

Berichte
aus dem
Institut für Meereskunde
an der
Christian-Albrechts-Universität Kiel

Nr.192

Vertikalverteilung und Sedimentation von Phytoplanktonarten
in der mittleren Ostsee während des Frühjahres 1986

von

Uta Passow

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von

Institut für Meereskunde
Abteilung Marine Planktologie
Düsternbrooker Weg 20
2300 Kiel 1, FRG

ISSN 0341-8561

Diese Arbeit wurde von der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität Kiel
als Dissertation angenommen

Hypothesen sind Netze,

nur der wird fangen,

der auswirft.

(Novalis, Distichen, 1798)

Abstract

Zusammenfassung

1. Einleitung	1
2. Material und Methoden	8
2.1 "Baltic Sea Patchiness Experiment 1986" (PEX'86)	8
2.2 Probennahme und Messung physikalischer Parameter entlang der Trajektorien	11
2.3 Auswertung der Wasserschöpfer- und Sinkstoff-fallenproben	13
2.3.1 Bestimmung chemischer und biochemischer Parameter	13
2.3.2 Mikroskopische Auswertung	15
2.3.3 Errechnete Größen	20
3. Abschätzung der Reproduzierbarkeit und Genauigkeit der mikroskopischen Zählungen	21
4. Vertikal- und Horizontalverteilung planktologischer Parameter während des Frühjahrs 1986 in der mittleren Ostsee	34
4.1 Frühjahrsblüten in der mittleren Ostsee	35
4.2 Räumliche Variabilität im PEX-Gebiet; eine Zusammenfassung der Ergebnisse von PEX'86	36
4.3 Zeitliche Variabilität entlang der Trajektorien des Treibkörpers DI	45
4.3.1 Variabilität der Salinität, Temperatur, Attenuation entlang der Trajektorien	50
4.3.2 Nährsalze und Chl.a entlang der Trajektorien	57
4.3.3 Die Phytoplanktonzusammensetzung entlang der Trajektorien	63
4.4 Variabilität von Frühjahrsblüten	74
5. Vertikalverteilung einzelner Phytoplanktonarten	79
5.1 Theoretische Überlegungen zur Entstehung von Vertikalverteilungsmustern des Phyto- und Protozooplanktons	79

5.2 Vertikalverteilung von Phytoplankton	84
5.3 Tagesperiodizität	97
5.4 Gedanken zur Anpassung des Phytoplanktons an seine physiko-chemische Umwelt	123
6. Sedimentation	135
6.1 Zusammensetzung und Quantität des im Frühjahr 1986 sedimentierten Materials	135
6.2 Abschätzung der Sinkgeschwindigkeit	154
6.3 Variabilität der Sedimentation im Stundenbereich	160
7. Vergleich verschiedener Probennahmestrategien in Hinblick auf die Trennung zeitlicher und räumlicher Variabilität	171
7.1 Definition eines "Wasserkörpers" beim Proben- nahmeansatz nach Lagrange	171
7.2 Vergleich der Ergebnisse verschiedener Proben- nahmestrategien	178
8. Schlußbetrachtung	183
9. Literatur	189
Anhang	

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS

M.rub.	<u>Mesodinium rubrum</u>
G.cat.	<u>Gonyaulax catenata</u>
T.lev.	<u>Thalassiosira levanderi</u>
Chaet.	<u>Chaetoceros spp.</u>
T.nor.	<u>Thaliassiosira nordenskiöldii</u>
T.bal.	<u>T.baltica</u>
A.tae.	<u>Achnantes taeniata</u>
"Gymno"	Gymnodinium A
POC	Partikulärer organischer Kohlenstoff
PON	Partikulärer organischer Stickstoff
TG	Trockengewicht
PEX'86	Baltic Sea Patchiness Experiment 1986
/	Wenn ein Zeitpunkt oder eine Tiefe nicht genau angegeben werden kann, wird das Intervall durch "/" gekennzeichnet, z.B. 25./26.4. bezeichnet einen Zeitpunkt zwischen dem 25.4. und 26.4.
sm	Seemeilen

Abstract

Vertical phytoplankton distribution, temperol fluctuations and sedimentation rates were studied in the central Baltic Sea during the "Baltic Sea Patchiness Experiment 1986" (PEX'86).

Vertical particle flux was measured with free drifting sediment traps deployed at 30 and 60m depth for ten days in April/May 1986 within the PEX grid (20 x 40 nautical miles). In the vicinity of one drifting trap water samples were collected in 10-12 depths down to 70m and vertical profiles of temperature, salinity, beam attenuation and light intensity were measured at three hour intervals. Water samples were analyzed for Chl.a, POC and PON content, dry weight and nutrients. Particulate parameters including the activity of ^{137}Cs were measured in trap samples. Suspended and sedimented particulates were counted under an inverted microscope. Precision and accuracy of the microscopical counts are discussed and confidence limits are calculated for different species and applied counting schemes. Errors in all cases were smaller than the observed in situ variability.

A general description of spring blooms in the central Baltic is given and the particular situation of spring 1986 is summarized. Within the station grid of PEX'86 an anticyclonic eddy was observed in which this study was conducted. Here the phytoplankton had reached peak concentrations and mass sedimentation of diatoms was about to start. The bloom was dominated by Thalassiosira levanderi and Chaetoceros spp. (10 μm size). Achnantes taeniata, Mesodinium rubrum, Gonyaulax catenata and an autotrophic Gymnodinium species (26-30 μm) were also abundant. Horizontal patchiness and advection caused greater variability in the distribution of phytoplankton biomass as well as temperature and attenuation during the first days than during the latter half of the investigation period. In four different areas within the PEX grid different blooms developed independently. On still smaller time and

space scales, the phytoplankton species composition also changed. The degree of patchiness was different for different species.

General concepts explaining vertical distribution patterns of phytoplankton by physical and biological mechanisms are discussed. The species-specific distribution of selected diatoms, dinoflagellates and of the funktionally autotrophic ciliate M.rubrum are described. None of the species were homogeneously distributed although no vertical density stratification was observed. Whereas the diatoms and M.rubrum were present within the whole trophogenic layer, the dinoflagellates were only found in the upper 30m. The vertical distribution was different for each species and maximum concentrations were encountered at different depths respectively. Mechanisms affecting species-specific distribution of mobile and non-mobile phytoplankters in isopycnal layers are discussed in light of the particular situation of this study. Diurnal vertical migration is shown for two dinoflagellates and the phytociliate and triggering factors are discussed. All three species migrated upwards during the day and downwards at night. In its detail, however, the migratory behaviour differed between species and also within single populations. Different strategies of adaptation of phytoplankton to changing environmental conditions are suggested: Whereas diatoms adapt to fluctuations of the light climate by physiological adaptations, mobile organisms have the possibility to stay in an isolume layer. The significance of turbulence, of chainformation and of resting stages in the life cycles of phytoplankton is also evaluated.

Trap deployments revealed that only T.levanderi and Chaetoceros spp. sedimented. Their daily relative sedimentation rates (losses as % of standing stocks) increased over time and were species-specific (for T.levanderi max. 50%). Since part of the T.levanderi population was actively dividing (20% of the standing stock was found as paired cells) their suspended concentration decreased slower than that of Chaetoceros spp., although the daily sedimentation of the

latter species was only about 30% of the standing stock. T.levanderi occurred in chains in the water column but only single cells were found in sedimented material and paired cells were never found in the trap samples. Chaetoceros spores were rare in the water column and only sporadically collected by the sediment traps. The relative sedimentation rate of all other species was less than 5% per day. The settling velocity of the cells was estimated in different independent ways to be about 40-60m/d. This high sinking speed was attributed to aggregate formation. The results indicate that aggregate formation is not only species-specific but also differs between life-stages within one species. Variability of sedimentation rates on a timescale of hours was high, suggesting a diurnal pattern. Sedimentation did not change the vertical distribution patterns, indicating that cells were sinking with similar rates from all depths.

The advantages of a Lagrangian sampling strategy (time series measurements in the vicinity of a free drifting buoy) for investigating phytoplankton development in time are evaluated and compared to a sampling at a moored station (Eulerian approach). In an environment that exhibits an intense patchiness even at spatial scales of 100m, as encountered in this study, the influence of advection and patchiness on a time-series with a resolution of hours to days can not be neglected even if the Lagrangian approach is followed. Furthermore, in this study the variability of various parameters measured in an Eulerian mode was not generally higher than that following the Lagrangian one, as one would have expected.

Zusammenfassung

Die Vertikalverteilung, deren zeitliche Änderung und die Sedimentation ausgewählter Phytoplanktonarten wurde in der mittleren Ostsee im Rahmen des internationalen "Baltic Sea Patchiness Experiment 1986" (PEX'86) untersucht.

Während der 10-tägigen Untersuchung im April/Mai wurden der Partikelflux mit frei-treibenden Sinkstofffallen (in 30 und 60m Tiefe) innerhalb des PEX-Rasters (20x40 Seemeilen) gemessen. Neben einer der treibenden Fallen wurden im 3-stündigem Abstand Wasserproben aus 10-12 Tiefen, bis in maximal 70m Tiefe genommen und die vertikale Verteilung der Salinität, Temperatur, Attenuation und Licht gemessen. In den Wasserproben wurde der Chl.a-, POC-, PON-Gehalt, Trockengewicht und die Nährsalzkonzentration bestimmt. Dieselben partikulären Parameter und die ^{137}Cs -Aktivitätskonzentration wurden in dem Fallenmaterial bestimmt. Sowohl das suspendierte, als auch das sedimentierte Material wurde unter einem umgekehrten Mikroskop untersucht. Es wurde die Reproduzierbarkeit und Genauigkeit der Zählungen nach verschiedenen Schemata dargestellt und für jede Phytoplanktonart ein empirischer Vertrauensbereich für die einzelnen Zählenschemata bestimmt. Die jeweiligen Zählfehler waren immer geringer als die zu untersuchende in situ Variabilität.

Der allgemeine Verlauf von Frühjahrsblüten in der mittleren Ostsee wurde beschrieben und die Situation im Frühjahr 1986 zusammengefaßt. Das Untersuchungsgebiet dieser Arbeit lag in dem antizyklonischen Wirbel, der innerhalb des PEX-Gebietes beobachtet wurde. Die Blüte hatte ihre maximale Biomasse erreicht und die Massensedimentation der Diatomeen begann. Das suspendierte Material wurde von Thalassiosira levanderi und Chaetoceros spp. (10µm) dominiert. Aber auch Achnantes taeniata, Mesodinium rubrum, Gonyaulax catenata und eine autotrophe Gymnodinium-Art waren häufig. Die größere horizontale Patchiness und Advektion führten während der ersten Tage zu einer größeren Variabilität der Phytoplanktonbiomasse, der Temperatur und der Attenuation als während der zweiten Hälfte

der Untersuchung. Innerhalb der PEX-Rasters entwickelten sich vier voneinander unabhängige Blüten. Innerhalb der einzelnen Blüten, auf geringeren Raum- und Zeitskalen, verschob sich die Phytoplanktonzusammensetzung wiederum. Der Grad der Patchiness war für jede Art unterschiedlich.

Konzepte, die physikalische oder biologische Prozesse als Ursache für die Vertikalverteilungsmuster des autotrophen Planktons ansehen, werden vorgestellt. Die vertikalen Verteilungsmuster wurden für 5 Diatomeenarten, 2 Dinoflagellatenarten und den autotrophen Ciliaten Mesodinium rubrum beschrieben. Keine der Arten war gleichmäßig über die Tiefe verteilt, obwohl keine vertikale Dichteschichtung beobachtet wurde. Jede der Arten hatte ihr individuelles Vertikalverteilungs-Muster, die Konzentrationsmaxima der verschiedenen Arten lagen jeweils in unterschiedlichen Tiefen. Im Gegensatz zu den Dinoflagellaten waren die Diatomeen und auch M. rubrum in der gesamten trophogenen Schicht anwesend. Mechanismen, die die Vertikalverteilung mobiler und nicht mobiler Plankter in einer isopyknischen Schicht beeinflussen können, werden an Hand der Daten dieser Untersuchung diskutiert. Für die zwei autotrophen Dinoflagellaten und für M. rubrum konnte eine tagesrythmische Vertikalwanderung nachgewiesen werden: alle drei Arten wanderten tagesüber an die Oberfläche, nachts in die Tiefe, im Einzelnen jedoch unterschieden sich das Wanderungsverhalten der verschiedenen Arten und auch von Populationen einer Art. Verschiedene Anpassungen des Phytoplanktons an die veränderlichen Umweltbedingungen werden postuliert: Während Diatomeen auf Fluktuationen der Lichtbedingungen mit physiologischen Adaptationen reagieren, können sich die mobilen Arten durch die Wanderung immer in einer Schicht konstanten Lichtklimas aufhalten. Speziell wird auf die Rolle der Turbulenz, der Kettenbildung und der Dauerstadien im Lebenszyklus des Phytoplanktons eingegangen.

Im sedimentierten Material wurden fast ausschließlich T. levanderi und Chaetoceros spp. gefunden. Deren relative Sedimentationsrate (tägliche Sedimentation als % vom Bestand) stieg mit der Zeit und war artspezifisch (für T. levanderi bis

max. 50%). Da sich ein Teil der T.levanderi-Population in der Teilungsphase befand (20% des Bestandes kam als "paired-cells" vor), nahm deren Konzentration im Wasser langsamer ab, als die der weniger stark sedimentierenden Chaetoceros spp. (relative Sedimentationsrate $\leq 30\%$). Die sedimentierten T.levanderi lagen im Gegensatz zum suspendierten Material nicht in Ketten, sondern in Form von Einzelzellen vor. Chaetoceros spp. Sporen wurden im Wasser und in den Fallen selten gefunden. Alle anderen Arten sedimentierten mit einer relativen Sedimentationsrate $< 5\%$. Die Sinkgeschwindigkeit wurde mit unterschiedlichen Methoden auf ca. 40-60m/d bestimmt. Diese hohe Sinkgeschwindigkeit wird auf Aggregatbildung der Zellen zurückgeführt. Die Bildung von Aggregaten müsste daher nicht nur artspezifisch sein, sondern auch vom Stadium der Zellen abhängen. Die Variabilität der Sedimentationsrate war im Zeitbereich von Stunden hoch und weist auf eventuelle tageszeitabhängige Sedimentationsraten hin. Die Sedimentation führte nicht zu entsprechenden Änderungen im Muster der Vertikalverteilung der Zellen, so daß die Zellen aus allen Tiefen mit ähnlicher Sinkgeschwindigkeit sedimentiert sein müssen.

Der Probenahmeansatz nach Lagrange (Zeitserie neben freitreibenden Fallen) wurde für die Fragestellung dieser Arbeit bewertet und mit der Probennahme neben einem verankerten Schiff (Ansatz nach Euler) verglichen. In einem Gebiet mit einer hohen räumlichen Patchiness sogar im Bereich von 100m (wie in dem vorliegenden Fall) kann auch bei einer Probenahme nach Lagrange der Einfluß von Advektion und Patchiness auf eine Zeitserie im Stunden- bis Tagesbereich nicht ausgeschlossen werden. Die Variabilität der Parameter war - entgegen der Theorie - nicht größer, wenn die Proben nach dem Ansatz nach Euler statt nach Lagrange genommen wurden.



1. Einleitung

Die ersten Hinweise auf ungleichmäßige Verteilung des Planktons im Meer stammen von Beobachtungen der Wasseroberfläche, die vor über 200 Jahren von Kapitänen aufgezeichnet wurden. Kapitän J. Cook schrieb beispielsweise schon 1773: "on the 9th of Dezember 1768 we observed the sea to be covered with broad streaks of yellowish colour, several of them a mile long and three or four hundred yards wide" (Bainbridge 1957). Erst vor ca. 50 Jahren begann die wissenschaftliche Beschreibung von "Patchiness" (Hardy 1956, 1967, Bainbridge 1957). Der Begriff "Patchiness" bekam in den verschiedenen Untersuchungen unterschiedliche Bedeutungen, wie Cushing (1962) darlegt. Mit diesem Begriff wird sowohl die Variabilität bezeichnet, die durch die verwendeten Geräte und die Probennahme hervorgerufen wird, als auch die in situ Variabilität, d.h. die (horizontale) Ausdehnung einer Population (anhand deren Individuendichte) und deren Ursachen. Während die frühen Untersuchungen Patchiness beschrieben, treten in der neueren Literatur zur Patchiness die Fragen nach deren Ursachen (Steele 1976, 1978) und deren Bedeutung für das pelagische Ökosystem (Richardson et al. 1970, Steele 1974, Legendre 1981, Legendre et al. 1986) in den Vordergrund. Da die Ursachen von Patchiness z.B. im 100km Bereich andere sind als im 1km Bereich, gewinnt die Frage nach den Skalen, auf denen alle mit Patchiness zusammenhängenden Phänomene auftreten, an Bedeutung (Steele 1978, Harris 1980). Ferner müßte, wegen des großen Einflusses der physikalischen Prozesse auf die Verteilung des Phytoplanktons, bei Untersuchungen zur Patchiness des Planktons die Trennung zwischen physikalischer und biologischer Oceanographie aufgehoben werden. Deutlich machen Tett und Edwards (1984) diesen Standpunkt unter dem Titel "Mixing and plankton: an interdisciplinary theme in oceanography". Legendre und Demers (1984) fordern in ihrem Artikel sogar eine neue Disziplin der "dynamic oceanography".

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung werden auf der Grundlage des Denkansatzes interpretiert und diskutiert, nach dem zum Verständnis von Patchiness die zeitlichen und

räumlichen Skalen dieser Patchiness und deren Ursachen von zentraler Bedeutung sind. Daher sollen einige der zentralen Punkte dieses Konzeptes dargestellt werden:

Patchiness kann auf drei unterschiedlichen Wegen kategorisiert werden (Mackas et al. 1985): Zum einen ist eine Einteilung aufgrund des Parameters oder Phänomens, das patchy (fleckenhaft) verteilt ist, möglich. Die Variabilität von Chl.a z.B. unterliegt anderen Gesetzmäßigkeiten als die einzelner Phytoplanktonarten. Ferner ist eine Gliederung anhand der die Patchiness erzeugenden Mechanismen (z.B. turbulente Diffusion, Wachstum) möglich. Am häufigsten ist eine Kategorisierung auf Grund der Skalen, auf den die erzeugenden Mechanismen wirken und auf denen die Patchiness auftritt. Mit dem Begriff der zeitlichen bzw. räumlichen Skala ist die Zeitdauer bzw. die Entfernung gemeint, über die ein Signal integriert wird, um eine Botschaft zu übermitteln (Allen 1977). Die drei oben genannten Herangehensweisen an Patchiness sind nicht unabhängig voneinander und nicht frei miteinander kombinierbar: Bestimmten Phänomenen, die patchy verteilt sind, oder bestimmten Prozessen, die Patchiness verursachen, sind spezifische Raum- und Zeitskalen zuzuordnen (Denman und Powell 1984). Beispielsweise ändern sich Teilungsraten von Phytoplankton im Bereich von Tagen, die Artenzusammensetzung einer Phytoplanktongemeinschaft im Wochenbereich. In der durchmischten Schicht liegen die Zeitskalen für Oberflächenwellen im Sekundenbereich, die Ausbildung und Erosion der saisonalen Thermokline findet im Verlauf eines Jahres statt. Auch kann Patchiness von den Patchiness erzeugenden Prozessen nur im Einzelfall, nicht jedoch generell getrennt werden, da die inhomogene Verteilung eines Phänomens die Variabilität eines anderen verursachen kann. Die Patchiness des Zooplanktonbestandes oder der Nährsalzkonzentrationen beispielsweise können einerseits durch die Verteilung des Phytoplanktons erzeugt worden sein und können andererseits zu einer inhomogenen Verteilung (Patchiness) des Phytoplanktons führen.

