

# Revisiting Remane's concept

ist die Ostsee wirklich „Artenarm“?



Irena V. TELESH

-

Zoological Institute, RAS, St. Petersburg, Russia

Hendrik SCHUBERT

-

Inst. Biol. Sci., University of Rostock, Germany

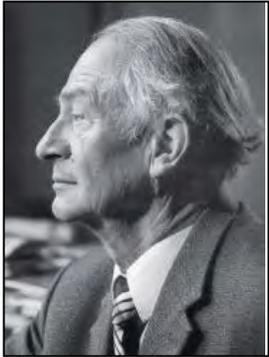
Sergei O. SKARLATO

-

Institute of Cytology, RAS, St. Petersburg, Russia



- *Räumliche Heterogenität der Artenverteilung ist "normal" – viele Gründe können dafür verantwortlich sein – klimatische Stabilität, Ressourcenverfügbarkeit – einschliesslich Raum etc.....Eine Analyse auffälliger Muster muss daher stets Fallspezifisch vorgenommen werden...*
- *Für Brackwasserökosysteme ist Remane's Artenminimum ("species minimum") Konzept das wohl bekannteste Beispiel einer derartigen kausalen Analyse eines Biodiversitätsmusters. Das Konzept beschreibt ein Artenminimum im "Horohalinikums" bzw. der "kritischen Salinität" bei 5-8 psu.*



**Adolf Remane**  
1898-1976

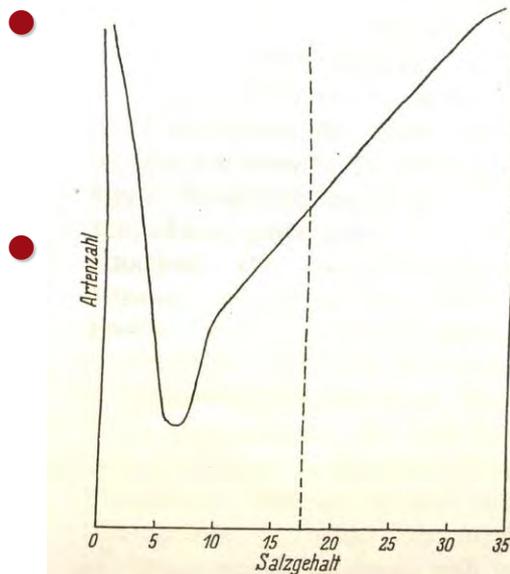


Abb. 1. Schematische Darstellung der Artenzahl (Kurve) bei verschiedenem Salzgehalt.

● *konzept 1934, als er die generelle Anwendbarkeit von Johanssen, 1918; Randersfjord; Makrozoobenthos auf die Verhältnisse der Ostsee überprüfte*

● *eigenen Ergebnisse mit denen von Johanssen übereinstimmend, die bis heute in der Version von 1971*

**Quelle: Remane, 1934**

- *Räumliche Heterogenität der Artenverteilung ist "normal" – viele Gründe können dafür verantwortlich sein – klimatische Stabilität, Ressourcenverfügbarkeit – einschliesslich Raum etc.....Eine Analyse auffälliger Muster muss daher stets Fallspezifisch vorgenommen werden...*
- *Für Brackwasserökosysteme ist Remane's Artenminimum ("species minimum") Konzept das wohl bekannteste Beispiel einer derartigen kausalen Analyse eines Biodiversitätsmusters. Das Konzept beschreibt ein Artenminimum im "Horohalinikums" bzw. der "kritischen Salinität" bei 5-8 psu.*

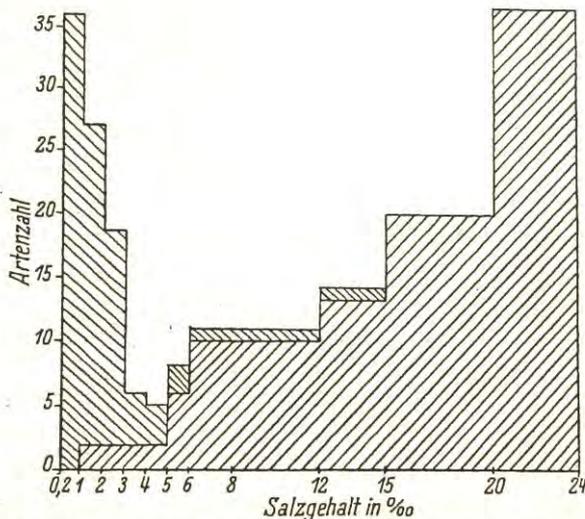


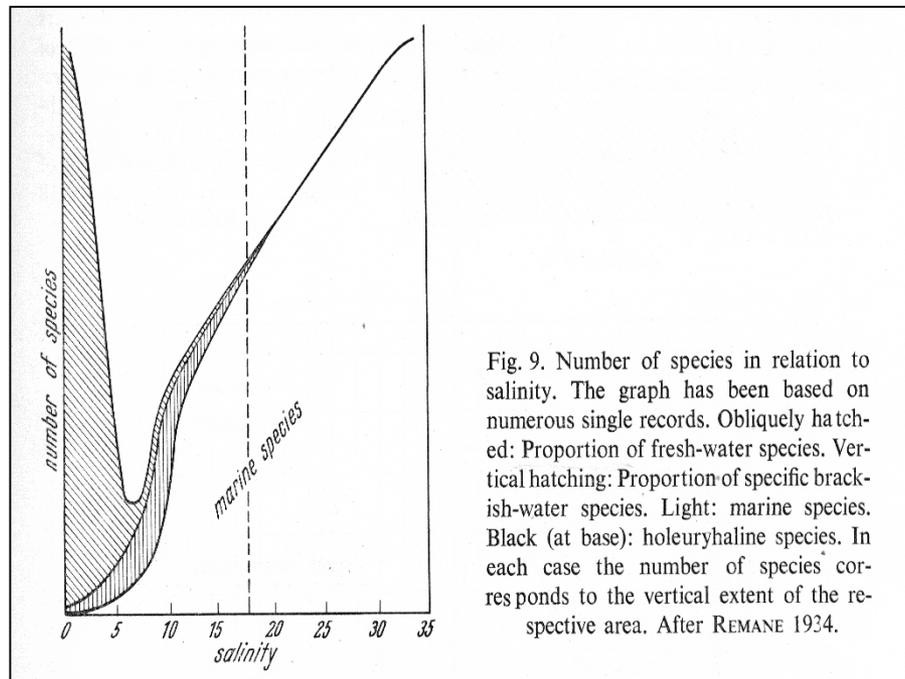
Abb. 2. Artenzahl der Mollusken im Randersfjord bei verschiedenem Salzgehalt. Der Anteil der limnischen und marinen Arten ist durch verschiedene Schraffierung gekennzeichnet. Nach JOHANNSEN, 1918; in der Darstellungsart etwas abgeändert.

Tabelle 1.

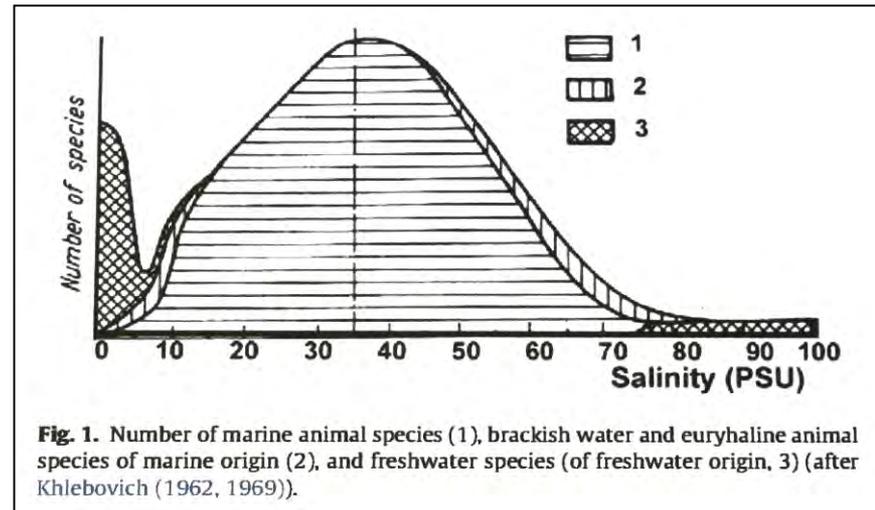
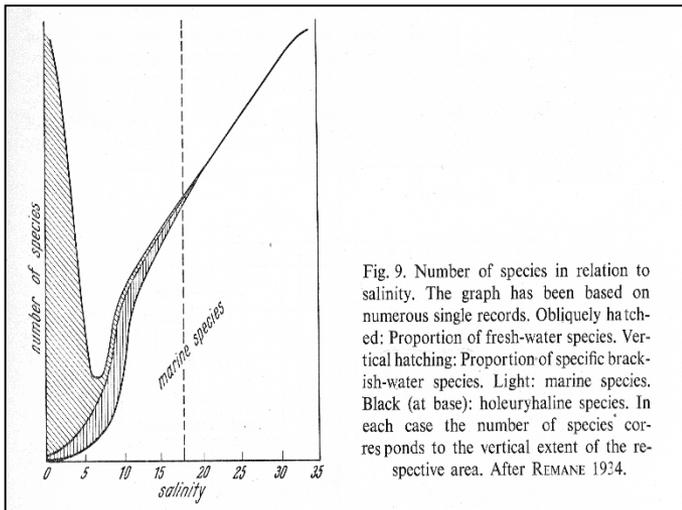
Abnahme der marinen und Brackwasserarten einiger Tiergruppen von der Nordsee zur Ostsee.

