratium tripos* haben in etwa das Aussehen eines Ankers und sind ca. 300 μ lang. Die Chrysophycean-Flagellaten stellen den Hauptanteil des Nano- planktons dar und sind meistens kugelige bis tropfenförmige Zellen von unter 10 μ Durchmesser.

Die Beteiligung der verschiedenen Arten an der Gesamtbiomasse des Phytoplanktons ist mit einigen Ausnahmen von Jahr zu Jahr verschieden. Mit großer Regelmäßigkeit stellen die Dinoflagellaten *Exuviaella baltica* (jetzt *Procentrum balticum*) und *Ceratium fusus* den Hauptanteil an der Biomasse im Mai bzw. Oktober dar. Alle anderen Arten sind zwar meistens während einer bestimmten Jahreszeit vorhanden, können aber in manchen Jahren sehr selten sein und in anderen zu Massenvermehrungen gelangen. Die Sukzession des Zooplanktons ist von der relativen Dominanz der einzelnen Arten gesehen viel beständiger von Jahr zu Jahr als die des Phytoplanktons. Hier treten jedoch auch Unterschiede in der Gesamtbiomasse auf, die z.T. auf den Verlauf der Phytoplankton- Sukzession zurückzuführen sind.

*) Beitrag Nr. 202 aus dem Sonderforschungsbereich 95 der Universität Kiel

In Abb. 1 ist die Gesamtbiomasse des Phytoplanktons in der Kieler Bucht anhand der Ergebnisse aus 3 Jahren schematisch dargestellt worden. Der Verlauf dieser Kurve zeigt deutlich, daß die Wachstumsperiode sich von März bis November erstreckt, die sich in 4 Phasen einteilen läßt. Im folgenden sollen diese Phasen näher beschrieben werden:

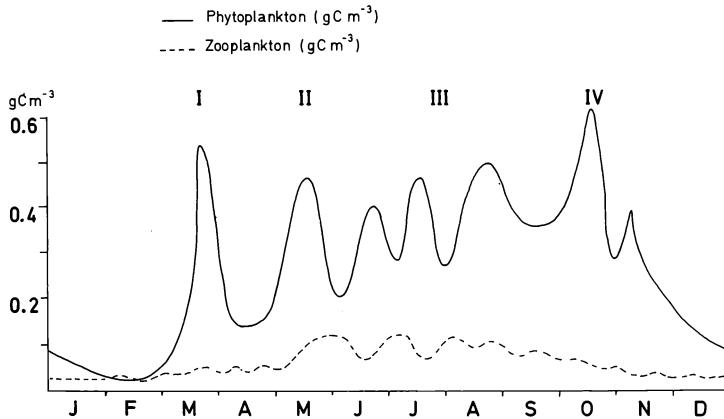


Abb. 1: Schematische Darstellung der Phytoplanktonbiomasse, gemittelt für die ganze Wassersäule im Jahresverlauf. Die 4 Phasen der Phytoplanktonukzession sind in römischen Zahlen angegeben: I = Frühjahrsblüte, II = *Exuviaella*-Blüte, III = Sommerblüten, IV = Herbstblüte(n). Der Verlauf der Zooplanktonbiomasse in gleichen Einheiten wie die des Phytoplanktons ist ebenfalls dargestellt.

I. Die Frühjahrsblüte: Während des Winters wird die Wassersäule mit Nährsalzen angereichert. Die Quantität dieser Nährsalze stellt die obere Grenze für die Biomasse des Phytoplanktons dar und liegt mit erstaunlicher Gleichmäßigkeit jedes Jahr bei $1 \text{ mg-at m}^{-3} \text{ PO}_4\text{-P}$ und $10 \text{ mg-at m}^{-3} \text{ NO}_3\text{-N}$ vor (BODUNGEN 1975). Die Frühjahrsblüte findet im März oder April statt und wird fast immer von Diatomeen gestellt, die zwischen 5μ und 30μ groß sind. Das Wachstum tritt bei einer Beruhigung der Wassersäule ein und verläuft meistens in logarithmischer Form, wobei die Nährsalze fast vollständig verbraucht werden. Danach verschlechtert sich der physiologische Zustand der Population, was zu einer erheblichen Beschleunigung der Sinkgeschwindigkeit der einzelnen Zellen führt (SMAYDA 1974, TITMAN u. KILHAM 1976). Die gealterte Population sedimentiert fast vollständig, und zwar innerhalb von 2 Wochen. Das größere Zooplankton bedarf meistens 3-4 Wochen vom Ei bis zum adulten Tier und kann sich daher auf diese Blüte nicht einstellen. Die direkte Zufuhr von Phytoplanktonzellen zum Boden kommt dem Benthos zugute und ist daher ein Energieverlust für das pelagische System.

