

Über mechanische Schwarmbildung beim Plankton.

Von **Wolfgang Ostwald.**

Mit 7 Textfiguren.

1. Bekanntlich ist von V. H e n s e n das Theorem aufgestellt worden, daß die Verteilung des Planktons speziell in den Meeren eine „annähernd gleichmäßige“ sei, derart, daß zwar qualitative Unterschiede in der Zusammensetzung, nicht jedoch wesentliche quantitative Differenzen, z. B. im Volum oder Gewicht des aus einem gleichgroßen Raum gefischten Planktons an verschiedenen Orten festgestellt werden können. Finden sich Abweichungen von diesem Theorem, wie solche z. B. von der H e n s e n sehen Planktonexpedition selbst in den nördlicheren Gebieten des Atlantik festgestellt wurden, so sind dieselben auf ebenfalls durchaus „gesetzmäßige Ursachen“ zurückzuführen, unter denen meteorologische Faktoren wie Temperatur, Strömungen usw., ferner Ernährungsbedingungen usw. die Hauptrolle spielen.

Dieses Theorem besitzt den Vorteil und den Nachteil, daß es in der gegebenen allgemeinen Form weder bewiesen noch widerlegt werden kann. Je nach der Größe des untersuchten Areals, der Größe des ausgefischten Wasservolums, der Genauigkeit, mit der man die Bestimmung der Planktonmenge ausführen kann oder will, der geographischen Lage des betrachteten Gebietes, der vertikalen Lage der durchfischten Schicht usw. gilt es oder gilt es nicht. Und für alle die Fälle, in denen trotz Gleichheit der aufgezählten Faktoren doch Ungleichmäßigkeiten in der räumlichen Konzentration des Planktons festgestellt werden, stehen die genannten „gesetzmäßigen“ meteorologischen und biologischen Einflüsse für ihre Erklärung zur Verfügung. Mit dem gleichen Rechte und dem gleichen Nutzen ließen sich Paralleltheoreme für die Verbreitung der terrestrischen oder aviatischen Fauna und Flora aufstellen. Denn auch in letzteren Fällen wird ein Forscher kaum den prinzipiellen Zweifel darüber hegen, daß die Ungleichheiten in der räumlichen Konzentration dieser Organismen etwa nicht auf „gesetzmäßige“ Ursachen zurückzuführen wären, wenschon uns diese Gesetze heute vielfach noch nicht bekannt sind.

Es erscheint dem Verfasser viel zweckmäßiger, statt der Aufstellung von Theoremen des bezeichneten Charakters und der Kennzeichnung der „kausalen“ Faktoren der Verbreitung des Planktons als Hilfsgrößen, die letzteren in den Mittelpunkt der Untersuchung zu stellen. Der Verfasser glaubt nicht, durch die Betonung dieser, der H e n s e n sehen Anschauung entgegengesetzten Tendenz etwas besonders Neues gesagt zu haben. Zweifellos sind die interessantesten Aufklärungen über die Ursachen der horizontalen und vertikalen Verbreitung des Planktons gerade mit

Hilfe dieser „Hilfsgrößen“ im Sinne des H e n s e n schen Theorems gemacht worden. Es sei erinnert an die große Rolle der Temperatur speziell für die vertikale Verbreitung des Planktons, sei es, daß dieser Faktor in biologischem oder in vorwiegend mechanischem Sinne als Hauptvariable der innern Reibung des Wassers die räumliche Orientierung beeinflußt, es sei erinnert an die Theorien über den Einfluß der c h e m i s c h e n Beschaffenheit des Mediums, z. B. seines Stickstoffgehaltes auf die Verbreitung des Planktons, an die Rolle von Stromstauungen und kaltem Auftriebwasser für dasselbe Problem usw. Trotzdem, wie gesagt, derartige Forschungen keineswegs neu sind, glaubt der Verfasser doch auch an seinem Teile auf ihre besondere Wichtigkeit hinweisen zu sollen, im Gegensatz z. B. zu dem unverhältnismäßig kleinen Nutzungskoeffizienten der zur Prüfung des H e n s e n schen Theorems unternommenen Untersuchungen. Es ist außerordentlich viel kostbare Kraft verschwendet worden, dieses unbeweisbare Theorem zu beweisen oder zu widerlegen, und zweifellos ist im Banne der Anschauung von der „annähernd gleichmäßigen Verteilung“ des Planktons eine Fülle von Beobachtungen nicht gemacht oder nicht berichtet worden, die gerade für das Verständnis der Wirkungsweise der kausalen „Hilfsgrößen“ von größter Wichtigkeit wären. Dies gilt z. B. mit großer Sicherheit für das in vorliegender Arbeit zu behandelnde Problem der kausalen Ursachen der S c h w a r m b i l d u n g des Planktons.

Am durchgreifendsten läßt sich vielleicht die Unhaltbarkeit des H e n s e n schen Theorems dartun durch die Aufstellung eines Theorems, das fast g e n a u e n t g e g e n g e s e t z t z u d e m von H e n s e n lautet: Die w a h r s c h e i n l i c h s t e V e r b r e i t u n g d e s P l a n k t o n (im Meer, in Seen, Flüssen usw.) ist e i n e u n g l e i c h f ö r m i g e. Natürlich erhebt sich sofort der Einwand, daß hier der eben getadelte Fehler selbst gemacht wird, da auch dieses Theorem weder widerlegt noch bewiesen werden kann. Dies ist indessen keineswegs der Fall. Wenn ein Erscheinungsbereich vorliegt, über dessen Gesetzmäßigkeiten wir nur sehr wenig wissen, über das wir aber trotzdem etwas auszusagen wünschen, so erweist sich als die letzte exakt anwendbare Methode noch die W a h r s c h e i n l i c h k e i t s r e c h n u n g. Die Wahrscheinlichkeitsrechnung lehrt aber, daß in dem vorliegenden Falle, bei einer unbekannt, aber jedenfalls ü b e r a u s g r o ß e n Anzahl von Faktoren, welche die Verbreitung des Plankton beeinflussen, die W a h r s c h e i n l i c h k e i t d e r A n n a h m e e i n e r g l e i c h m ä ß i g e n V e r t e i l u n g p r a k t i s c h u n e n d l i c h k l e i n ist gegenüber der Zahl der möglichen ungleichmäßigen Verteilungsarten. Gegenüber der unendlich großen Anzahl ungleichmäßiger Verteilungsmöglichkeiten (darunter auch z. B. periodisch parallel oder radial geschichteter, kontinuierlich oder diskontinuierlich dichter oder verdünnter werdender Planktonkomplexe usw.) stellt die gleichmäßige Verteilung nur einen einzigen, im strengen Sinne des Wortes s i n g u l ä r e n Fall dar, der also ein Minimum von Wahrscheinlichkeit besitzt. Bei der nicht übersehbar großen Anzahl von Faktoren, welche die Verteilung beeinflussen, und deren Wirkungsweise mit Sicherheit nicht einmal gleichsinnig usw. verläuft, ist eine Äquilibrierung dieser Faktoren mit dem Resultat einer gleichmäßigen Verteilung e i n g e n a u p r a k t i s c h ü b e r h a u p t n i c h t r e a l i s i e r b a r e r Fall. Wenn nun diesem Schluß das Resultat entgegengehalten wird, daß tatsächlich in einigen Fällen eine „praktisch“ gleichmäßige Verteilung des Plankton gefunden worden ist, so muß darauf erwidert werden, daß diese experimentell festgestellte Gleichmäßigkeit eine v ö l l i g w i l l k ü r l i c h e Größe ist, insofern als sie wiederum verschwindet, je genauer der Begriff der Gleichmäßigkeit gefaßt wird, und je genauer die Bestimmungsmethoden sind. Ein Plankton mag z. B. innerhalb willkürlich gesetzter Fehlergrenzen in einem größeren See gleichmäßig verteilt sein, es ist dies aber keinesfalls in jedem Kubikmeter des betreffenden Wasserbeckens resp. der betrachteten Schicht usw.

Der tatsächliche Nutzen dieses Gegentheorems ist nun allerdings ebenfalls ein geringfügiger, nicht darum, weil der Satz nicht bewiesen oder verworfen werden kann — tatsächlich beweist ja die Wahrscheinlichkeitsrechnung die Richtigkeit desselben — sondern weil er wie viele Resultate der Wahrscheinlichkeitslehre so allgemeine Eigenschaften des Erscheinungsgebietes betrifft, daß er über die wirklich charakterisierenden Eigenschaften nichts aussagt. Der Satz wurde auch aufgestellt nur darum, um einmal dem entgegengesetzten Theorem von Hensen zu begegnen, andererseits darum, weil er zweifellos der richtigere Ausgangspunkt für die Untersuchung der kausalen Faktoren der ungleichmäßigen Verteilung des Plankton ist. Denn nun besteht die Aufgabe, aus der unendlich großen Zahl möglicher ungleichförmiger Verteilungen Klassen oder Arten herauszusuchen, die gleiche oder analoge Ungleichförmigkeiten zeigen. Diese so definierten Verteilungsformen sind nun die Ausgangserscheinungen, bei welchen eine kausale Analyse einzusetzen hat.

Eine Gruppe solcher ungleichförmiger Orientierungen des Plankton sind die sogen. Schwärme, Bänke, Schichten, Produktionen (C. Apstein), Ansammlungen (A. Steuer)¹⁾ usw. Näheres über ihre Definition wird im folgenden Abschnitt gesagt werden; hier genügt, daß es sich um häufig periodisch verteilte lokale Anhäufungen des Plankton handelt. Bezüglich der Häufigkeit ihres Auftretens usw. sei z. B. auf das zitierte Werk von A. Steuer (S. 594ff.) hingewiesen. Bemerkte sei nur, daß der Verfasser das Auftreten solcher Bänke von Mikro-, Meso- und Makroplankton sowohl im Süß- wie im Seewasser reichlich aus eigener Erfahrung kennt, wobei namentlich auch kleinere Ansammlungen, z. B. Bänke von weniger als 1 m Durchmesser, aber meist viel größerer Längenausdehnung in Betracht gezogen werden. Zweifellos würden auch wesentlich mehr Beobachtungen sowohl über Zusammensetzung als besonders auch über Maße, Konzentration, Abstand von andern Schwärmen, Änderungen dieser Größen, z. B. bei der Fortbewegung der Schwärme, Geschwindigkeit derselben usw. vorliegen, falls nicht die Hensensche Lehre gerade das Augenmerk von diesen Erscheinungen abgelenkt hätte.