	I	II	III	IV
Porifera . . . . .	15	13	0	0
Hydroidpolypen . . . . .	49	26	7	3
Scyphozoa . . . . .	8	5	2	1
Anthozoa . . . . .	12	5	2	0
Ctenophora . . . . .	3	2	1	1
Nemertini . . . . .	?	ca. 25	3	2
Archianneliden . . . . .	12	7	1	0
Polychaeta . . . . .	> 100	66	13	5
Cumacea . . . . .	19	5	2	0
Mysidacea . . . . .	9	7	5	4
Amphipoda . . . . .	?	36	13	8
Decapoda . . . . .	49	13	5	0
Amphineura . . . . .	3	1	0	0
Lamellibranchia . . . . .	69	34	7	5
Opisthobranchia . . . . .	—	23	6	4
Echinodermata . . . . .	27	8	1	0
Ascidiace . . . . .	16	6	1	0

- Für Brackwasserökosysteme ist Remane's Artenminimum ("species minimum") Konzept das wohl bekannteste Beispiel einer derartigen kausalen Analyse eines Biodiversitätsmusters. Das Konzept beschreibt ein Artenminimum im "Horohalinikums" bzw. der "kritischen Salinität" bei 5-8 psu.
- Durch Kombination seiner eigenen Ergebnisse mit denen von Johansson kam er zu der berühmten Zeichnung, die bis heute in der Version von 1971 reproduziert wird



- Für Brackwasserökosysteme ist Remane's Artenminimum ("species minimum") Konzept das wohl bekannteste Beispiel einer derartigen kausalen Analyse eines Biodiversitätsmusters. Das Konzept beschreibt ein Artenminimum im "Horohalinikums" bzw. der "kritischen Salinität" bei 5-8
- Durch Kombination seiner eigenen Ergebnisse mit denen von Johansson kam er zu der berühmten Zeichnung, die bis heute in der Version von 1971 reproduziert wird
- In dieser Form war erschien das Konzept so einleuchtend, dass es sehr schnell in die Lehrbücher kam – umso mehr, als spätere Autoren es erweiterten und durch Untersuchungen in anderen Regionen bestätigten...



*Mehr noch, auch die Kausalität schien gegeben:*

- *Zunächst ist die Ostsee ein (geologisch gesehen) junges Ökosystem (Lass & Matthäus, 2008) in dem die Einnischung von Arten noch nicht abgeschlossen ist ("ungesättigtes Ökosystem"). Das wird angesichts der hohen Anzahl von Neuankömmlingen deutlich die, ohne bereits etablierte Arten ernsthaft zu bedrängen, in die Ostsee gelangen (Paavola et al., 2005; Schiewer, 2008; Telesh et al., 2008b; Telesh et al., 2009).*
- *Die durchschnittliche Salinität des Oberflächenwassers der zentralen Ostsee beträgt 5-8 psu – der Bereich des "Horohalinikums" (Kinne 1971) bzw. Der "kritischen Salinität" (Khlebovitch 1969). Es ist der Bereich, in dem die osmotischen Bedingungen besonders ungünstig sind, da sowohl Hypo- als auch Hyperosmoregulation beherrscht werden muss (Telesh & Khlebovich, 2010).*

**Amphipoda – 36 spp**  
**Amphineura – 3**  
**Anthozoa – 12**  
**Archiannelida – 12**  
**Ascidiae – 16**  
**Cumacea – 19**  
**Decapoda – 49**  
**Echinodermata – 27**  
**Hydropolyps – 49**  
**Lamellibranchia – 69**  
**Mysidacea – 9**  
**Nemertini – 25**  
**Ophistobranchia – 23**  
**Polychaeta > 100**  
**Porifera – 15**  
**Scyphozoa – 8**  
**Ctenophora – 3**  
  
**TOTAL: ca. 400 spp**

- *Soweit alles gut – aber kann das Konzept, wie in den Lehrbüchern geschehen, "generalisiert werden? – Selbst in der letzten Version sind nahezu ausschliesslich Makrozoobenthos-Vertreter enthalten...*

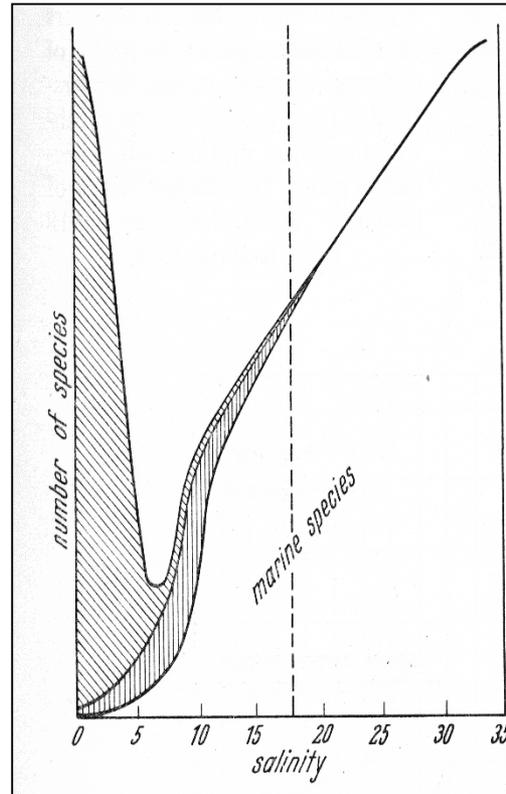


Fig. 9. Number of species in relation to salinity. The graph has been based on numerous single records. Obliquely hatched: Proportion of fresh-water species. Vertical hatching: Proportion of specific brackish-water species. Light: marine species. Black (at base): holeuryhaline species. In each case the number of species corresponds to the vertical extent of the respective area. After REMANE 1934.

## *Zum Beispiel ZOOPLANKTON:*

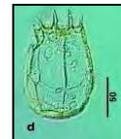
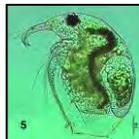
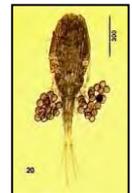
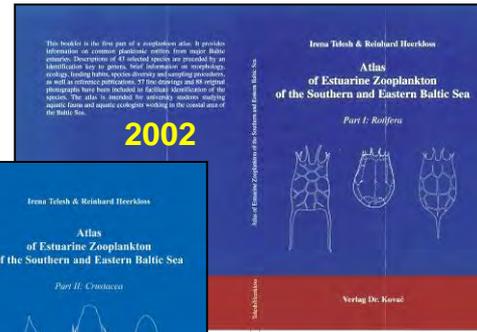
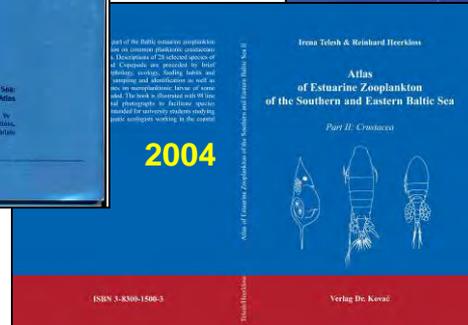
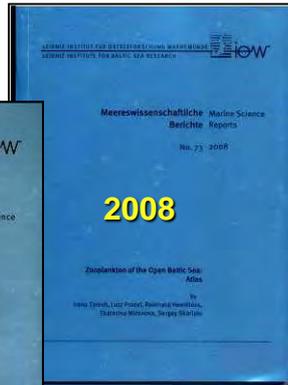
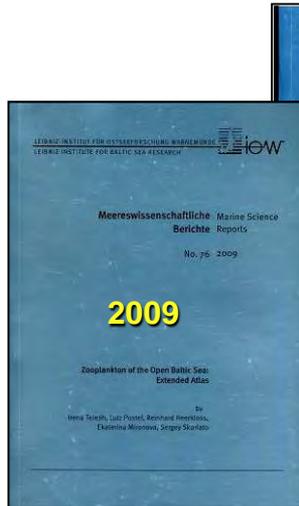
- *Zu Remane's Zeiten war das Zooplankton der Ostsee nahezu unbearbeitet – gerade einmal 40 Arten waren bekannt (Remane, 1934; Hernroth & Ackefors, 1979). Das passte natürlich gut, wenn man von einem Artenminimum ausging....*
- *Checklists für Zooplankton gab es ebenfalls noch nicht....*
- *Bereits in den 50er Jahren regten sich daher erste Zweifel ob die Ostsee wirklich derart "Artenarm" ist - Remane, 1958; Ackefors, 1969; Jansson, 1972 spekulierten bereits, dass evtl. Im Bereich der Plantonorganismen und des Meiozoobenthos die Verhältnisse nicht derart drastisch sind, wie ursprünglich angenommen – nur war "das Konzept" derart mächtig, dass selbst die leisen Zweifel des Urhebers nicht groß wahrgenommen wurden (Marine Ecology textbook 2011)*
- *1986-2009 erfolgte daher eine gezielte Revision des Zooplanktons der Ostsee...*