Horizontale und vertikale Patchiness sind untrennbar verwoben (Steele 1978). Horizontale Patchiness im 0.1 bis 10km Bereich kann z.B. bei Stromscherungen und vertikaler turbulenter Diffusion aus vertikalen Gradienten erzeugt werden (Evans 1978, Kullenberg 1978). Der umgekehrte Prozeß spielt wegen dem geringeren horizontalen Gradienten gewöhnlich eine untergeordnete Rolle. Die Skalen der vertikalen Variabilität sind andere als die der horizontalen, da vertikale Gradienten größer als horizontale sind. Evans (1978) zitiert ein Beispiel aus der Nordsee, in dem die vertikale Chl.a Variabilität von 50m einer horizontalen Variabilität von 50 km entsprach.

Die stärkeren Gradienten in der Vertikalen können mit dem Eintrag sowohl physikalisch als auch biologisch relevanter Faktoren (Energie, Wärme, Süßwasser und Licht) durch die Wasseroberfläche erklärt werden. Die Zufuhr dieser Energie oder Materie findet nicht gleichmäßig statt, sondern wird von periodischen und unperiodischen Rhythmen gesteuert. Da Turbulenz, die für den Eintrag in tiefere Wasserschichten sorgt, auch starken zeitlichen und räumlichen Variationen unterworfen ist, ist bereits die primäre Entstehung physikalischer Patchiness ein sehr komplexer, nicht durch einfache Kausalzusammenhänge erklärbarer Prozeß.

Die relative Wichtigkeit physikalischer und biologischer Prozesse bei der Erzeugung, Erhaltung oder Zerstörung von biologischer Patchiness ist umstritten und von den Skalen, um die es sich jeweils handelt, abhängig (Denman und Powell 1984). Denman und Platt (1976) und andere (Zusammenfassung in Platt 1978) postulieren z.B., daß Phytoplanktonpatchiness auf Skalen unterhalb eines kritischen Wertes k (im Bereich von 1km) ausschließlich durch direkte Wirkung physikalischer Prozesse erzeugt wird. Im Bereich über diesen Wert k können dieser Theorie zur Folge biologische Mechanismen, vor allem Wachstum, nicht unberücksichtigt bleiben (Legendre und Demers 1984).

Biologische und physikalische Patchiness existiert und wirkt simultan in Raum und Zeit. Zeit- und Raumskalen sind mit-

einander verbunden z.B. über Diffusion (horizontal oder vertikal) und Wachstumsraten (z.B. im KISS-Modell, Okubo 1971). Eine Trennung der räumlichen von den zeitlichen Skalen ist deshalb nicht möglich (Steele 1978, Harris 1980, Legendre 1981). Es besteht eine relativ konstante Beziehung zwischen Raum- und Zeitskalen (Steele 1978, Hauray et al. 1978, Harris 1980, Mackas et al. 1985). Diese Raum-Zeitbeziehung ist für physikalische und biologische Prozesse ähnlich (Steele 1978, Tett und Edwards 1984, Mackas et al. 1985). Ein Zeitraum von 1 Tag entspricht etwa einer Entfernung von 1km, diese Beziehung ist ungefähr linear.

Steele (1978) stellt die Wechselwirkung zwischen Organismen verschiedener Trophieebenen in dieser Zeit-Raumbeziehung dar. Die verschiedenen Zeit-Raumskalen, in denen Plankton-Patchiness beobachtet wurde, sind im Stommeldiagramm aufgezeigt (Hauray et al. 1978). Mackas et al. (1985) entwickelten ein Schema von Prozessen (physikalisch und biologisch), die entlang dieser Zeit-Raumachse Patchiness erzeugen. Biologische Reaktionen des Phytoplanktons im Zeit-Raumspektrum auf Umweltfluktuationen unterschiedlicher Frequenz erörtert Harris (1980).

Harris (1980) stellt die These auf, daß die biologischen Reaktionen auf Fluktuation der Umweltparameter mit unterschiedlichen Frequenzen hierarchisch gegliedert sind. Reaktionen auf hochfrequente Fluktuationen können Variabilitäten auf höheren Skalen (=im niederfrequenten Bereich) erzeugen. Ein Beispiel soll dies verdeutlichen: Mikroturbulenzen, die im Minutenbereich Fluktuationen des Lichtklimas einer Zelle erzeugen, führen zu Änderungen z. B. der Fluoreszenzeigenschaften (Lewis et al. 1984a, b) der Zelle auf derselben Zeitskala, die wiederum zu Änderungen der Photosyntheserate im Minuten- bis Stundenbereich führen (Marra 1980, Falkowski und Wirick 1981). Mit Hilfe von kurzskaligen, hochfrequenten physiologischen Adaptationen können die Fluktuationen der relevanten Umweltfaktoren (in diesem Beispiel die Lichtintensität) gepuffert werden (Cullen und Lewis 1988). Die Population wächst dann mit einer im Bereich

von Tagen veränderlichen Wachstumsrate. Änderungen der Teilungsrate wiederum wirken sich auf die Artenzusammensetzung der Gemeinschaft aus. Die Skalen der Variabilität der gesamten Phytoplanktonbiomasse (z.B. im Chl.a Gehalt ausgedrückt) sind noch länger (nach dem Konzept von Harris 1980) und im saisonalen Bereich angesiedelt.

Nach diesem Konzept (Harris 1980) bestimmt nicht der mittlere Wert eines relevanten Umweltparameters (Nährsalzkonzentration, Lichtintensität) allein die erreichbare Teilungsrate und somit mittelbar die Artenzusammensetzung. Auch Frequenz, Amplitude und Phase der Fluktuation der Parameter soll von ausschlaggebender Bedeutung sein: So erhöhte sich z.B. die Artendiversität bei fluktuierenden Phosphatkonzentrationen (Sommer 1984); unter variierenden Lichtintensitäten war die Photosyntheserate höher als unter vergleichbar hohen, aber konstanten Lichtintensitäten (Marra 1978).

Verschiedene Phytoplanktonarten, die im gleichen physikalischen Raum nebeneinander existieren, können somit durch geringfügig unterschiedliche biologische Merkmale Muster auf unterschiedlichen Raum- und Zeitskalen erzeugen und dadurch in verschiedenen Teilen des Frequenzbereichs (der Skala) vorkommen (Tett und Edwards 1984). Patchiness kann entlang der Raum-Zeitachse transformiert werden; das übermittelte Signal kann dabei abgeschwächt oder verstärkt werden (Harris 1980).

Die Zeit (im Frühjahr), in der sich die saisonale Thermokline auszubilden beginnt und festigt, ist durch eine Reihe schwacher Übergangsthermoklinen, die sich an ruhigen sonnigen Tagen bilden und nachts oder bei Windeinwirkung wieder auflösen, charakterisiert (Denman und Powell 1984). In dieser Zeit führen geringe räumliche Unterschiede, z.B. in der Bewölkung oder im Windfeld, zu horizontalen Unterschieden in der Turbulenzintensität, die sich in einer sehr ausgeprägten Patchiness anderer Parameter manifestieren kann (Evans 1978). In der Zeit vor der Etablierung der saisonalen Thermokline ist das Pelagial also sehr anfällig für physikalische Patchiness,

und es ist folglich mit einer extremen Patchiness auch der anderen Parameter zu rechnen. Ist die saisonale Thermokline etabliert, funktioniert diese vielfach als Puffer und die physikalische Patchiness wird geringer. Der Übergang zwischen einer durchmischten und einer stabilen Wassersäule ist durch eine hohe neue Produktivität charakterisiert (s. Legendre 1981), sodaß das Signal des Chl.a auf saisonalen Skalen zur Frühjahrsblüte am größten ist. Während der Frühjahrsblüte kann - in gemäßigten Breiten - demnach mit einer hohen zeitlichen und räumlichen Variabilität des Phytoplanktons gerechnet werden.

Die für die Variabilität von Phytoplanktonbiomasse relevanten Skalen liegen im Bereich von 1-100km, bzw. 1-100 Tagen (Steele 1978). Eine adäquate Probennahme ist in diesem Bereich nur durch simultanen Einsatz mehrerer Schiffe möglich (Steele 1978). Während des "Baltic Sea Patchiness Experiment" (PEX) wurde die horizontale Patchiness planktologischer Parameter während der Frühjahrsblüte 1986 in der mittleren Ostsee auf Skalen von 4-80 km und 1-14 Tagen mit 14 Schiffen untersucht (Dybern und Hansen 1989).

In der vorliegenden Arbeit, deren Proben im Rahmen von PEX'86 genommen wurden, wird die zeitliche Änderung (3h-10Tage) der vertikalen Verteilung (2-60m) einiger wichtiger Phytoplanktonarten dokumentiert. Aus den Verteilungsmustern der einzelnen Arten und der Änderung dieser Muster auf unterschiedlichen Zeitskalen sollen Rückschlüsse auf das Verhalten der Arten, bzw. auf deren Reaktion auf die Umwelt nach dem oben erläuterten Konzept gezogen werden. Es wird die zeitliche Entwicklung der Vertikalverteilung physikalischer, chemischer und biologischer Parameter dargestellt und die Variabilität dieser verschiedenen Parameter auf unterschiedlichen Zeitskalen miteinander verglichen. Zudem wird genauer auf die Vertikalverteilungen einiger Phytoplanktonarten und deren zeitliche Änderung sowie auf die Mechanismen, die solche Muster erzeugen und auf die Faktoren, die die biologischen Reaktionen auslösen, eingegangen. Hohe Sedimentationsraten können auf ähnlichen Zeitskalen wie hohe Wachstumsraten die

Biomasse im Wasser stark beeinflussen. Auf die Rolle der Sedimentation innerhalb der Lebensstrategie des Phytoplanktons wird eingegangen. Da eine Trennung der "wahren" räumlichen und zeitlichen Variabilität von der durch die Probennahme verursachten Variabilität problematisch ist (Kelly 1971, Kelly 1975, Cushing und Walsh 1976, Platt und Denman 1978, Haury et al. 1978), werden die Reproduzierbarkeit der Zählungen und Fragen zur Zählgenauigkeit diskutiert. Die verwendete Probenahme-strategie (nach Lagrange) wird für die Fragestellung dieser Untersuchung bewertet und mit anderen Strategien verglichen.

Die einzelnen Kapitel dieser Arbeit beziehen sich jeweils auf einzelne der oben beschriebenen Fragenkomplexe, wobei innerhalb der Kapitel einer theoretischen Einleitung die Darstellung exemplarischer Ergebnisse nachgestellt wird. Die folgende Diskussion verknüpft jeweils abschließend die Konzepte mit den Ergebnissen zu übergeordneten neuen Erkenntnissen. In der Schlußbetrachtung werden die Erkenntnisse aus den einzelnen Fragestellungen in einen Gesamtzusammenhang gestellt.

2. Material und Methoden

Die Probennahme für diese Arbeit fand im Rahmen des "Baltic Sea Patchiness Experiment" (PEX) statt. Das Ziel der PEX-Studie war es, festzustellen, in welchen Raum- und Zeitskalen (im Bereich zwischen >2 sm, <40 sm; 1.5h-13Tage) horizontale Patchiness der physikalischen, chemischen und biologischen Parameter auftritt (Dybern und Hansen 1989). Da die Ergebnisse, die in der vorliegenden Arbeit vorgestellt werden, vor dem Hintergrund der Resultate dieser Studie interpretiert werden, sollen das Ziel und die Probennahme der PEX-Studie kurz zusammengefaßt werden (Kap.2.1). Danach (Kap.2.2-2.5.) wird die Probennahme und Aufarbeitung der Proben, die den Schwerpunkt dieser Arbeit ausmachen, beschrieben.

Alle Zeitangaben werden in mitteleuropäischer Sommerzeit (MESZ) gemacht. Um auf "Greenwich Mean Time" (GMT =UTC) umzurechnen, müssen 2h abgezogen werden.

2.1 Baltic Sea Patchiness Experiment 1986 (PEX'86)

Das "Baltic Sea Patchiness Experiment" (PEX) wurde im April/Mai (25.4-8.5.86) 1986 in der offenen mittleren Ostsee im südöstlichen Gotlandbecken (56° N; 19° W) durchgeführt (Abb.2.1). Im nordwestlichen Drittel des Untersuchungsgebietes steigt die Wassertiefe von 20m (nordwestlicher Rand) auf 100m. Im zentralen und östlichen Teil beträgt die Wassertiefe zwischen 90 und 130m.

An der Studie nahmen insgesamt 14 Schiffe aus allen Anliegerstaaten der Ostsee (außer Dänemark) teil. Es wurden täglich sechs Schnitte mit je 11 Stationen parallel abgefahren. Alle 4 Tage (25.4.; 29.4.; 3.5.; 7.5.) wurde auf diese Weise ein Gebiet von 20×40 sm (Stationsabstand=4sm und 1.5h), "eddy-grid" genannt (s.Abb.2.2a), beprobt. An den anderen Tagen wurde ein kleineres Gebiet ("slope-grid": 10×20 sm; Stationsabstand=2sm, 1.5h), untersucht. Zusätzlich wurden an zwei Dauerstationen (verankerte Schiffe) Messungen im 1.5-3h Abstand ausgeführt.

An den Grid- und den ortsfesten Dauerstationen wurde jeweils das gleiche Routineprogramm durchgeführt. Dieses Routineprogramm der PEX-Studie beinhaltete kontinuierliche vertikale Messungen der Temperatur und des Salzgehaltes sowie die Bestimmung des Sauerstoffs, der anorganischen gelösten Nährsalze (Nitrat und Phosphat), des Chlorophylls, der Primärproduktion und des Planktonbestandes in 3-8 Standardtiefen. Dreizehn im "eddy-grid" verankerte Strömungsmesser lieferten Daten über die Strömungsverhältnisse während der Studie. Eine Zusammenfassung der PEX-Studie enthält der General Report I (Dybern und Hansen 1989).

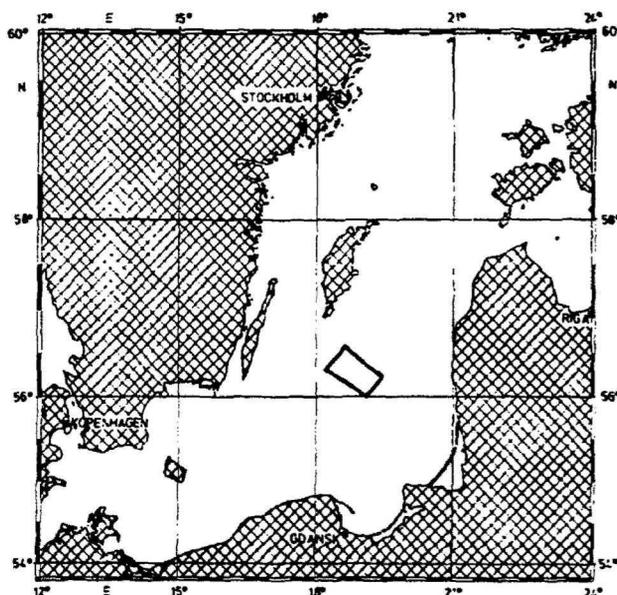


Abb.2.1

Lage des PEX-Gebietes in der Mittleren Ostsee. Die Nordwestseite entspricht dem Schnitt AP-FP in Abb.2.2.

Die für die vorliegende Arbeit relevanten Ergebnisse dieser PEX-Studie werden in Kapitel 4.2 zusammengefaßt. In Kapitel 7.2 werden für den Vergleich verschiedener Probennahme-

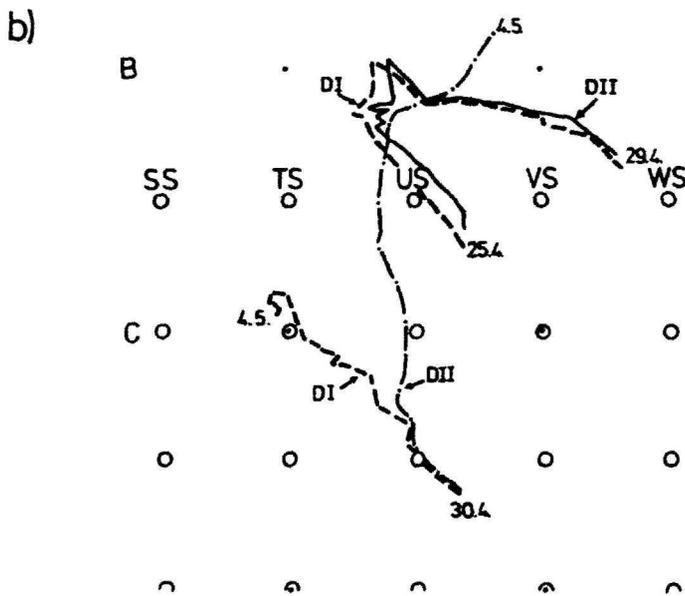
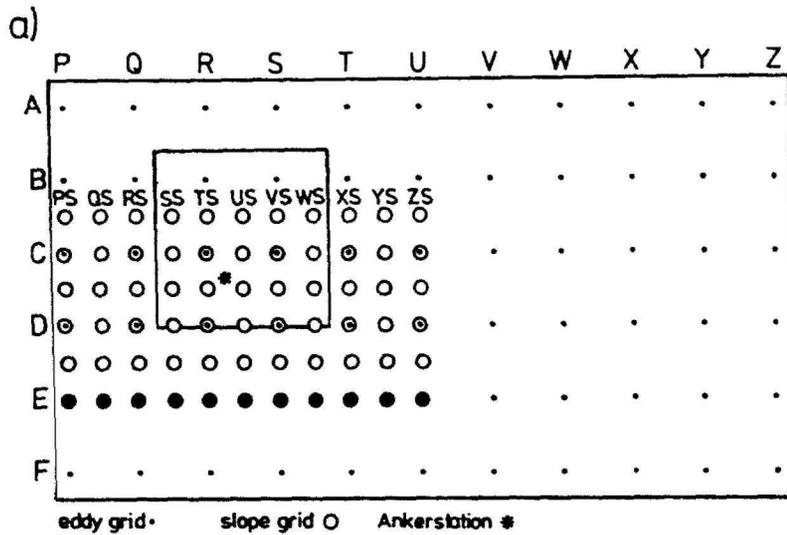


Abb.2.2

a) Die zwei während PEX abgefahrenen, ineinanderliegenden Stationsraster. Der hervorgehobene Schnitt (E) wurde am 26.4. von Gauss beprobt. Eingezeichnet ist die Ankerstation von Alkor. Die AP-FP Seite zeigt in nordwestliche Richtung. b) Ausschnittsvergrößerung mit den Trajektorien der Treibkörper (DI, DII). Die Stationen lagen im 3h Abstand entlang der Strecken DI. Während des ersten Abschnittes (25.4. bis 29.4.) trieben beide Treibkörper (DI mit 1 Falle in 30m, DII mit 1 Falle in 60m) völlig parallel erst nördlich, dann südöstlich. Während des zweiten Abschnittes (30.4. bis 4.5.) trieben die zwei Drifter (DI mit 2 Fallen in 30 und 60m, DII mit 1 Falle in 60m) erst parallel nördlich und trieben später in divergierende Richtungen.

strategien einige Ergebnisse eines der profilmahrenden Schiffe (F.S. Gauss) und eines der verankerten Schiffe (F.K. Alkor) herangezogen. Deren Stationspositionen sind in Abbildung 2.2a eingetragen.