II. Die *Exuviaella*-Blüte: Wegen der Massensedimentation der Frühjahrsblüte ist die Nährsalz- und Phytoplanktonkonzentration in der Wassersäule danach sehr gering. Erst die Zufuhr von Nährsalzen aus der Sedimentoberfläche in die Wassersäule während des Monats Mai kann eine zweite Phytoplanktonblüte ermöglichen. Diese Zufuhr findet aber langsam statt und wird von einem motilen Dinoflagellat *Exuviaella baltica* ausgenutzt, der auch imstande ist, in größeren Tiefen zu photosynthetisieren. Vermutlich führt diese Alge auch vertikale Wanderungen durch (WHEELER 1966), die angesichts der entgegengesetzten räumlichen Verteilung des Nährsalz- und Lichtangebots sicherlich ein großer Vorteil sind. Die Biomasse wird langsamer aufgebaut als die der Frühjahrsblüte. Während dieser Phase wächst die Biomasse der größeren Zooplankter - hauptsächlich Copepoden - ebenfalls heran. Diese Blüte führt durch Abweidung durch die Copepoden zum Ausbau der pelagischen Nahrungsquelle. Die Sedimentation ist jetzt viel geringer als im Frühjahr.

III. Während der Sommermonate (Juni - September) kommen mehrere Blüten zur Entfaltung, die in Zahl und Artenzusammensetzung von den hydrographischen Bedingungen abhängen. Es findet ein reger Austausch von Materie innerhalb der Wassersäule statt, weil das pelagische Nahrungsnetz zu dieser Zeit vollentwickelt ist. Trotzdem gehen ein Teil der

Materie durch die Sedimentation von Kotballen und andere Detrituspartikel der Wassersäule verloren. Im und am Sediment ist die Remineralisationsrate sehr hoch. Weil das Sediment die wichtigste Nährsalzquelle ist, reichern sich die bodennahen Schichten mit Nährsalzen an. Bei einer Durchmischung der Wassersäule gelangen Nährsalze relativ plötzlich in die euphotische Zone und bedingen ein erneutes Biomassenmaximum. Die Biomasse und Zahl der Blüten hängt davon ab, wie oft und bis zu welcher Tiefe solche Durchmischungen stattfinden. Viele verschiedene Arten sind an der Phytoplanktonbiomasse beteiligt, und einige von denen werden vom Zooplankton bevorzugt, die während der Sommermonate ebenfalls mit dem Aufbau verschiedener Populationen eine deutliche Sukzession zeigen. Vermutlich wegen dieses selektiven Wegfresses der übrigen Phytoplankter durch die herbivoren Zooplankter kommt es zu einer stetigen Zunahme von großen sperrigen Dinoflagellaten der Gattung *Ceratium*.

IV. Die Herbstblüten: Mit großer Regelmäßigkeit baut der große Dinoflagellat *Ceratium fusus* ein ausgeprägtes Biomassenmaximum im Oktober auf. Der Zooplanktonbestand sinkt während dieser Phase deutlich ab. Daher sedimentiert der größte Teil der von dieser Art gebildeten organischen Substanz. Danach kann es noch zu einer Massenentfaltung verschiedener Diatomeen kommen, wenn die Lichtverhältnisse ausreichend sind und die Wassersäule einigermaßen stabil bleibt. Die Biomasse des Phytoplanktons nimmt während des Winters allmählich ab und erreicht ihren Tiefstand im Februar kurz vor der Frühjahrsblüte.