Remane's concept

Database analysed

Conclusions for plankton

Synthesis and outlook



## Publikationen dazu:

- Telesh IV, Heerkloss R (2002) Atlas of Estuarine Zooplankton of the Southern and Eastern Baltic Sea. Part I: Rotifera. Verlag Dr Kovač, Hamburg. 90 p.
- Telesh IV, Heerkloss R (2004) Atlas of Estuarine Zooplankton of the Southern and Eastern Baltic Sea. Part II: Crustacea. Verlag Dr Kovač, Hamburg. 118 p.
- Telesh IV (2004) Plankton of the Baltic estuarine ecosystems with emphasis on Neva Estuary: a review of present knowledge and research perspectives. *Mar. Pollut. Bull.* 49:206–219.
- Telesh IV, Golubkov SM, Alimov AF (2008a) The Neva Estuary Ecosystem. In: Schiewer U (ed) *Ecology of Baltic Coastal Waters, Ecological Studies 197*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 259–284.
- Telesh I, Postel L, Heerkloss R, Mironova E, Skarlato S (2008b) Zooplankton of the Open Baltic Sea: Atlas. *BMB Publ. 20 – Meereswiss. Ber. Warnemünde* 73: 1–251.
- Telesh I, Postel L, Heerkloss R, Mironova E, Skarlato S (2009) Zooplankton of the Open Baltic Sea: Extended Atlas. *BMB Publ. 21 – Meereswiss. Ber. Warnemünde* 76: 1–290.
- Telesh IV, Khlebovich VV (2010) Principal processes within the estuarine salinity gradient: A review. *Mar. Pollut. Bull.* 61: 149–155.

## Aufbauend auf diese Publikationen wurde die Extrapolierbarkeit von Remanes Konzept auf andere Taxa analysiert:

- Telesh IV, Schubert H, Skarlato SO (2011a) Revisiting Remane's concept: evidence for high plankton diversity and a protistan species maximum in the horohalinicum of the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 421: 1-11 (Feature Article)
- Telesh IV, Schubert H, Skarlato SO (2011b) Protistan diversity does peak in the horohalinicum of the Baltic Sea: Reply to Ptacnik et al. (2011). Marine Ecology Progress Series 432: 293-297*
- Schubert H, Feuerpfeil P, Marquardt R, Telesh IV, Skarlato SO (2011) Macroalgal diversity along the Baltic Sea salinity gradient challenges Remane's species-minimum concept. *Marine Pollution Bulletin* 62 (9): 1948-1956

## Fragen:

- 1. Ist das Ostsee-Plankton wirklich, wie bislang angenommen, "Artenarm"?**
- 2. Ist das 'species-minimum concept' auf andere Organismengruppen extrapolierbar?**

## Um diese Fragen zu beantworten, wurden folgende weitere Datenbanken in die Analyse einbezogen:

- 15-years long data base on phytoplankton of the Baltic Sea (Sagert et al., 2008);
- Annotated check-list of phytoplankton species in the Baltic Sea (Hällfors, 2004);
- Check-lists from long-term studies of zooplankton in the Baltic estuaries (Telesh & Heerkloss, 2002, 2004; Telesh, 2004; Telesh et al., 2008a);
- Revision of zooplankton species richness in the open Baltic Sea (Mironova et al., 2009) and the North Sea (Lindley & Batten, 2002).
- Distributional index of the benthic macroalgae of the Baltic Sea area (Nielsen et al. 1995)
- Species and synonym list of German marine macroalgae (Schories et al. 2009)

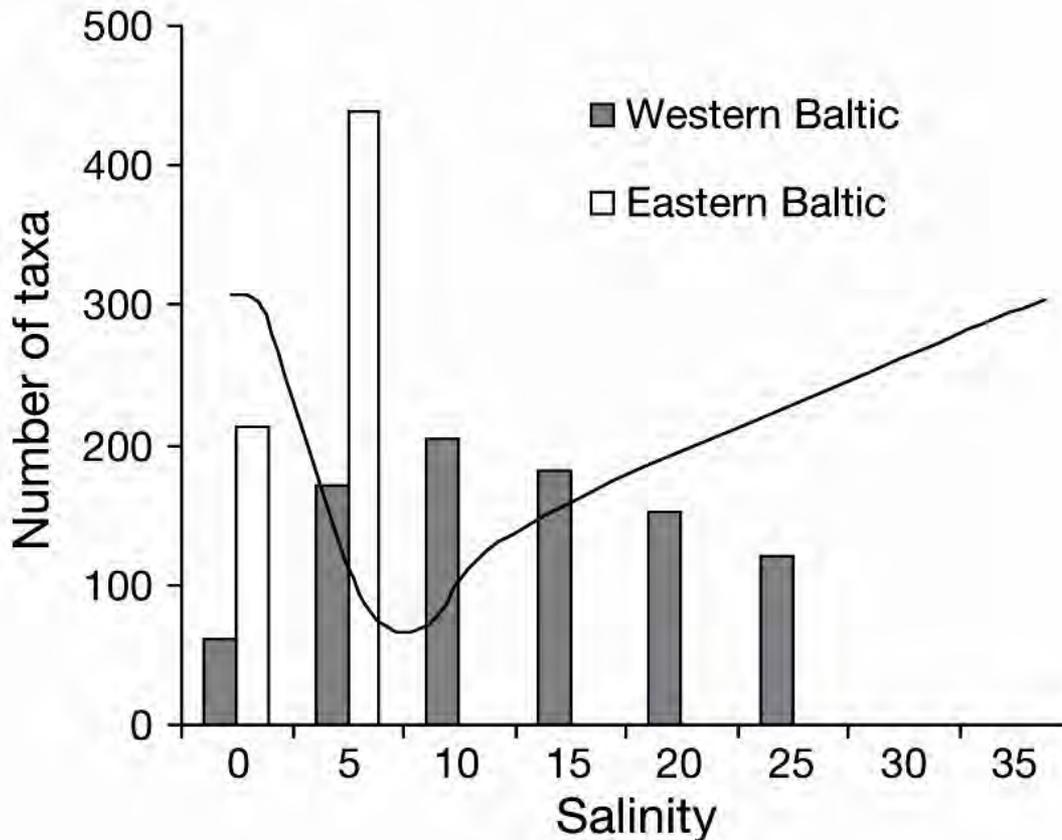
<b>Baltic Sea PLANKTON</b>	<b>Number of species</b>	<b>Data source</b>
<b>CYANOBACTERIA</b>	<i>190</i>	<i>Hällfors, 2004</i>
<b>PHYTOPLANKTON</b>	2666	Hällfors, 2004
Heterokontophyta	<b>1904</b>	<i>ibid.</i>
Chlorophyta	<b>383</b>	<i>ibid.</i>
Dinophyta	<b>232</b>	<i>ibid.</i>
Haptophyta	<b>72</b>	<i>ibid.</i>
Euglenophyta	<b>46</b>	<i>ibid.</i>
Cryptophyta	<b>29</b>	<i>ibid.</i>
<b>ZOOPLANKTON</b>	1200	Telesh et al., 2011a
Ciliophora	<b>814</b>	Mironova et al., 2009; Telesh et al., 2009
Rotifera	<b>178</b>	Telesh & Heerkloss, 2002; Telesh et al., 2009
Cladocera	<b>108</b>	Telesh & Heerkloss, 2004; Telesh et al., 2009
Copepoda	<b>65</b>	Telesh & Heerkloss, 2004; Telesh et al., 2009
Cnidaria, Ctenophora, Copelata, Chaetognatha, Turbellaria	<b>35</b>	Telesh et al., 2009
<b>PLANKTON TOTAL</b>	<u><b>4056</b></u>	Telesh et al., 2011a

*Damit kann die erste Frage:*

## **Ist das Ostsee-Plankton wirklich, wie bislang angenommen, “Artenarm”?**

*Eindeutig mit “Nein” beantwortet werden*

- *Die Anzahl der Ostsee-Planktonarten ist völlig vergleichbar mit der anderer Meeresgebiete ähnlicher Ausdehnung und klimatischer Bedingungen – z.B. der Nordsee (1500 phytoplankton species; Hoppenrath 2004) oder den südaustralischen Küstengebieten (1200) etc.. – das gleiche gilt für Zooplankter (ca. 800-1100 Arten)*
- *Aber genau deswegen gewinnt die zweite Frage – die nach dem Muster der Verteilung dieses “Artenreichtums” entlang des Salinitätsgradienten – eine große Bedeutung. Welchen Anteil haben Brack- und Süßwasserarten, die in “echten Meeren” nicht vorkommen, an diesem “Artenreichtum”?*
- *In der Ostsee ist z.B. der Artenreichtum des Phytoplanktons am höchsten im finnischen Meerbusen (dort wohnt Hällfors, der die Checkliste zusammenstellte....)*



