

Das Laboratoriumsexperiment in der ökophysiologischen Analyse mariner Ökosysteme

Hans Theede

Analysing features of structure and function in marine ecosystems needs the experiment in the laboratory in close connexion with in situ experiments. Investigations on resistance and metabolism especially can help for a better understanding of the complex of physiological and ecological relations. Findings with single species may promote clarification of ecosystem structure mainly with regard to dependence on environmental parameters.

Die Zusammensetzung mariner Ökosysteme und die in ihnen ablaufenden Vorgänge erfordern oft eine weitere Analyse durch Laboratoriumsexperimente. Nur dadurch können in vielen Fällen die Ursachen bestimmter faunistischer Gegebenheiten geklärt und die einzelnen Prozesse des Stoff- und Energiehaushaltes und deren Verflechtungen richtig erkannt werden. Dies soll an einigen Beispielen verdeutlicht werden.

1. In marinen Ökosystemen des Küstenbereichs werden die Verbreitungsgrenzen vieler Arten in starkem Maße durch abiotische Faktoren (Temperatur, Salzgehalt, hydrostatischer Druck, Sauerstoffgehalt u.a.) bestimmt. Oft ergeben sich dabei deutliche Beziehungen zwischen den Lebensansprüchen der Arten - Entwicklungsstadien und Adulte inbegriffen - und den abiotischen Bedingungen in ihren Vorkommensbereichen. Das läßt sich durch die Kombination zahlreicher, im Freiland gewonnener Daten mit Laboratoriumsbefunden über die ökophysiologischen Potenzen der Arten erkennen (vgl. REMANE u. SCHLIEPER 1971). In diesem Zusammenhang möchte ich an einem Beispiel zeigen, wie *Resistenz-Untersuchungen* bei der Aufklärung der Struktur von Ökosystemen nützlich sein können.

In den Mulden der zentralen Ostsee wird das salzreiche Tiefenwasser vom salzärmeren Oberflächenwasser durch eine permanente Sprungschicht getrennt. Bei längeren Stagnationsperioden führt diese Schichtung zum Auftreten von Sauerstoffmangel in der Tiefe, stellenweise verbunden mit dem Vorkommen von Schwefelwasserstoff. Als Folge davon sind schon fast 100 000 km², also etwa ein Viertel der Ostsee, als toter azoischer Meeresgrund anzusehen (ANDERSIN et al. 1977). Auch in stark belasteten Küstenbereichen kann es bei geringem Wasseraustausch, insbesondere in den wärmeren Monaten, zu Sauerstoffmangel kommen (ARNTZ 1977, ARNTZ et al. 1977). Nun läßt sich ein interessantes Phänomen in den Teilen der zentralen Ostsee und des Finnischen Meerbusens beobachten, in denen die Sauerstoffverhältnisse zwar ungünstig sind, aber noch eine gewisse Makrofauna-Entwicklung erlauben. Hier dominieren neuerdings oft Polychaeten anstelle von Mollusken, die man in früheren Jahren verstärkt antraf (ANDERSIN et al. 1977). Im Bornholmsbecken und in der südlichen Hälfte des Gotlandbeckens sind solche wichtigen Polychaetenarten *Capitella capitata*, *Harmothoe sarsi*, *Scoloplos armiger*, *Terebellides strömi*. Solche Befunde aus der freien Natur könnten zu der Auffassung führen, daß diese Polychaeten besonders gut bei Mangel oder Fehlen von Sauerstoff überleben können.

Wir haben nun im Labor die *Resistenz* zahlreicher mariner Bodentiere aus verschiedenen Biotopen gegenüber O₂-Mangel und dem Vorkommen von H₂S getestet. Dabei zeigte sich, daß unter den Makrofauna-Arten, die in stagnierendem Wasser oder auf schlecht belüfteten Substraten vorkommen, besonders einige Muscheln (z.B. *Astarte*-Arten, *Cyprina islandica*, u.a.) eine extrem hohe Anaerobiose-Resistenz aufweisen (Abb. 1). Die Anaerobiose-Resistenz beruht zu wesentlichem Teil auf zellulären Mechanismen. Von Bedeutung sind dabei die genügende Speicherung von Reservestoffen (z.B. Glykogen), die rentable Energiefreisetzung (z.B. unter Beteiligung der sog. Succinatgärung - ZEBE 1976) und die Fähigkeit, den Energiebedarf zur Aufrechterhaltung der Lebensvorgänge zu drosseln (z.B. durch Herabsetzung der Aktivität - SCHLIEPER 1955). Diese Resistenz ist besonders bei niedrigen Temperaturen ausgeprägt (THEEDE et al. 1969, DRIES u. THEEDE 1974). An den tieferen Standorten der westlichen und südlichen Ostsee können diese Arten längere Stagnationsperioden nur im kühlen Wasser langfristig ertragen.