Was nun die kausalen Ursachen solcher Ansammlungen anbetrifft, so ist z. B. von C. Apstein eine sehr interessante mechanische Theorie aufgestellt worden. Bekanntlich ist die Geschwindigkeit eines Stromes in der Mitte größer als an den Peripherien. Planktonen, die sich in einer Strömung befinden oder in sie hineingeraten, werden an der Peripherie langsamer fortbewegt resp. durch Drehung ihrer von der Peripherie abgewandten Seite direkt an die Peripherie getrieben werden. Es findet somit eine passive Ansammlung des Planktons an den Grenzen des Stromgebietes statt. Eine hiermit verwandte Erscheinung ist die Ansammlung des Plankton an der Grenze zweier ganz oder teilweise entgegengesetzt laufender Strömungen. Auch hier gibt es ein Grenzgebiet mit nicht oder schwach bewegtem „tot gelaufenem“ Wasser, in welchem sich das Plankton passiv ansammeln kann (A. Steuer l. c.). Analoge Grenzgebiete treten auf bei den sog. Stromkabelungen, bei welchen die Ströme zwar entgegengesetzt, gleichzeitig aber aneinander vorbeifließen.

Es besteht kein Zweifel darüber, daß die genannten Faktoren wichtige Ursachen für die Bildung von Planktonansammlungen darstellen, und in vielen Fällen die Hauptrolle bei ihrem Zustandekommen spielen. Indessen können sie einen besonders interessanten Typus von Ansammlungen nicht verständlich machen, nämlich die periodisch im Raume hintereinander verteilten Schwärme oder Bänke. Solche „Streifenbildungen“ speziell des Oberflächenplanktons sind aber eine um so interessantere Erscheinung, da sie nicht nur im Meer, sondern vom Verfasser auch mehrfach in Süßwasserseen

¹⁾ Siehe das ausgezeichnete Werk dieses Autors: Planktonkunde (Leipzig und Berlin, 1910), S. 593 ff.

(Kellersee, Plönersee usw.) beobachtet worden sind.¹⁾ Hier sind aber in der Regel größere Strömungen, die zu den nach C. Apstein und A. Steuer mechanisch erklärbaren Ansammlungen führen, ausgeschlossen. Man hat sich also nach weiteren kausalen Prinzipien umzusehen, die neben denjenigen von C. Apstein und A. Steuer für die Entstehung von Planktonschwärmen herangezogen werden können.

2. Es lassen sich nun weitere und sehr allgemeine mechanische Prinzipien anführen, welche zwangsläufig zu einer Schwarmbildung resp. zu dem Auftreten von Bänken oder Schichten des Planktons führen. Es wird dabei unter Schwärmen, Bänken, Schichten usw. eine derartige räumliche Orientierung des Plankton verstanden, bei der periodisch Stellen, die aus relativ eng aneinandergedrängten Planktonmassen bestehen, wechseln mit Stellen, die völlig leer an Plankton sind oder doch letzteres in unverhältnismäßig kleiner „Konzentration“ enthalten. Diese Periodizität der räumlichen Orientierung kann sowohl in vertikaler wie in horizontaler Richtung auftreten. Wir wollen periodische Anhäufung von Plankton in vertikaler Richtung (z. B. bei Vertikalfängen) als „Schichten“, horizontale periodische Planktonansammlungen (wie sie z. B. vom Schiff aus oder am Ufer in den Oberflächenschichten beobachtet werden) dagegen als „Bänke“ bezeichnen. Ich glaube, daß sich diese Definitionen dem Sprachgebrauch einigermaßen anschließen. Ferner sollen lokale Anhäufungen von Plankton, die vorwiegend aus einer Individuenart zusammengesetzt sind, als homogene Schichten oder Bänke, lokale Anhäufungen, die aus Gemischen verschiedener Individuen (und Spezies) bestehen, dagegen als heterogene Schichten und Bänke bezeichnet werden. Es sei dabei betont, daß diese Unterscheidung nicht vom zoologischen, sondern vom mechanischen Standpunkt aus getroffen wird derart, daß z. B. ein Gemisch von Jugendformen und ausgewachsenen Individuen derselben Spezies heterogene Schichten und Bänke bildet. Umgekehrt können, wenschon vermutlich viel seltener, auch Gemische verschiedener Spezies eine homogene Bank bilden, dann nämlich, wenn beide Spezies die gleiche Beweglichkeit haben, d. h. etwa von einer Strömung mit gleicher Geschwindigkeit fortgetrieben werden.

Das allgemeine Prinzip nun, welches zu einer periodischen Anordnung zunächst völlig willkürlich im Raum verteilter kleiner Teilchen führt, ist folgendes: Bewegen sich Scharen von Teilchen mit verschiedener, für ein Teilchen aber konstant bleibender Geschwindigkeit im selben Raume und in derselben Richtung, so treten notwendig nach gewissen Zeiten oder Zeitintervallen periodische Ansammlungen und Zerstreuungen auf.

Die mathematische Ableitung dieses sehr allgemeinen kinetischen Satzes erscheint allerdings als eine Aufgabe von beträchtlicher Kompliziertheit (siehe hierzu die weiter unten zitierten Abhandlungen von Helmholtz). Dagegen läßt sich leicht die Richtigkeit dieses Satzes graphisch an auskonstruierten Beispielen demonstrieren.

Es soll im folgenden diese Beweisführung zunächst ganz allgemein für Teilchen mit den angegebenen kinetischen Eigenschaften durchgeführt werden. Die Analogisierung des Planktons mit derartigen Teilchenscharen, d. h. der Nachweis der Anwendbarkeit dieser Überlegungen auch auf die Bank- und Schichtenbildung des Planktons soll erst nach Erledigung der allgemeinen kinetischen Probleme erfolgen.

3. Textfigur I stellt einen Horizontalschnitt durch einen Haufen von dreierlei Teilchen

¹⁾ Einige Beobachtungen über solche Streifen finden sich auch mitgeteilt in A. Steuer, l. c., S. 595 ff.

dar, die in völlig willkürlicher Weise miteinander gemischt sind. Es finden sich A-Teilchen (\times), B-Teilchen (\circ) und C-Teilchen (\bullet). Als einzige, ebenfalls aber willkürliche, d. h. nicht notwendige



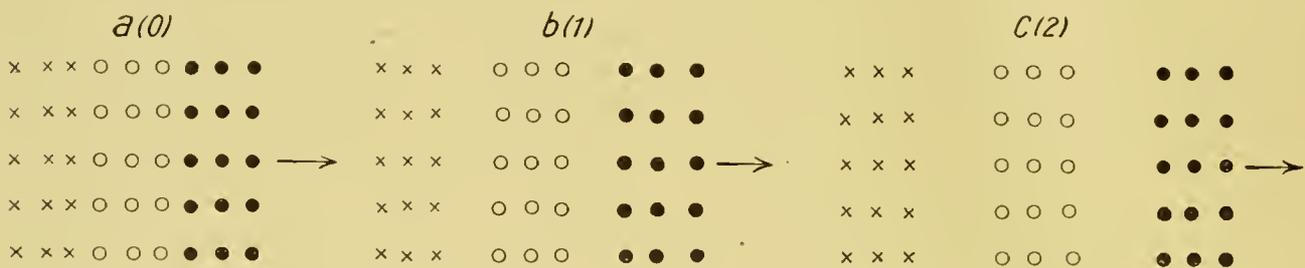
Textfigur I.

Regelmäßigkeit in der Anordnung der Teilchen ist ihr gleicher Abstand von einander, speziell in senkrechter und wagerechter Richtung, hervorzuheben. Diese willkürliche Annahme ist

nur gemacht worden, um die Konstruktion der folgenden Figuren zu vereinfachen; sie ist in keiner Weise maßgebend für die Art der weiter unten erhaltenen Resultate, wie übrigens ohne weiteres aus dem folgenden hervorgehen wird.

Je nach der Bezeichnung mögen nun die Teilchen eine verschiedene Beweglichkeit besitzen, indem z. B. die einen eine größere Masse oder einen größeren Formwiderstand usw. als die andern besitzen. Und zwar sollen sich die A-Teilchen (\times) am langsamsten bewegen lassen, etwas schneller die B-Teilchen (\circ) und am schnellsten die C-Teilchen (\bullet). Im speziellen sollen die A-Teilchen die Beweglichkeit 1, die B-Teilchen eine solche von 1,33... und die C-Teilchen eine Beweglichkeit von 1,66... besitzen. Während also die A-Teilchen in der Zeiteinheit z. B. in der Sekunde einen Weg von der Längeneinheit z. B. einem Zentimeter zurücklegen, wandern die B-Teilchen bei derselben bewegenden Kraft in der Sekunde 1,33... cm, die C-Teilchen in gleicher Zeit 1,66... cm.

Lassen wir nun diesen Teilchenkomplex sich insgesamt in einer Richtung fortbewegen, z. B. in horizontaler Richtung als das Resultat eines horizontal fließenden Stromes oder Windes. Wegen der postulierten verschiedenen Beweglichkeit der drei Teilchenarten wird der Komplex sich nicht völlig unverändert fortbewegen können; er wird vielmehr infolge der verschiedenen Geschwindigkeit, welche