Die hier beschriebene Sukzession des Planktons ist für die Kieler Bucht typisch. In anderen Seegebieten kann der Verlauf sehr unterschiedlich sein, aber eine Sukzession findet überall statt. Insofern scheint dieses Phänomen unmittelbar mit der besonderen Lebensweise im Pelagial zusammenhängen. SMETACEK (1975) diskutiert die wichtigsten in der Literatur angegebenen Begründungen der Sukzession und Artenzusammensetzung. Er zählt folgende Faktoren auf, die alle mehr oder weniger einen Einfluß auf die Sukzession ausüben:

1. Die Umweltfaktoren Temperatur, Salzgehalt und Licht.
2. Die Rolle der Turbulenz beim Wachstum des Phytoplanktons und als Auslesefaktor zwischen motilen und nicht motilen Formen.
3. Nährsalzkonzentration als Auslesefaktor bei der Zellgröße.
4. Die Art der zur Verfügung stehenden Nährsalze (Ammoniak, Nitrat und Silikat).
5. Selektiver Wegfress durch Zooplankton.
6. Dezimierung der Bestände durch Parasiten.
7. Der Einfluß von gelösten organischen Substanzen.

Das Phänomen der Artensukzession kann nur als Resultante vieler der im Pelagial ablaufenden Prozesse betrachtet werden (SMAYDA 1963). Deswegen ist sie nur als Teil des Jahresgangs des gesamten pelagischen Systems zu begreifen. In den borealen Breiten ändern sich die Lebensbedingungen im Pelagial mit der Jahreszeit, was für terrestrische Systeme auch zutrifft. Der Unterschied liegt jedoch in der zeitlichen Diskontinuität, die das Pelagial charakterisiert. Dies soll im folgenden näher erläutert werden.

SANDERS (1968) beschreibt die zwei Extremformen von Lebensgemeinschaften. Das eine Extrem wird hauptsächlich durch physikalische Umweltbedingungen geprägt und wird als "physikalisch geprägte Gemeinschaft" ("physically controlled community") bezeichnet. Solche Systeme sind verhältnismäßig artenarm, und die Nahrungskette ist einfach, weil plötzliche Änderungen in den physikalischen Umweltbedingungen, die auf das System nachhaltig einwirken, öfter eintreten. SANDERS nennt als Beispiel eine Wüste. Das andere Extrem ist die "biologisch eingespielte Gemeinschaft" ("biologically accommodated community"), die keinen plötzlichen Änderungen der Umweltbedingungen ausgesetzt ist. Weil diese Gemeinschaft "reifer" ist, ist die Zahl der Nischen und damit die der Arten groß, dement sprechend ist das Nahrungsnetz kompliziert. Diese Art Gemeinschaft befindet sich im "steady state", und als Beispiel wird ein tropischer Regenwald angeführt.

Beide von SANDERS beschriebenen Gemeinschaften stellen Extremformen dar, andere vorkommende Gemeinschaften (die von Menschen kontrollierten Gemeinschaften sind ausgenommen) liegen dazwischen, sind aber durchaus von der einen oder der anderen Form abzuleiten. Überträgt man diese Klassifizierung auf das Kieler Bucht-Plankton, so stellt man fest, daß im Jahresverlauf beide Arten von Gemeinschaften auftreten.

Die Frühjahrsblüte ist eine typische "physikalisch geprägte Gemeinschaft". Die plötzlich eintretenden günstigen Umweltbedingungen ermöglichen ein sehr schnelles Wachstum des Phytoplanktons. Dieses rapide Wachstum führt entsprechend schnell zu einer Veränderung der Lebensbedingungen, das System wird übermäßig belastet, die neu entstandene Gemeinschaft geht unter und verschwindet aus der Wassersäule. Die hier produzierte organische Substanz kommt der benthischen Gemeinschaft zugute. PATTEN (1962) beschreibt diesen Vorgang als eine Rückkehr des Systems zum Nullzustand. Die darauffolgende Gemeinschaft, die *Exuviaella*-Blüte, wächst nicht aus der alten heraus, sondern stellt eine neue Erscheinung dar. Insofern ist keine Kontinuität zwischen diesen Pflanzengemeinschaften vorhanden, was sonst für terrestrische Sukzessionen typisch ist. Diese Blüte führt zum Ausbau der pelagischen Nahrungskette. Hierdurch wird bei den höheren Gliedern für eine Kontinuität gesorgt. Deshalb ist diese Blüte als eine Übergangsphase zu betrachten.