Insgesamt haben die Laboruntersuchungen eindeutig gezeigt, daß die Resistenz gegenüber Sauerstoffmangel und Schwefelwasserstoff bei bestimmten Muschelarten wesentlich ausgeprägter ist als bei den Polychaeten, auch bei den resistenteren Formen unter ihnen.

Entscheidend für das Vorkommen der genannten Polychaeten an mehr oder weniger tiefen Standorten mit vorübergehendem Sauerstoffmangel dürfte deshalb sein, daß sie wesentlich schneller zur Neubesiedelung eines Substrats in der Lage sind, wenn die hydrographischen Verhältnisse dies vorübergehend erlauben (ARNTZ 1977). Bei zunehmender Verschlechterung der Verhältnisse, d.h. länger andauernder Stagnation und allmählichem Rückgang des Sauerstoffs, verschwinden dann auch diese Polychaeten wieder, so daß azoische Bereiche entstehen.

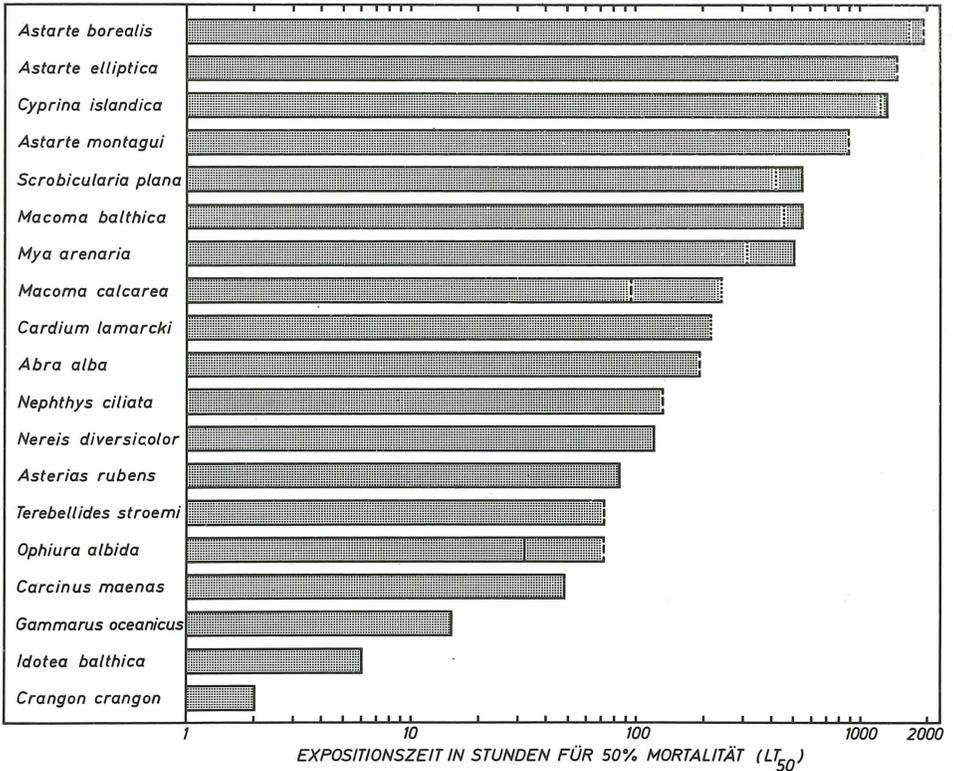


Abb. 1: Anaerobiose-Resistenz mariner Evertebraten aus der westlichen Ostsee. Vergleiche bei 10°C. (Aus: THEEDE et al. 1969).