## Anzahl der PHYTOPLANKTON taxa in der westlichen und östlichen Ostsee

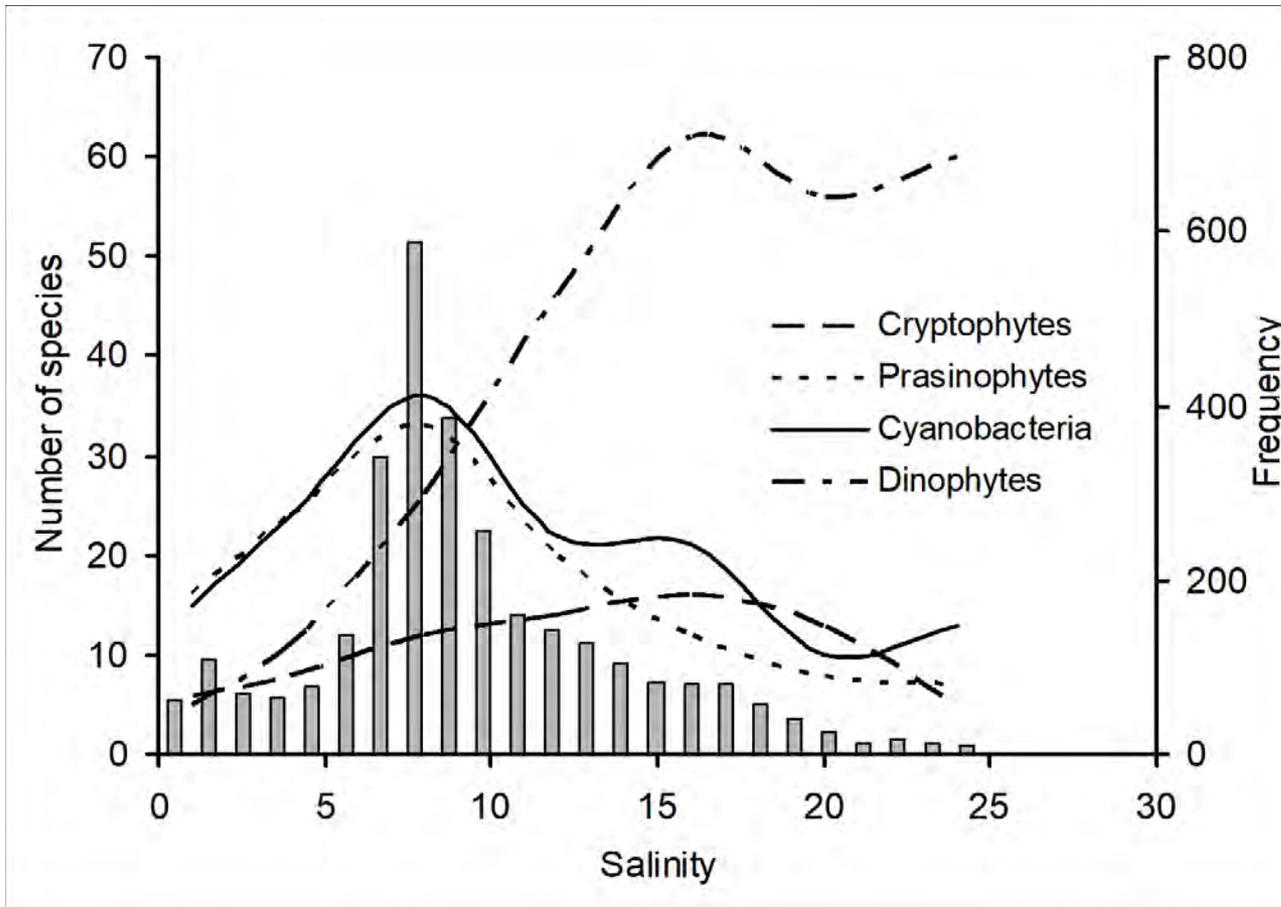
0 PSU Eastern Baltic: Telesh et al., 2008a,