2.2 Probennahme und Messung physikalischer Parameter entlang der Trajektorien

Die Probennahme für die vorliegende Arbeit fand zwischen dem 25.4. und 4.5.86 entlang der Trajektorie eines Treibkörpers im PEX-Gebiet mit F.K. Littorina statt. Die Untersuchungsperiode wurde in zwei Abschnitte geteilt (25.4., 9.00 Uhr-29.4., 18.00 Uhr; und 30.4., 9.00 Uhr-4.5., 9.00 Uhr).

Die Treibkörper wurden zu Beginn des zweiten Abschnittes (30.4.) ca. 4sm südlich von der Ausgangsposition des ersten Abschnittes im Zentrum des "slope-grid" ausgesetzt (Abb.2.2b). Während beider Abschnitte waren sowohl der Treibkörper, neben denen die Stationen lagen (DI), als auch ein zweiter (DII) mit Sinkstofffallen bestückt. Als Treibsegel beider Treibkörper dienten die Fallen. Außer diesen beiden Treibkörpern wurde zeitweise (25.4.-27.4.; 30.4.-2.5.) ein dritter, ohne Fallen, eingesetzt. Dieser "Decca"-Drifter war in 5m Tiefe mit einer CTD-Sonde ausgestattet und registrierte kontinuierlich Temperatur, Salzgehalt und die Position.

An dem Treibkörper DI hing während des ersten Abschnittes eine Falle in 30m Tiefe und sammelte im 24-stündigem Fangintervall. Während des zweiten Abschnittes (30.4-4.5.) befanden sich an diesem Drifter (DI) zwei Fallen, eine in 30m und eine in 60m, die je in 24-stündigem Fangintervall sammelten. Das Einsetzen von zwei Fallen an einem Treibkörper war aufgrund der geringen Stromscherung zwischen diesen beiden Tiefen möglich. Die Sinkstofffallen wurden täglich zum Wechseln des Probenglases für ca.20 min. an Bord genommen. Während beider Abschnitte war an dem zweitem Drifter (DII) eine Falle in 60m Tiefe im

Einsatz. Mit dieser Falle wurden 12 bzw. 17 Proben im 6-stündigem Abstand gesammelt.

Die "Kieler Sinkstofffallen" (Zeitzschel et al. 1978) sind trichterförmig, und die vergrößerten, hier eingesetzte Versionen haben eine Sammelfläche von 0.4 bzw. 0.5m². In keiner der Fallen wurde in situ Fixierungsmittel verwendet, da die Abwesenheit von herbivoren Heterotrophen dies unnötig machte. Die kurze Einsatzdauer und die geringen Temperaturen verhinderten einen signifikanten bakteriellen Abbau der sedimentierten Substanz (s.Kap.6.1).

Die Globalstrahlung wurde täglich mit einem an Bord installierten Solarimeter (Kipp & Zonen) gemessen. Die eingestrahelte Energie zwischen 350 und 1500nm Wellenlänge wurde im 8-Minuten Takt aufintegriert.

Die Probennahme und die Messung der physikalischen Parameter erfolgte auf beiden Fahrtabschnitten in 3-stündigem Abstand neben dem Driftkörper DI. Das vor der Probennahme routinemäßig durchgeführte Stationsprogramm umfaßte die Protokollierung meteorologischer Daten, die Bestimmung der Temperatur, des Salzgehaltes und der Attenuation mit einer Multisonde (MS 28, Firma Meeres Elektronik, Trappenkamp), die Messung der Fluoreszenz (Optiksonde des Inst. für angewandte Physik, Univ. Kiel) und die in situ Messung der Lichtintensität mittels eines Quantameters (Firma Licor). Die Registrierung von Temperatur, Salzgehalt, Attenuation und Fluoreszenz erfolgte kontinuierlich bis 40 oder 80m Tiefe. Die Lichtintensität wurde in 1m Tiefenintervallen gemessen. Da eine Datenspeicherung nicht möglich war, liegen die Temperatur-, Salinitäts-, Attenuations- und Fluoreszenzwerte nur in Form von on-line-Profilen vor und wurden bei Bedarf in 5m-Schritten per Hand ausgewertet. Die Attenuations- und Fluoreszenzskalen sind unkalibriert, die Temperatur und Salinität wurde auf 0.1°C bzw. 0.1 p.p.t. Genauigkeit ausgewertet.

An jeder Station wurden 11-12 Tiefen für die Wasserschöpferprobennahme (5l Niskin) anhand der Temperatur-, Attenuations-

und Fluoreszenzprofile ausgewählt. Bei der Wahl der Probentiefen wurde darauf geachtet, daß eine diskrete Messung der oben genannten Parameter die Profile so gut wie möglich reproduziert hätte. Dabei wurde die Wassersäule bis in mindestens 40m, meist jedoch bis 60m, in einigen Fällen bis in 80m beprobt. Der geringste Abstand zwischen benachbarten Probentiefen war 2m, der größte 15m. Um ein schnelles Abfüllen und Fixieren des Planktons zu gewährleisten, wurde nur ein Schöpfer eingesetzt, und die Proben wurden direkt aus dem noch am Draht hängenden Wasserschöpfer abgefüllt. Tabelle 2.1 gibt eine Übersicht über die an den verschiedenen Stationen und an den Fallenproben gemessenen chemischen und biologischen Parameter.

Direkt nach Bergen der Sinkstofffallen wurden die Fallenproben, je nach Menge des sedimentierten Materials, in 0.5-5l filtriertem Seewasser resuspendiert. Unterproben wurden mit einer Saugkolbenmeßpipette mit großer Ansaugöffnung genommen und dann identisch mit den Wasserproben weiterbehandelt.

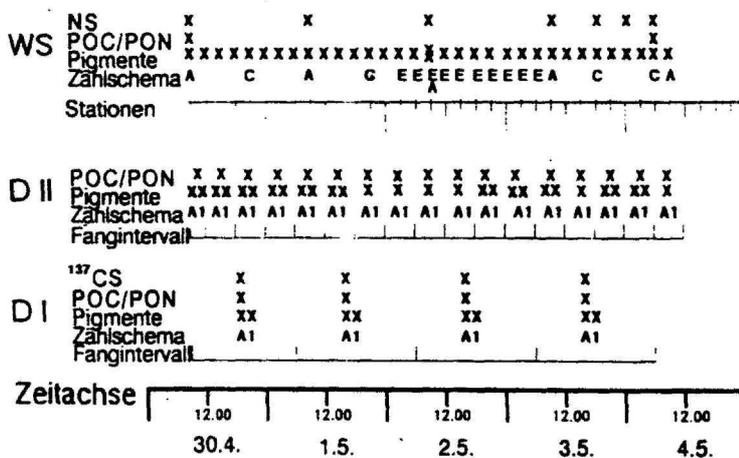
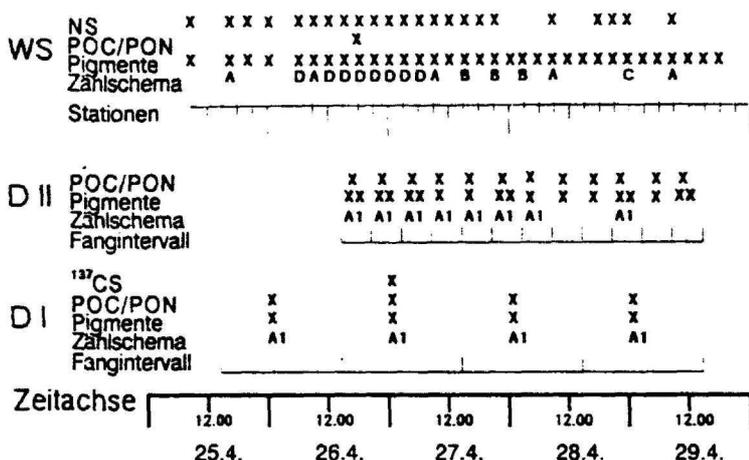
2.3 Auswertung der Wasserschöpfer- und Sinkstofffallenproben

2.3.1 Bestimmung chemischer und biochemischer Parameter

Für die Bestimmung der Nährsalze wurden Wasserproben eingefroren und bis zur Messung für ca. 10 Wochen bei -20°C gelagert. Kremling und Wenk (1986) zeigten, daß Einfrieren kaum Einfluß auf die Qualität der Meßwerte hat. Die Messung von PO_4^{3-} und $\text{Si}(\text{OH})_4$ erfolgte mit einem Autoanalyser nach Graßhoff (1976).

Zur Bestimmung von Pigmenten, Trockengewicht (TG) und partikulärem Kohlenstoff (POC) und Stickstoff (PON) wurden die Proben auf GF/C Filter (Whatmann, Porenweite ca. $0.7-1.2\mu\text{m}$, für POC/PON bei 500°C 2h vorgeglüht) filtriert und tiefgefroren.

Probennahmestrategie



Tab.2.1

Dieses Schema stellt die Bearbeitung der Wassers schöpfer- und Fallenproben die während der zwei Fahrtabschnitte genommen wurden, dar. Über den Zeitachsen sind die Sammelintervalle für die Fallen der Treibkörper DI und DII aufgetragen. Über dieser Achse der Sammelintervalle die Bearbeitung der Proben. Auf der Achse für die Wassersäule (WS) sind die Zeitpunkte der Stationen aufgetragen. "Zählschema": bezieht sich auf die Mikroskopie s.Tab.2.2. "Pigmente": bedeutet die spektrometrische Chl.a Bestimmung (x) oder zusätzlich zu dieser noch die Pigmentbestimmung mittels HPLC (xx). "POC/PON": an den Stationen bzw. an den Fallenproben wurde partikulärer organischer Kohlenstoff und Stickstoff gemessen und das Trockengewicht bestimmt. "NS": An den Stationen wurden Nährsalze gemessen. "¹³⁷CS": An den Fallenproben wurde die Aktivitätskonzentration von ¹³⁷CS bestimmt.

Die Chl.a Bestimmung wurde für alle Proben spektral-photometrisch nach der UNESCO - Methode (1966) mit der Modifikation von Derenbach (1969) durchgeführt. Für einzelne Proben wurde von Dipl.Biol. A. Stuhr (Inst. f. Meereskunde, Kiel) zusätzlich die Pigmentzusammensetzung mittels der HPLC Methode bestimmt. Zur Methodik siehe Stuhr (1989).

An ausgewählten Proben wurde der partikuläre Kohlenstoff und Stickstoff (POC, PON) mit einem C-N Analyzer (Heräus, CHN rapid) gemessen. Dieselben Filter wurden vorher zur Trockengewichtsbestimmung (TG) nach Lenz (1971) benutzt.

Zur Bestimmung der Aktivitätskonzentration des bei dem Reaktorunfall in Tschernobyl am 26.4.86 freigesetzten Radioisotopes ^{137}Cs wurde partikuläres Material aus den Sinkstoffallen und aus der Wassersäule von P. Krischker und U. Rabsch (Inst. f. Meereskunde, Kiel) mit einem 'Reins Germanium Detector' mit Vielkanalanalysator gemessen. Diese Ergebnisse ermöglichen eine Bestimmung der Sinkgeschwindigkeit des sedimentierten Materials (Kap.6.2).

2.3.2 Mikroskopische Auswertung

Für die Ermittlung der Artenzusammensetzung des Phyto- und Protozooplanktons wurden an Bord 200ml der Wasserproben bzw. der aufgeschlammten Sinkstoffe in Braunglasflaschen überführt und mit Borax gepuffertem Formalin (Endkonzentration von 0,4%) fixiert. Die Bestimmung und Auszählung der einzelnen Arten wurde an einem mit Phasenkontrast ausgestatteten umgekehrten Mikroskop (Zeiss) nach der Methode von Utermöhl (1931, 1958) durchgeführt.

Die Sinkstoffe mußten vor der mikroskopischen Auswertung verdünnt werden. Dazu wurde der gut geschüttelten Probe mit einer Saugkolbenmeßpipette (mit großer Ansaugöffnung) vorsichtig eine 10ml Unterprobe entnommen und in einen Meßkolben überführt. Dieser wurde dann mit Formalin versetztem

künstlichem Seewasser auf 100ml aufgefüllt. Dieser Verdünnungsschritt wurde bis zu dreimal wiederholt, bevor die Probe in einer 10ml Sedimentationskammer angesetzt wurde. Beim mikroskopischen Vergleich von unverdünntem und verdünntem sedimentiertem Material stellte sich heraus, daß durch diese Verdünnungsschritte keine weitere Zerstörung von Aggregaten, Ketten etc. stattgefunden hatte. Eine Zerstörung von Aggregaten durch das Sammeln und durch die Unterprobennahme kann nicht ausgeschlossen werden.

Die Wasserproben wurden in 10ml oder 50ml Sedimentationskammern angesetzt und standen jeweils 24-48h oder 48-72h (Edler 1979) an einem dunklen, feuchten, vibrationsfreien und ebenen Ort. Tabelle 2.1 gibt an, welche Proben gezählt und welches Zählschema jeweils benutzt wurde. Erklärt werden die unterschiedlichen Zählchemata in Tabelle 2.2.

Die Bestimmung der Arten erfolgte vor allem am Lichtmikroskop unter Benutzung folgender Literatur: Schiller (1933, 1937), Hustedt (1962), Brandt und Apstein (1964), Hendey (1964), Steidinger und Williams (1970) und Dodge (1982). Teilweise wurden aber auch rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen (Rasterelektronenmikroskop des Geologisch-Palaeontologischen Institutes der Universität Kiel) und die Ergebnisse einer Kernfärbung mit DAPI (4'6-Diamidino 2-Phenylindol) zu Rate gezogen. Die DAPI Färbung ist eine Kernfärbetechnik, bei der unter Anregung durch UV-Licht die DNA leuchtend blau fluoresziert (Brunk und James 1977).

Im Einzelnen ist zur taxonomischen Einordnung der in dieser Arbeit ausführlich behandelten Arten folgendes zu bemerken:

Mesodinium rubrum (Lohmann): (Heute häufig Myrionecta rubrum (Jankowski) genannt.) Dieser durch Endosymbionten autotrophe Ciliat wurde teilweise in zwei Größenklassen gezählt, und zwar kleiner und größer als 30µm (Abb.2.3a-c). Ob es sich bei Organismen dieser Bezeichnung um eine einzelne Art oder eine Artengruppe handelt, steht nicht fest (Lindholm 1985).

Zählschema

Schema	Sedkam.	Vergröß.	Gezählte Kategorien, Mindest Anzahl gezählt
A	10/50	120xGB 300x1-4Str	Alles>30µm; (M.rub., G.cat., A.tae., T.bal.) Alles<30µm; (T.lev. >200, Chae. >200, T.nor.)
A1	10	120xGB 480x1-2Str	wie bei A wie bei A bei 300 Vergröß.
B	50	120xGB 300x1-2Str 480 "	M.rub., G.cat., T.bal.) T.lev., T.nor.
C**	50	120xGB 480x1Str	M.rub.*, G.cat., Gymno T.lev. >200, Chae. >200,
D**	10/50	120xGB 480x1-2Str	M.rub.*, G.cat., A.tae., Gymno, T.bal T.lev. >200, Chae.* >200, T.nor., (Ketten)
E	50	120xGB 480x2-4Str	M.rub.*, G.cat., A.tae., Gymno, T.lev. >300, Chae.* >200,

Tab.2.2

Erklärung des Codes für die Zählschemata. "Sedkam.": benutzte Sedimentationskammergröße in ml. "Vergröß": gewählte Vergrößerung mal ausgezählter Anteil des Kammerbodens: "GB": ganzer Boden; "Str": Streifen. Abkürzung der Arten s. Abkürzungsverzeichnis.

"**": nicht alle Tiefen, sondern ca. 0m, 5m, 10m, 20m, 30m, 40m, 50m, 60m. "*": bei M.rub.: in Größenklassen gezählt; bei Chaet.: nur "intakte" gezählt. Genauere Beschreibung im Text.

Gonyaulax catenata (Kofoid): ist ein kettenbildender autotropher, thekater Dinoflagellat (Abb.2.4).

Gymnodinium A: So genannt wurden eine oder zwei Arten 26-30µm großer kugelig-er athekater, autotropher Dinoflagellaten (Abb.2.5). Der durch die Dapi-Färbung gut sichtbar gemachte Dinokaryon bestätigt die am Lichtmikroskop lediglich zu erahnende Zugehörigkeit zu der Gruppe der Dinoflagellaten. Zum Vergleich zwischen einem Dinokaryon und Diatomeenkernen zeigt Abbildung 2.6 neben der Kernfärbung von Gymnodinium A (Abb.2.6c,d,e,f) die Färbung eines anderen Dinoflagellatenkernes (Gonyaulax catenata, Abb.2.6g,h) und die einer Diatomee (Thalassiosira spec., Abb.2.6a,b).

Achnantes taeniata (Grunow): ist eine Diatomee, die extrem lange Ketten bilden kann. Unabhängig von der Länge der Ketten variiert deren Habitus von gerade gestreckten bis zu stark spiralig aufgerollten Ketten (Abb.2.7a,b). Hier wurden nicht Zellzahlen, wie bei den anderen Arten, sondern Gesamtlänge der Kette gezählt und dann bei Bedarf auf Zellzahl umgerechnet (durchschnittliche Zellbreite: 4µm).

Thalassiosira levanderi (van Goor): Die kleine Diatomee (Abb.2.8a,b) wurde sowohl von den anderen Teilnehmern der PEX-Studie als auch von mir selber lichtmikroskopisch als zu dieser Art gehörig, bestimmt. Die Rasteraufnahmen ergaben aber, vor allem wegen der Alveolenanordnung, Zweifel an dieser Zuordnung. Da diese kleine Thalassiosira zu einer taxonomisch noch nicht eindeutig definierten Gruppe gehört, (Drebes, Biol. Anstalt Helgoland, pers. Mitt.) wurde dieser Name vorläufig beibehalten. Traditionell werden die Thalassiosiren dieser Größenklasse im Bereich der mittleren Ostsee so genannt. Für diese Art wurden die "Doppelstadien" ("paired cells"), also die nach der Kernteilung, aber noch vor dem Streckenwachstum stehenden Zellen (s.a.Abb.2.6b,e), getrennt von den "Einfachzellen" gezählt. Beide Kategorien von Zellen kommen überwiegend in Ketten, aber auch einzeln vor.