2. Auch *Stoffwechsel-Untersuchungen* können bei der Aufklärung der Struktur von Ökosystemen nützlich sein, indem sie die physiologischen Anpassungen und Anpassungsfähigkeiten einzelner Stoffwechsel-Leistungen erkennen lassen, die für die Überlebenschancen der Arten in verschiedenen Lebensräumen (z.B. solchen mit unterschiedlich starken Faktorenschwankungen) eine Rolle spielen.

Bei der Untersuchung der Abhängigkeit der Stoffwechselgröße von den Umweltbedingungen ist es wichtig, den physiologischen Zustand der Tiere zu kennen, der sich auf ihr Stoffwechselliveau auswirkt. So ist die Abhängigkeit der Stoffwechselgröße von der Sauerstoffspannung (TAYLOR 1976) oder der Temperatur (NEWELL 1970) auf dem Niveau des Ruhestoffwechsels meist wesentlich geringer als auf dem des Aktivstoffwechsels.

Vergleicht man Stoffwechselraten von marinen Bodentieren aus verschiedenen Biotopen, so zeigt sich, daß anaerobiose-resistente Formen oft vergleichsweise recht niedrige Werte aufweisen. Sie besitzen meist in einem weiten Bereich von Sauerstoffspannungen eine gute Atemregulation. Der kritische Partialdruck kann dabei sehr niedrig liegen, z.B. bei Werten unter 10% Luftsättigung. Im Vergleich dazu ist die Stoffwechselgröße von Formen, die gegenüber Sauerstoffmangel empfindlich sind, im extremen Fall deutlich von der Sauerstoffspannung abhängig (z.B. *Hyas* - DRIES 1975). -

Beim Vergleich einiger ökologisch relevanter Formen, die in der westlichen Ostsee in verschiedenen Lebensbereichen große Bestände bilden, wie *Macoma baltica* (aus dem Flachwasser), *Abra alba* (aus dem tieferen Bereich unter 15 m Tiefe) und *Macoma calcarea* (die *Abra alba* stellenweise verdrängt, besonders wenn man weiter in die Ostsee eindringt), ergibt sich folgendes:

Abra alba weist in einem weiten Temperaturbereich die größte Stoffwechselintensität auf; außerdem besitzt die Art eine sehr ausgeprägte Regulationsfähigkeit der Respirationsgröße in Abhängigkeit von der Sauerstoffspannung, auch bei höherer Temperatur (Abb. 2). Die Resistenz gegenüber Sauerstoffmangel ist aber geringer.

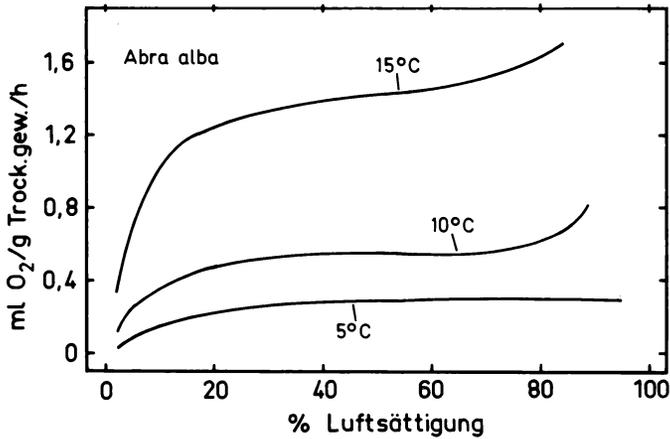


Abb. 2: Einfluß der Temperatur auf die Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von der Sauerstoffspannung bei der Muschel *Abra alba* aus der westlichen Ostsee. (Nach DRIES u. THEEDE 1976, vereinfacht).

Bei *Abra alba* geht der Glykogenabbau während der Anaerobiose wesentlich schneller vor sich als bei den anaerobiose-resistenteren Arten *Macoma calcarea* und *Macoma balthica*. Die stoffwechselaktive *Abra* kann weder bei Hunger noch bei Anaerobiose den Energieverbrauch so stark drosseln wie diese (Abb. 3). Insgesamt ist die stoffwechselaktivere, aber mit einem geringeren abiotischen Potential ausgestattete Muschel (*Abra alba*) in tieferen Bereichen der westlichen Ostsee, wo die Faktorenschwankungen geringer sind als im küstennahen Flachwasserbereich, den anderen genannten Muscheln überlegen (Abb. 4). In der südlichen Ostsee kann die Art aufgrund von geringer Salzgehaltsresistenz nicht mehr vorkommen. An ihrer Stelle tritt dann *Macoma calcarea* häufiger auf. Im Flachwasserbereich der westlichen Ostsee haben dagegen die Arten mit einem größeren abiotischen Potential (d.h. die resistenteren Formen, z.B. *Macoma balthica*) die größeren Vorkommens-chancen (DRIES u. THEEDE 1976, THEEDE 1978).