5 PSU Eastern Baltic: Olenina & Olenin, 2002

Western Baltic (0-29 PSU): Sagert et al., 2008

durchgezogene Linie: kumulative Remane Kurve

From: Telesh et al., 2011a

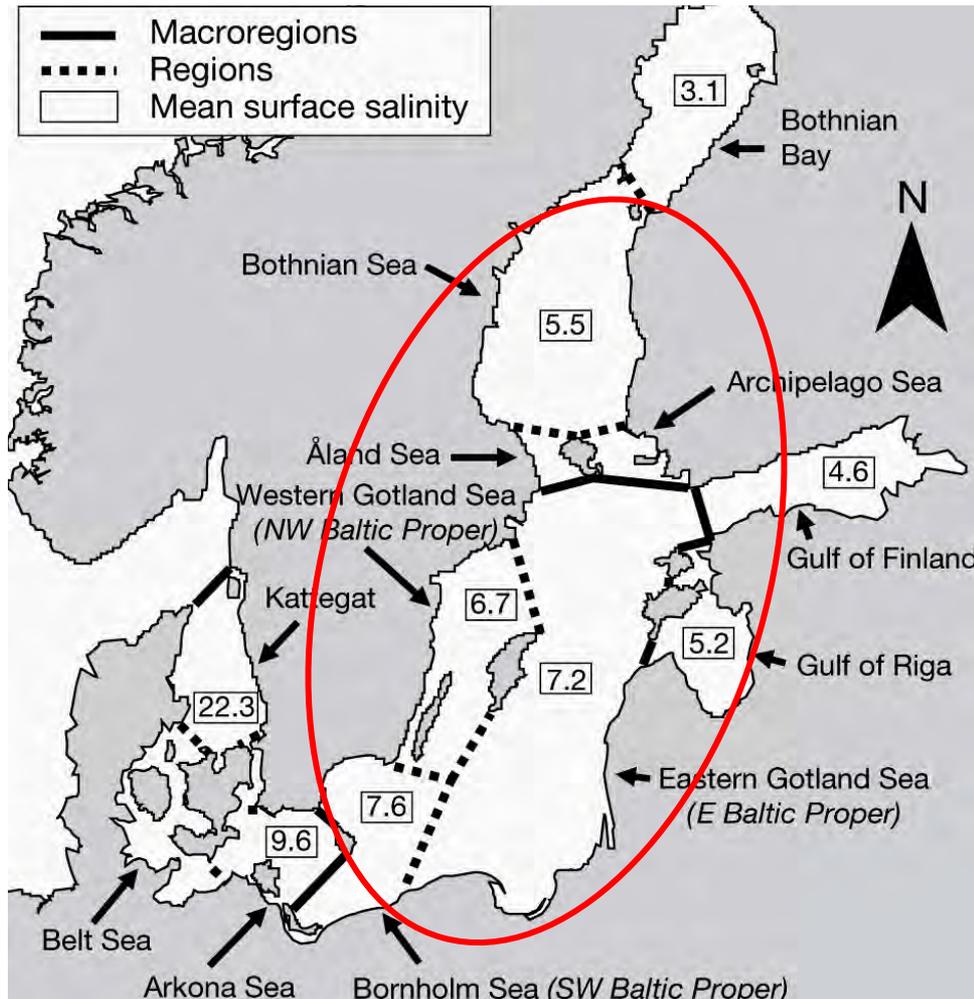


## Phytoplankton – deutsche Ostsee

Die Säulen (rechte Y-Achse) geben die Probenhäufigkeit an

*Telesh, Schubert & Skarlato (2011b). MEPS 432: 293-297 (OA)*

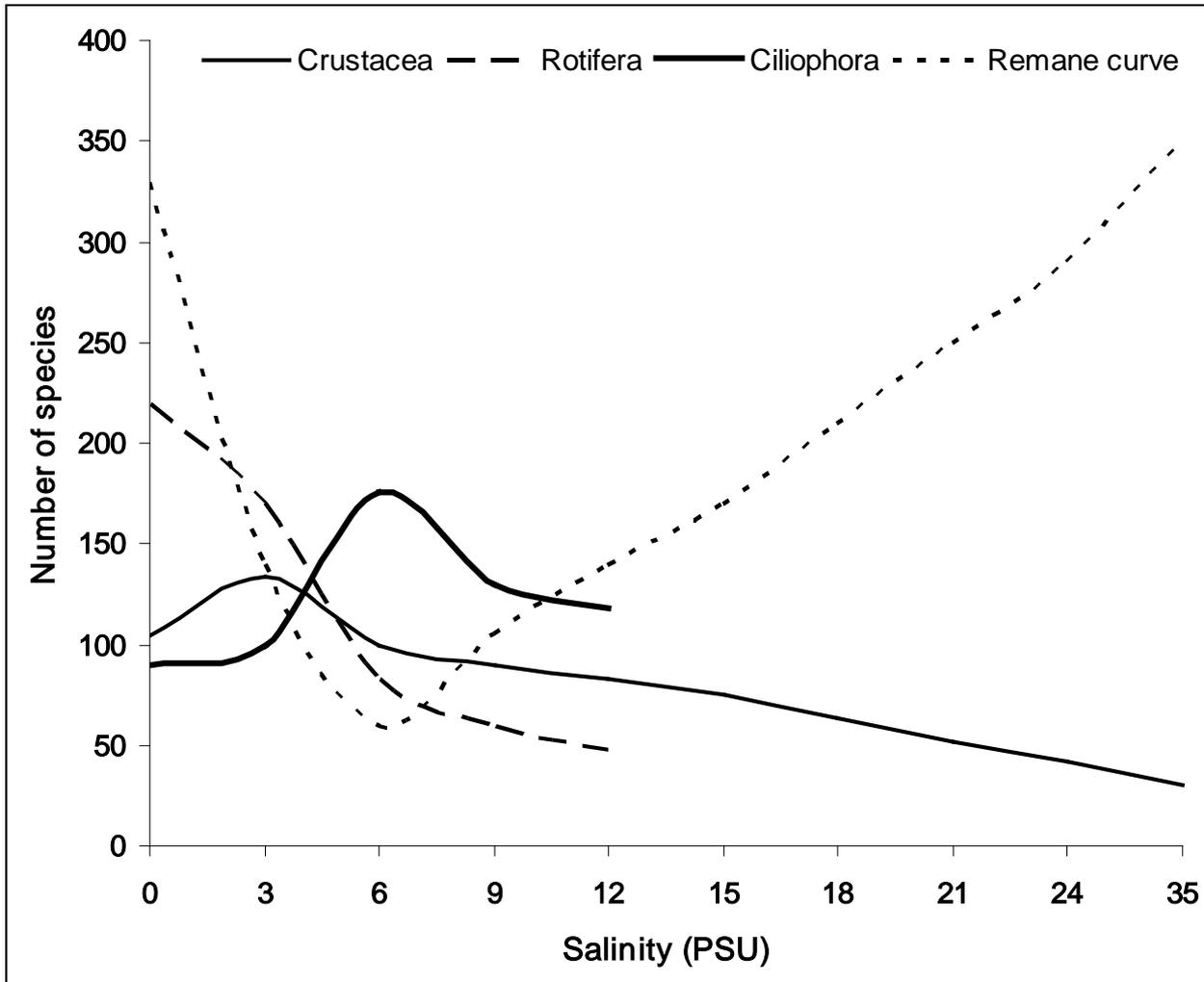
*Protistan diversity does peak in the horohalinicum of the Baltic Sea: Reply to Ptcnik et al. (2011)*



**Das Horohalinicum  
umfasst den größten  
Teil der Ostsee**

**Salinität berechnet  
für den Zeitraum  
2006 – 2009  
(Feistel et al., 2010)**

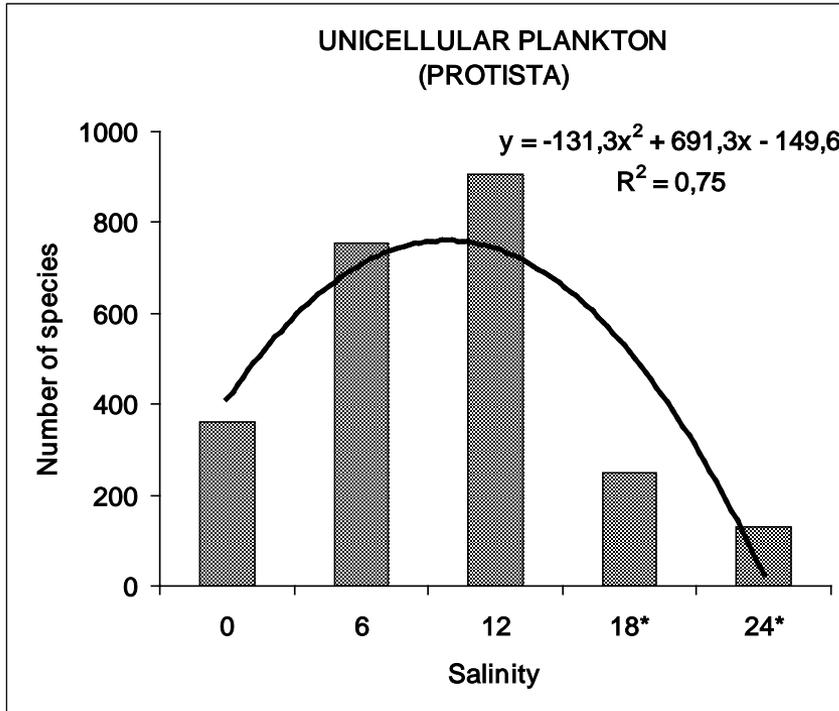
*From: Telesh et al., 2011a*



Ostsee- ZOOPLANKTON  
taxa vs. Salinität

(Telesh & Heerkloss, 2002,  
2004; Telesh et al., 2009)