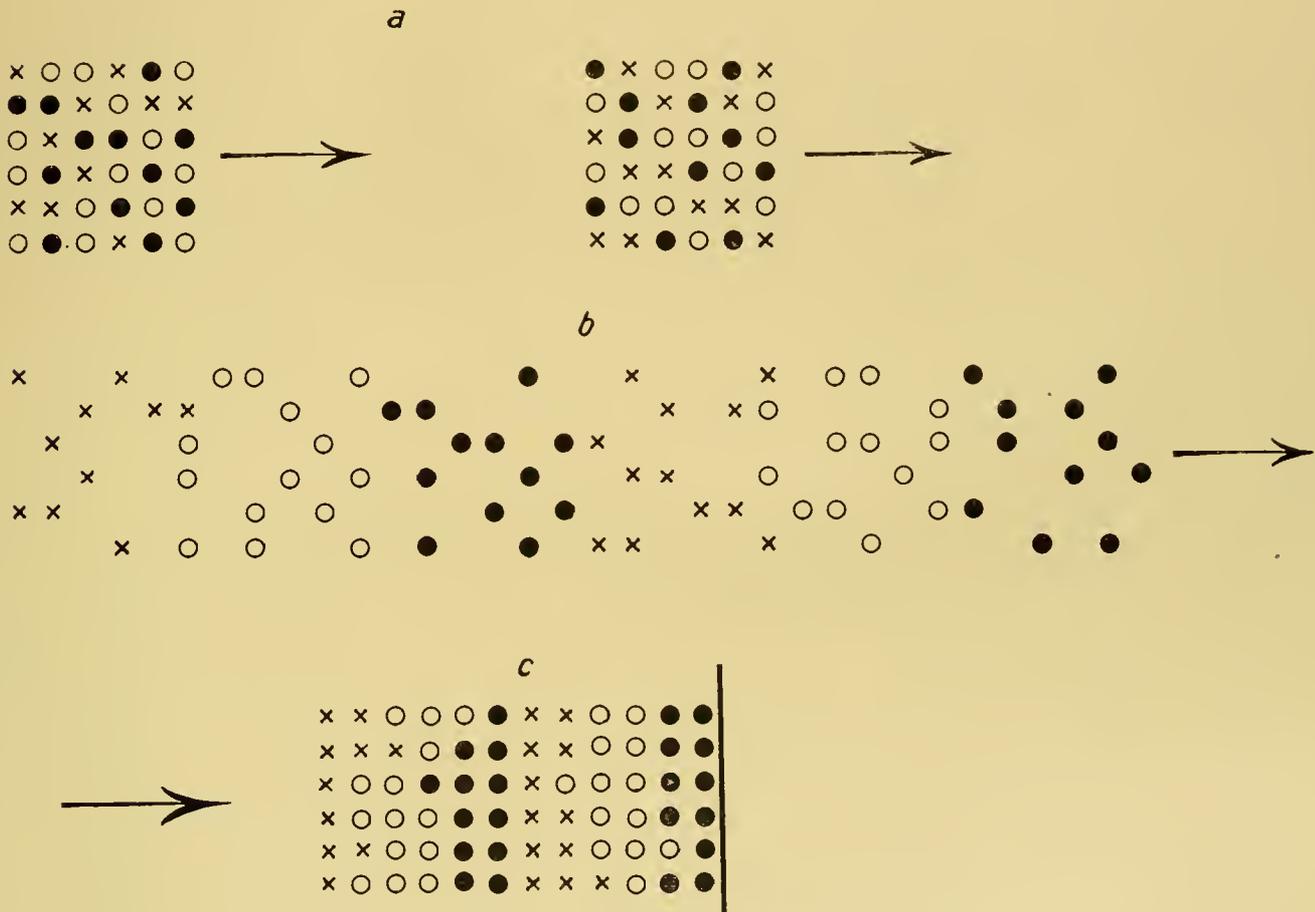


Textfigur II.

die Teilchen beim ersten Strom- oder Windstoß erlangen, in der Bewegungsrichtung auseinandergezogen, „zerblasen“ werden. Dies zeigt Bild 1 in Figur I, welche den Teilchenkomplex darstellt, wie er bei der Bewegung in der Pfeilrichtung nach einer Zeiteinheit aussieht. Zunächst beobachtet man ein allgemeines Breiterwerden des Komplexes, sodann werden aber bereits größere unregelmäßig gestaltete, teilchenfreie Zwischenräume sichtbar. Bild 5 und 10 zeigen den Komplex nach einer Bewegung von 5 resp. 10 Zeiteinheiten. Die Verbreiterung der gesamten „Flocke“ sowie Zahl und Größe der teilchenfreien Zwischenräume nimmt zu. In der Tat führt jede mögliche Anordnung der Teilchen bei der Bewegung unter der gemachten Voraussetzung zu einer lockeren Orientierung der Teilchen.

Gleichzeitig macht sich jedoch in Figur 5 und noch deutlicher in Figur 10 eine weitere Erscheinung bemerkbar, eine Absonderung der Teilchen von gleicher Beweglichkeit, resp. die Bildung von homogenen Bänken. Natürlich kann sich bei gleicher Beweglichkeit (wie angenommen) der Abstand z. B. der A-Teilchen untereinander nicht ändern. Wohl aber sondern sich bei längerer Bewegungszeit und entsprechend zunehmender Verbreiterung des ganzen Komplexes die Schwärme gleichbeweglicher Teilchen voneinander. Die schnellsten Teilchen (\bullet) gruppieren sich an die Spitze des Komplexes, die mittelschnellen (\circ) in der Mitte, und die langsamsten (\times) am Ende. Lassen wir die Bewegung noch

einige Zeit weitergehen, so erhalten wir die unter a, b, c in Textfigur I schematisch wiedergegebenen Bilder. Es entsteht eine streifige Anordnung von Teilchen gleicher Beweglichkeit, zunächst ohne Zwischenräume zwischen den einzelnen Schwärmen. Bei noch weitergehender Bewegung treten diese Zwischenräume allmählich auf, und zwar werden sie um so größer, je länger die Bewegung und je größer der Unterschied in den Beweglichkeiten der Teilchenscharen ist (s. a. w. u.). Andererseits werden offenbar um so mehr Schichten gebildet, je verschiedenartiger die Beweglichkeiten der Teilchen sind; bei zehnerlei Teilchen hätten wir 10 Schichten usw.



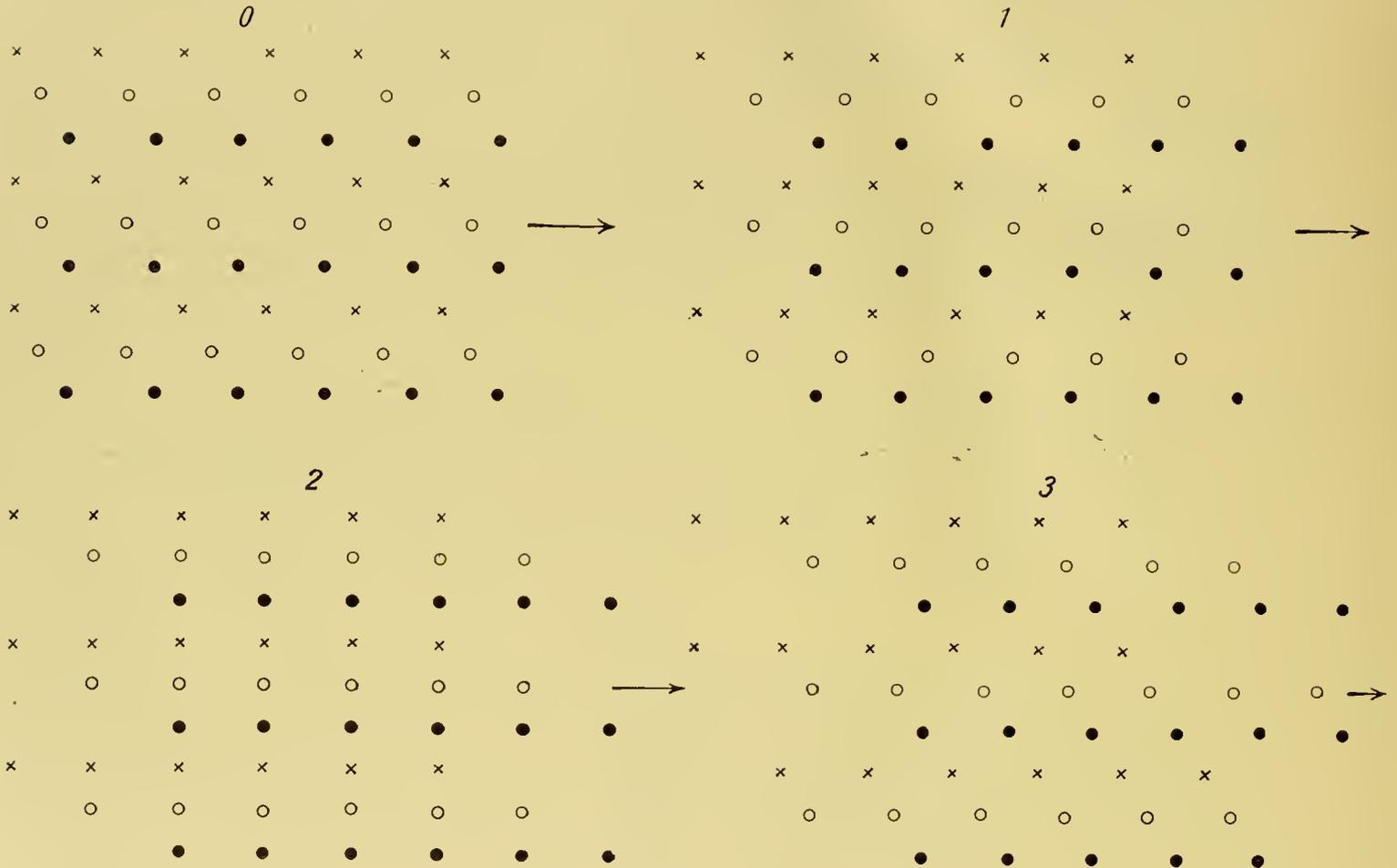
Textfigur III.

Als erste Phase der gleichsinnigen Bewegung eines Komplexes verschieden beweglicher Teilchen ergibt sich mithin das Auftreten homogener Perioden (Bänke oder Schichten).

4. Es ist nun bekannt, daß Schwärme von Plankton keineswegs stets homogener Natur sind, d. h. nur aus periodischen Anhäufungen von gleichbeweglichen Individuen ein und derselben Spezies bestehen. Es bleibt vielmehr noch zu beweisen, daß der jedenfalls viel häufigere und allgemeinere Fall der heterogenen Schwärme ebenfalls rein mechanischen resp. kinetischen Umständen seine Entstehung verdankt resp. verdanken kann.

Dieser Beweis ergibt sich unmittelbar aus der Betrachtung des Verhaltens zweier (oder mehrerer) willkürlich zusammengesetzter Teilchenkomplexe bei gleichsinniger Bewegung. In Text-

figur III sind unter a zwei solche willkürliche Teilchenkomplexe aufgezeichnet, die auch untereinander verschieden sind. Es gilt wieder, daß die B-Teilchen (o) beweglicher sind als die A-Teilchen (x), und die C-Teilchen (●) wiederum beweglicher als die A-Teilchen. Es sei nun angenommen, daß sich die drei Beweglichkeiten verhalten wie 1: 5: 11. Dann erhält man nach der Zeit 1 das unter b dargestellte Bild.¹⁾ Es entstehen mehrfache Perioden, falls die beiden Scharen sich überhaupt im Raume treffen. Der Moment, in dem dies stattfindet, hängt natürlich in erster Linie ab von dem Abstand der beiden Komplexe, sodann aber auch von dem Unterschied in der Beweglich-