Diese Beobachtungen liefern ein Beispiel dafür, wie Resistenz- und Stoffwechseluntersuchungen dazu beitragen können, die Vorkommens-chancen einzelner Arten besser zu verstehen: An Standorten mit extremen abiotischen Bedingungen müssen die Arten mit einem hohen abiotischen Potential ausgerüstet sein. In Bereichen mit günstigeren Umweltbedingungen ist eine höhere Aktivität verschiedener Lebensfunktionen offensichtlich für die Konkurrenzfähigkeit von größerer Bedeutung.

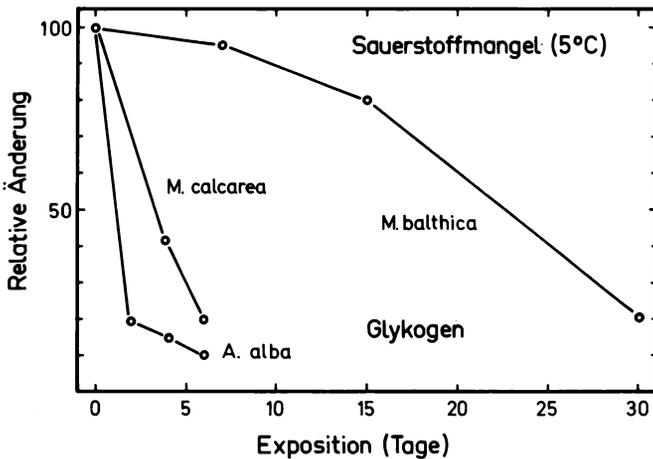


Abb. 3: Relative Abnahme des Glykogengehaltes verschiedener Muscheln während Anaerobiose. 5°C; 19 ‰ S. (Nach DRIES u. THEEDE 1976, verändert).

	MACOMA BALTICA	M. CALCAREA	ABRA ALBA
Verbreitungstyp Vorkommen in der Ostsee	arktisch-boreal westl.:Flachwasser zentral:in allen Tiefen	arktisch-boreal westl. u. südl.: unter 15 m	lusitan.-boreal westl.:unter 15 m
<u>abiotisches Potential</u>			
Temperatur-Resistenz			
a.) Hitze	+ +	-	+ + +
b.) Abkühlung	+ + +	+ + +	+
c.) Gefrieren	+ + +	+	-
Salzgehalts-Resistenz			
a.) Verdünnung	+ + +	+ +	+
b.) Konzentrierung	+ + +	+ +	+
Anaerobiose-Resistenz	+ + +	+ +	+ +
<u>Aktivität/Stoffwechsel</u>			
Respirationsgröße	+ +	+ (+)	+ + +
Regulationsfähigkeit bei O ₂ -Mangel	+ (+)	+ +	+ + +
Geschwindigkeit des Reservestoffabbaus	+	+ +	+ + +

+ + + : groß + + : mittel + : gering - : sehr gering

Abb. 4: Vergleiche des abiotischen Potentials und einiger Charakteristika des Stoffwechsels bei einigen marinen Muscheln aus der westlichen Ostsee.

3. Wenn wir uns *ökologisch-toxikologischen Fragen* zuwenden und Vorhersagen über die Auswirkungen von Abwasser-Einleitungen in ein so komplexes System wie das Meer machen wollen, so erfordert dies eine eingehende Kenntnis der Wirkungszusammenhänge im ökologischen Faktorengefüge. Die Analyse polyfaktorierlicher Systemzusammenhänge ist dabei eine Aufgabe, bei der Laboratoriums-Experimente eine wichtige Rolle spielen können. Es ist selbstverständlich, daß sich diese an den Gegebenheiten in situ zu orientieren haben. Dies soll an einem Beispiel erläutert werden. Bei der Untersuchung der Auswirkungen von Schwermetallen auf marine Organismen ergab sich, daß Hydroidpolypen und Larvenstadien von Muscheln und Krebsen besonders empfindlich reagieren und als Testorganismen für diese Substanzgruppe in Frage kommen. Dabei zeigt sich aber, daß die Empfindlichkeit dieser Organismen gegenüber den akuten Schadwirkungen der Metalle stark von den abiotischen Umweltbedingungen modifiziert wird.