From: Telesh et al., 2011a

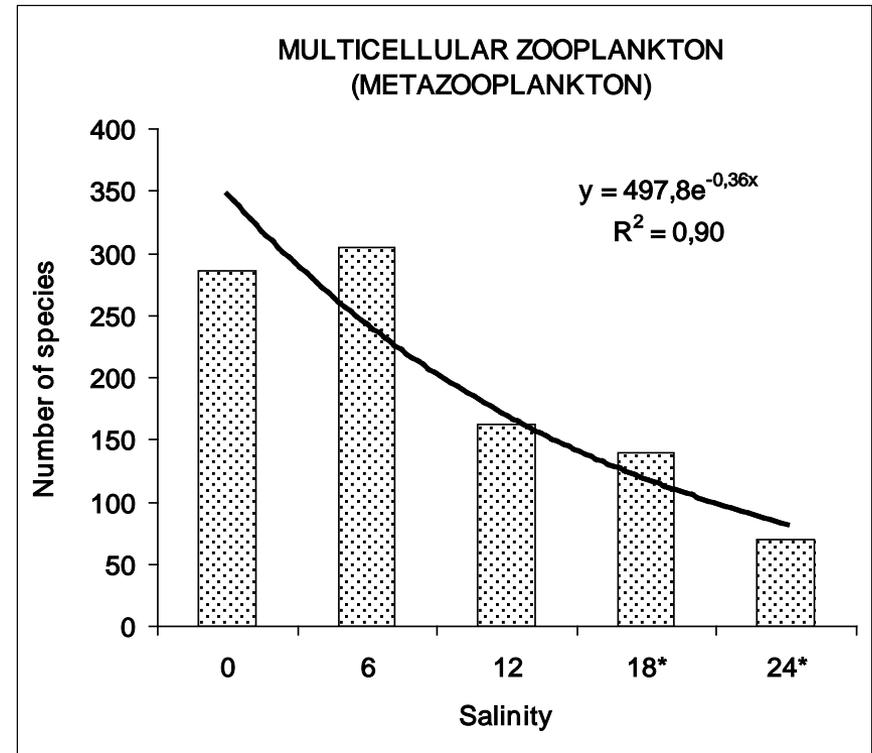


**Mehrzelliges Zooplankton**

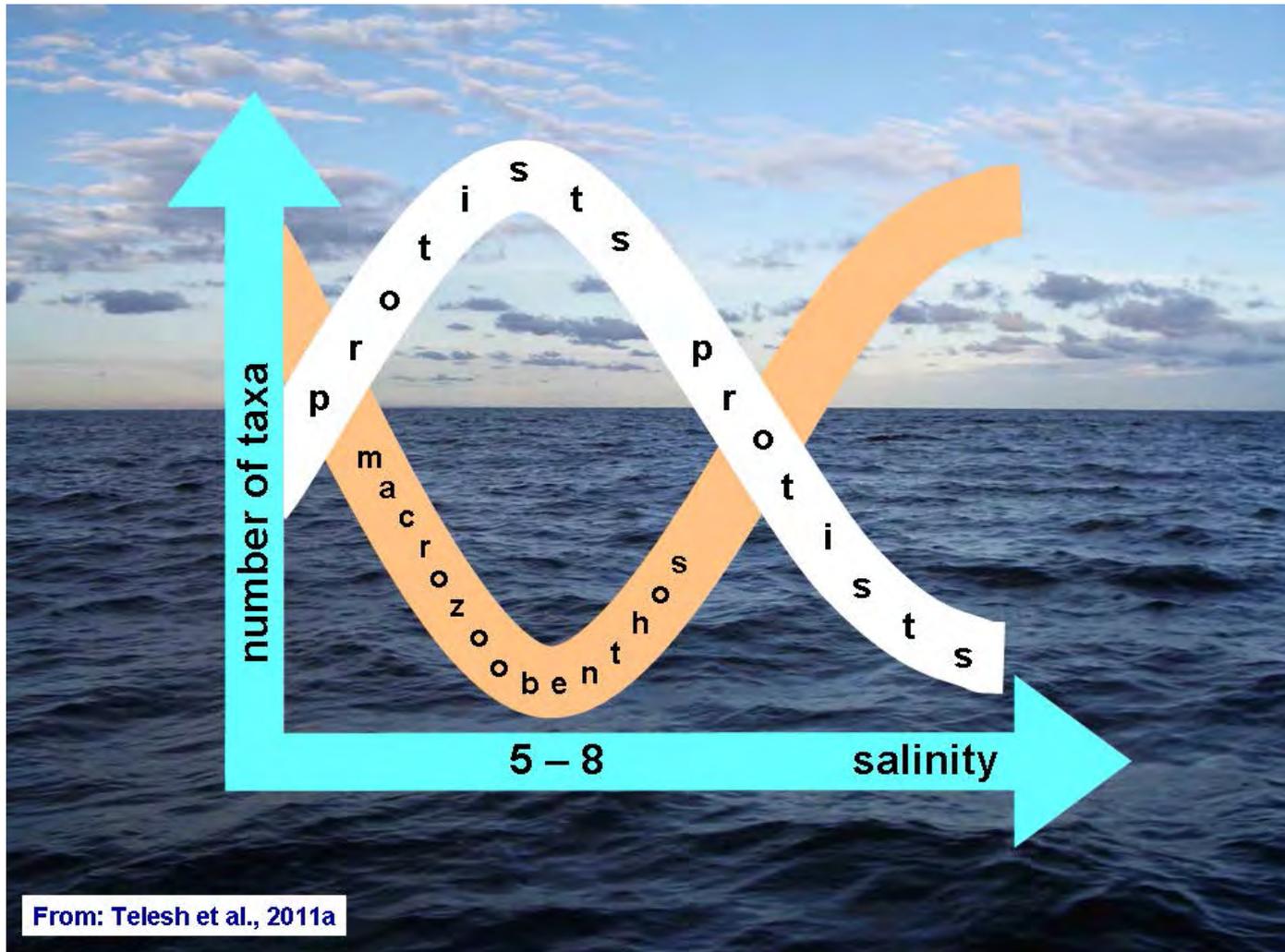
**Einzellige Protisten:**

**Phytoplankton, heterotrophe Nanoflagellaten, planktische und benthopelagische Ciliaten**

(\* - Regionen ohne Daten zu Ciliaten)



From: Telesh et al., 2011a



## Eigenschaften von PROTISTEN



## Etablierte Hypothesen

Planktonic mode of life =>  
Verdriftet mit dem Wasserkörper =>  
Vergleichsweise "milder" Stress

Breite Salinitätstoleranz, da  
Akklimation möglich

Spezifische Osmoregulation  
(z.B. kontraktile Vakuole) - **Zellwand**

Fähigkeit zur Ausbildung von  
Dauerformen (z.B. Cysten) unter  
ungünstigen Umweltbedingungen

Kurze Generationszeit,  
Hohe genetische Diversität  
(Populationsgröße)  
=> cosmopolitanism

The Intermediate Disturbance Hypothesis  
(Grime, 1973; Connell, 1978)

"mittlere Störungsfrequenz" fördert die  
Diversität (im Bereich 3fache  
Generationszeit)

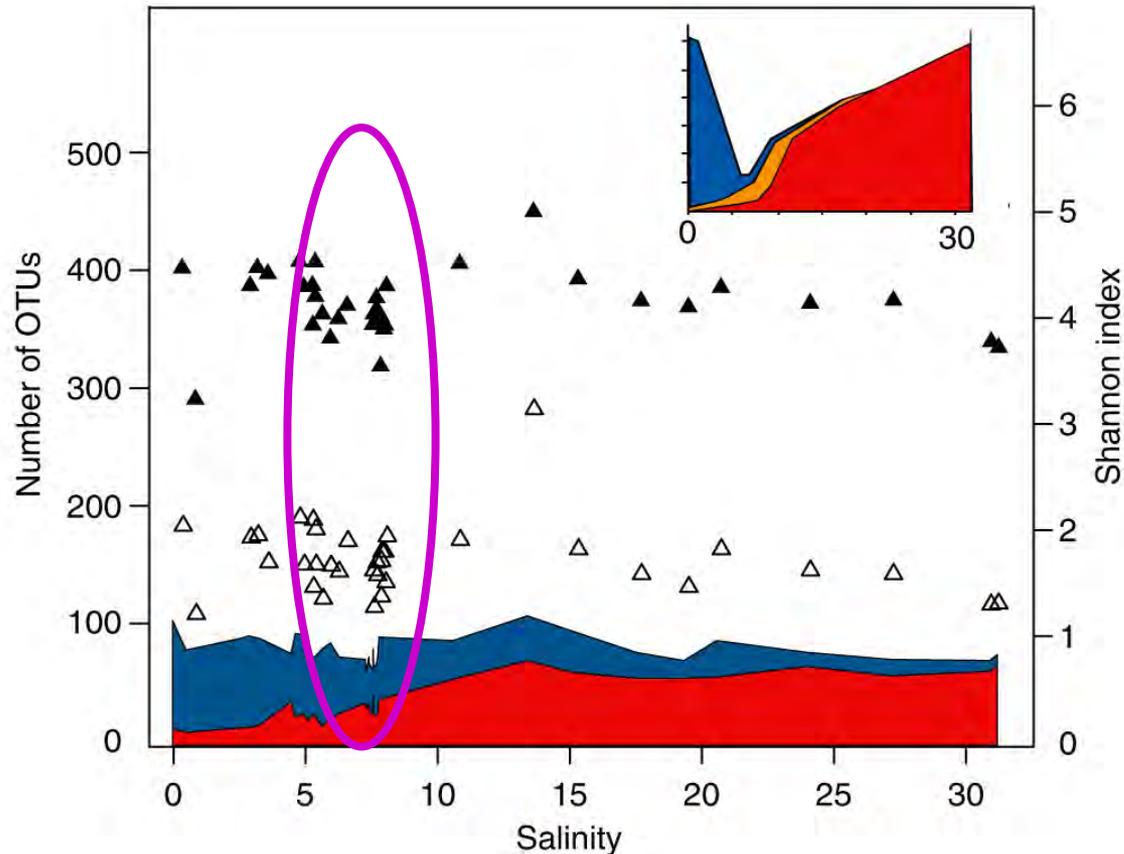
Taxa number-area Beziehung  
(Fenchel & Finlay, 2004; Fuhrman, 2009)

Vgl. großes Areal (für Protisten) der Ostsee

Körpergröße-Evolutionsrate Beziehung  
(Fenchel & Finlay, 2004)

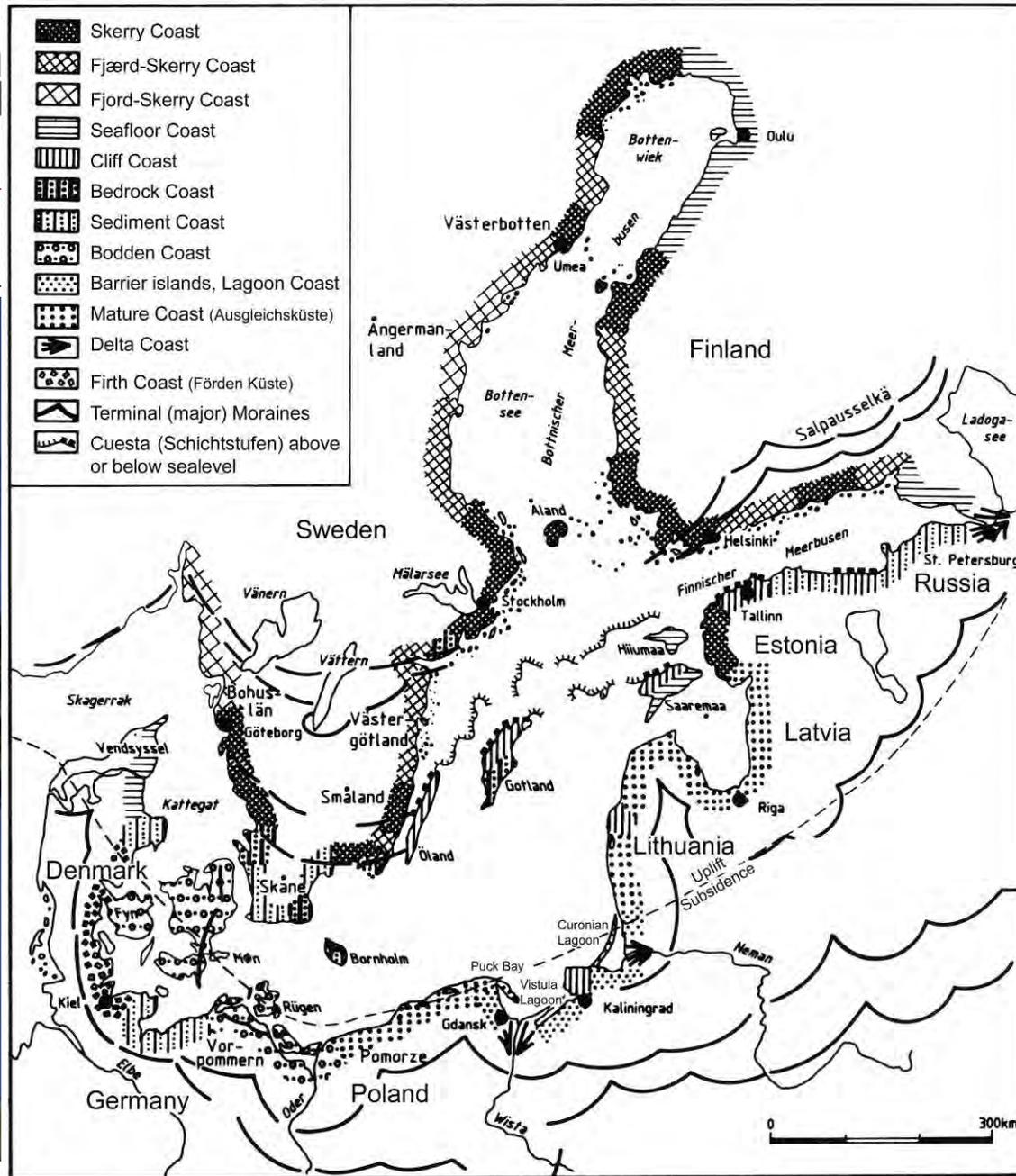
Kleine Organismen "evoluieren" schneller