Chaetoceros spp.: Diese Artengruppe umfaßt in der vorliegenden Untersuchung kleine (ca. 10µm große) zarte Chaetoceros Arten, die im Lichtmikroskop nicht routinemäßig unterschieden werden können (Abb.2.9a-d). Die PEX-Phytoplanktonarbeitsgruppe geht davon aus, daß es sich vorwiegend um C.wighamii und um C.holsaticus handelte. Das Vorkommen von C.fallax (Proschkina-Lavrenko), C.ceratosporus (Ostenfeld) und C.wighamii in den Proben ist belegt (J.Rines, Graduate School of Oceanography, Rhode Island, pers. Mitt.). Weiter ist das Vorkommen von C.simplex, C.gracilis, C.septentrionalis und C.salsugneus nicht auszuschließen. Sowohl C.wighamii, C.holsaticus als auch C.fallax und C.ceratosporus sind typisch für brackisches Wasser (Rines und Hargraves 1984). Sehr erschwert wurde die Bestimmung und Zählung dieser Gruppe durch den schlechten morphologischen Zustand der meisten dieser Zellen. Beispiele für "schwarze Zellen" oder borstenlose Zellen sind in den Abbildungen 2.9a-d zu sehen. Wegen der sehr großen Anzahl solcher beschädigten Zellen bei dieser Artengruppe wurden häufig neben den Sporen und vitalen Zellen auch zerstörte Zellen in einer eigenen Kategorie gezählt. Als "intakt" wurden die Zellen bezeichnet, die vollständige Zellwände, Borsten und Chloroplasten hatten; als "normal" die "intakten" plus solche, deren Borsten abgebrochen waren, die aber Chloroplasten hatten; als "schwarz" alle Zellen, deren Plasma schwarz war. Als "kaputt" wurden Zellen bezeichnet, bei denen Borsten und Teile der Zellwände zerstört waren. Es wird nicht davon ausgegangen, daß der schlechte Zustand ein Artefakt der Fixierungsmethode ist. Solch schlechter Zustand der Chaetoceroszellen wurde von den anderen Teilnehmern der PEX-Studie immer in bestimmten Teilgebieten des PEX-Gebietes gefunden, unabhängig von der Fixierungsmethode. Zudem wurden Zellen mit schwarzem Plasma auch bei unfixierten frischen Proben beobachtet. Auch die Abwesenheit von Ketten mit mehr als 2 Zellen wird nicht als Artefakt gewertet. Wenn die Silikatschale aufgrund der Fixierung und Lagerung angelöst wird, so brechen die Ketten in der Gürtelzone der Zellen, da dies der schwächste Punkt ist (Rines und Hargraves 1987). Das Resultat wären Kettenenden mit halben Schalen. Dies wurde aber kaum beobachtet.

2.3.3 Errechnete Größen

Der Phytoplanktonkohlenstoff (PPC in pg/Zelle) wurde aus dem Volumen der Zellen (nach Edler 1979) berechnet. Es ergeben sich folgende Faktoren:

<u>T.levanderi</u> :	124
<u>Chaetoceros</u> spp.:	88
<u>A.taeniata</u> :	33
<u>T.baltica</u> :	800
Gymnodinium A:	1200
<u>G.catenata</u> :	1850
<u>M.rubrum</u> :	3700

Für manche Berechnungen (Kap.7.2) und Vergleiche (Kap.5.2) waren einheitliche Probentiefen verschiedener Stationen gefordert. Soweit keine diskreten Proben aus den entsprechenden Tiefen zur Verfügung standen, wurde unter der Annahme einer linearen Änderung zwischen den gemessenen Tiefen interpoliert.

Dasselbe Verfahren wurde auch bei der Berechnung der über die Tiefe integrierten Biomassen verwendet (Kap.4.). Dies Verfahren führt besonders im Fall der Dinoflagellaten zu Fehlern, da deren vertikale Konzentrationsänderungen nicht linear sind.

Ähnlichkeiten im Verteilungsmuster einiger Arten und Ähnlichkeiten aufeinanderfolgender Stationen (Kap.5., Kap.7.) wurden mit Hilfe einer Korrelationsmatrix dargestellt unter Verwendung des Programmes "Microstat" (Firma: Ecosoft) für IBM-Rechner.

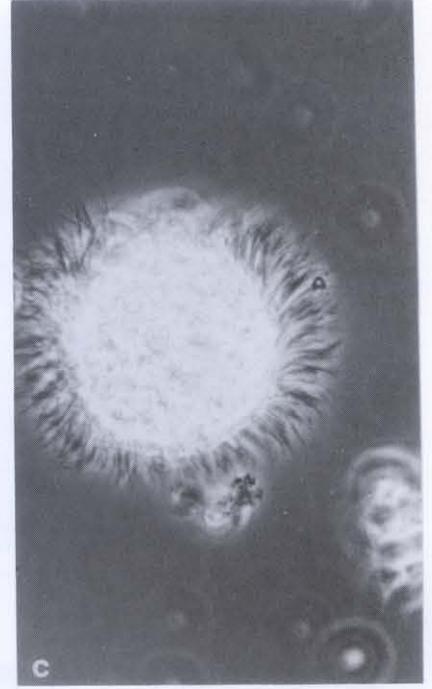
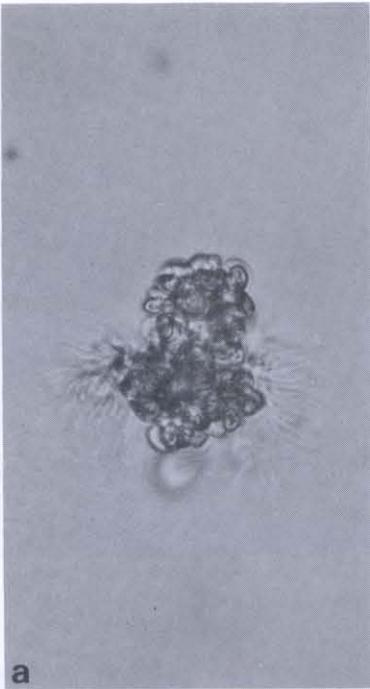


Abb.2.3
Mesodinium rubrum: a) der Größenklasse $<30\mu\text{m}$ und b), c) $>30\mu\text{m}$.

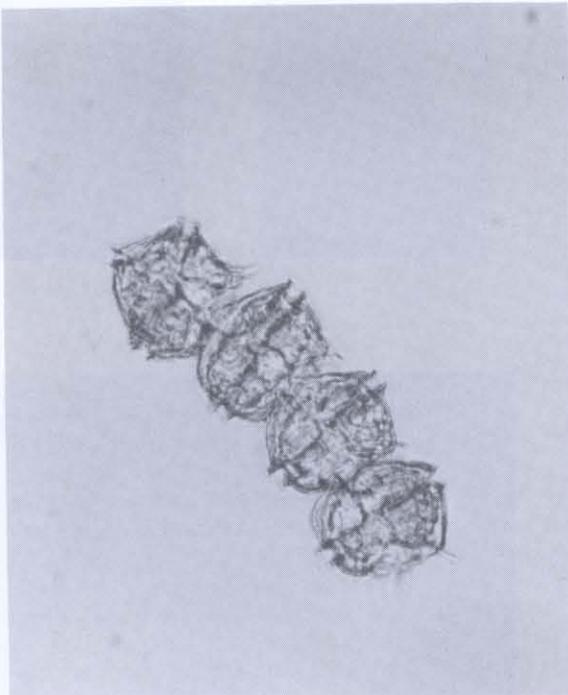


Abb.2.4
Gonyaulax catenata:

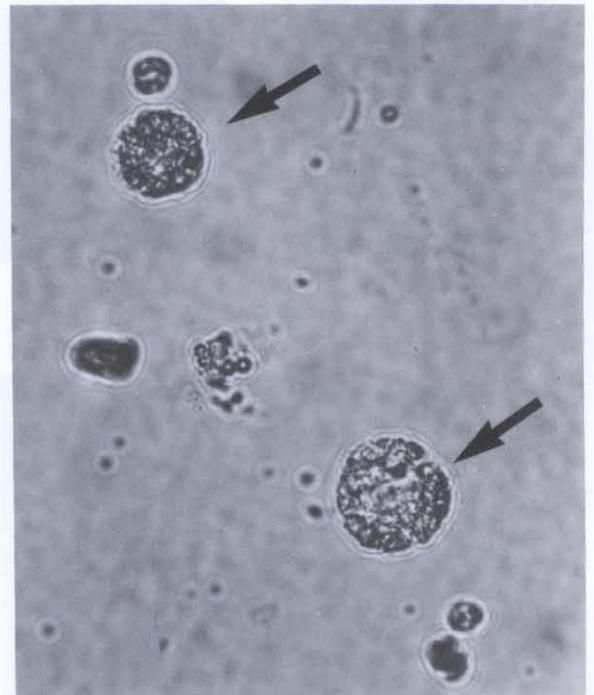
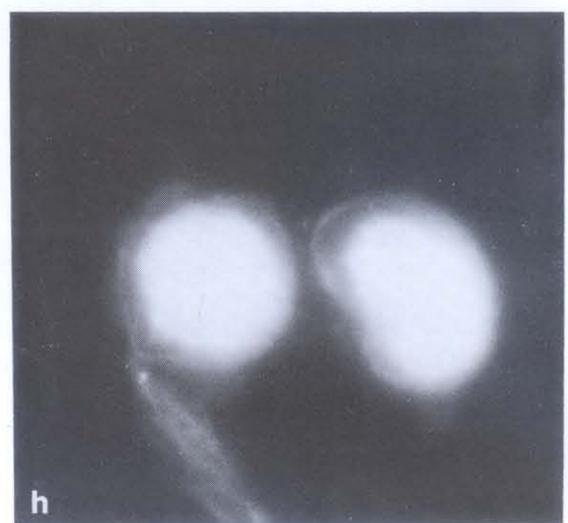
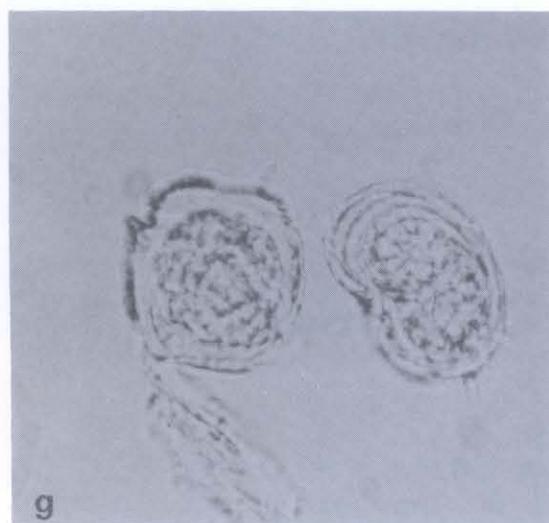
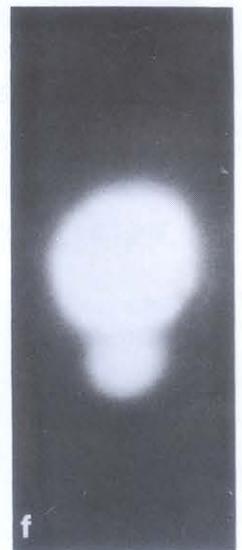
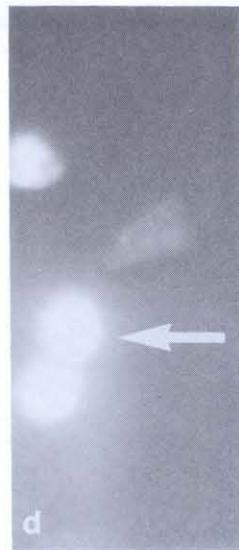
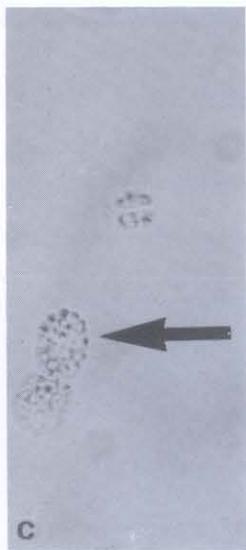
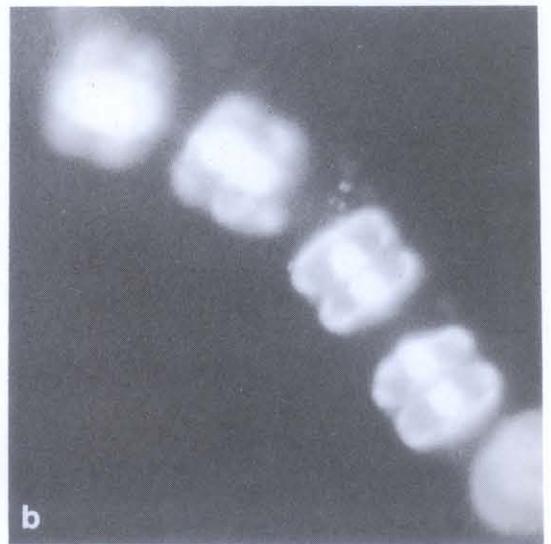
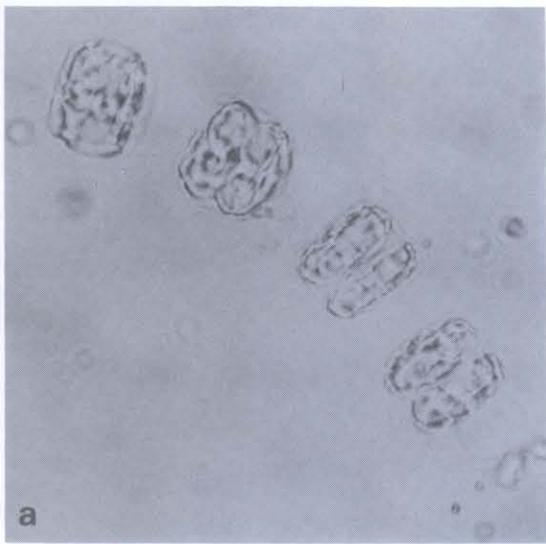


Abb.2.5
 Gymnodinium A: links oben im Bild $26\mu\text{m}$ groß und rechts unten $30\mu\text{m}$ groß



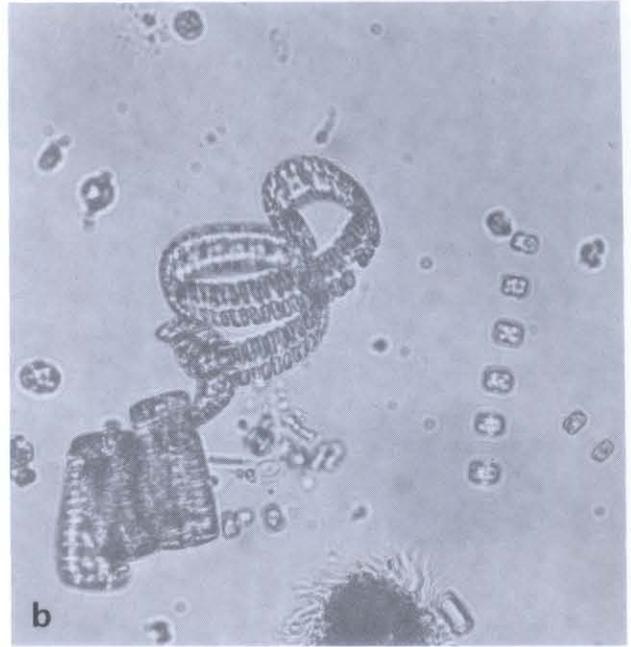
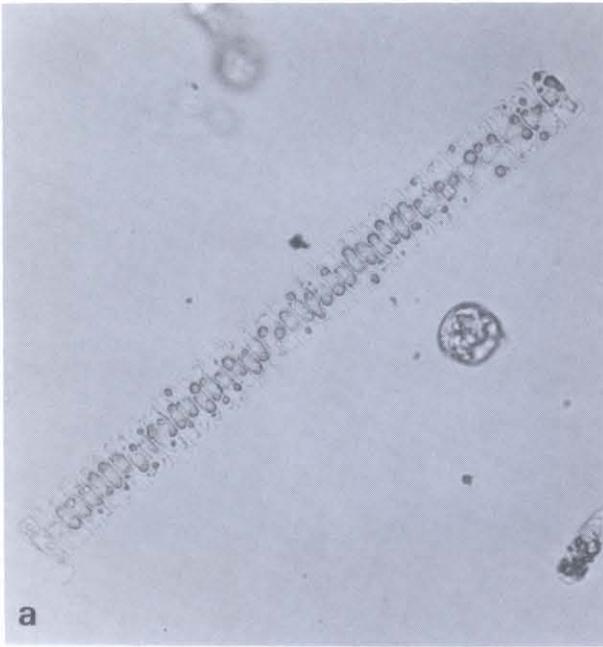


Abb.2.7
Achnantes taeniata: (Breite einer Zelle 4 μ m) a) gestreckter Habitus b) spiraliger Habitus

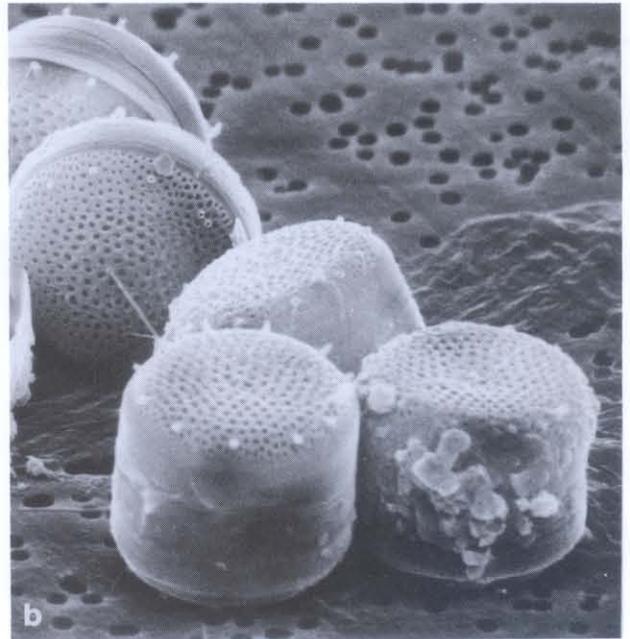
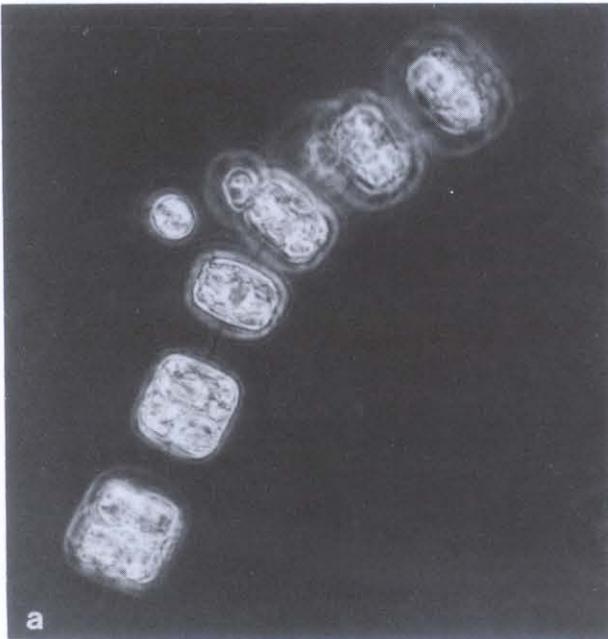