Polypen der thecaten Art *Laomedea Loveni* (die bis in die östliche Ostsee vordringen) reagieren im Experiment bei niedriger Temperatur und hohem Salzgehalt (innerhalb des ökologischen Bereichs) am unempfindlichsten auf Belastung des Meerwassers mit Cadmium. Etwa 80 µg Cd/l sind nötig, um bei der Hälfte der Tiere innerhalb von 7 Tagen irreversible Rückzugsreaktionen auszulösen. Bei höherer Temperatur und niedrigem Salzgehalt werden die Toleranzwerte gegenüber Cd geringer: Bei 17.5°C und 10 ‰ S wird eine entsprechende Rückzugsreaktion schon bei etwa 3 µg Cd/l (ppb) hervorgerufen (Abb. 5).

Dieser Cd-Wert liegt nur etwa 5-6 mal über der Cd-Konzentration, die bisher an den am stärksten mit Cd belasteten Küstenbereichen, z.B. im Inneren der Kieler Förde, ermittelt wurde (THEEDE et al. 1978, SCHOLZ et al. 1978).

Soche Befunde zeigen, daß die Tiere in den Grenzzonen ihrer Existenzbereiche schon durch wesentlich geringere zusätzliche Umweltbelastungen geschädigt werden als unter relativ optimalen Bedingungen. Die unter vollmarinen, "normalen" Bedingungen erarbeiteten Schwellenwerte für die akute Toxizität von Substanzen auf Meerestiere können nicht ohne weiteres auf Flußmündungsgebiete oder die Ostsee übertragen werden, sondern sind wesentlich niedriger anzusetzen.

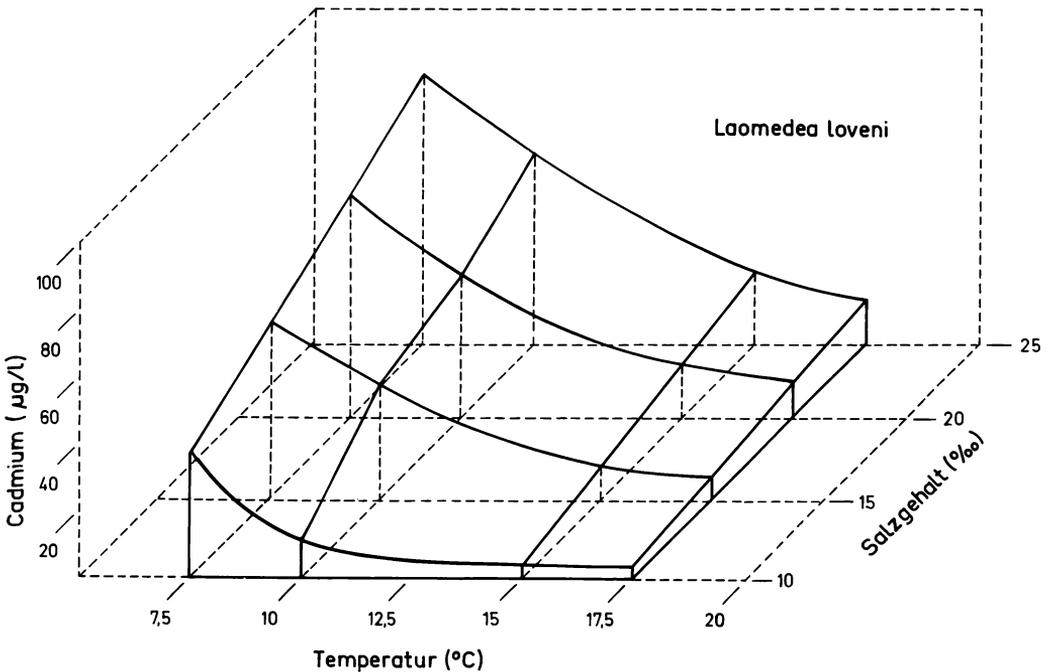
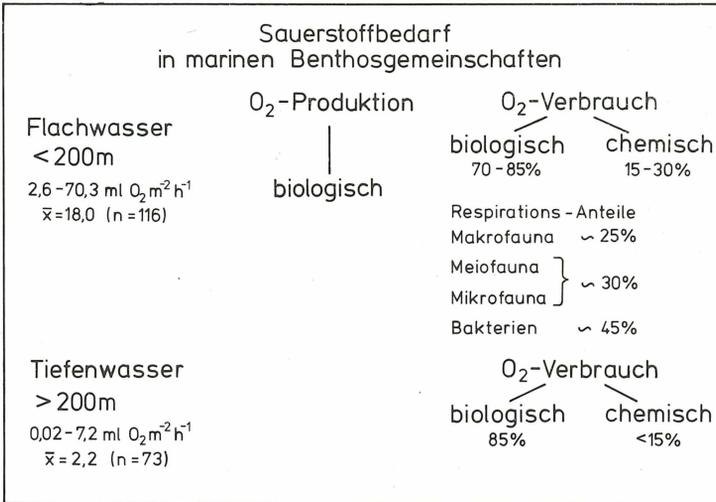