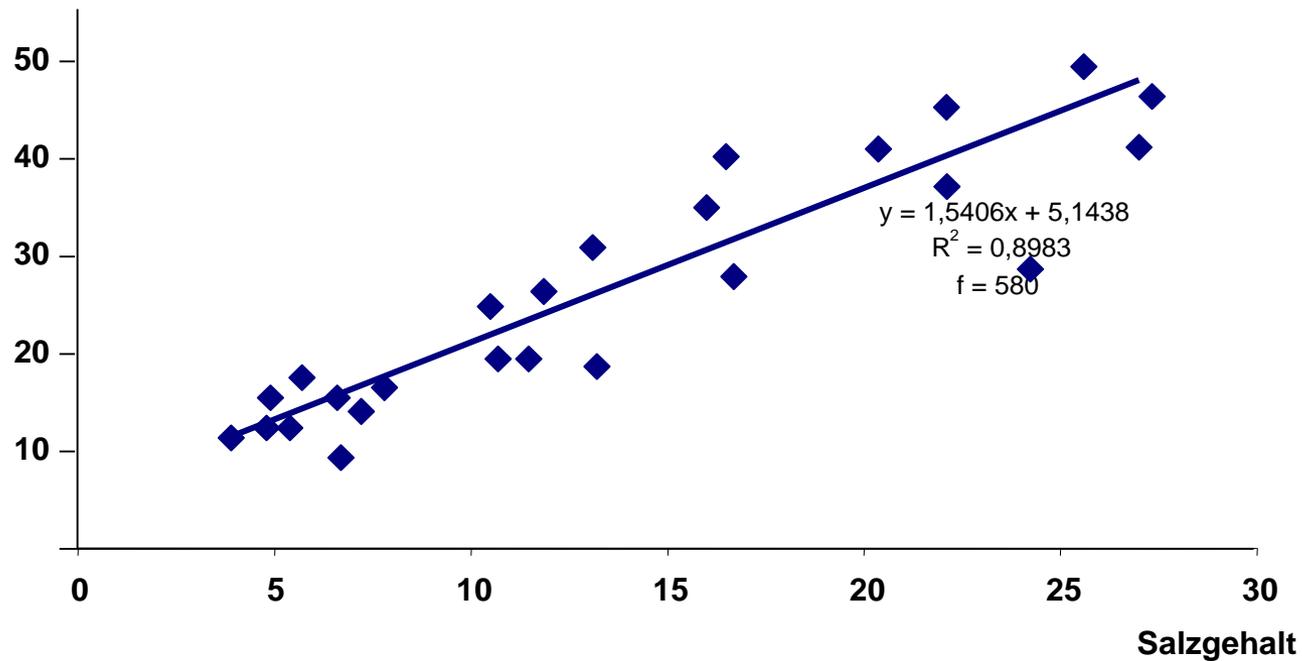


**Kein "Horohalinikum" beobachtbar für die bakterielle Diversität (OTUs) – selbst der Shannon diversity index reagiert nur kaum merklich (Herlemann et al., 2011).**

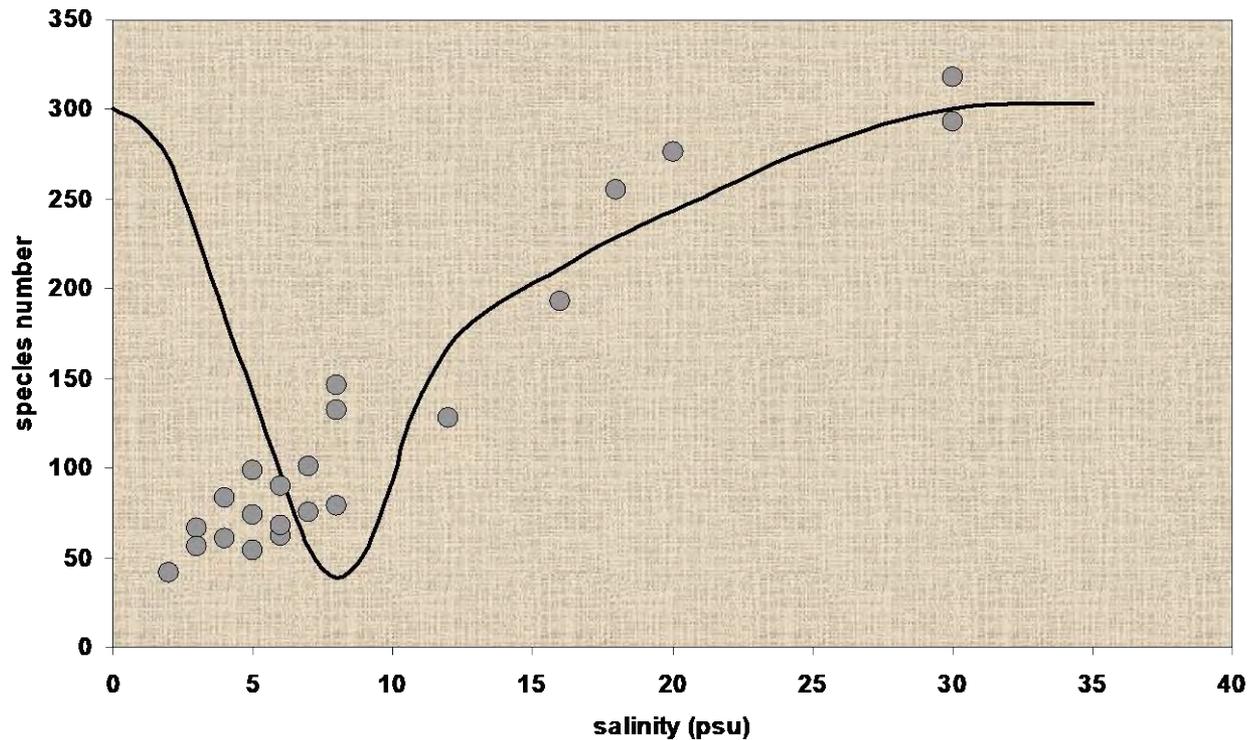
*Leere Dreiecke: OTUs; gefüllte Dreiecke: Shannon index.*