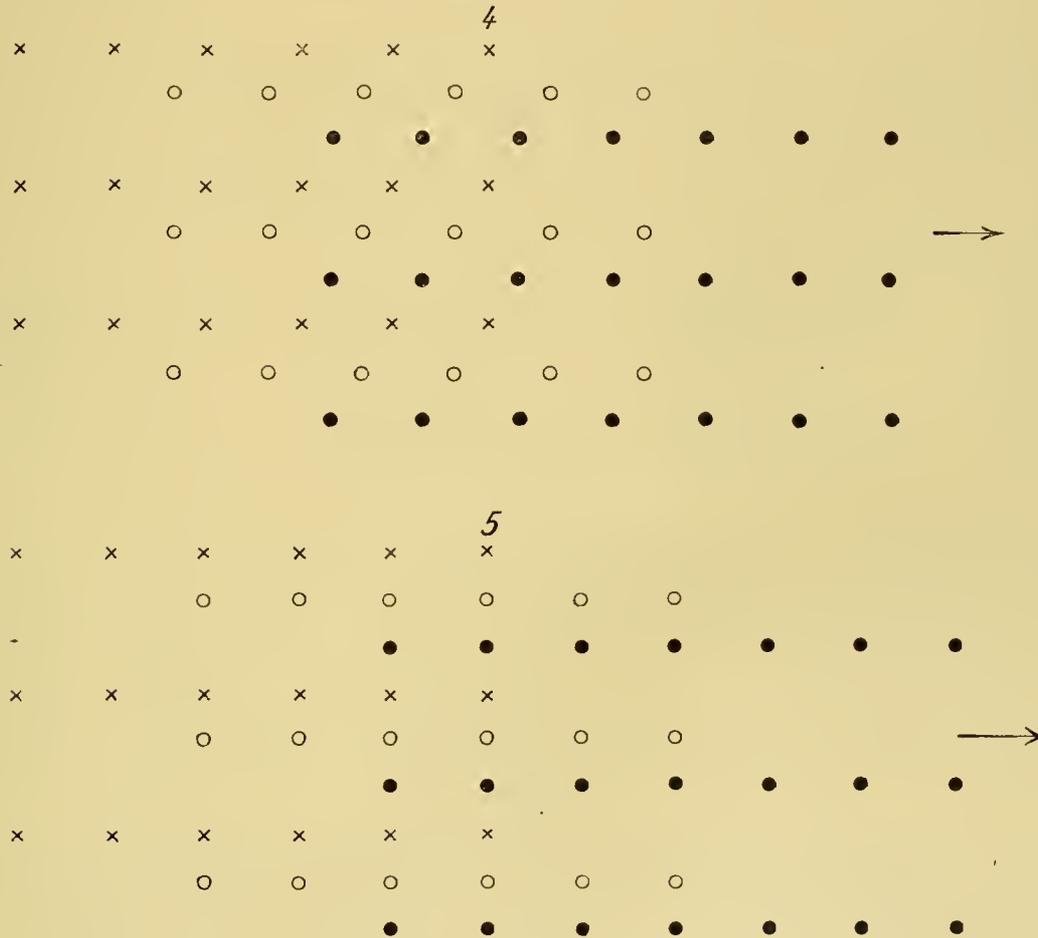
Textfigur IV.

keit der Teilchenarten. Je größer dieser Unterschied, um so länger werden bei gleicher Bewegungszeit die Flocken auseinandergezogen, um so eher werden sie sich treffen.

Die weiteren Umformungen, welche diese zusammengesetzte Flocke bei andauernder Bewegung durchmacht, sind in etwas übersichtlicherer Weise in Textfigur IV dargestellt worden. Bild 0 stellt einen horizontal wie vertikal aus Reihen gleichbeweglicher Teilchen periodisch zusammengesetzten Schwarm dar, wie er also aus der Verschmelzung mehrerer homogen geschichteter Komplexe entsteht. Es ist selbstverständlich, daß statt der einzelnen Reihen auch ganze homogene Schwärme, z. B. die im vorigen Abschnitt beschriebenen Formationen angenommen werden, ohne daß sich das

¹⁾ Bei andern Beweglichkeitsverhältnissen würde sich nur die Zeit, nicht das endgültige Bild ändern.

Resultat grundsätzlich ändert. Die drei Teilchenarten mögen nun die Beweglichkeiten 1, 1,33... und 1,66... haben. Dann erhalten wir nach der Zeit 1 Bild 1. Es findet bei der ersten Bewegung ebenfalls eine Verbreiterung des ganzen Komplexes und eine Lockerung desselben statt, wenschon beides in relativ beschränktem Maße. Die Abstände der Vertikalreihen gehen nur an den beiden Enden des Komplexes (im Sinne der Bewegungsrichtung) über das Normale hinaus. Ganz anders sieht aber der bewegte Komplex nach der zweiten Zeiteinheit aus (Bild 2, Figur IV). Hier ist eine typische heterogene Schwarmbildung eingetreten.



Textfigur IV (Fortsetzung).

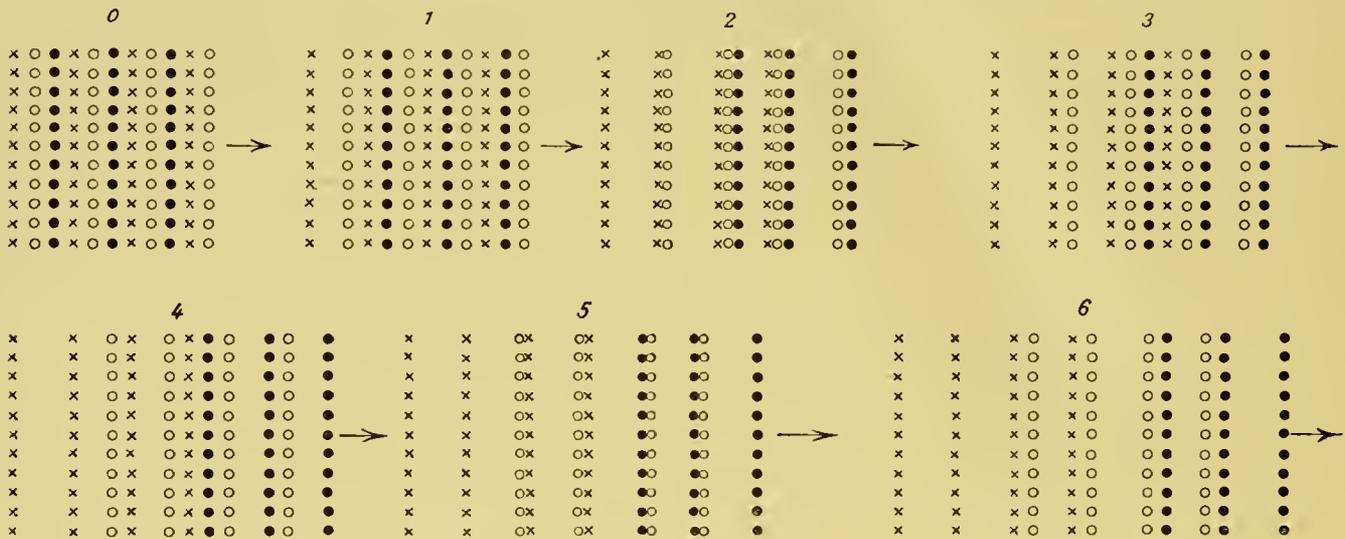
Die Abstände (oder Zwischenräume) der einzelnen Vertikalreihen betragen das Dreifache des normalen Maßes. Gleichzeitig aber haben sich die dreierlei Teilchenschwärme periodisch konzentriert derart, daß jede einzelne Bank aus allen drei Teilchenarten aufgebaut wird.

Von besonderem Interesse erscheint nun, daß bei weiterer Fortbewegung diese typische heterogene Schwarmbildung sich zunächst wieder verwischt. Bild 3 und 4 in Figur IV zeigen zwar wieder die zunehmende Verbreiterung und Lockerung des sich fortbewegenden Komplexes, jedoch nur am „frontalen“ und „apikalen“ Ende des Komplexes eine periodische Bankbildung mit vergrößerten Zwischenräumen. Der Komplex setzt sich m. a. W. hier zusammen aus einem nicht periodisch orientierten Mittelkern und relativ schwach periodischen Endstücken. Charakteristisch ist außerdem für diese Mittelstadien die Tendenz der Endgebiete, wieder zu homogenen Schwarm-

bildungen zu führen. Die Endgebiete des Komplexes enthalten statt dreiteiliger nur zwei- und ein- teilige Schwärme.

Nach 5 Zeiteinheiten ist sodann wieder die typische Periodenbildung erreicht, und es ergibt sich aus dem Verhältnis der gewählten drei Beweglichkeitstypen (1 : 1,33 . . . : 1,66 . . .), daß nach der 2., 5., 8., 11. usw. allgemein nach der 2 + 3ten Zeiteinheit wieder vollständige Periodenbildung mit maximalen Abständen der einzelnen Schwärme usw. eintritt. Nur findet bei immer weitergehender Bewegung auch eine stetig zunehmende „Entmischung“ zu homogenen Schwärmen statt, bis durch Zusammentreffen mit einem zweiten Schwarm das in diesem Abschnitt geschilderte Bewegungsspiel wieder beginnt.

Textfigur V zeigt ein weiteres, vielleicht noch übersichtlicheres Bild der heterogenen Schwarm- bildung aus einem homogen periodisch zusammengesetzten Anfangskomplex. Die Geschwindigkeit der drei Teilchenarten verhalten sich hier wie 1 : 2 : 3. Die Figurenzahlen bedeuten den Zustand des Komplexes nach den gleichbenannten Zeiten. Als Besonderheit dieses Beispiels tritt nach der



Zeit 2 und 5 der Umstand auf, daß 2 resp. 3 Teilchenscharen geometrisch auf dieselben Linien treffen würden. Praktisch ist dies offenbar unmöglich; die Teilchen müssen (falls nur eine Schnittebene in Betracht gezogen wird) nebeneinander zu liegen kommen, allerdings mit minimalen Abständen voneinander. Damit verwischen sich praktisch die Abstände etwas; gleichzeitig tritt aber auch eine theoretisch nicht vorhergesehene Verbreiterung der einzelnen Schwärme ein. — Auch hier sieht man gut, wie bei zunehmender Bewegungsdauer wieder eine Entmischung zu homogenen Schwärmen eintritt. Das Endresultat der heterogenen Schwarmbildung oder die III. Phase dieses Vorganges ist bei genügend langer Bewegungszeit also wiederum die homogene Schwarmbildung, und es wird nur von dem Vorhandensein weiterer homogener Schwarmkomplexe abhängen, ob diese homogenen Schwärme sich wieder zu heterogenen vereinigen oder das Endresultat der passiven Verteilung darstellen.

Wesentlich ist noch die Tatsache, daß diese zweite homogene Schwarmbildung zu größeren, resp. in der Bewegungsrichtung breiteren Schwärmen führt. Durch mehrmalige Wiederholung

dieser Vorgänge: (beliebig gemischter Komplex \rightarrow homogener Schwarmkomplex) + (beliebig gemischter Komplex \rightarrow homogener Schwarmkomplex) + . . . \rightarrow heterogener Schwarmkomplex \rightarrow breiter homogener Schwarmkomplex usw. ist also ein besonders drastisches Mittel zur Bildung ausgesprochener Schwärme gegeben.

5. Es erscheint nun von einiger Wichtigkeit, die Umstände zu diskutieren, welche für die Variation der drei Hauptgrößen periodischer Teilchenansammlungen: Anzahl der Bänke resp. Schichten, Breite der Bänke resp. Schichten und Breite der Abstände zwischen ihnen verantwortlich sind.