In Abb. 2 ist der Übergang zwischen den 2 Phasen anhand der Ergebnisse aus 1972 dargestellt. Die Diskontinuität zwischen den 2 Blüten, insbesondere zwischen den beiden dominanten Arten *Detonula confervacea* und *Exuviaella baltica*, ist hier besonders ausgeprägt und zeitlich weiter getrennt als in anderen Jahren.

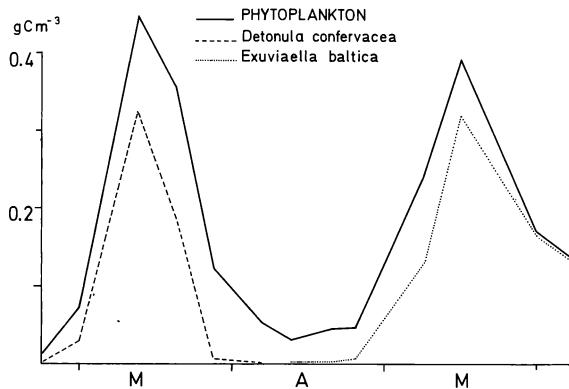


Abb. 2: Die Frühjahrs- und die *Exuviaella*-Blüte 1972. Die Übergangszeit war in diesem Jahr außergewöhnlich lang.

Im Sommer kommt es zu einer deutlichen Artenselektion innerhalb des Gesamtsystems, es entsteht ein kompliziertes Nahrungsnetz, weil aufgrund der stabileren physikalischen Umweltbedingungen eine Vielzahl von Nischen zustandekommen. In Abb. 3 ist das Bild einer typischen Sukzession während dieser Phase dargestellt. Die Zusammensetzung des Phytoplanktons änderte sich grundlegend, und zwar löste der große Dinoflagellat *Ceratium tripos* die nadelförmige Diatomee *Rhizosolenia hebetata* ab, ohne daß die Gesamtbiomasse sich wesentlich veränderte. Dieses System bricht jedoch im Herbst zusammen, wenn sich die Umweltbedingungen ändern. Das System kehrt dann wiederum zum Nullzustand zurück, die Kontinuität wird wieder unterbrochen. Keine der in einem Jahr oder sogar in einer Blüte erfolgreichen Arten kann sich günstigere Ausgangspositionen für die nächste Wachstumsperiode schaffen. Dies ist nur bei standortgebundenen Pflanzen möglich, die hierdurch für eine Kontinuität der Lebensgemeinschaften sorgen.

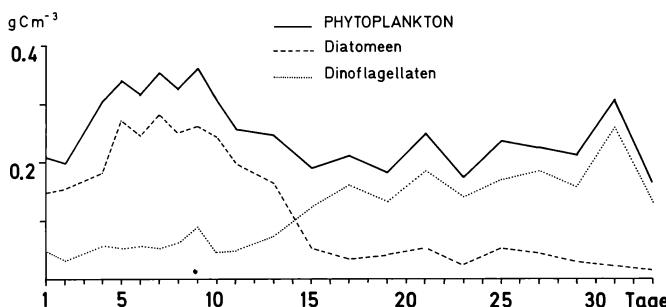


Abb. 3: Eine typische Sommersukzession zwischen Diatomeen und Dinoflagellaten, beobachtet in ein- bis zweitägigen Intervallen im August 1974.

Der oben geschilderte Prozeß spiegelt sich in den deutlichen Unterschieden der Biomasse des Phytoplanktons in der ersten Jahreshälfte gegenüber den geringeren Unterschieden in der zweiten Jahreshälfte wider. Eine über längere Zeit gehaltene hohe Biomasse puffert das System gegen Katastrophen ab und stabilisiert die dort wachsende Gemeinschaft. Dies ist am Beispiel der Wälder deutlich zu ersehen. Im Pelagial kann dieser Zustand nicht herrschen, da das Phytoplankton bei ungünstigen Verhältnissen absinkt, d.h. seinen eigentlichen "Standort" verläßt.