Abb. 5: Reaktionsmuster von Hydroidpolypen der Art *Laomedea loveni* auf Verunreinigung des Meerwassers mit Cadmium ($\text{CdCl}_2 \cdot 2,5 \text{ H}_2\text{O}$) bei unterschiedlichen Temperatur-Bedingungen.
 (Aus der Abbildung ist zu ersehen, bei welchen Bedingungen innerhalb von 7 Tagen irreversibler Rückzug bei 50% der Polypenköpfchen eintritt.)
 (Nach THEEDE et al. 1978).

4. Im Folgenden soll an einem Beispiel auf die *Untersuchung funktioneller Zusammenhänge* in benthischen Ökosystemen eingegangen werden. Die Analyse des Energiehaushaltes und der einzelnen Austauschprozesse in einem Ökosystem erfordert eine enge Verbindung von in situ- und Labor-Experimenten und die Zusammenarbeit von verschiedenen Fachrichtungen. Im Rahmen des Sonderforschungsbereichs SFB 95 (Wechselwirkungen Meer / Meeresboden) analysieren wir u.a. den Sauerstoffhaushalt benthischer Ökosysteme der Ostsee.

Der Sauerstoffhaushalt ungestörter Teilökosysteme läßt sich in situ mit Hilfe von Durchstromkammern, Plastiksäcken oder Glocken verfolgen, die durch Taucher vom Boot aus am Meeresboden gebracht werden, und in denen mit Hilfe verschiedener Elektroden die einzelnen Parameter (Temperatur, Salzgehalt, O_2 -Gehalt) kontinuierlich gemessen werden (SCHRAMM u. MARTENS 1976). Im Laborexperiment wird dann die Rolle einzelner Komponenten und Prozesse im Energiefluß und im Sauerstoffhaushalt weiter analysiert, wobei natürlich auch die modifizierenden Einflüsse der Umweltparameter berücksichtigt werden müssen.

Bei der für die einzelnen Prozesse im Wasser zur Verfügung stehenden Sauerstoffmenge kann man unterscheiden zwischen dem Anteil, der aus der Atmosphäre ins Wasser aufgenommen und durch Wassertransport verfrachtet wird, und der von Phytoplankton- und benthischen Algen produzierten O_2 -Menge. Beim Sauerstoffverbrauch des marinen Benthos läßt sich dann zwischen chemischem und biologischem O_2 -Bedarf unterscheiden. Der biologische O_2 -Bedarf des Benthos gliedert sich in die Respirationsanteile der Makrofauna, der Meio- und Mikrofauna und der Bakterien. Nach den bisher vorliegenden und aus der Literatur bekannten Respirationmessungen liegt der O_2 -Verbrauch des Meeresbodens größenordnungsmäßig zwischen 2.6 und 70 $\text{ml/m}^2/\text{h}$. Dabei überwiegt der biologische Sauerstoffverbrauch und innerhalb der einzelnen Organismengruppen der Sauerstoffverbrauch der Bodenbakterien. Allerdings können die Werte für die einzelnen Gemeinschaften stark variieren (Abb. 6). Im tiefer gelegenen Benthos (unter 200 m Tiefe und darunter) wird der O_2 -Verbrauch geringer. Der O_2 -Bedarf der Böden der Tiefsee ist wesentlich geringer als der des Flachwassers, wobei der biologische Anteil am Gesamt-Sauerstoffbedarf recht groß ist (ZEITZSCHEL u. DAVIES 1977).