Bei der Diskussion sind als erste Voraussetzungen festzuhalten: einmal die Unendlichkeit d. h. beliebige Größe des zur Verfügung stehenden Raumes, andererseits unendliche d. h. beliebig große Bewegungszeiten. Diese Voraussetzungen entsprechen durchaus den Verhältnissen, für welche die vorliegenden Erörterungen überhaupt ange stellt worden sind: einer resp. einigen „Flocken“ Plankton im Meer resp. in einem unverhältnismäßig großen Bewegungsraum, sowie Stunden oder Tage langen Strömungen, Winden usw. Wir haben uns also in beiderlei Hinsicht keine Beschränkungen aufzuerlegen; wir können die Bewegungsformationen nach beliebig langen Bewegungszeiten und -strecken in Betrachtung nehmen.

I. Was nun zunächst die erste Phase, die homogene Schwarmbildung angeht, so ist

a) die Anzahl der Bänke resp. Schichten

zunächst unabhängig sowohl von der absoluten Größe wie von der Konzentration des Ausgangskomplexes. Wie ein Blick auf Textfigur I und II lehrt, ist es für die Zahl der z. B. nach 10 Zeiteinheiten gebildeten homogenen Schwärme völlig gleichgültig, wie groß oder wie konzentriert der Ausgangskomplex ist; in dem gewählten Beispiel entstehen endgültig stets nur drei homogene Schwärme. Dagegen erweist sich die Zahl der gebildeten Perioden in erster Linie bestimmt durch die Verschiedenartigkeit der Beweglichkeiten der Teilchen. Je verschiedener die Beweglichkeiten sind, m. a. W. je größer die Anzahl verschiedener Beweglichkeitstypen ist, um so größer ist die Zahl der gebildeten Perioden. Und zwar ist die Anzahl dieser homogenen Schwärme direkt gleich der Zahl von Teilchenarten, wobei der Begriff der Teilchenart nur ein kinetischer ist, derart, daß zwei Teilchen von verschiedener Beweglichkeit zwei Arten darstellen. Wären in Fig. I statt dreierlei etwa sechserlei Teilchen abgebildet worden, so hätten wir in Bild 10 u. f. nicht 3, sondern 6 homogene Schichten usw. — Desgleichen ist natürlich auch die Anzahl der Schwärme unabhängig von der Bewegungsdauer.

b) Die Breite der Bänke resp. Schichten

ist zunächst unabhängig von der Konzentration, dagegen direkt proportional der absoluten Größe des Ausgangskomplexes. Erstere Folgerung ergibt sich sogleich, wenn man sich z. B. in Bild 10, Figur I alle Teilchen verdoppelt denkt. Die Konzentration wäre dann verdoppelt, die Breite der Bänke z. B. in Bild 10, Figur I bliebe dagegen unverändert. Denken wir uns dagegen den Anfangskomplex O einfach dadurch vergrößert, daß wir den Abstand der Teilchen voneinander verdoppelten, so würden zwar die entstehenden Schwärme lockerer (verdünnter), andererseits aber breiter werden.

Auch die Breite der endgültig gebildeten homogenen Schwärme ist unabhängig von der Bewegungsdauer. Dagegen wird natürlich in den vorbereitenden Entmischungsstadien der ganze Komplex um so breiter, je länger die Bewegung vor sich gegangen ist.

Auf die verbreiternde Wirkung mehrerer hintereinander erfolgender zeitlicher Perioden von homogener und heterogener Schwarmbildung ist bereits oben hingewiesen worden.

c) Die Breite der Abstände zwischen den homogenen Schwärmen ist zunächst direkt proportional der Bewegungszeit. Je länger der Schwarm in der einen Richtung fortgetrieben wird (oder aber auch sich selbst in einer Richtung fortbewegt hat), um so größer werden, wie die Figuren a, b, c Textfigur II lehren, auch die Abstände. Sodann aber stehen die Abstände in enger Beziehung zu den Unterschieden in der Beweglichkeit der einzelnen Teilchenarten. Je größer die Differenz in der Beweglichkeit resp. Geschwindigkeit z. B. zweier Teilchenarten ist, um so stärker werden die schnelleren Teilchen voraneilen, um so mehr werden die langsameren zurückbleiben, um so größer werden mithin die nach gleicher Bewegungszeit vorhandenen Abstände sein.

II. Für die drei Hauptgrößen der heterogenen Schwärme ergeben sich folgende Resultate, wobei stets im Auge behalten werden muß, daß die Ausgangskomplexe heterogener Schwärme stets homogene Schwarmkomplexe sind, wie sie in Textfigur II etc. abgebildet worden sind.

a) Die Anzahl der heterogenen Bänke resp. Schichten ist zunächst unabhängig von absoluter Größe und Konzentration des Ausgangskomplexes. Hier gelten genau dieselben Erwägungen, wie sie oben unter a für homogene Schwärme angestellt worden sind. Die Anzahl der in Textfigur II dargestellten Schwärme ist gleich groß, wenn z. B. der Anfangskomplex auf den doppelten Raum durch Vergrößerung des Teilchenabstandes ausgezogen worden ist, oder aber, wenn z. B. jedes Teilchen verdoppelt würde, ohne die absolute Größe des Komplexes zu ändern. Dagegen wird die Anzahl der heterogenen Schichten direkt bestimmt durch die Anzahl der vorgebildeten homogenen Schichten und ist ihr proportional (abzüglich der homogenen Schichten an den beiden Bewegungsenden des Komplexes). Dies zeigt sich unmittelbar, wenn man z. B. nur die linke Hälfte des Komplexes in Figur V sich fortbewegt denkt; dann würde auch z. B. Bild 6 weniger völlig heterogene Schwärme enthalten.

Dagegen ist die Anzahl der heterogenen Schwärme abhängig von der Anzahl der Teilchenarten resp. Bewegungstypen. Denn denkt man sich z. B. in Textfigur V die A-Teilchen fort, so würden in Bild 1—3 ein (homogener)-Schwarm, in den folgenden Figuren 2—3 Schwärme wegfallen. Je größer die Anzahl der Bewegungstypen, um so mehr Perioden werden gebildet. Ebenfalls nimmt die Anzahl der gebildeten Schwärme zu mit der Differenz in den Werten der Beweglichkeit der Teilchenarten. Denn betrachten wir in Textfigur V nur zweiteilige Systeme, so hätten wir nach der Zeit 2 bei der Kombination von A- und B-Teilchen sieben Schwärme, bei der Kombination B und C (hier ist die Differenz der Beweglichkeiten gleich der Differenz zwischen A- und B-Teilchen) ebenfalls sieben, bei der Kombination A und C (mit der größeren Beweglichkeitsdifferenz) dagegen acht Schwärme. Nach der Zeit 5 wären die entsprechenden Schwarmzahlen 8, 8 und 11 usw.

Ferner ist auch die Bewegungsdauer von Einfluß auf die Zahl der Schwärme bei der heterogenen Schwarmbildung. Wie Textfigur V unmittelbar lehrt, nimmt im allgemeinen mit der Bewegungsdauer die Anzahl der Schwärme zu. Allerdings treten Stadien mit weniger Schwärmen dazwischen auf; z. B. hat Figur 3 nur vier Schwärme, während Stadium 2 bereits 5 hatte. Dann treten jedoch 6- und 7teilige Komplexe auf, und nach noch

längerer Bewegung würden noch mehr Perioden entstehen. Das Auftreten derartiger Minima hängt augenscheinlich von dem besondern Zahlenverhältnis der Beweglichkeiten der Teilchenarten ab.

b) Die Breite der Bänke resp. Schichten

ist zunächst wiederum unabhängig von der Konzentration, dagegen proportional der absoluten Breite des Ausgangskomplexes. Verdoppeln wir die Konzentration der Teilchen ohne Vergrößerung des ganzen Komplexes, so bleibt auch die Breite der entstehenden Schwärme konstant. Vergrößern wir dagegen den ganzen Komplex durch Vergrößerung des Abstandes der Teilchen, oder aber durch Hinzufügen eines gleich oder nicht gleich konzentrierten zweiten Komplexes, so müssen auch die gebildeten heterogenen Schwärme breiter werden. Allgemeiner und einfacher kann man sagen, daß die Breite der heterogenen Schwärme proportional ist der Breite der sie zusammensetzenden homogenen Schwärme. Für letztere gelten aber die obigen Erwägungen, wie aus Abschnitt b unter I hervorgeht.

Dagegen variiert die Breite der Schichten sehr erheblich und in komplizierter Weise mit der Beweglichkeit der einzelnen Teilchenarten. Wie Textfigur V zeigt, brauchen zunächst die einzelnen Perioden keineswegs gleiche Breite zu haben; je nach der Zahl der Bewegungstypen sowie nach der Differenz der Beweglichkeiten haben wir verschiedene Breiten der Schichten. Im allgemeinen wird die Breite der Schichten zunehmen sowohl mit der Zahl der Teilchenarten als auch mit der Größe des Unterschiedes der Beweglichkeiten. Dies erkennt man z. B. aus Textfigur V, wenn man nur zweiteilige Kombinationen vergleicht, sowie einmal die Kombinationen A und B, sowie A und C (im letzteren Falle ist stets noch eine homogene C-Periode am rechten Ende des Komplexes hinzuzuaddieren). Dafür werden natürlich die gebildeten Schwärme um so lockerer sein, je größer der Unterschied in der Beweglichkeit ist. Umgekehrt werden die Schwärme um so dichter sein, je mehr Beweglichkeitstypen auftreten. Die ganze Sachlage wird noch komplizierter dadurch, daß die theoretischen Deckungen der Teilchen, wie sie z. B. in Textfigur V unter 2 und 5 veranschaulicht worden sind, physikalisch oder praktisch unmöglich sind. Statt dieser Deckungen muß natürlich eine derartige maximale Annäherung der Teilchen ebenfalls zu einer Verbreiterung und Verdichtung der Schwärme führen. Das Eintreten von Deckungen andererseits ist wieder abhängig von dem Verhältnis der Beweglichkeiten usw.