Abb.2.8
Thalassiosira levanderi: (10-12 μ m). a) Lichtmikroskopische und b) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme

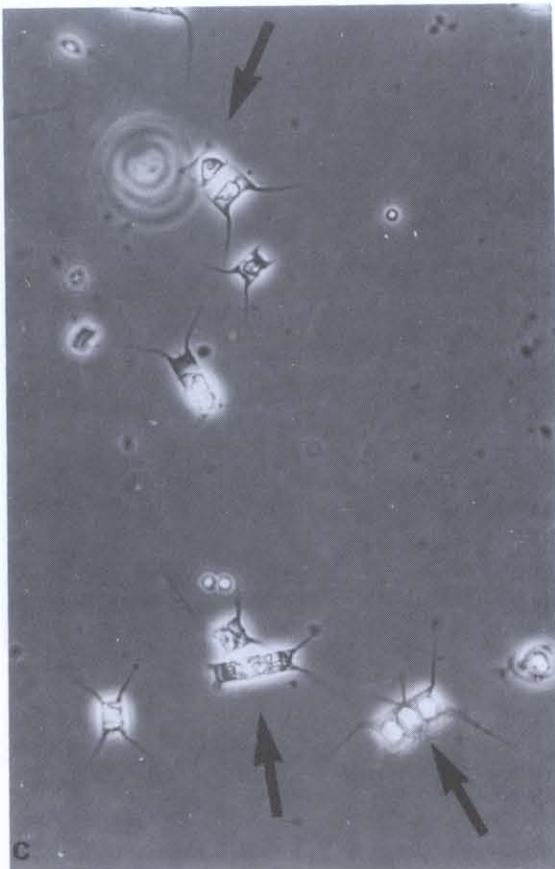
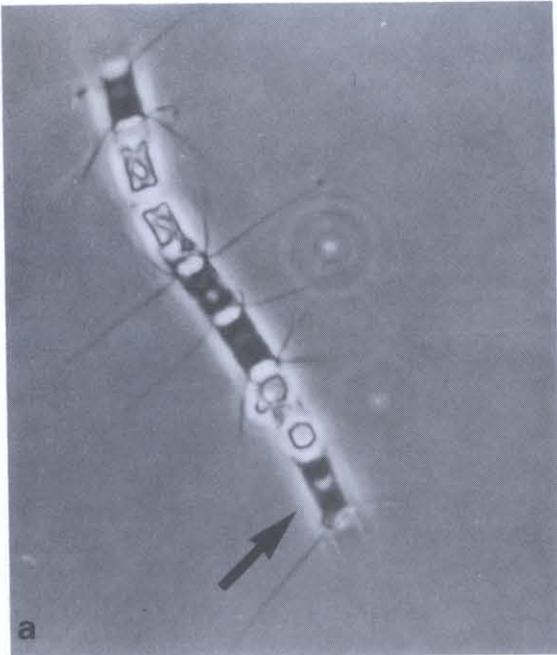


Abb.2.9

Chaetoceros spp.: (10 μ m) Diese Gruppe war in ihrem Habitus sehr variabel. a) "schwarze" Zellen (Pfeil) liegen in Ketten neben anderen. Häufig sind alle Setae bis auf Stummel abgebrochen (b), c)). Auch das Längen- zu Breitenverhältnis ist sehr unterschiedlich. c) Die Mehrzahl der Zellen lag einzeln oder paarweise vor. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von vegetativen Zellen d), e) und Sporen f); s.nächste Seite.

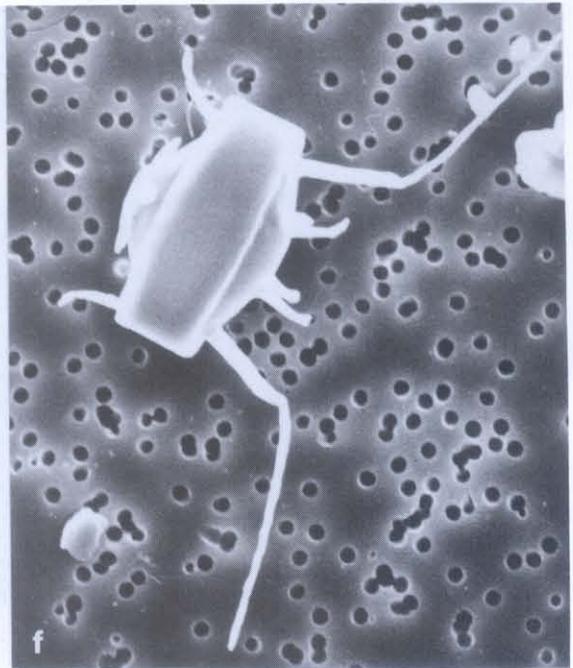
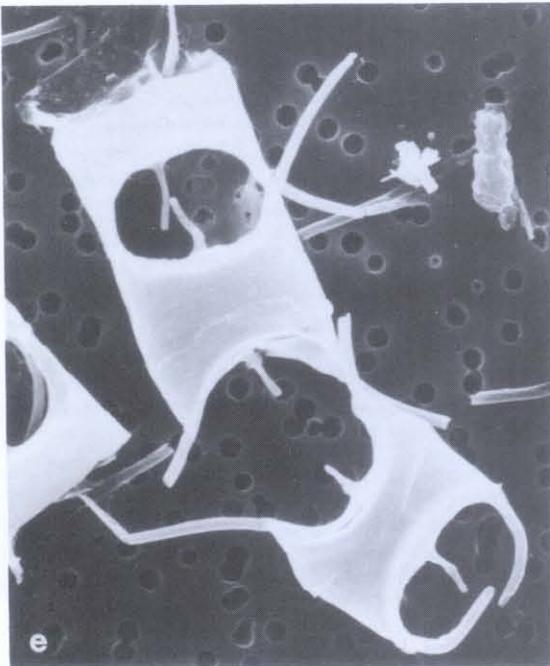
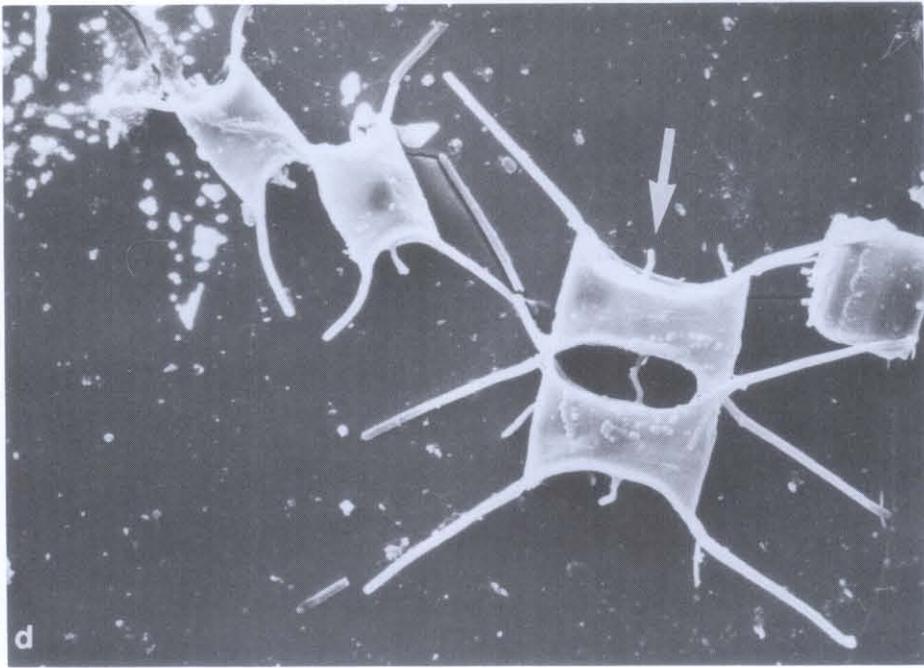


Abb.2.9 Legende s. vorige Seite

Abb.2.6

a) und b) Thalassiosira spp., c)-f) Gymnodinium A und g) und h) Gonyaulax catenata. Die Bilder a), c), d), g) entsprechen den Bildern b), e), f) und h). Die letzteren wurden unter UV-Licht, das die Dapi-Färbung der DNA sichtbar macht, aufgenommen.

3. Abschätzung der Reproduzierbarkeit und Genauigkeit der mikroskopischen Zählungen

Die gemessene Variabilität eines Parameters setzt sich zusammen aus dem Fehler der Probennahme und der Analyse-methode und der in situ ("wahren") Variabilität. In diesem Kapitel wird näher auf die Variabilität in der Konzentration der einzelnen Phytoplanktonarten, die durch den Zählfehler entsteht, eingegangen. Der Einfluß der Probennahmestrategie auf die Ergebnisse wird in Kapitel 7 diskutiert.

Beim Vergleich der Eigenschaften zweier oder mehrerer Proben gelten diese dann als gleich, wenn deren Differenz (deren Unterschiedlichkeit) im gleichen Größenbereich liegt wie der Fehlerbereich der angewandten Methode. Mit einer Methode, die einen Vertrauensbereich von 50% hat, können Proben, deren "wahre" Unterschiedlichkeit $\leq 50\%$ beträgt, nicht als verschieden erkannt werden.

Mögliche Fehlerquellen und die Genauigkeit der Zählmethode nach Utermöhl werden von Hagmeier (1960), Hasle (1969), Sournia (1978), Venrick (1972; 1978) und Edler (1979) zusammengefasst. Diese Untersuchungen legen den Schluß nahe, daß der maximale Zählfehler in den meisten Fällen klein ist im Vergleich zur untersuchten biologischen Variabilität. Die biologische Variabilität ist z.B. bei monatlicher Probennahme während des Winters oder täglicher Probennahme während einer Frühjahrsblüte in temperierten Breiten hoch genug, um den Zählfehler vernachlässigen zu können. Auf den in dieser Arbeit untersuchten Raum- und Zeitskalen (3h-Zeitserie, vertikale Auflösung von 2-15m und 500m horizontale Positionsgenauigkeit) muß jedoch damit gerechnet werden, daß die Unterschiede in der Phytoplanktonkonzentration und -zusammensetzung benachbarter Proben gering im Vergleich zur Genauigkeit der Zählmethode sein können. Deswegen soll die empirisch ermittelte Reproduzierbarkeit der Zählungen für die einzelnen Arten mit den theoretisch errechneten Vertrauensbereichen für diese Zählungen verglichen werden. Im folgenden werden zuerst die Ergebnisse eines Tests zur Genauigkeit des Splittens des

sedimentierten Materials dargestellt. Ein genaues Splittverfahren ist die Voraussetzung für exakte Zählungen des sedimentierten Materials. Danach werden einige Faktoren, die die Zählgenauigkeit beeinflussen, erörtert und die Vertrauensbereiche für die verschiedenen Arten bei der in dieser Arbeit angewandten Zählmethode dargestellt.

Genauigkeit des Splittens

Um die Reproduzierbarkeit des Splittens der Fallenproben zu testen, wurden für 12 Fallengläser zwei oder drei parallele Proben für die Chl.a bzw. POC/PON Bestimmung genommen. Die prozentual größte (bei Dreifachproben) gefundene Abweichung vom Mittel wurde errechnet. In 6 Fällen lag diese Abweichung bei $\leq \pm 3\%$; bei der anderen Hälfte der Proben wurde eine Abweichung zwischen $\pm 3\%$ und $\pm 6\%$ gefunden. Da die Genauigkeit der spektrophotometrischen Chl.a Bestimmung im selben Bereich liegt ($\pm 5-10\%$ nach UNESCO 1980), kann davon ausgegangen werden, daß das verwendete Splittingverfahren für das vorhandene (sehr einheitliche) Spektrum an Partikeln sehr gut geeignet war.

Faktoren, die die Zählgenauigkeit beeinflussen

Mikroskopische Arbeiten vermitteln sowohl qualitative als auch quantitative Information. Im Gegensatz zu biochemischen Analysemethoden spielt beim Mikroskopieren der qualitative und somit schwer vermittelbare Anteil an Information eine große Rolle. Der qualitative Informationsgehalt kann nur durch Photos vollständig vermittelt werden. Die qualitative und die quantitative Information stehen durch die zur Quantifizierung notwendige vorherige Kategorisierung der Partikel in engem Zusammenhang. "Kategorisieren" und "Quantifizieren" heißt z.B. verschiedene Arten oder eine Art mit verschiedenen Zustandsformen (z.B. sich teilende und ungeteilte Zellen) in unterschiedlichen Gruppen zu zählen. Da aber verschiedene Zustände nahtlos ineinander übergehen können, setzt eine

Kategorisierung Vereinfachungen durch die beobachtende Person voraus, da sonst im Extremfall jeder Partikel eine eigene Gruppe bildet. Dadurch wird deutlich, daß die Forderung nach Unabhängigkeit der Methode von der Person des Beobachters beim Mikroskopieren nicht erfüllt werden kann. Diese Tatsache läßt mikroskopisch gewonnene Ergebnisse weniger nachvollziehbar und ungenauer erscheinen als die von biochemischen Analysemethoden. Aber gerade diese qualitative Information, die von klassisch als "exakte" naturwissenschaftliche Methoden angesehenen Verfahren nicht geliefert würde, trägt viel zum Verständnis von Ökosystemen bei.

Die Genauigkeit, mit der die in den Probenflaschen vorhandenen Partikel quantifiziert werden können, hängt von vielen Faktoren ab. Unter der Bedingung, daß die Methode sorgfältig ausgeführt wird (ausreichend geschüttelte Probenflaschen, ausreichend lange Sedimentationszeiten, etc.), ist die eine Zufallsverteilung der Partikel die erste Voraussetzung für eine hohe Genauigkeit der Unterprobennahme und der Zählungen. Darauf, daß diese Voraussetzung nicht für alle Arten gleichermaßen erfüllt ist, wird weiter unten eingegangen.

Für Arten, die nicht auf dem gesamten Kammerboden gezählt werden, ist deren Zufallsverteilung auf dem Kammerboden eine weitere Voraussetzung. Der Vergleich von Zählergebnissen von senkrecht aufeinander stehenden Streifen prüft dies und mittelt gleichzeitig eine geringe Ungleichheit heraus. Bei einer Abweichung von mehr als 15% zwischen zwei solcher Streifen wurden im Bedarfsfall (große Genauigkeit erforderlich) zwei oder vier weitere Streifen gezählt.

Desweiteren beeinflußt die Höhe der Sedimentationskammer das Zählergebnis. Je höher die Kammer ist, desto eher wird die Zellzahl unterschätzt. Der Grund dafür ist, daß wahrscheinlich durch Adhäsion der Zellen an der Kammerwand einige den Kammerboden nicht erreichen. Dieser Fehler müßte auf Grund unterschiedlicher Adhäsionseigenschaften des Phytoplanktons artspezifisch sein. Dies gilt auch bei genügend langen Sedimentationszeiten. Versuche zur notwendigen Sedimentations-

zeit machten Lund et al. (1958) und Hasle (1969), deren Ergebnisse berücksichtigt wurden.

Auch die Partikeldichte auf dem Kammerboden beeinflusst die Zählungen. Sowohl bei zu geringer als auch bei zu großer Partikeldichte sinkt die Zählgenauigkeit. Die Partikeldichte auf dem Kammerboden wird durch die Wahl des Kammervolumens (und damit der Kammerhöhe) beeinflusst. Bei zu geringer Partikeldichte auf dem Kammerboden können nicht genügend Zellen gezählt werden, um eine hohe statistische Genauigkeit zu erreichen. Bei zu hoher Partikeldichte liegen Zellen übereinander und verdecken sich gegenseitig.

Bei der Wahl der Kammerhöhe müssen folglich mehrere, gegeneinander wirkende Faktoren in Betracht gezogen werden. Einerseits verursacht eine Änderung der Kammerhöhe einen Fehler. Um andererseits eine statistisch genügende Anzahl von Partikeln zählen zu können, aber eine zu hohe Partikeldichte zu vermeiden, kann eine Änderung der Sedimentationskammer (Höhe) nötig sein, wenn Proben mit sehr unterschiedlichen Zellkonzentrationen verglichen werden sollen. Sind die Zellkonzentrationen der Proben aber sehr unterschiedlich, spielt der durch den Kammerwechsel verursachte Fehler nur eine untergeordnete Rolle. Bei sich ähnelnden Proben wiederum ist ein Wechsel der Kammerhöhe nicht notwendig und muß vermieden werden.

Auch die Veränderung der Vergrößerung, bei der gezählt wird, kann dadurch zu Fehlern führen, daß sich die Tiefenschärfe und die Anzahl der Partikel pro Gesichtsfeld verändern.

Ein Vergleich zwischen Proben, die in 10ml und in 50ml angesetzt wurden, gibt Abbildung 3.1. Von den 8 Probenpaaren wurden nur bei einem 50ml Ansatz mehr Zellen gezählt als bei dem entsprechenden 10ml Ansatz. Abbildung 3.2 zeigt die Ergebnisse eines Vergleichs von Zählungen bei unterschiedlicher Vergrößerung. Bei stärkerer Vergrößerung werden eher mehr Zellen gezählt. Die in diesen Beispielen sehr große Anzahl von Zellen pro Gesichtsfeld führte bei geringerer

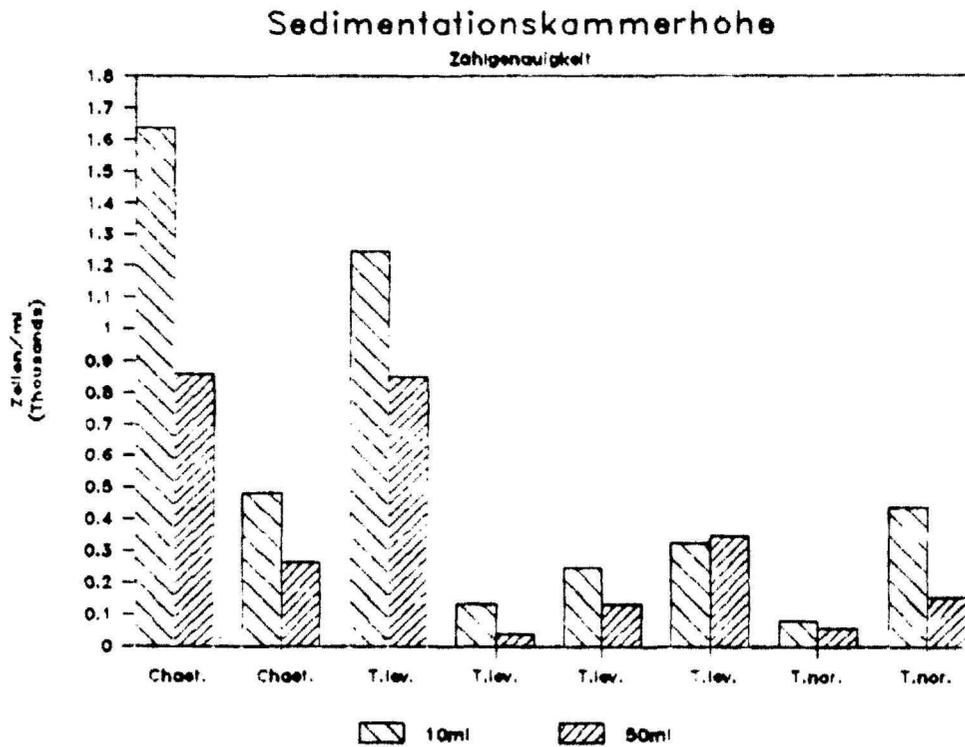


Abb. 3.1

Vergleichszählungen von Ansätzen mit einer 10ml und einer 50ml Kammer. Aufgrund von Randeffecten wird die Probe der höheren Kammer auch bei genügend langer Sedimentationszeit meist unterschätzt.