**Flachwasser
< 200m**

2,6 - 70,3 ml O₂m⁻²h⁻¹

\bar{x} = 18,0 (n = 116)

**Tiefenwasser
> 200m**

0,02 - 7,2 ml O₂m⁻²h⁻¹

\bar{x} = 2,2 (n = 73)

Abb. 6: Der Sauerstoffbedarf des marinen Benthos. (Nach ZEITZSCHEL, Davies 1977)

Laboruntersuchungen zur Respiration der wesentlichen, an den genannten Standorten vorkommenden Organismengruppen ermöglichen eine Aufschlüsselung der Respirationsanteile einzelner Tiergruppen bzw. Arten (vgl. Abb. 7). In einer Seegrassregion an der schleswig-holsteinischen Ostseeküste (Olpenitz) verbrauchen die Crustaceen entsprechend ihrem großen Biomasseanteil und ihrer hohen Aktivität den größten Sauerstoffanteil. An zweiter Stelle folgen die Muscheln. Der Respirationsanteil der Echinodermen ist aufgrund der geringen Aktivität deutlich kleiner als der Anteil ihrer Biomasse. - An einem anderen

SEEGRAS - REGION

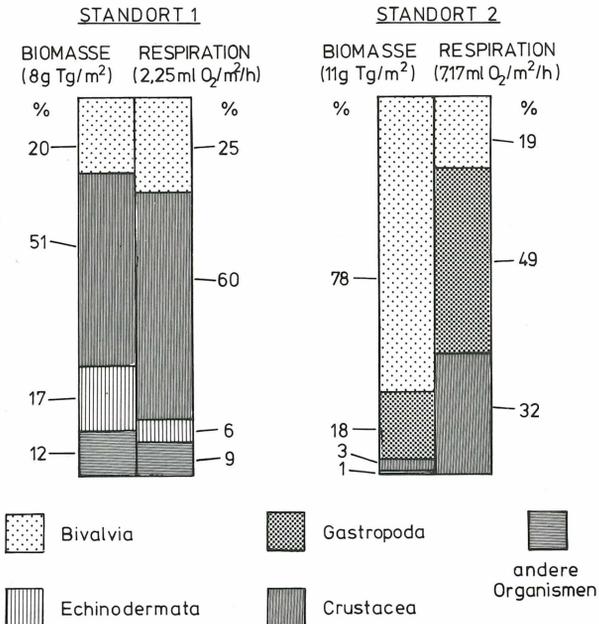


Abb. 7: Anteile einiger Organismengruppen an der gesamten Makrofauna-Respiration der Seegrassregion von zwei Standorten. Station 1: Schleswig-holsteinische Ostseeküste (Olpenitz); Station 2: Südschweden (Kämpinge). (THEEDE u. ASMUS, unveröff.)

Standort in Südschweden (Kämpinge), wo wahrscheinlich aufgrund der durchschnittlich niedrigeren Salzgehalte die Zahl der vorkommenden marinen Crustaceen wesentlich geringer ist, wird die größte Biomasse von Muscheln gestellt (78%). Ihr Respirationsteil liegt aber nur bei etwa 19%, während etwa die Hälfte der Makrofauna-Respiration von den Gastropoden eingenommen wird. Die Crustaceen weisen trotz ihrer geringen Biomasse (etwa 3%) über 30% des Respirationsteils auf. - Die Unterschiede in den Relationen der einzelnen Gruppen zueinander sind einerseits abhängig von der Gemeinschaft, dem Tiefenstandort, der Jahreszeit und den Umweltbedingungen (THEEDE u. ASMUS, unveröff.).

Auch andere Prozesse, z.B. der Haushalt der gelösten organischen Komponenten (besonders der Aminosäuren und Zucker) in isolierten Partialsystemen und die Rolle der einzelnen Komponenten in diesem Zusammenhang werden von uns gegenwärtig nach dem von SCHRAMM (1978) vorgestellten Prinzip analysiert.