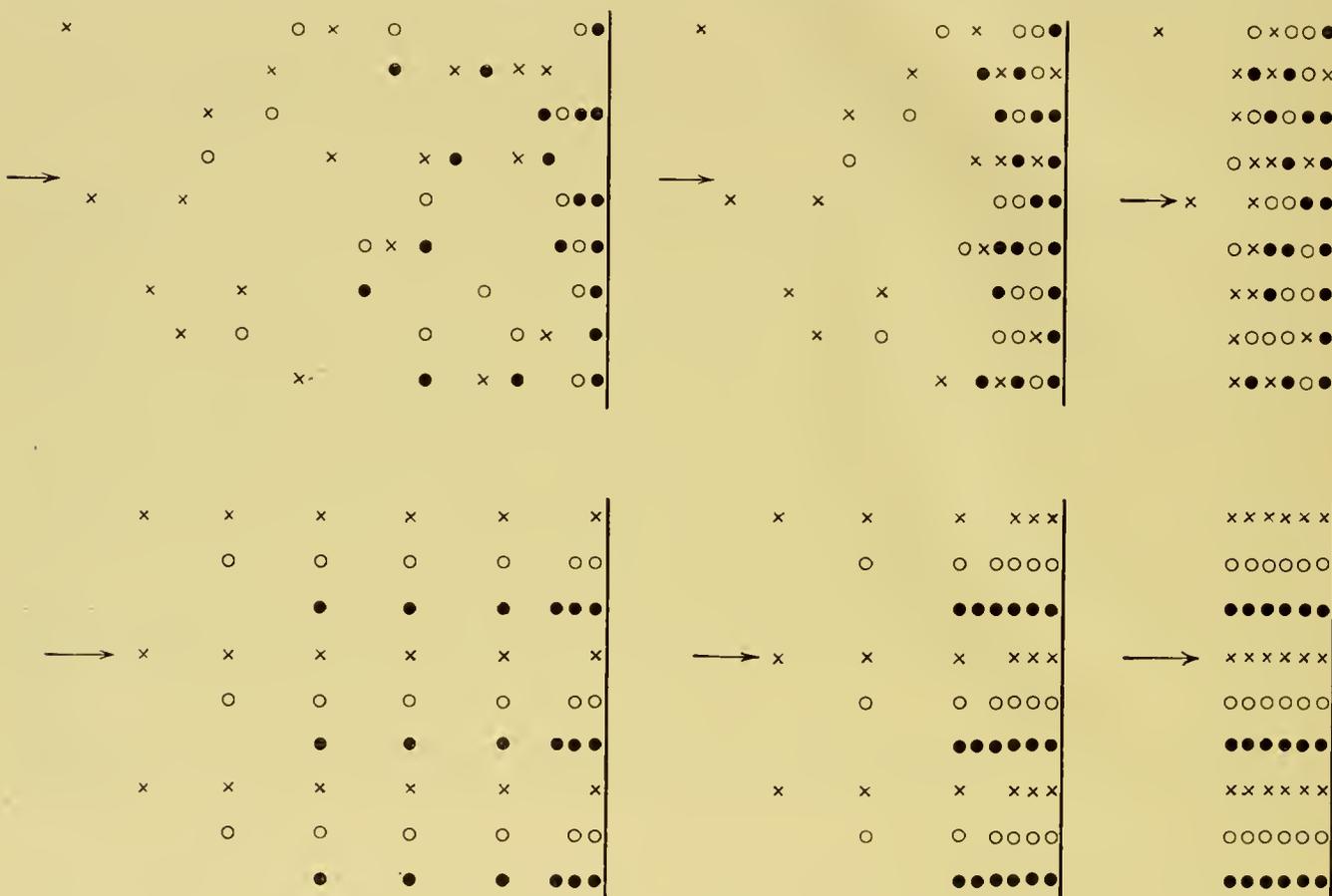
Was den Einfluß der Bewegungsdauer auf die Breite der Schwärme anbetrifft, so geht speziell aus Textfigur 2 hervor, daß diese mit der Zeit in komplizierter Weise ab- und zunimmt. Es findet ein fortwährendes Fluktuieren, Zusammenballen, Auseinanderlösen usw. statt. Nur bei sehr langer Bewegungszeit ergibt sich deutlich eine zunehmende Verschmälerung der Schwärme (siehe Textfigur V, Abb. 5 und 6).

Auch die Breite der heterogenen Schwärme ist schließlich natürlich um so größer, je häufiger vorher abwechselnde homogene und heterogene Schwarmbildungen stattgefunden haben.

c) Die Breite der Abstände zwischen den Bänken oder Schichten variiert zunächst ebenfalls gleichsinnig mit der Bewegungsdauer, wie Textfigur V zeigt; die Abstände werden durchschnittlich zunehmend größer. Ferner sind die Abstände um so größer, je größer die Differenz in den Beweglichkeiten der Teilchen ist (siehe das oben über den Abstand homogener Schwärme Gesagte). In diesem Punkte verhalten sich die Abstände analog wie die Breiten der Schwärme. Umgekehrt aber werden die Abstände um so kleiner

(die Schwarmbreiten um so größer), je größer die Zahl der Bewegungstypen ist. Je geringfügiger die Beweglichkeitsunterschiede zwischen hintereinander sich bewegenden Teilchen sind, je mehr Teilchenserien sich m. a. W. in eine gegebene Beweglichkeitsdifferenz teilen, um so kontinuierlicher, lockerer, ausgebreiteter werden die Schwärme, um so geringer also auch die Abstände.

6. Anhangsweise sei hier kurz noch auf die Erscheinungen eingegangen, die eintreten, wenn die Bewegung eines gemischten, homogen periodischen und heterogen periodischen Komplexes einseitig gehemmt wird. Bei Vertikalbewegungen treten solche Hemmungen auf bei den



Textfigur VI.

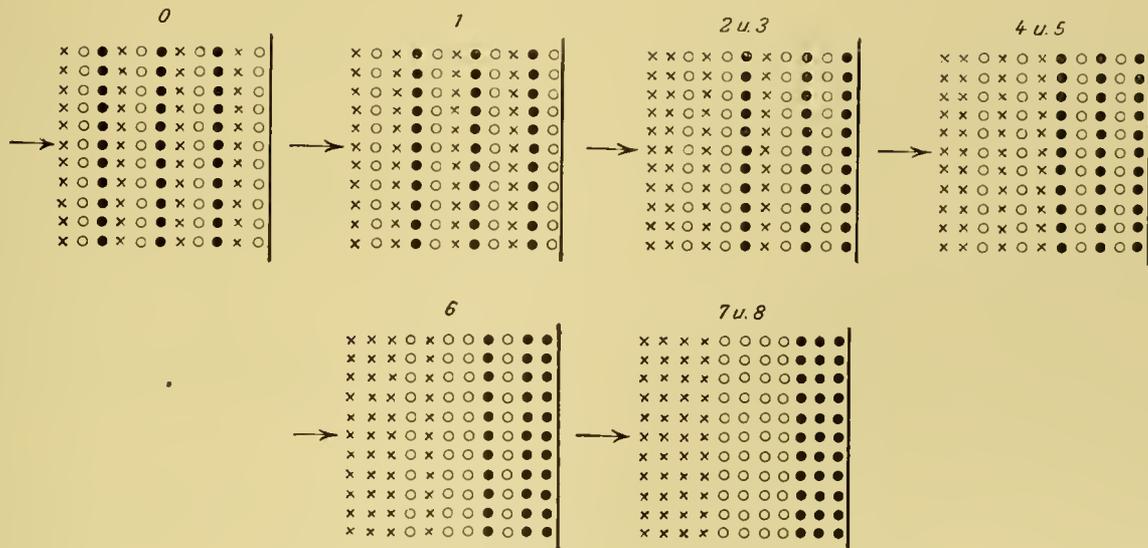
Erscheinungen der Sedimentation oder Aufrahmung; bei Horizontalbewegungen z. B. in natürlichem Wasser, ergeben sich die Vorgänge des Anschwemmens (z. B. an das Ufer). Es tritt in diesen Fällen eine zunehmend dichtere Lagerung der Komplexe ein; die Abstände der Teilchen voneinander verringern sich (ihre Konzentration steigt), es verschwinden die Abstände d. h. die Schwarmbildung verwischt sich zunehmend, und schließlich entstehen dichtgelagerte, je nach der Formation des gehemmten Komplexes verschieden strukturierte „Ablagerungen“.

Derartige Ablagerungsvorgänge sind in Textfigur III, Bild c, ferner in den Textfiguren VI und VII veranschaulicht worden. In Textfigur VI ist der zeitliche Verlauf solcher Ansammlungen geschildert worden; die obere Figurenreihe stellt einen Komplex dar, der sich in homogener Schwarm-

bildung befindet, die untere die allmähliche Ansammlung eines in heterogener Schwarmbildung befindlichen Komplexes. Textfigur VII endlich stellt die Ansammlungen dar, welche jedes Stadium der in Textfigur V wiedergegebenen Komplexe bilden würden, falls die letzteren plötzlich durch irgend eine Grenzschicht in ihrer Bewegung gehemmt werden würden. Aus den Figuren ergibt sich ohne weiteres die große Mannigfaltigkeit der möglichen „Stratifikationen“, die bei den genannten Vorgängen auftreten können, je nach dem *A u g e n b l i c k e* resp. dem Formationsstadium, in dem die Hemmung eingetreten ist.

7. Es erhebt sich nun die wichtige Frage, inwieweit die vorstehenden Überlegungen auf *Schwarmbildungen des Planktons* anwendbar sind, m. a. W., inwieweit wir Planktonen mit den bisher betrachteten Teilchen identifizieren können.

Als erste und vielleicht wichtigste Voraussetzung für die Entstehung räumlich periodischer Schwärme nach dem geschilderten Prinzip erscheint die Annahme der *Gleichförmigkeit*



Textfigur VII.

der passiven Bewegung eines Planktonen z. B. in einer Strömung oder vor einem Winde von konstanter Stärke. Diese postulierte Gleichförmigkeit steht im Gegensatz etwa zu einer zunehmend beschleunigten oder verlangsamten Bewegung der Planktonen, wie wir solche Bewegungen z. B. beim freien Fall und Wurf (in der Luft) vor uns haben. Es lassen sich nun zwei, in letzter Linie auf denselben Faktor hinauslaufende Gründe für die Annahme anführen, daß die Mehrzahl der Planktonen tatsächlich dem sog. *Stokes'schen* Gesetze gehorcht, gemäß welchem die Bewegungsgeschwindigkeit direkt und konstant proportional der Größe der bewegenden Kraft ist.

Zunächst ist das *Stokes'sche* Gesetz aufgestellt, sowie vielfältig von physikalischer Seite geprüft und gültig befunden worden für sehr kleine Teilchen. Es gilt für Teilchen von maximal der Größe etwa von Regentropfen, sodann aber für alle kleineren Teilchen hinab bis fast zu Moleküldimensionen.¹⁾ Ein großer, vielleicht der vorwiegende und charakteristische Teil des Planktons besteht aber bekanntlich gerade aus mikroskopischen Individuen. Sodann aber ist eine Gültigkeit des *Stokes'schen* Gesetzes auch für größere Körper anzunehmen, für den Fall nämlich,

¹⁾ Siehe hierüber *Wo. Ostwald*, *Grundr. d. Kolloidchemie*, 3. Aufl., S. 254 (1912).

daß es sich um gleichbleibend starke Bewegungskräfte und dementsprechend um gleichbleibend große Reibungswiderstände handelt. Unter den hier in Frage kommenden kosmischen Verhältnissen kann eine Wind- oder Stromstärke in vielen Fällen durchaus als konstant aufgefaßt werden. Ein größerer Plankton z. B. eine Vellella, wird von einem solchen Wind oder Strom im ersten Augenblick eine zunehmend beschleunigte Bewegung erhalten, sehr bald aber eine konstante maximale Geschwindigkeit annehmen, die direkt proportional ihrer Masse und insbesondere ihrem Bewegungswiderstand ist, welcher letzterer sich wiederum zusammensetzt aus den innern Reibungen von Wasser und Luft sowie dem Formwiderstand des Tieres. Aus diesen Gründen ist die Voraussetzung obiger theoretischer Überlegungen, die Gleichmäßigkeit der Bewegung, zweifellos weitgehend gültig auch für das Plankton.