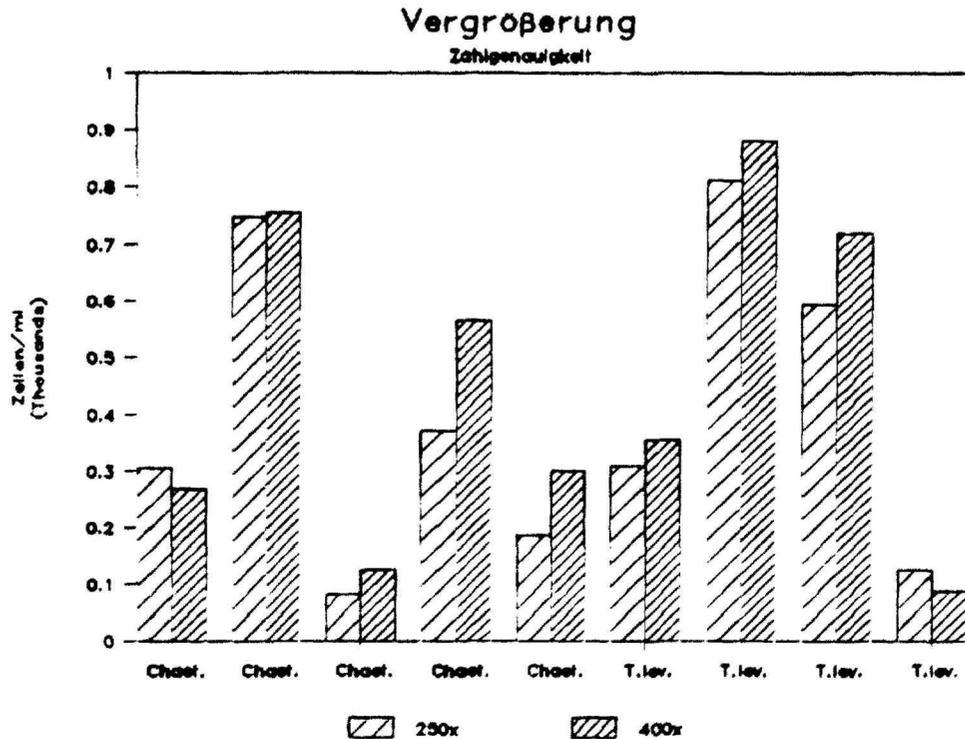


Abb. 3.2

Vergleichszählungen bei zwei verschiedenen Vergrößerungen. Bei einer geringeren Vergrößerung gezählte Proben werden meist unterschätzt.

Vergrößerung dazu, Zellen zu übersehen. Die durch unterschiedliche Kammergrößen oder durch Wechsel der mikroskopischen Vergrößerung bedingte Variabilität liegt, außer bei einer Probe, bei welcher der 50ml Ansatz viel zu konzentriert war (erste in Abb.3.1), im Rahmen der von Edler (1979) angegebenen Genauigkeit, die wiederum von der gezählten Anzahl abhängt.

Die Änderung der Sedimentationskammer oder der Vergrößerung, bei der gezählt wird, vergrößert den relativen Fehler zwischen den Proben. Der relative Fehler der Zählungen kann demnach durch das Ausschalten der oben genannten Fehlerquellen verringert und so die Reproduzierbarkeit (=Präzision) verbessert werden. Das sorgfältige Erstellen und Beibehalten eines festen Zählschemas ist deswegen eine Voraussetzung für eine hohe Reproduzierbarkeit. Ein Zählschema legt das Kammervolumen, zu benutzende mikroskopische Vergrößerung für jede Kategorie von Partikeln, Mindestanzahl der gezählten Partikel etc. fest. Zudem wird die Einteilung in Kategorien, in denen gezählt wird, definiert. Die Zählchemata, nach denen bei dieser Arbeit gezählt wurde, sind in Tab.2.2 aufgeführt. Bei Proben, die nach dem gleichen Zählschema gezählt wurden, muß der relative Fehler kleiner sein (die Reproduzierbarkeit größer) als bei Proben, die nach unterschiedlichen Schemata gezählt wurden.

Unabhängig von dem relativen Fehler ist der absolute Fehler, die absolute Genauigkeit (accuracy). Dies ist der Fehler, der entsteht, weil nicht die Grundgesamtheit, sondern nur ein Teil dieser Gesamtheit gezählt wird. Unter der Voraussetzung einer Normalverteilung der Partikel ist dieser Fehler nur von der gezählten Anzahl der Partikel abhängig. Sind zeitliche oder räumliche Änderungen bei einer Fragestellung zentraler als die absolute Anzahl, so ist eine hohe Präzision wichtiger als eine hohe absolute Genauigkeit. Beispielsweise ist es vielleicht nicht entscheidend, ob die absolute Konzentration an einem Ort 100 oder 120 Individuen pro Volumen beträgt, während eine zeitliche oder räumliche Änderung um 20% wichtig ist.

Für die Fragestellung dieser Arbeit ist die Präzision von größerer Bedeutung als die absolute Genauigkeit. Es wird in dieser Arbeit bezüglich der Zählergebnisse von verschiedenen Genauigkeitsstufen ausgegangen: Für die Darstellung der Gesamtentwicklung des Phytoplanktons (Kap.4) über die zehntägige Untersuchungsperiode werden Proben aller Schemata (Tab.2.1; Tab.2.2) herangezogen. Bei dem Vergleich dieser Proben muß mit dem größtmöglichen (innerhalb dieser Arbeit) relativen Fehler gerechnet werden. Für die Änderungen im Tagesbereich (Kap.5) werden nur einheitlich gezählte Proben verwendet, bei denen der relative Fehler sehr gering ist. Beim Vergleich von Proben verschiedener Probennahmestrategien (Kap.7.), die von mehreren Personen gezählt wurden, werden nicht die absoluten Zählungen, sondern nur die jeweiligen Variabilitäten miteinander verglichen.

Vergleich von Doppelzählungen

Am sorgfältigsten, d.h. sowohl mit der größten absoluten Genauigkeit als auch mit der höchsten Präzision wurden die Tagesgänge, besonders der am 2.5. (Zählschema E, Tab.2.1; 2.2) für 7 Kategorien gezählt. Anhand der Doppelzählungen aller Tiefen einer Station (2.5.; 12.00 Uhr) werden für diese Gruppen der relative Fehler (empirisch ermittelt) und die absolute Genauigkeit (berechnet) dargestellt. Für 3 Arten wird dann dasselbe unter den "schlechtesten" Voraussetzungen durchgeführt. Das heißt, hier werden Doppelzählungen verglichen, die nach verschiedenen Schemata, unterschiedliche Kriterien berücksichtigend, gezählt wurden. Die 9.00 Uhr Station am 2.5. wurde einmal ganz am Anfang aller Zählungen zum Gewinnen eines Überblicks (Schema A) und später ein zweites Mal im Rahmen des Tagesganges (Schema E) gezählt.

Die absolute Genauigkeit der Zählungen einer Probe bzw. einer Art hängt nur von der statistischen Verteilungsform und der absolut gezählten Individuenzahl ab. Bei den von Edler (1979) angegebenen Vertrauensbereichen wird Zufallsverteilung für

alle Arten angenommen, sodaß der dort angegebene Vertrauensbereich nur von der Anzahl der gezählten Partikel abhängt. Diese Annahme ist nicht immer berechtigt. Deswegen soll zuerst die Verteilungsform (im statistischen Sinn) der einzelnen Arten geklärt werden. Sind die Organismen zufallsverteilt, kann eine Poissonverteilung, bzw. bei mehr als 50 gezählten Individuen sogar eine Normalverteilung vorausgesetzt werden. Von einer Zufallsverteilung kann aber bei vielen Phyto- und Protozooplanktern nicht ausgegangen werden (Holmes & Widrig 1956, Kutkuhn 1958, Cassie 1962, 1971, Venrick 1978, Eilertsen et al. 1981). Das Vorkommen vieler Arten in Ketten oder Kolonien sowie die Tendenz zur Bildung von Aggregaten wirken einer Zufallsverteilung entgegen. Der "Fischer Index of Dispersion" erlaubt einen einfachen, wenn auch nicht immer ausreichenden Test auf Poissonverteilung (Cassie 1959, 1971, Barnes & Marshall 1951, Kutkuhn 1958), der besonders sensitiv auf Klumpung (im statistischen Sinne) reagiert. Die Signifikanz dieses Indexes wird entweder mit dem "d-Test" oder gegen die χ^2 -Verteilung geprüft (s. obige Literatur).

Die Zählergebnisse der 7 Phytoplanktongruppen wurden den oben genannten Testverfahren unterworfen (Daten der Doppelzählungen und Ergebnisse d. statistischen Tests s. Tab.AI-AVII, im Anhang). Mesodinium rubrum beider Größenklassen, Gonyaulax catenata, Gymnodinium A und Chaetoceros spp. können demnach als poissonverteilt angesehen werden. Der Fischer-Index liegt bei diesen Arten meistens sogar unter 1. Dies ist die Folge einer geringeren als statistisch zu erwartenden Varianz. Nicht ganz eindeutig fällt der Test für Thalassiosira levanderi aus. Im Fall von Achnantes taeniata kann nicht von einer Poissonverteilung ausgegangen werden. Für zur Aggregation neigende Arten hat sich vielfach die Annahme einer negativ-binominal-Verteilung bewährt (Kutkuhn 1958, Cassie 1959, 1971). Der Vertrauensbereich wird dann nicht nur von der Anzahl der gezählten Individuen, sondern von der Größe des Dispersionskoeffizienten c bestimmt (Berechnung von c s.Tab.AV, AVI). Für Thalassiosira levanderi stellt sich c als so klein heraus (häufig $c < 0.01$), daß auch bei dieser Art von einer nur geringen Abweichung von einer Poissonverteilung ausgegangen

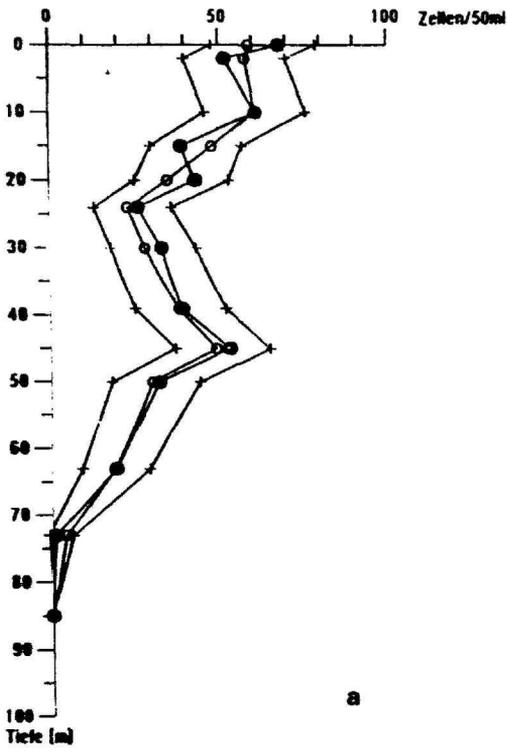
werden kann. Im Falle von Achnantes taeniata liegt c in ca. der Hälfte aller Fälle höher. Die Werte von c sind im Vergleich zu in der Literatur gefundenen sehr niedrig. Trotzdem sind die auf dieser Negativ-Binomial-Verteilung beruhenden Konfidenzintervalle wesentlich größer als die auf einer Poissonverteilung basierenden.

Für Mesodinium rubrum beider Größenklassen, Gonyaulax catenata, Gymnodinium A und Chaetoceros spp. konnte der Vertrauensbereich folglich unter der Voraussetzung einer Normalverteilung für $n > 50$, bzw. einer Poissonverteilung für $n < 50$, berechnet werden (s. Legende Tab: AI-AVII). Diese Vertrauensbereiche entsprechen den in Edler (1979) angegebenen. In den Abbildungen 3.3-3.4 wird dieser theoretische Vertrauensbereich und die Parallelzählungen dargestellt. In allen Fällen sind die Abweichungen zwischen den Parallelzählungen deutlich geringer als durch den berechneten Vertrauensbereich vorhergesagt. Die Zählungen sind also besser vergleichbar (kleiner relativer Fehler) als dies durch den berechneten Fehler (absolute Genauigkeit) anzunehmen wäre.

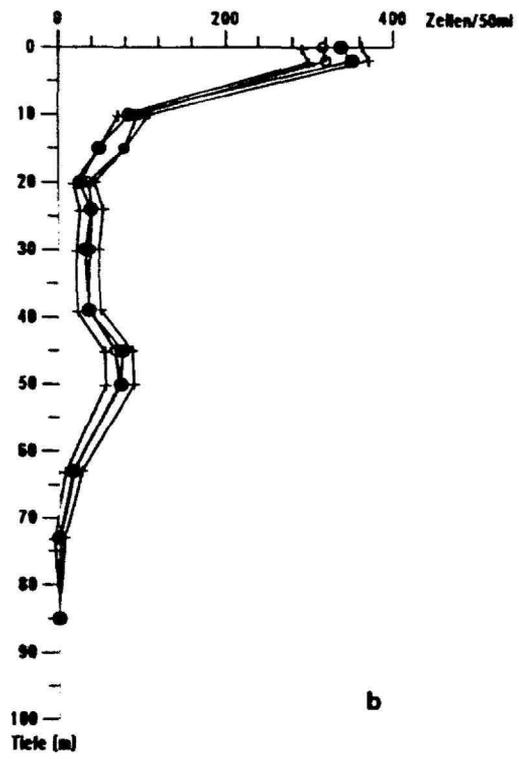
Für Thalassiosira levanderi wurde der theoretische Vertrauensbereich halb empirisch festgelegt, analog dem Verfahren von Gilbert (1942) für kettenbildene Arten. Die Vertrauensspanne (Abb.3.3) ist um den Faktor 1,3 größer als unter der Voraussetzung einer Normalverteilung. Für Achnantes taeniata wurde der Vertrauensbereich dem Dispersionskoeffizienten (c) entsprechend angenommen. Die Abbildung 3.3 zeigt, daß der theoretische Vertrauensbereich auch für diese Arten großzügig angenommen wurde, und die Zählungen in den meisten Fällen wesentlich reproduzierbarer sind.

Des weiteren wurden Proben verglichen, deren relative Genauigkeit gering ist, da unterschiedliche Zählschemata benutzt wurden. Die berechneten absoluten Vertrauensbereiche der Zählungen nach Schema E (höchste Genauigkeit), Zählergebnisse nach Schema A und nach Schema E wurden miteinander verglichen. Dargestellt ist dieser Vergleich für Mesodinium rubrum, Achnantes taeniata und Thalassiosira levanderi (Abb.3.4,

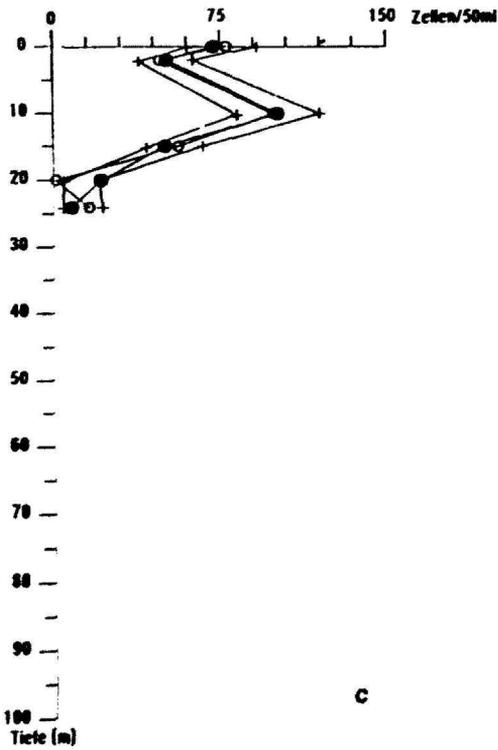
Zählgenauigkeit: Mesodinium rubrum > 30µm



Zählgenauigkeit: Mesodinium rubrum < 30µm



Zählgenauigkeit: Gonyaulax catenata



Zählgenauigkeit: Gymnodinium A

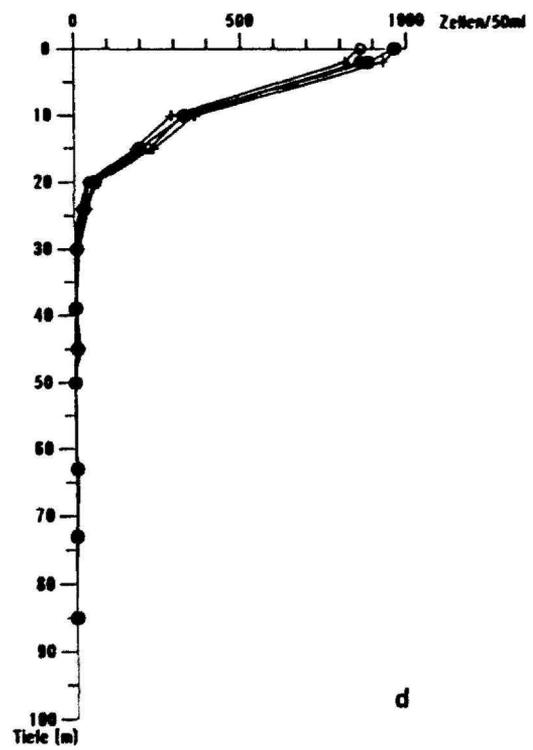


Abb.3.3 Legende nächste Seite.