Literatur:

- ANDERSIN A.B., LASSIG J., SANDLER H., 1977: Community structures of soft-bottom macrofauna in different parts of the Baltic. In (Ed. B.F. Keegan, P.O. Ceidigh, P.J.S. Boaden): Biology of benthic organisms. Oxford/New York/Toronto/Sydney/Paris/Frankfurt (Pergamon): 7-20.
- ARNTZ W.E., 1977: Results and problems of an "unsuccessful" benthos cage predation experiment (Western Baltic). In (Ed. B.F. Keegan, P.O. Ceidigh, P.J.S. Boaden): Biology of benthic organisms. Oxford/New York/Toronto/Sydney/Paris/Frankfurt (Pergamon): 31-44.
- , BRUNSWIG D., SARNTHEIN M., 1976: Zonierung von Mollusken und Schill im Rinnensystem der Kieler Bucht. Senckenbergiana maritima: im Druck.
- DRIES R.-R., 1975: Der Einfluß der Sauerstoffspannung auf die Stoffwechselgröße einiger Makrobenthosarten der westlichen Ostsee und des Kattegat. Kieler Meeresforsch. 31: 49-57.
- , THEEDE H., 1974: Sauerstoffmangelresistenz mariner Bodenevertebraten aus der westlichen Ostsee. Marine Biology 25: 327-333.
- , - , 1976: Stoffwechselintensität und Reservestoffabbau einiger mariner Muscheln bei herabgesetzter Sauerstoffspannung des Mediums. Kieler Meeresforsch., Sonderh. 3: 37-48.
- NEWELL R.C., 1970: Biology of intertidal animals. London (Logos).
- REMANE A., SCHLIEPER C., 1971: Biology of brackish water: Die Binnengewässer, Bd. 25. Stuttgart (E. Schweizerbart, Nägele u. Obermiller): 372 S.
- SCHLIEPER C., 1955: Die Regulation des Herzschlages der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. bei geöffneten und geschlossenen Schalen. Kieler Meeresforsch. 11: 139-148.
- SCHOLZ N., FISCHER H., THEEDE H., 1978: Toxic effects and accumulation of cadmium in some benthic organisms of the Baltic. (vorgetragen von H. Theede auf dem "5. Symposium der Baltischen Meeresbiologen" vom 29.8. bis 4.9.77 in Kiel). Kieler Meeresforsch. Sonderh. 4: im Druck.
- SCHRAMM W., 1978: Die ökophysiologische Analyse benthischer mariner Ökosysteme: In situ-Methoden und interdisziplinäre Wege. Verh. Ges. f. Ökologie (Kiel 1977).
- , MARTENS V., 1976: Ein Meßsystem für in situ-Untersuchungen zum Stoff- und Energieumsatz in Benthosgemeinschaften. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 3: 1-6.
- TAYLOR A.C., 1976: The respiratory responses of *Carcinus maenas* to declining oxygen tension. J. exp. Biol. 65: 309-322.
- THEEDE H., 1978: Studies on marine macrobenthos species of the western Baltic under oxygen deficiency (vorgetragen auf dem 4. Symposium der Baltischen Meeresbiologen vom 13.-18. Oktober 1975 in Gdansk). Prace Morskiego Instytutu Rybackiego (Gdynia): im Druck.
- , PONAT A., HIROKI K., SCHLIEPER C., 1969: Studies on the resistance of marine bottom invertebrates to oxygen-deficiency and hydrogen sulphide. Mar. Biol. 2: 325-337.
- , SCHOLZ N., FISCHER H., 1978: Synergistic effects of temperature, salinity and cadmium on *Laomedea loveni* (Hydrozoa). Mar. Biol.: im Druck.
- ZEBE E., 1977: Anaerober Stoffwechsel bei wirbellosen Tieren. Vorträge der Rheinisch-Westfälischen Akademie der Wissenschaften, N 269. Opladen (Westdeutscher Verlag).
- ZEITZSCHEL B., DAVIES J.M., 1977: Benthic growth chambers. Com. Int. Expl. Mer.: im Druck.

Adresse:

Prof. Dr. Hans Theede
Inst. f. Meereskunde an der Universität
Abt. Marine Zoologie
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): Theede Hans

Artikel/Article: [Das Laboratoriumsexperiment in der ökophysiologischen Analyse mariner Ökosysteme 59-65](#)