## Ergebnisse: Artenzahl

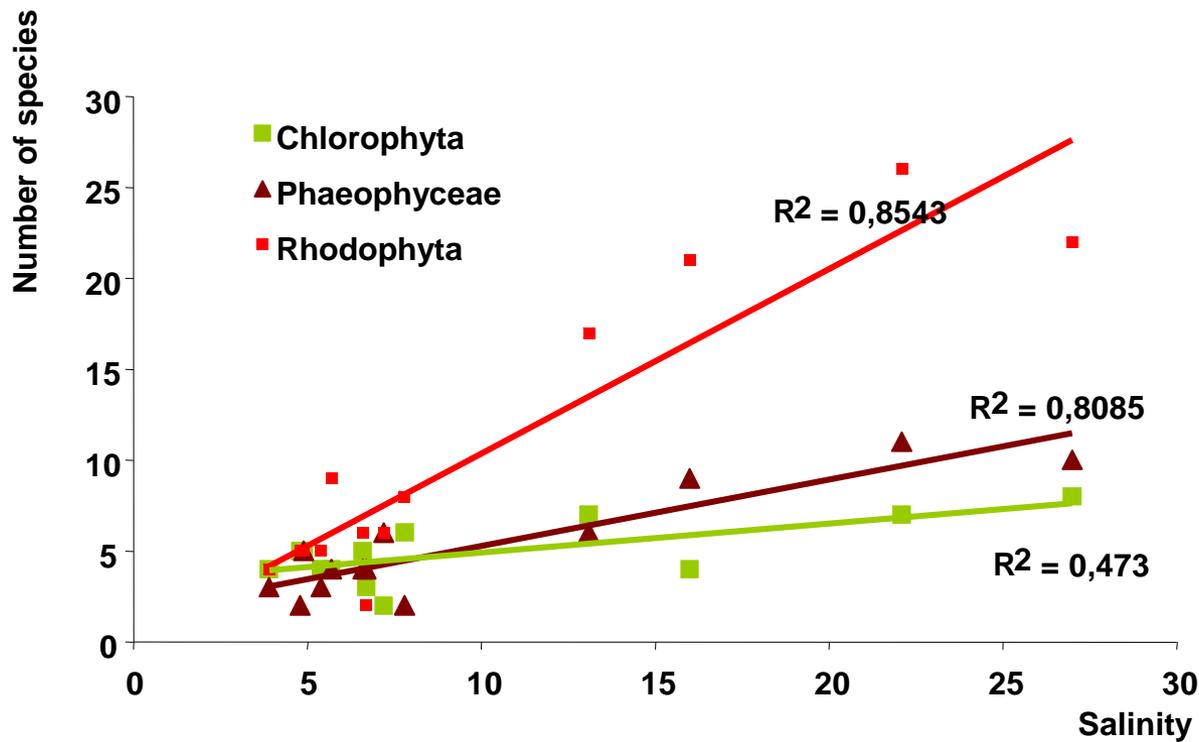


Vergleich.....

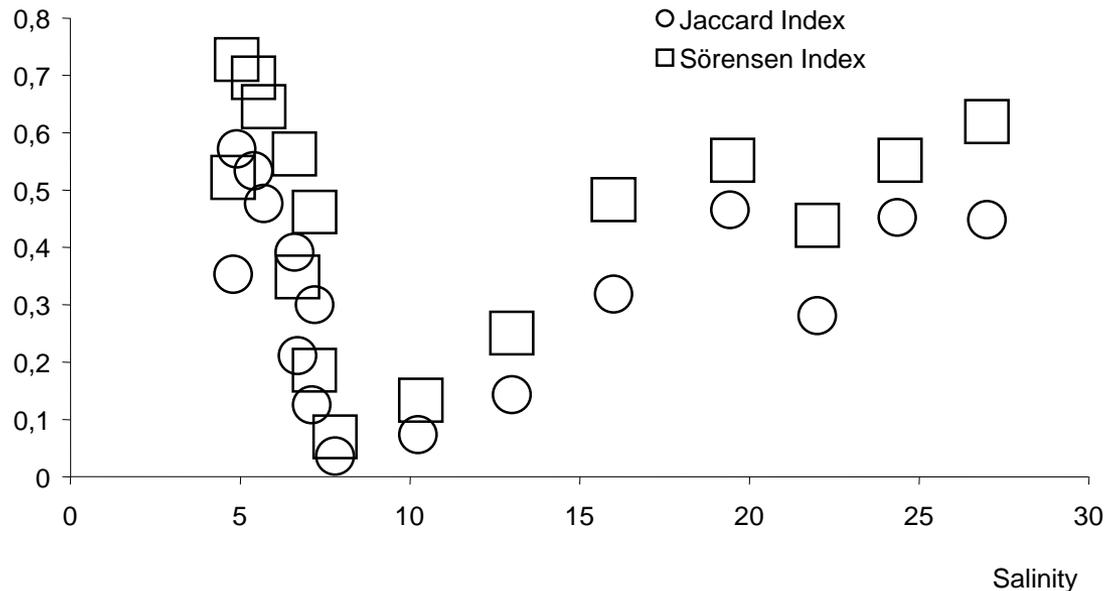


Data from REMANE (1957, Makrozoobenthon) and Nielsen et. al. (1995, Makrophytobenthon)

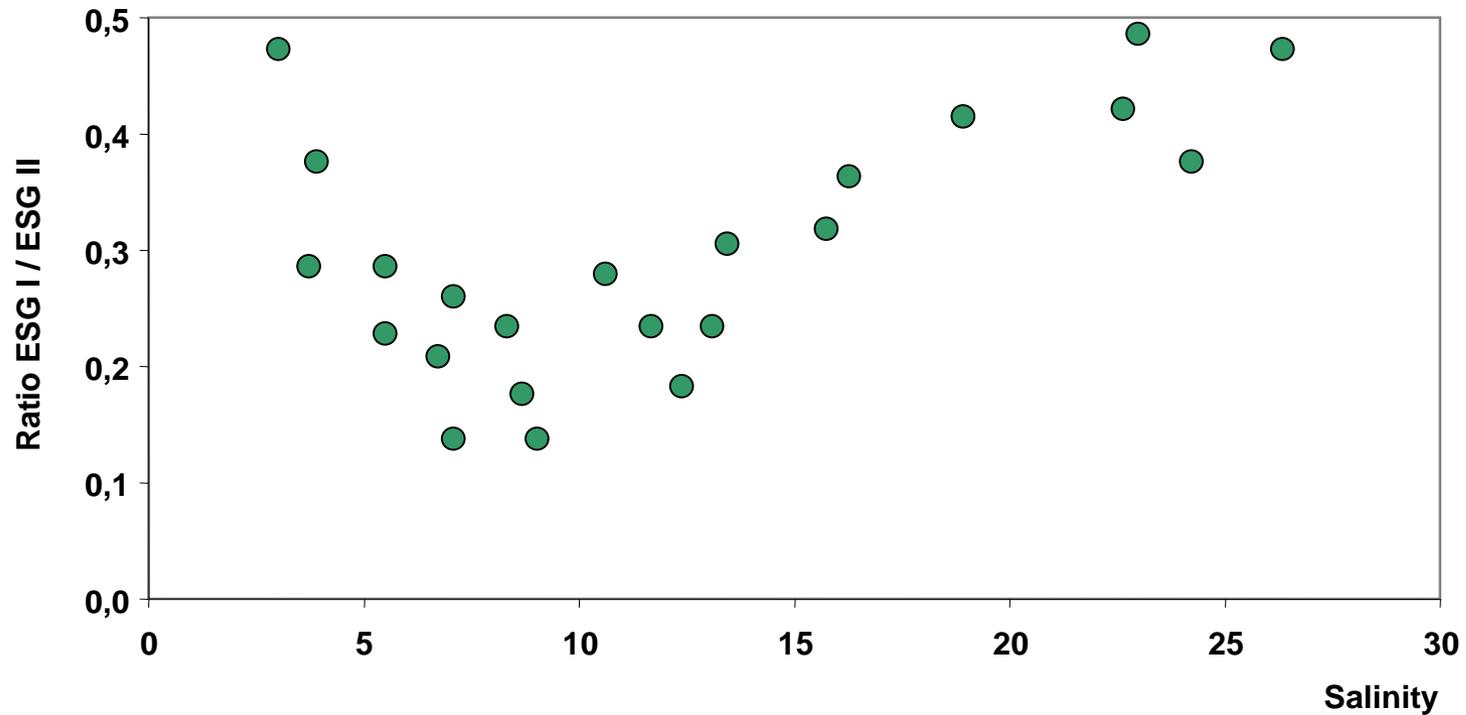
## Taxonomische Zusammensetzung



## Ergebnisse – Ähnlichkeit der Zusammensetzung benachbarter Standorte



## Ergebnis – mit Pflanzen



## German Partners:

University of Rostock

Leibniz-Institute for Baltic Sea  
Research (IOW)



## Russian Partners

Institute of Cytology,  
Russian Academy of  
Sciences

Zoological Institute,  
Russian Academy of  
Sciences

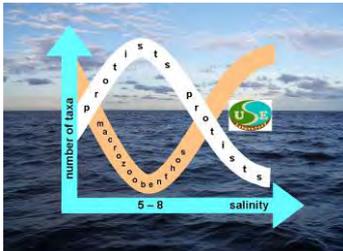


**1. Das Ostseeplankton ist NICHT “artenarm”.**

**2. Remane's Artenminimum – Konzept ist nicht extrapolierbar**

**3. Im Bereich des Horohalinkums ist ein Plankton-Artenmaximum zu beobachten**

**4. Das Makrophytobenthos folgt weitgehend dem Muster des Makrozoobenthos; allerdings ist die Kausalität eine andere**



Vielen Mitarbeitern sei gedankt für ihre Mitarbeit – sowohl während der Feldkampagnen als auch im Kampf mit den Daten:

“field workers”



“think tank”

Jochen Krause

Sigrid Sagert

Mandy Bahnwart

Uwe Selig

& Verbesserungen:

Vielen Dank für ihr Interesse!  
Georg Martin, Irmgard Blindow