Auf der andern Seite sei aber nachdrücklich hervorgehoben, daß die Gleichmäßigkeit der Bewegung nur die Voraussetzung ist für den Fall, daß die Schwarmbildung genau in der oben beschriebenen Weise erfolgt. Dies ist aber durchaus nicht notwendig. Es müssen ebenfalls Perioden entstehen, wenn die Teilchen oder auch nur eine Art derselben usw. zum Beispiel eine stetig zunehmende Geschwindigkeit hätten. Die Auskonstruktion eines derartigen Beispiels ergibt, wovon sich der Verfasser überzeugt hat, durchaus ebenfalls Schwärme, nur von anderer Zahl, Form und von anderem Abstand. Die ganze Frage nach der Gültigkeit des Stokes'schen Gesetzes auch bei den passiven Bewegungen des Planktons ist nur darum erhoben worden, um eventuell eine Vereinfachung der Analyse durchführen zu können und um eine direkte Übertragung der oben unter dieser Voraussetzung auskonstruierten Fälle auf das biologische Gebiet zu ermöglichen. Obschon also, wie erwähnt, die Gültigkeit des Stokes'schen Gesetzes auch für die passiven Bewegungen des Planktons durchaus anzunehmen ist, so wird das Hauptresultat vorliegender Erörterungen keineswegs durch ein eventuelles Versagen dieses Gesetzes in einzelnen Fällen irgendwie berührt.¹⁾

Für die erste Phase der Schwarmbildung, die homogene Schwarmbildung, sind nun keine weiteren Voraussetzungen nötig, als daß ein heterogener Planktonkomplex sich einige Zeit in derselben Richtung fortbewegt. Wie schon zu Anfang erwähnt, können solche zunächst passive Bewegungen durch Strömungen in horizontaler und vertikaler Richtung, ferner aber durch Winde zustande kommen, die etwa Schwärme von „Grenzflächenplanktonen“ wie etwa Vellella, Scapholeberis usw. bilden können.

Eine Voraussetzung für das Auftreten vollständig ausgebildeter homogener Schwärme ist nun das lokale Vorhandensein irgend eines unregelmäßig zusammengesetzten Planktonkomplexes resp. das Vorhandensein eines Stückes freien Raumes in der Bewegungsrichtung, innerhalb welches die Ausbildung der Perioden erfolgen kann. Es ist nun schon in der Einleitung darauf hingewiesen worden, daß diese Annahme ein fast selbstverständliches Resultat der Erfahrung ist. Es kommt durchaus nur auf die Größe des betrachteten Raumes an, innerhalb dessen man Gleichmäßigkeit oder Ungleichmäßigkeit in der Verteilung des Planktons konstatieren will, und es ist nicht weiter zu beweisen, daß bei genügend kleinem Beobachtungsgebiet sowohl lokale (wenn auch völlig unregelmäßige) Anhäufungen von Plankton als auch freie resp. planktonarme Gebiete reichlich vorhanden sind.

¹⁾ Auch hier fehlen, wie an vielen Stellen der Planktonkunde, noch die einfachsten (darum aber fundamentalen) experimentellen Untersuchungen, z. B. über die mathematische Form der Sinkgeschwindigkeit von Planktonen. Solche Versuche wären ohne größere Schwierigkeiten z. B. an narkotisierten Tieren in Meßzylindern oder kalibrierten Glasröhren mit dem horizontal gelegten Mikroskop anzustellen usw.

Überdies führt die Biologie des Planktons selbst zu solchen lokalen Verdichtungen und Verdünnungen. Wenn sich eine Diatomee teilt, oder ein anderer Organismus gleichzeitig in zahlreichere Tochterorganismen zerfällt, so entsteht sofort eine lokale Konzentrationserhöhung. Desgleichen finden lokale Ansammlungen statt, wenn sich männliche und weibliche Individuen zu Kopulationszwecken nähern. Ferner entstehen lokale Verdichtungen um Stellen größerer Nahrungskonzentration, z. B. in der Umgebung eines flottierenden oder sinkenden verwesenden größeren Organismus. Sodann können lokale Verdichtungen und Verdünnungen entstehen auf Grund der verschiedenartigsten Tropismen: positiver und negativer Chemotropismus, Phototropismus auf leuchtende Organismen hin usw. Schließlich müssen alle Unregelmäßigkeiten im Bewegungszustande des Mediums (Wirbel, Stauungen, Stromkabelungen, die Resultate von Strömungen, die nicht im gleichen Winkel verlaufen, Brandung usw. usw.) lokale Verdichtungen und Verdünnungen hervorrufen.

Hiermit sind aber alle notwendigen Bedingungen für das Entstehen auch heterogener Planktonschwärme auf Grund der oben angeführten mechanischen Prinzipien gegeben. Von besondern, das Plankton in dieser Hinsicht charakterisierenden Einzelheiten seien noch folgende angeführt.

Vermutlich werden sich die meisten Planktonkomplexe, welche das Ausgangsmaterial der Schwarmbildung darstellen, aus mehr als aus drei Bewegungstypen zusammensetzen. Auf Grund obiger Diskussion über den Einfluß der Zahl von Bewegungstypen folgt hieraus, daß einmal gerade beim Plankton die Gelegenheit gegeben ist zur Ausbildung besonders zahlreicher homogener wie heterogener Schichten und Bänke. Gleichzeitig sollte man beim Vorhandensein größerer und speziell lang andauernder oder konstanter Strömungen wie z. B. in den Ozeanen größere oder breitere Schwärme antreffen als z. B. in kleineren Süßwasserseen mit nur geringeren und vorübergehenden Strömungen. Denn im ersteren Falle sind gemäß obiger Diskussion nicht nur die einzelnen Schwärme stärker auseinandergezogen, sondern auch dichter, da bei längerer Bewegungsdauer viel mehr periodische Wechsel zwischen homogener und heterogener Schwarmbildung und infolgedessen intensivere Konzentrierungen des Planktons stattfinden können. Desgleichen sollten die Schwärme in ozeanischen Horizontalströmungen größer sein als z. B. bei den täglichen vertikalen Konvektionsströmungen. Ferner sollten Schwarmbildungen besonders beim Potamoplankton zur Beobachtung kommen, wem schon hier wegen des durchschnittlich viel geringeren absoluten Gehalts an Plankton diesbezügliche Beobachtungen mit recht genauen Hilfsmitteln angestellt werden müßten.¹⁾ Ganz allgemein aber sollten Schwarmbildungen stärker auftreten in Gebieten mit dauernden und intensiven Strömungen als in stromlosen oder windstillen Regionen. Allerdings liegt hier die Möglichkeit einer Täuschung insofern vor, als z. B. in angrenzenden stillen Gewässern eine Ablagerung im Strome gebildeter Schwärme im Sinne etwa von Textfigur VII stattfinden kann. Im allgemeinen wird man aber schließen können, daß solche Schwärme in stillen Gewässern sich nicht dort gebildet haben, sondern in bereits ausgebildetem Zustande nur angetrieben und fixiert worden sind. In der Tat ist ja, um ein besonders berühmtes Beispiel zu nennen, gerade für die stromlose Sargassosee von der Planktonexpedition die „außerordentlich gleichmäßige“ Verteilung des Planktons hervorgehoben worden (siehe A. Steuer, l. c., S. 600).

Eine weitere Besonderheit der Planktonschwärme würde weiter darin bestehen, daß sie, so

¹⁾ Man könnte z. B. daran denken, eine unten mit Müllergaze geschlossene Glasröhre horizontal in einen Fluß zu hängen. Sind Störungen durch Organismen mit starker Eigenbewegung ausgeschlossen und ist der sog. Filtrationswiderstand nicht zu groß, so sollte man nach einiger Zeit geschichtete Planktonablagerungen erhalten von der Art, wie sie etwa in Textfigur 4 dargestellt sind.

lange sie sich unter dem Einfluß des Stromes (oder Windes) befinden, ununterbrochen fluktuieren, d. h. miteinander verschmelzen, sich wieder und in anderer Formation trennen, wieder vereinigen usw. Konstant bleibende Schwärme können beobachtet werden im Strome nur dann, wenn sie (kinetisch) homogen sind, oder aber wenn sie aus dem Stromgebiet herausgekommen sind resp. der Strom oder der Wind usw. aufgehört hat.

Die kinetischen Unterschiede, d. h. die verschiedene Beweglichkeit, machen es auch verständlich, daß z. B. Männchen und Weibchen, oder auch erwachsene Organismen und Jugendformen vertikal oder horizontal getrennt auftreten können. Da der Formwiderstand im allgemeinen abnimmt mit wachsender Körpergröße (wegen der Abnahme der spezifischen Oberfläche, des Quotienten aus absoluter Oberfläche und Körpervolum), so kann man z. B. erwarten, bei vertikalen Konvektionsbewegungen und gleichem Ausgangsniveau die größeren Tiere zuerst an die Oberfläche ankommen zu sehen. Die häufig gemachte Angabe, daß z. B. bei den täglichen Vertikalwanderungen die „kräftigeren Schwimmer“ zuerst ankommen, beruht möglicherweise mit auf der Tatsache, daß kräftige Schwimmer ebenso wie kräftige Flieger besonders gut imstande sind, passive Bewegungen zugunsten ihrer Fortbewegung auszunutzen.

Bezüglich der Sedimentations-, Aufrahm- und Anschwemmungserscheinungen, wie sie in den Textfiguren VI und VII erörtert wurden, braucht die Berechtigung der Analogisierung des Planktons mit den theoretischen Teilchen kaum besonders hervorgehoben werden. Es wäre zweifellos von Interesse, in der Natur hierhergehörige Erscheinungen näher zu beobachten und zu beschreiben.