Bei motilen Formen kann dieser Vorgang hinausgezögert werden; bei Phytoplankton mit seinen geringen Schwimmfähigkeiten ist dies weniger ausgeprägt als bei dem motileren Zooplankton und Nekton. Zunehmende Biomasse und Motilität sind im Pelagial oft miteinander gekoppelt, und für die besonderen Bedingungen dieses Lebensraumes wirken beide stabilisierend auf die jeweiligen Populationen. Am deutlichsten ist dies bei dem Nekton (große bewegliche pelagische Tiere, wie z.B. Fische) zu sehen, dessen Population, wenn man von der Fischerei absieht, am ehesten durch den Erfolg oder Mißerfolg ihrer planktischen Larvenformen bestimmt wird (THUROW 1974, STEELE 1974).

Ein deutliches Beispiel für die Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Gliedern des Nahrungsnetzes im Flachwasserökosystem liefert die außergewöhnliche Lage des Frühjahrs 1972 (Abb. 2). Während des Monats März bis April war nur ein sehr kleiner Zooplanktonbestand vorhanden. Mitte April kam es zu einem steilen Anstieg der Zooplanktonbiomasse, bedingt sowohl durch Copepoden, vor allem Nauplien und Copepoditen, als auch durch eine große Anzahl von pelagischen Larven des Benthos (= meroplanktische Larven). Ende April, nach 2 Wochen, war dieser hohe Bestand verschwunden, vermutlich an Nahrungsangelegenheit zugrundegegangen, da die Phytoplanktonbiomasse während des ganzen Aprils außergewöhnlich lange sehr niedrig blieb. THUROW (1974) führte den sehr schwachen Dorschjahrgang für 1972 auf diese Verhältnisse zurück. Die Dorschlarven suchen ihre Nahrung im März / April im Pelagial; weil der Phyto- und Zooplanktonbestand zu dieser Zeit sehr niedrig war, ist ein Großteil von ihnen wahrscheinlich verhungert. Es ist noch unklar, ob endogene Rhythmen oder die gesteigerte Nahrungszufuhr durch Sedimentation der Frühjahrsblüte die unmittelbare Auslösung für das Ablaichen der benthischen Tiere ist. Weder für Dorsche noch für das Benthos scheint der Planktongehalt des Wassers, also das Vorhandensein von Nahrung für die eigenen Larven, der auslösende Faktor zu sein. Sonst wären solche natürlichen Katastrophen wie 1972 nicht möglich.

Die hier aufgestellten allgemeinen Thesen sind unter den besonderen Bedingungen der Kieler Bucht deutlicher zu ersehen als es beispielsweise im offenen Ozean oder in den tropischen Meeresgebieten der Fall wäre. Bekanntermaßen finden auch hier Artensukzessionen statt, die sicherlich unter den gleichen Gesichtspunkten zu betrachten wären wie die Artensukzession in der Kieler Bucht. Einige Faktoren, z.B. das Zooplankton, müssen anders bewertet werden, aber die fehlende Kontinuität dürfte auch für diese Gebiete charakteristisch sein. Die laterale Verfrachtung von Wassermassen spielt hierbei sicherlich eine größere Rolle als in relativ abgeschlossenen Küstengebieten.

Anhand der hier aufgestellten Diskontinuitätsthese der Phytoplanktonukzession lassen sich einige der Besonderheiten des pelagischen Systems erklären, vor allem wird die Widersprüchlichkeit der Angaben in der Literatur verständlich.