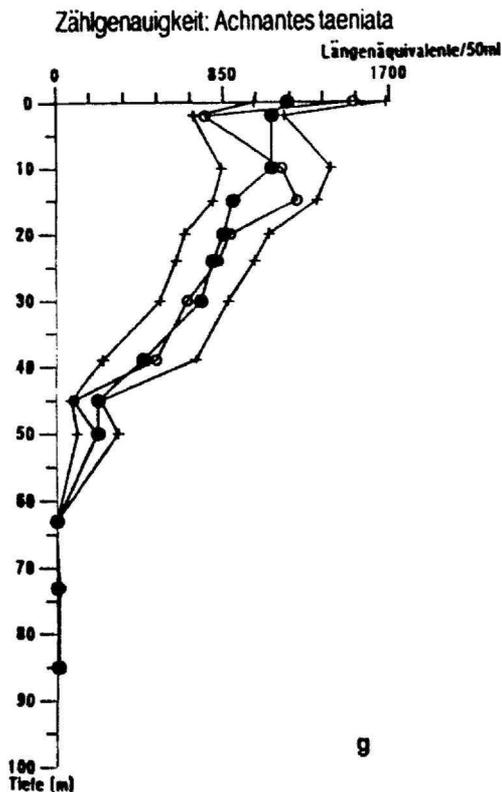
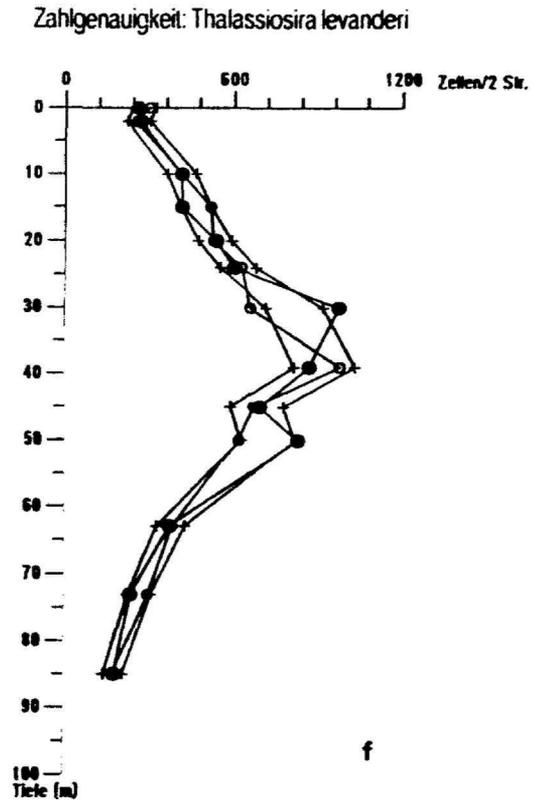
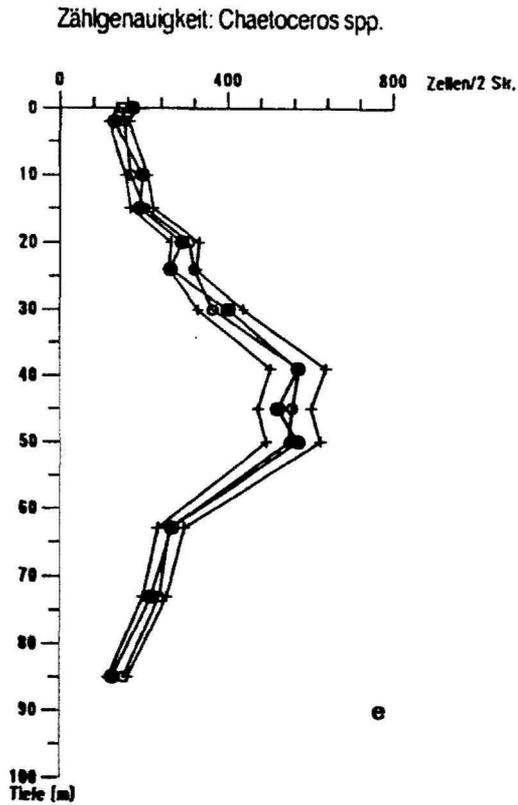
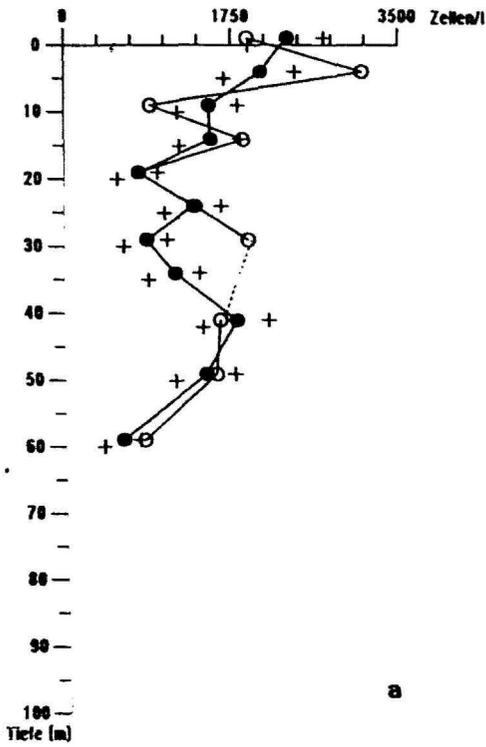


Abb.3.3

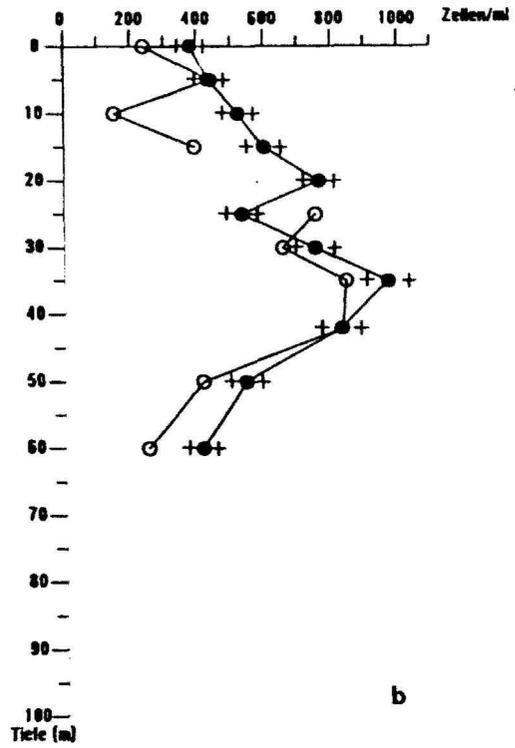
Parallelzählung von Proben der höchsten Genauigkeitsstufe für *Mesodinium rubrum* a) $>30\mu\text{m}$; b) $<30\mu\text{m}$; für c) *Gonyaulax catenata* und für d) *Gymnodinium* A e) *Chaetoceros* spp.; f) *Thalassiosira levanderi*; g) *Achnantes taeniata* mit den jeweiligen theoretischen Vertrauensbereichen. Die Angaben sind in a)-d) in Zellen pro 50ml; in e) und f) in Zellen pro 2 Streifen; und in g) in Längenäquivalenten pro 50ml, entsprechen also jeweils den tatsächlich gezählten Einheiten.

Zählgenauigkeit: *Mesodinium rubrum* (ges.)



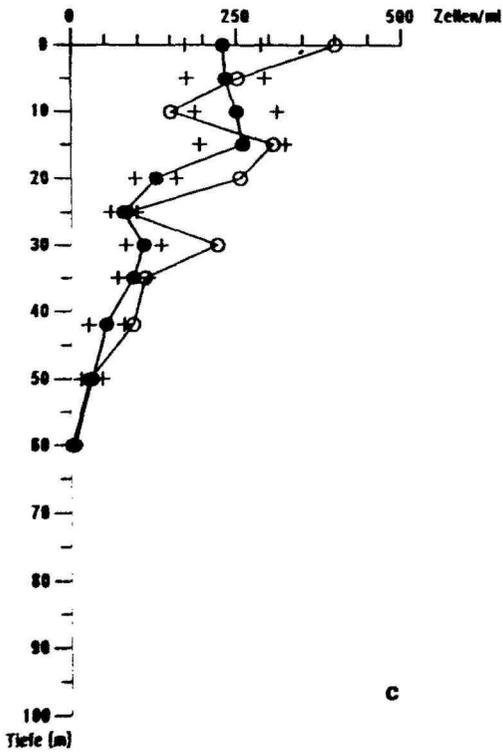
a

Zählgenauigkeit: *Thalassiosira levanderi*



b

Zählgenauigkeit: *Achnantes taeniata*



c

Abb. 3.4

Parallelzählungen für a) Mesodinium rubrum; b) Thalassiosira levanderi und c) A. taeniata der niedrigsten Genauigkeitsstufe (Vergleich von Proben, die nach unterschiedlichen Schemata gezählt wurden) und der theoretische Vertrauensbereich für die Zählungen des Schema E.

Tab. AVIII-AX). Die Unterschiede zwischen diesen Vergleichszählungen spiegeln die größte Ungenauigkeitsstufe der mikroskopischen Daten dieser Arbeit wider. Bei diesen Doppelzählungen ist der relative Fehler deutlich höher als beim Vergleich der einheitlich gezählten Proben. Der eingezeichnete theoretische Vertrauensbereich gehört zu den Proben, die nach dem Schema E (genauerem Schema) gezählt wurden. Der den nach Schema A gezählten Proben zugehörige theoretische Vertrauensbereich ist größer. Auch bei den "am schlechtesten" vergleichbaren Proben liegen die Abweichungen zwischen Doppelproben innerhalb der Grenzen des theoretischen Vertrauensbereiches.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß beim Vergleich von Proben innerhalb eines Zählschemas der Fehler deutlich geringer ist, als der theoretische Vertrauensbereich erwarten läßt (gilt für Kap.5). Für Chaetoceros spp., die immer in hohen Konzentrationen vorhanden waren, ergibt sich ein empirischer, relativer Fehler von ca. 5%. Für T. levanderi ist dieser empirische Fehler aufgrund der Kettenbildung höher und liegt bei etwa 10%; für A. taeniata muß aus dem gleichen Grund von 25% Fehler ausgegangen werden. Für Gymnodinium A und M. rubrum und G. catenata liegt dieser in den oberen 15m unter 10% und steigt wegen der Abnahme der Zellkonzentration mit der Tiefe.

Für den Vergleich unterschiedlich gezählter Proben liegt der empirisch ermittelte Fehler in der selben Größenordnung wie der theoretische: M. rubrum <30%, T. levanderi <25% (wenn nur 150 Individuen gezählt wurden) und für A. taeniata bis zu 50%. Selbst dieser größere Fehlerbereich ist gering im Vergleich zu der gemessenen Variabilität zwischen den Proben, für die dieser Fehlerbereich gilt, wie aus den Abbildungen hervorgeht.

4. Vertikal- und Horizontalverteilung planktologischer Parameter während des Frühjahrs 1986 in der mittleren Ostsee

Der Jahresgang des Phytoplanktons in temperierten Küsten und Schelfgebieten läßt sich vereinfacht in vier Phasen unterteilen. Während des Winters ist sowohl die Phytoplanktonbiomasse als auch deren Produktion gering. Im Frühjahr wird bei hoher (neuer) Primärproduktion und geringer Sekundärproduktion eine hohe autotrophe Biomasse aufgebaut. Der Sommer ist durch eine geringere autotrophe Biomasse bei hohen turnover Raten (regenerierte Produktion) charakterisiert, und im Herbst wird häufig eine zweite Blüte vorgefunden (z.B. Smetacek 1988). Der Wechsel zwischen diesen Phasen läßt sich weitgehend durch die Änderung der Durchmischungstiefe, daraus resultierenden Änderungen in der Versorgung mit Nährsalzen und der Entwicklung des pelagischen Nahrungsnetzes erklären. Ferner ist bekannt, daß in der Regel vom Frühjahr zum Herbst eine Sukzession von kleinen Diatomeen über große Diatomeen zu Dinoflagellaten stattfindet.

Der Zeitraum, der als Frühjahrsblüte bezeichnet wird, läßt sich wiederum schematisch unterteilen in erstens die Aufbauphase, die durch exponentielles Wachstum der Diatomeen, die die Blüten dominieren (jeweils wenige Arten) charakterisiert wird und in zweitens die Sedimentationsphase, während der die Biomasse der dominierenden Diatomeen in der Wassersäule durch Sedimentation abnimmt. In dieser zweiten Phase wird die Phytoplanktonzusammensetzung durch das Auftreten erster Sommerarten diverser.

Eine Einordnung der während PEX'86 untersuchten Periode in dieses Schema der Frühjahrsblüte soll in diesem Kapitel (Kap.4) erfolgen. Hier wird nur die Entwicklung im Wasser dargestellt, die Sedimentation wird in Kapitel 6 behandelt. Zuerst soll an Hand früherer Untersuchungen in diesem Gebiet eine Übersicht über den Verlauf von Frühjahrsblüten in der mittleren Ostsee gegeben werden (Zeitskala von Wochen) (Kap.4.1). Danach wird die 1986 vorgefundene Situation und

besonders die horizontale Patchiness, wie vom PEX'86 Routineprogramm erfaßt, beschrieben (Zeitskala von Tagen) (Kap.4.2). Das Verständnis der horizontalen Patchiness ist Voraussetzung für die Interpretation der Zeitserie, die in einem Teilgebiet des PEX-Gebietes aufgenommen wurde (s.a.Abb.2.1, 2.2). Die Ergebnisse der Zeitserie, die die Grundlage dieser Arbeit bilden, werden in Kapitel 4.3 (Zeitskala von Tagen) dargestellt. Zwei Zeitintervalle von je einem Tag (26./27.4. und 2./3.5.) werden bei diesem Überblick über die gesamte Untersuchungszeit speziell hervorgehoben. Für diese zwei Tage soll dann in Kapitel 5 und Kapitel 6 die Variabilität des Phytoplanktons auf einer Zeitskala von weniger als einem Tag vorgestellt werden. In Kapitel 4.4 werden aus den Erkenntnissen der Kapitel 4.1-4.3 Schlußfolgerungen über die Variabilität von Frühjahrsblüten allgemein gezogen.

4.1 Frühjahrsblüten in der mittleren Ostsee

Die Frühjahrsblüten in der mittleren Ostsee bzw. einzelne Phasen davon sind der Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Die 'Vor-blüten'-Bedingungen wurden während Experimentes PrePEX 1985 (Hansen 1986, Kahru und Nömmann in Vorber.), die Entstehungsphase einer Blüte während ÖKEX 1981 (Schulz et al. 1984) und der Verlauf einer gesamten Blüte sowie deren Sedimentation 1975 in der Baltic'75 Studie (Bodungen et al. 1981, Smetacek et al. 1978, Keunecke et al. 1975) erfaßt. Den Übergang zum regenerierenden Sommersystem verfolgten im Jahr 1982 (BOSEX) Peinert (1986), Bathmann (1984), Schramm (1983) und Stegmann et al. (in Vorber.). Einen Jahrgang beschrieben Schulz et al. 1978.

Die Ergebnisse dieser Studien setzen sich zu folgendem Bild zusammen: Auslöser für den Blütenbeginn ist nach Ansicht von Kahru und Nömmann (in Vorber.) in diesem Gebiet nicht die Entstehung der saisonalen Thermokline, sondern eine vorherige Stabilisierung der Wassersäule aufgrund einer schwachen Salzgehaltsschichtung. Der eigentlichen Diatomeenblüte scheint (regelmäßig ?) eine Blüte von 1-3µm großen Flagellaten voraus-

zugehen (Hansen 1986, Kahru und Nömman in Vorber.). Die Entwicklung und Sedimentation der Blüte geht in Schüben vor sich, die vom Wetter über die Änderung der Durchmischungstiefe gesteuert werden (Bodungen et al. 1981). Das Blütenende durch Sedimentation wird durch Nitraterschöpfung ausgelöst. Der Verlust an autotropher Biomasse durch Fraß von Zooplankton ist aufgrund der geringen Zooplanktonkonzentration in diesem Gebiet zu vernachlässigen. Die Blüte wird in unterschiedlichen Jahren von verschiedenen Diatomeen dominiert. Das Spektrum aller häufiger vorkommenden Arten variiert interannuell jedoch offensichtlich nicht sehr, wie aus einem Vergleich der verschiedenen Arbeiten (oben erwähnte Arbeiten und Lindahl 1977a, b) zu ersehen ist. Dominiert haben in den verschiedenen Jahren Chaetoceros spp. (ca. 12µm, oft als C.wighami bezeichnet), Skeletonema costatum, Thalassiosira rotula, T.baltica und Achnantes taeniata. Der Dinoflagellat Gonyaulax catenata scheint ein typischer Begleiter der Frühjahrsdiatomeen zu sein. In den Frühjahren 1982, 1985 und 1986 wurde Mesodinium rubrum in großer Anzahl gefunden und dominierte z.B. 1982 großräumig das photosynthetisierende Plankton, nachdem die Blütendiatomeen sedimentiert waren.

Aufschlüsse über die räumliche Patchiness der Frühjahrsblüte 1986 in der mittleren Ostsee ergeben sich aus der PEX-Studie (s.Kap.2.1). Die für diese Arbeit relevanten Ergebnisse werden im folgendem zusammengefaßt.

4.2 Räumliche Variabilität im PEX-Gebiet; eine Zusammenfassung der Ergebnisse von PEX'86

Durchführung und Ergebnisse des Routineprogrammes von PEX, einschließlich der gleichzeitig durchgeführten Sonderprogramme, sind im Cooperative Research Report 163 des ICES: Baltic Sea Patchiness Experiment (PEX'86), Part I & II (Dybern und Hansen 1989) zusammengefaßt. Die folgende, vereinfachte Darstellung der horizontalen Patchiness und die detailliertere Beschreibung der Ergebnisse aus dem Gebiet; in welchem gleich-

zeitig die Daten dieser Arbeit gewonnen wurden, entstammt - soweit nicht anders vermerkt - dem oben genannten Report.

Patchiness der hydrographischen Parameter im gesamten PEX-Gebiet

Die Lage der permanenten Halokline schwankte während des Untersuchungszeitraumes (25.4.- 8.5.86) zwischen 65 und 72m. Eine sommerliche Thermokline begann sich erst am 2./3.5. in ca. 10-15m auszubilden. Während der gesamten Untersuchungszeit erwärmte sich das Wasser an der Oberfläche von <2.0 auf 4.5°C . Diese Erwärmung führte bis Ende April zu hydrostatischen Instabilitäten, da das Dichtemaximum des Wassers erst bei den zu diesem Zeitpunkt auftretenden Temperaturen erreicht wurde. Durch die sehr ruhigen Wetterbedingungen, mit Windgeschwindigkeiten unter 4-6m/s aus wechselnden Richtungen, bildete sich keine einheitliche permanente Driftströmung aus. Strömungsgeschwindigkeiten über 12 cm/s waren die Ausnahme. Die Strömungen waren bis zur Halokline und oft bis zum Boden einheitlich, die vertikale Stromscherung also gering.