8. Die verschiedene Beweglichkeit der Planktonten und die bei genügend großen und konstanten Strömungen notwendig eintretende Schwarmbildung erscheint übrigens auch für die allgemeine Biologie des Planktons von Bedeutung. Es erscheint gewiß einigermaßen verwunderlich, auf welche Weise Planktonten mit keiner oder relativ geringfügiger Eigenbeweglichkeit imstande sind, geformte Nahrung aufzunehmen, die ebenfalls keine Eigenbeweglichkeit hat, namentlich wenn man, wie z. B. bei den marinen Foraminiferen noch von ihrer besondern „Gefräßigkeit“ hört.¹⁾ Die bei verschiedener Beweglichkeit in einer Strömung eintretenden Schichtungen, ja sogar mathematischen Deckungen der Planktonten (siehe oben Fig. V) führen nun in völlig mechanischer Weise solchen nicht oder schwach eigenbeweglichen Organismen reichlich geformte Nahrung zu. Ein nicht mit Eigenbewegung begabter Planktont kann also zur Erlangung von geformter Nahrung nichts Besseres tun, als sich in eine Strömung, von der er selbst fortgerissen wird, tragen lassen. Während er in ruhigem Wasser nur die zufällig in seine unmittelbare Nähe gelangenden Nahrungspartikel oder -organismen aufnehmen kann, wird ihm in der Strömung auf gesetzmäßig mechanische Weise, sogar in zeitlichen Perioden, das Futter direkt zugetragen.

Es ist von Interesse, darauf hinzuweisen, daß eine solche mechanische Nahrungszufuhr eintritt, sowohl wenn der fressende Organismus sich schneller mit der Strömung bewegt als seine Nahrung, als auch, wenn er sich langsamer bewegt, d. h. praktisch in jedem Falle. Denn in beiden Fällen ist das Auftreten von Schichtungen resp. Deckungen mechanisch notwendig. Wohl aber ergibt sich je nach dem Sinne der Beweglichkeitsdifferenz ein interessanter Unterschied in bezug auf die zweckmäßigste Lage des fressenden Organismus resp. seiner oralen Öffnung in der Bewegungsrichtung. Bewegt sich der fressende Orga-

¹⁾ A. Steuer, l. c., S. 627.

nismus schneller als seine Nahrung, so muß seine Mundöffnung im Sinne der Bewegungsrichtung liegen, falls ein derartiges mechanisches „Filtrieren“ der Nahrung stattfinden soll. Bewegt er sich umgekehrt langsamer als seine Nahrung, so muß zu dem gleichen Effekt seine Mundöffnung abgekehrt von der Bewegungsrichtung liegen. Es ist dem Verfasser nicht bekannt, ob derartige Beobachtungen z. B. an *Oikopleura* usw. schon vorliegen. Bei den mit Eigenbewegung begabten und daher aktiv gegen ein Fortschwimmen arbeitenden Fischen ist ja die sogenannte rheotropische Stellung gegen den Strom charakteristisch.

Was für das Zusammentreffen von fressendem Organismus und Nahrung gilt, muß natürlich analog für das Zusammentreffen von Geschlechtsformen, ferner auch von Eiern und Spermata Anwendung haben. Durch die mechanische Schwarmbildung in Strömungen wird in völlig analoger Weise das Zusammentreffen eventuell auch nicht selbstbeweglicher Geschlechtsindividuen und -zellen begünstigt. Ja, falls die Werte der Beweglichkeiten nicht nur zu periodischen Näherungen der Teilchen, sondern zu mathematischen Deckungen führen, kann direkt ein mechanischer Druck z. B. von einer Spermazelle auf eine Eizelle durch die Strömung hervorgerufen werden. Man könnte also erwarten, gerade in z. B. marinen Strömungen reife Geschlechtsformen und Geschlechtszellen zu finden.

Zusammen mit der Begünstigung der Nahrungsaufnahme läßt sich endlich der Schluß ziehen, daß das Vorhandensein von Strömungen an und für sich nur von Vorteil auf die Produktion des Plankton ist. Natürlich können in dieser Beziehung nicht etwa Potamo- und Haliplankton, ebenfalls nicht Potamo- und Heleoplankton verglichen werden, sondern nur Teile etwa desselben Ozeans, oder stromführende und stromlose Teile eines abgeschlossenen Seebäckens. In der Tat „können wir verallgemeinert sagen, daß die Stellen der regsten Aspiration, der lebhaftesten vertikalen Strömungen auch die des größten Planktonreichtums sein werden, mögen diese Auftriebsströmungen wo und wie immer entstehen usw. (A. Steuer, l. c., S. 603). Hinzufügen kann man in erster Annäherung einen analogen Satz über den Einfluß der horizontalen Strömungen auf den Planktonreichtum, wie z. B. der abnorm kleine Planktongehalt der Sargassosee zeigt usw.

Zum Schluß dieser Ausführungen möchte der Verfasser nochmals hervorheben, daß er in den geschilderten mechanischen Erscheinungen nicht das einzige oder ausschließliche Prinzip der Schwarmbildung des Planktons erblickt, sondern durchaus auch die Rolle z. B. der Eigenbewegung vieler Planktonten, speziell ihrer physikalisch orientierten Bewegungen oder Tropismen bei diesen Prozessen anerkennt. Es liegt dem Verfasser besonders viel an der Betonung dieses Standpunktes, um analoge Mißverständnisse möglichst zu vermeiden, wie solche vielfach bei der Beurteilung seiner Untersuchungen über den Einfluß der innern Reibung auf die Biologie des Plankton entstanden sind. Desgleichen würde der Verfasser nicht empfehlen, z. B. den postulierten günstigen Einfluß von Strömungen auf die Produktion des Planktons experimentell etwa durch Aufzucht einer oder einiger Generationen in strömenden Aquarien prüfen zu wollen, analog den auf entsprechenden Mißverständnissen beruhenden und daher naturgemäß zu keinen Resultaten führenden Versuchen über eine etwaige formbildende Wirkung erhöhter innerer Reibung.

9. Anhang. Es sei noch kurz darauf hingewiesen, daß das Anwendungsgebiet der oben erörterten Prinzipien mechanischer Schwarmbildung keineswegs auf das Plankton beschränkt ist. Offenbar spielen die Sedimentationsvorgänge in der Geologie ganz analoge Faktoren,

und für die sog. Lehre von den dispersen Systemen z. B. für die Kolloidchemie sind diese Erscheinungen für die Vorgänge der Diffusion, Adsorption, Koagulation usw. von hervorragender Bedeutung.¹⁾ Schließlich finden sich nahverwandte Prozesse auch in der kosmischen Physik, und Helmholtz hat für die Wolkenbildung Anschauungen entwickelt und eingehend berechnet, die vermutlich in engster Beziehung zu den hier speziell für das Plankton entwickelten stehen.²⁾ An Stelle der Teilchen von verschiedener Beweglichkeit treten hier Luftschichten von verschiedener Dichte, denn Helmholtz kommt zu dem Schlusse, „daß im Luftkreis regelmäßig Zustände eintreten müssen, wo Schichten von verschiedener Dichtigkeit unmittelbar aneinandergrenzend übereinander liegen“.

10. Zusammenfassung.

Die wichtigsten Ergebnisse vorliegender Erörterungen sind folgende:

1. Es wird auf die Unbeweisbarkeit des Hensenschen Theorems über die annähernd gleichmäßige Verteilung des Planktons hingewiesen, sodann der Standpunkt empfohlen, die in diesem Theorem als Hilfsgrößen auftretenden kausalen Faktoren der Verteilung in den Mittelpunkt der Untersuchung zu stellen, und schließlich auf ein dem Hensenschen fast entgegengesetzt lautendes Theorem hingewiesen, nach welchem die ungleichförmige Verteilung des Planktons die wahrscheinlichste ist, ein Theorem, das sich aber im Gegensatz zu dem von Hensen mit der Wahrscheinlichkeitslehre beweisen läßt. Die bisherigen Theorien über mechanische Schwarmbildung werden kurz besprochen.

2. Als neues mechanisches Prinzip der Schwarmbildung wird eingeführt die Tatsache, daß Scharen von Teilchen verschiedener, aber gleichbleibender Beweglichkeit bei gleichsinniger (aktiver oder passiver) beliebiger Bewegung im Raum zwangsläufig Perioden größerer und kleinerer Verdichtung ergeben müssen.

3. Dieses Prinzip wird an mehreren auskonstruierten Beispielen demonstriert (siehe Text und Figuren). Es ergibt sich, daß aus einem völlig unregelmäßig gemischtem Anfangskomplex bei gleichsinniger Fortbewegung als erste Phase zunächst homogene Schwärme entstehen müssen, d. h. Ansammlungen, die nur aus Teilchen von einem Beweglichkeitstypus bestehen. Als zweite Phase entstehen heterogene Schwärme (periodische Ansammlungen von Teilchen verschiedener Beweglichkeit) beim Zusammentreffen zweier oder mehrerer in homogener Schwarmbildung begriffener Komplexe. Die dritte Phase (bei noch längerer Bewegungsdauer) ist wieder eine Entmischung zu homogener, aber verbreiteter Schwarmbildung usw.

4. Es wird der Einfluß verschiedener Faktoren auf die drei Hauptgrößen der Schwärme: Zahl, Breite und Abstand der Schwärme diskutiert; Einzelheiten siehe oben.

5. Die als Resultate einseitig gehemmter Schwärme auftretenden Erscheinungen der Sedimentation, Rahmbildung und Anschwemmung werden erörtert und graphisch demonstriert.

6. Es wird die Berechtigung erörtert, obige an theoretischen Beispielen gewonnenen Resultate auf das Plankton zu übertragen, und im einzelnen diese Berechtigung mit positivem Resultat dargetan. Besondere Charakteristika der Schwarmbildung des Planktons werden besprochen.

¹⁾ Siehe z. B. E. Hatschek, Koll.-Zeitschr. 9, 97 (1911).

²⁾ Helmholtz, Ges. Abhandl. III, 187 ff., 309, 333 usw. (1888—1890).

7. Die hier abgeleiteten mechanischen Schwarmbildungen ergeben eine Anzahl biologischer Konsequenzen und Erklärungen (z. B. Ermöglichung der Aufnahme geformter Nahrung von Organismen ohne Eigenbewegung, Stellung der Planktonen im Strome oder vor dem Winde, Begünstigung oder ev. Ermöglichung des Zusammentreffens von Geschlechtstieren und -zellen, Erklärung des größeren Planktonreichtums stromführender Gebiete usw.)

8. Es wird auf analoge Schichtbildungen in anderen Erscheinungsgebieten hingewiesen, z. B. in der Geologie, der Kolloidchemie usw., der kosmischen Physik (Wolkenbildung nach Helmholtz).

9. Als das Hauptresultat der Arbeit käm der Nachweis angesehen werden, daß ein resp. mehrere hintereinander befindliche, völlig unregelmäßige und ungeordnete Planktonkomplexe regelmäßige periodische Schwärme bilden müssen, falls sie in derselben Richtung gleichzeitig durch Strömungen, Winde usw. mit genügender Geschwindigkeit fortbewegt werden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologica \(bis Bd 8 unter dem Namen Bibliotheca Zoologica\)](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [26_67](#)

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

Artikel/Article: [Über mechanische Schwarmbildung beim Plankton 227-247](#)