HUTCHINSON (1961) betrachtet das gleichzeitige Auftreten vieler Arten im Phytoplankton als Paradoxon. Seiner Meinung nach stellt das Pelagial einen relativ homogenen Lebensraum dar, wo es nicht zur Ausbildung von ökologischen Nischen kommen sollte. Dies würde dann das Nebeneinanderbestehen vieler Arten, wie es im Pelagial tatsächlich der Fall ist, nicht gestatten. In homogenen Lebensräumen gelte das Prinzip der "competitive exclusion", was zur Vorherrschaft einer besonders gut adaptierten Art führt. HULBURT (1970) versucht dieses Paradoxon damit zu erklären, daß es seiner Meinung nach bei der natürlich vorkommenden Individuenzahl zu keiner Konkurrenz um die Nährsalze innerhalb der Phytoplanktonpopulation kommt. Er erklärt dies, indem er von einer hypothetischen nährsalzverarmten Zone um jede Zelle ausgeht, die durch das langsame Absinken der Zellen zu einem "Schweif" wird. Erst wenn diese Zonen verschiedener Zellen sich überlappen, tritt eine Konkurrenz um die Nährsalze bei den betreffenden Zellen ein. Er berechnete, daß eine derartige Konkurrenz erst bei Zellkonzentrationen über $300 \cdot 10^{6-1}$ eintreten müßte. Solche Zellkonzentrationen sind in der Natur äußerst selten, trotzdem ist seit langem gut bekannt, daß Nährsalzmangel oft der begrenzende Faktor für das Phytoplanktonwachstum ist. Wenn Blüten durch Nährsalzmangel beendet werden, müssen auch die Zellen der gleichen Art zumindest zum Schluß der Blüte miteinander in Konkurrenz treten. Insofern kann angenommen werden, daß im Pelagial sowohl intra- als auch interspezifische Konkurrenz vorhanden sein muß, und daß eine Selektion deshalb stattfindet. Der zeitweilige Erfolg einer Art oder einer Gemeinschaft wird jedoch durch plötzliche Veränderungen der Umweltbedingungen unterbrochen. Diese Diskontinuität der natürlichen Gemeinschaften verhindert, daß es zur Entstehung einer Art kommt, die dann das Phytoplankton für längere Zeit an einem gegebenen Ort dominiert bzw. andere verdrängt. Hierin ist auch der Grund dafür zu suchen, warum sich das Phytoplankton evolutionsmäßig im Vergleich zu terrestrischen Pflanzen kaum verändert hat.

Die Phytoplanktonukzession ist auch nicht mit der über mehrere Jahre verlaufenden terrestrischen Sukzession vergleichbar, wie von MARGALEF (1958) vorgeschlagen wurde. Terrestrische Sukzessionen verlaufen allmählich und kontinuierlich, weil die verschiedenen Pflanzengemeinschaften die Entstehung neuer Nischen selber verursachen, die dann von anderen Arten bevölkert werden. Ein ähnlicher Zustand ist im Pelagial nur unter "steady state"-Bedingungen vorhanden, wo es zur Entstehung verschiedener Nischen neben-

einander kommt. Blüten, die eher als "physikalisch geprägt" zu betrachten sind, sind anderen Gesetzmäßigkeiten unterworfen. Es sind diese Blüten, die sowohl von HUTCHINSON als auch von HULBURT als Beispiel angeführt worden sind; andere Autoren haben ihre Untersuchungen an anderen Gemeinschaften durchgeführt, was dann zu unterschiedlichen oder gar widersprüchlichen Angaben führen kann.

Zum Schluß sei nochmals betont, daß sich wegen der freischwebenden Lebensweise seiner Primärproduzenten die Struktur des pelagischen Nahrungsnetzes im Jahresverlauf häufiger verändert. Diese Veränderungen, die als Sukzession verschiedener Gemeinschaften sich jedes Jahr wiederholen, sind eine charakteristische Eigenschaft der marinen Ökosysteme.

Zusammenfassung:

Die planktische Lebensgemeinschaft ändert im Jahresverlauf ständig ihre Artenzusammensetzung und Biomasse. Die Artenfolge wiederholt sich im großen und ganzen jedes Jahr, obwohl, besonders bei Phytoplankton in küstennahen Gebieten, starke Schwankungen auftreten können, die meistens umweltbedingt sind. Umweltfaktoren wie Temperatur, Salzgehalt, Licht- und Nährsalzangebot, Turbulenzgrad usw. spielen beim Aufbau der Populationen die wichtigste Rolle. Die Planktonukzession ist als Teil des Jahresgangs des gesamten pelagischen Systems zu betrachten, insofern ist die Entstehung jeder neuen Population jeweils auf das Zusammenwirken vieler verschiedener Faktoren zurückzuführen.

Das Verschwinden der Populationen aus der Wassersäule erfolgt sowohl durch Absinken als auch durch Remineralisation innerhalb der Wassersäule, direkt durch Zooplankton-Wegfraß oder indirekt über Detritusbildung und bakteriellen Abbau. Ob die primär produzierte organische Substanz dem Aufbau des pelagischen oder des benthischen Nahrungsnetzes dient, hängt zum großen Teil von der Artenzusammensetzung der Phytoplanktonpopulation ab. Hieraus wird die generelle Bedeutung der Phytoplanktonukzession für das gesamte marine Ökosystem ersichtlich.

Literatur:

- BODUNGEN B. v., 1975: Der Jahresgang der Nährsalze und der Primärproduktion des Planktons in der Kieler Bucht unter Berücksichtigung der Hydrographie. Diss. Univ. Kiel: 116 S.
- BRÖCKEL K. v., 1975: Der Energiefluß im pelagischen Ökosystem vor Boknis Eck (westl. Ostsee). Diss. Univ. Kiel: 96 S.
- HULBURT E.M., 1970: Competition for nutrients by marine phytoplankton in oceanic, coastal and estuarine regions. *Ecology* 51: 475-484.
- HUTCHINSON G.E., 1961: The paradox of the plankton. *Amer. Nat.* 95: 137-145.
- MARGALEF R., 1958: Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In (Ed. A.A. Buzzati-Traverso): *Perspectives in Marine Biology*. Los Angeles, Univ. of Calif. Press: 145-158.
- MARTENS P., 1975: Über die Qualität und Quantität der Sekundär- und Tertiärproduzenten in einem marinen Flachwasserökosystem der westlichen Ostsee. Diss. Univ. Kiel: 111 S.
- PATTEN B.C., 1962: Species diversity in net phytoplankton of Raritan Bay. *J. mar. Res.* 20: 57-75.
- PROBST B., 1975: Ein Modell zur Darstellung des pelagischen Kreislaufs in einem marinen Flachwasser-Ökosystem der westlichen Ostsee. Diss. Univ. Kiel: 53 S.
- ROHDE W., VOLLENWEIDER R.A., NAUWERCK A., 1958: The primary production and standing crop of phytoplankton. In (Ed. A.A. Buzzati-Traverso): *Perspectives in Marine Biology*. Los Angeles, Univ. Calif. Press: 299-322.
- SANDERS H.L., 1968: Marine benthic diversity: A comparative study. *Amer. Nat.* 102: 243-282.
- SMAYDA T.J., 1963: Succession of phytoplankton and the ocean as an holocoenotic environment. In (Ed. C.H. Oppenheimer, C.C. Thomas): *Symposium on Marine Microbiology* (Springf., Ill.): 260-274.
- 1974: Some experiments on the sinking characteristics of two freshwater diatoms. *Limnol. Oceanogr.* 19: 628-635.
- SMETACEK V., 1975: Die Sukzession des Phytoplanktons in der westlichen Kieler Bucht. Diss. Univ. Kiel: 151 S.
- STEELE J.H., 1974: The structure of marine ecosystems. Cambridge, Mass. (Harvard Univ. Press): 128 pp.
- THUROW F., 1974: Zur Stärke des Dorschjahrganges 1972 in der westlichen Ostsee. *Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch.* 23: 129-136.
- TITMAN D., KILHAM P., 1976: Sinking in freshwater phytoplankton: some ecological implications of cell nutrient status and physical mixing processes. *Limnol. Oceanogr.* 21: 409-417.
- WHEELER B., 1966: Phototactic vertical migration in *Exuviaella baltica*. *Bot. Mar.* 9: 15-17.

Adresse:

Dr. Victor Smetacek
Inst. f. Meereskunde an der Universität
Abt. Marine Planktologie
Düsternbrooker Weg 20

D-2300 Kiel 1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [7_1978](#)

Autor(en)/Author(s): Smetacek Viktor

Artikel/Article: [Die Jahressukzession des Phytoplanktons: Ursache und Bedeutung für das marine Ökosystem 23-28](#)