An Hand der Salzgehalte können im "eddy-grid" (20x40sm) oberhalb der Halokline drei horizontal nebeneinander liegende Wassermassen unterschieden werden. Salzarmes Wasser (<7.35 p.p.t.) im westlichen, flacheren Gebiet wurde durch eine starke, quasi-permanente Salzgehaltsfront von dem Wasser mittleren Salzgehaltes (7.55-7.60 p.p.t.) im zentralen Teil des Gebietes getrennt (s.Abb.4.1). Diese Front reichte bis zum Boden und war während des Untersuchungszeitraumes beständig. An der Westseite dieser Front verlief in südwestlicher Richtung ein geostrophischer Strom mit einer Geschwindigkeit von 5cm/s (2.5sm/d). Temperaturanomalien deuten auf Auftriebserscheinungen entlang der westlichen Seite der Front hin. An seiner östlichen Seite wurde das Wasser mittleren Salzgehaltes durch eine schwächer ausgebildete Front, die bis in 40-60m Tiefe reichte, von einem Einschub salzreichen (>7.60 p.p.t.) Wassers getrennt.

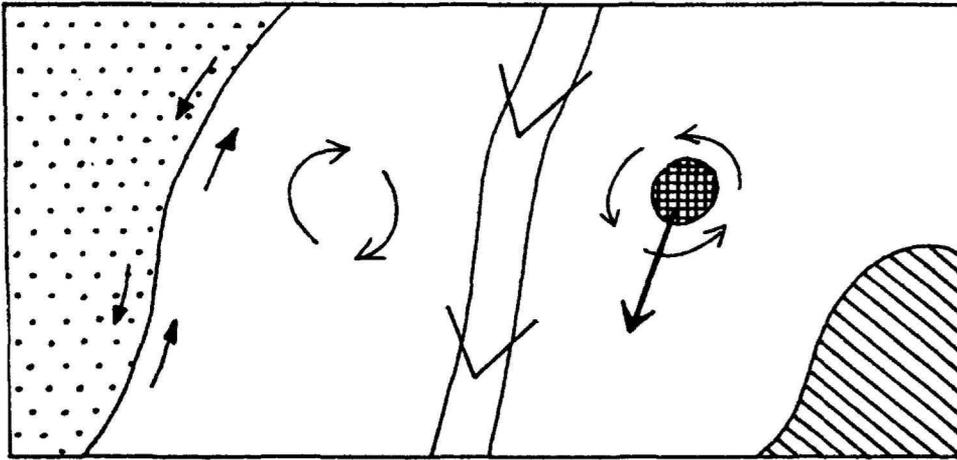


Abb.4.1

Schemazeichnung der Strömungen, und Fronten im "eddy-grid" während PEX'86 (aus: Dybern und Hansen 1989).

An Hand der Daten von Strömungsmessern, Driftbojen und Berechnungen aus der Dichteverteilung (Dynamische Methode) konnten in dem Wasser mittleren Salzgehaltes zwei Wirbel unterschieden werden, die durch einen südlichen Jetstrom (10km breit, 10-15 cm/s) getrennt wurden. Der östliche Wirbel, der einen zyklonischen Drehsinn mit Strömungsgeschwindigkeiten von 10cm/s und einen Durchmesser von 20 km hatte, bewegte sich im Verlauf der Untersuchungszeit Richtung Süden. Der zweite, westlich des Jetstroms liegende, gleich große antizyklonische Wirbel hatte eine Stromgeschwindigkeit von 11 cm/s. Das etwas wärmere, salzärmere "Oberflächenwasser" im Kern dieses Wirbels reichte bis in eine Tiefe von 40-60m, und Nährsalzanomalien wurden bis in 50m Tiefe festgestellt. An seiner Westseite grenzte dieser Wirbel an eine schwache, nach Norden gerichtete Strömung entlang der quasi-permanenten Front. Bis zum 27.4. war dieser antizyklonische Wirbel gut ausgeprägt. Nach dem 30.4. war er verschwunden. An seiner Stelle hatte sich ein nördlicher Strom ausgebildet, der wiederum am 3.5. zum Erliegen kam. Die verschiedenen hydrographischen Strukturen des 25.4. sind schematisch in Abbildung 4.1 dargestellt.

Verteilung der Nährsalze, des Chlorophylls und der Phytoplanktonzusammensetzung im gesamten PEX-Gebiet

Die vier von ihrer Umgebung deutlich abgegrenzten Wasserkörper (2 Wirbel, Flachwassergebiet und Einschub salzreichen Wassers) unterschieden sich auch in ihrer Nährsalzkonzentration, ihrem Chl.a Gehalt und in der Artenzusammensetzung des Phytoplanktons voneinander.

Die Verteilungen der Nährsalze entsprachen dem durch die hydrographischen Strukturen vorgegebenen Muster: Zu Beginn der Untersuchung befanden sich in den oberen zehn Metern zwei sehr ausgeprägte Minima innerhalb der Wirbel. In den folgenden 4 Tagen vergrößerte sich die Fläche minimaler Konzentration bei gleichzeitiger Verringerung der horizontalen Gradienten. Im Mai waren die Konzentrationen aller Nährsalze sehr niedrig und im Vergleich zur vorherigen Aprilperiode homogen verteilt. Die Nährsalzkonzentrationen in 50m Tiefe variierten in Raum und Zeit, nahmen im Mittel jedoch nicht ab.

Die Nährsalzkonzentrationen in den oberen 10m waren nur in einigen Teilen des PEX-Gebiet gegenüber den Winterwerten erniedrigt. Diese werden für die mittlere Ostsee mit (PO_4^{3-} : 0.6-0.7 μM , $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$: 4-5 μM) angegeben (Nehring 1984, Nehring und Franke 1987). Am 25.4. z.B. lag der Median der PO_4^{3-} Konzentrationen in den oberen 10m des gesamten Gebietes bei 0.4 μM (Spanne: 0.11-0.83 μM), der entsprechende Wert für $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ betrug 3.0 μM (Spanne: 0.9-4.8 μM). Die geringsten Werte wurden jeweils in den Wirbeln gemessen, hohe Konzentrationen z.B. im Flachwassergebiet. Während der Untersuchungszeit nahmen dann sowohl die Patchiness als auch die absoluten Konzentrationen aller Nährsalze ab. Die Konzentrationen der Stickstoffnährsalze lagen ab dem 8/9.5., lokal auch schon deutlich früher, überall unterhalb der Nachweisgrenze. Die Phosphatkonzentrationen betrug zu demselben Zeitpunkt noch 0.15-0.20 μM .

Auch in der Chl.a-Verteilung spiegelt sich das Muster der physikalischen und chemischen Parameter wider. In den zwei

großen Wirbeln waren die Konzentrationen erheblich höher ($>12\mu\text{g/l}$) als im Umgebungswasser ($<4\mu\text{g/l}$). Geringe Chl.a Konzentrationen wurden im Flachwasser (westlicher Teil des PEX-Gebietes) gemessen. Vier Tage später hatte die Chl.a Konzentration innerhalb der Wirbel auf $<6\mu\text{g/l}$ abgenommen, außerhalb waren die Konzentrationen gestiegen - sodaß die Chl.a Konzentrationen in diesem zentralen Gebiet sehr einheitlich wurden. Am 3.5. dann wurden im gesamten zentralen Gebiet einheitlich nur noch $4\mu\text{g/l}$ vorgefunden, im 'Flachwassergebiet' dagegen $>6\mu\text{g/l}$ und am östlichen Rand des 'eddy-grid' mehr als $8\mu\text{g/l}$ Chl.a.

An Hand der Nährsalz- und Chl.a Verteilung sind unterschiedliche Stadien der Frühjahrsblüte in den verschiedenen hydrographischen Strukturen (Wirbel, Zunge salzhaltigen Wassers, Flachwassergebiet) zu erkennen. Zu Beginn der Untersuchungsperiode hatte die Frühjahrsblüte in den Wirbeln bereits maximale Chl.a Konzentrationen erreicht, während das Blütenwachstum im Flachwassergebiet und der Zunge salzreichen Wassers erst begonnen hatte.

Die Phytoplanktonverteilung entsprach für die Gesamtheit der Autotrophen im Großen und Ganzen der Chl.a Verteilung. Die zeitliche und räumliche Variabilität der einzelnen Arten ergab jedoch völlig andersartige Muster. Am 25.4. wurden die höchsten Konzentrationen von Skeletonema costatum und Achnantes taeniata in der östlichen Zunge salzreichen Wassers gefunden. Während erstere Art nur dort häufig war, kam Achnantes taeniata auch in dem antizyklonischen Wirbel mit erhöhten Zellzahlen vor. Thalassiosira levanderi kam zu der Zeit nur innerhalb der zwei Wirbel vor. Die höchsten Konzentrationen von Chaetoceros spp. wurden ebenfalls innerhalb der beiden Wirbel gefunden, die Gradienten zum Umgebungswasser waren für diese Art jedoch weniger markant.

Am 7.5. hatte sich die Situation geändert: Thalassiosira levanderi war in beiden Wirbeln viel seltener und im gesamten zentralen Gebiet homogener verteilt. Chaetoceros spp. wurden in erhöhten Konzentrationen im Flachwassergebiet gefunden,

ansonsten hatte sich das Verteilungsmuster dieser Artengruppe gegenüber dem im April nicht wesentlich geändert. Achnantes taeniata war zu diesem Zeitpunkt recht gleichmäßig über das gesamte Gebiet verteilt. Das Vorkommen von S.costatum dagegen beschränkte sich auf die südöstliche Ecke des Gebietes, wo allerdings deren Konzentrationen gestiegen waren.

Für die Diatomeen galt, daß die kleinskalige zeitliche und räumliche Heterogenität (prozentuale Variabilität) der Zellkonzentration der einzelnen Arten größer war, wenn diese mit absolut hohen Konzentrationen vorkamen. Waren dieselbe Art seltener, so war auch deren Variabilität auf Skalen von Stunden und hunderten von Metern gering.

Die verschiedenen hydrographischen Strukturen unterschieden sich also nicht nur durch das Stadium des Blütenverlaufs, in dem sie sich befanden, sondern auch durch die Phytoplanktonarten, welche in den jeweiligen Kompartimenten dominierten.

Die Mesozooplanktonkonzentration war insgesamt gering und nahm von insgesamt <200 Individuen/ m^3 bis zum 8.5. auf über 2000 Individuen/ m^3 zu. Die Appendicularie Fritillaria borealis und die Copepoden Pseudocalanus elongatus und Acartia spp. dominierten das Zooplankton. Die Zunahme der Gesamtindividuenzahl ging vor allem auf das Anwachsen der Fritillaria borealis Population zurück. Weiter kamen die Copepoden Temora longicornis, Centropages hamatus und Polychaetenlarven, mit Individuenzahlen von je $\leq 50/m^3$, vor. Die Konzentration an herbivoren Mesozooplankton war insgesamt so gering, daß dem 'grazing' als Regulator der Phytoplanktonverteilung eine sehr untergeordnete Rolle zugeschrieben werden muß.

Diese Übersicht über die horizontale Patchiness der planktologischen Parameter während der Frühjahrsblüte 1986 verdeutlicht, daß es eine einheitliche Blütenentwicklung nicht gab. Mehrere kleine Blüten liefen in den einzelnen Kompartimenten eines Gebietes von nur 20×40 m räumlich

getrennt und zeitlich versetzt nebeneinander ab (Kahru et al. in Vorber.).

Verteilung planktologischer Parameter im Bereich des antizyklonalen Wirbels und des Flachwassergebietes

Die Proben für die Zeitserie dieser Arbeit wurden in dem Gebiet des antizyklonischen Wirbels, besonders an dessen westlicher (der quasi-permanenten Salzgehaltsfront zugewandten) Seite gesammelt. Aus diesem Grund soll auf die Entwicklung der Blüte in diesem Kompartiment näher eingegangen werden.

Im Gebiet des antizyklonalen Wirbels nahmen die Nitratkonzentrationen vom 25.4. zum 30.4. von ca. $2\mu\text{M}$ auf $<1\mu\text{M}$ ab und lagen ab dem 2.5. unter der Nachweisgrenze. Der am 26.4. noch sehr deutliche Chl.a 'patch' ($>12\mu\text{g/l}$) im Wirbel löste sich während der folgenden zwei Tage auf und war am 30.4. nicht mehr zu erkennen. Vom 30.4. bis zum 4.5. sanken die Chl.a Konzentrationen weiter von 6 auf $3\mu\text{g/l}$ ab. Zu Untersuchungsbeginn war die Phytoplanktonbiomasse maximal und die Sedimentationsphase begann. Das Zentrum des Chl.a Patches im Wirbel am 25./26.4. reichte mit Konzentrationen von $>10\mu\text{g/l}$ bis in eine Tiefe von 30m. Konzentrationen von $13\mu\text{g/l}$ wurden zwischen der Oberfläche und 10m Tiefe gemessen. Am 29.4. reichte die Oberflächenkonzentration von $8\mu\text{g/l}$ bis in 25m. Zum Rande des Wirbels hin stiegen die Isoplethen jeweils näher an die Oberfläche.

Im Flachwassergebiet westlich des Wirbels lagen die Nährsalzkonzentrationen am 25.4. mit $3.5\mu\text{M}$ Nitrat wesentlich höher und sanken erst ab dem 4.5. unterhalb die Nachweisgrenze. Die maximalen Chl.a Konzentrationen ($7\mu\text{g/l}$) wurden in dem Gebiet erst am 29.4. erreicht (Kahru et al. in Vorber.). Die Blüte in diesem flacheren Gebiet war demnach zu Untersuchungsbeginn noch in der Aufbauphase.

Im Wirbel wurde die Blüte von T.levanderi, Chaetoceros spp. und A.taeniata dominiert. Nur die Konzentrationen der ersteren beiden Arten nahmen während der Untersuchung ab. Die horizontalen Patchiness innerhalb des Wirbels unterschieden sich für diese drei Arten. Diese feineren artspezifischen horizontalen Verteilungsmuster konnten auf den Probennahmeskalen von >2sm jedoch nur unzureichend erfaßt werden.

Im Flachwassergebiet war zu Untersuchungsbeginn die Konzentration aller Phytoplanktonarten gering. Am 4.5. dann hatten die Konzentrationen von Chaetoceros spp. und Achnantes taeniata zugenommen. Diese Arten dominierten das Phytoplankton dort, während T.levanderi fast überhaupt nicht vorkam.

Aus der Unterschiedlichkeit der Blüten in den beiden oben beschriebenen Kompartimenten läßt sich herleiten, daß zwischen beiden ein starker Gradient in allen planktologischen Parameter geherrscht haben muß. Besonders ausgeprägt waren diese Gradienten zu Untersuchungsbeginn und wurden im Mai für viele Parameter schwächer. Dies hatte sicher mehrere Ursachen: Zum einen lösten sich die Gradienten im Zusammenhang mit dem Verschwinden des Wirbels de facto auf. Ferner wird die zeitliche Verschiebung in der Entwicklung zwischen den beiden Blüten geringer, sowie eine am Ende dieser Entwicklung angelangt ist. Zum Beispiel wurden die Nährsalzkonzentrationen im Flachwassergebiet durch das Fortschreiten der Blütenentwicklung den sehr geringen Konzentrationen im Bereich des antizyklonalen Wirbels ähnlicher. Andererseits wurde die größere Homogenität einiger Parameter auch vorgetäuscht: Die Chl.a Konzentrationen beider Gebiete wurden durch deren Abnahme im Wirbel und der gleichzeitigen Zunahme im Flachwassergebiet nur übergangsweise ähnlicher. Der starke Gradient in der Verteilung von T.levanderi zwischen beiden Gebieten macht die Unterschiedlichkeit der Blüten dieser zwei Kompartimente sichtbar.

Physikalische Prozesse, die auf die Vertikalverteilung von Partikeln einwirken

Für die Interpretation der vertikalen Verteilung des Phytoplanktons sind Kenntnisse der vertikalen physikalischen Prozesse (z.B. Durchmischung, interne Wellen, etc.) von Bedeutung. Ergebnisse der PEX-Studie, die sich auf solche Prozesse beziehen, werden im folgenden zusammengefaßt.

Die Durchmischungstiefe kann mit unterschiedlichen Verfahren abgeschätzt werden: (1) Bilanzierungen der Einstrahlung und der Erwärmung des Wassers in verschiedenen Tiefen ergeben, daß die effektive vertikale Durchmischung erst nach dem 3.5. auf die oberen 15m beschränkt war. Vor dem 3.5. wurden ca. 30% der gesamten, dem Wasser zugeführten Wärme in die Schicht zwischen 15m und 45m eingemischt. (2) Ferner kann die Durchmischungstiefe aus dem vertikalen Dichtegradienten abgeschätzt werden. Dabei muß bedacht werden, daß eine Abwesenheit von vertikalen Dichtegradienten nicht notwendigerweise auch eine ständige aktive Durchmischung bedeutet. Da der Einfluß der Temperatur auf die Dichte (bei den gegebenen Kombinationen von Temperatur und Salzgehalt) minimal war und eine Erwärmung zeitweise eine Erhöhung der Dichte verursachte, führte die tägliche Erwärmung nicht zu einer stabilen Schichtung. Die Ausbildung von schwachen vertikalen Dichtegradienten war in der Horizontalen sehr uneinheitlich, besonders große potentielle Durchmischungstiefen (Tiefe, in der die Dichtezunahme 0.02 kg/m^3 im Vergleich zur 5m Tiefe betrug) von 40m/50m wurden in den Zentren der zwei Wirbel gefunden.

Die windbedingte vertikale Durchmischung war auf Grund der niedrigen Windgeschwindigkeiten ($<4-6\text{m/s}$) gering. Der Einfluß dieser Windgeschwindigkeiten reichte nur bis in 10m/20m Tiefe. Eine größere Bedeutung für den vertikalen Austausch kann der thermohalinen Konvektion zugeschrieben werden. Solche Konvektionen fanden vor allem lokal und sporadisch in allen Tiefen statt. Konvektionszellen haben in der mittleren Ostsee einen horizontalen Durchmesser von etwa 4km.

Ebenso lokal begrenzt wurden durch Windereignisse vor dem 25.4. hervorgerufene Trägheitsozillationen (Periode von ca. 14.5h) registriert, die auch eine vertikale Komponente haben können (interne Trägheitswellen). Zwischen dem 25.4. und dem 28.4. zeichneten die Strömungsmesser solche Schwingungen in 8 und 38m auf. Nach dem 28.4. wurden keine weiteren Trägheitsozillationen beobachtet. Ab dem 3.5. traten neue Ozillationen auf, diesmal wegen der geringen Windstärke nur in 8m Tiefe. Mit durch Trägheitswellen verursachten internen Wellen und der resultierenden vertikalen Komponente im Bereich von 2-20m und Vertikalgeschwindigkeiten von ca. 0.08cm/s muß also vor allem bis zum 28.4. gerechnet werden.

Nach der Beschreibung der horizontalen Patchiness aller planktologischen Parameter während des Frühjahrs 1986 und der Zusammenfassung der vertikal wirkenden physikalischen Prozesse werden nun die Ergebnisse der Untersuchung entlang der Trajektorien der treibenden Sinkstofffallen dargestellt.

4.3 Zeitliche Variabilität entlang der Trajektorien des Treibkörpers DI

Die gemessene Variabilität planktologischer Parameter setzt sich, wie in Kapitel 3.1 angesprochen, aus verschiedenen Faktoren zusammen. Theoretisch läßt sich die in situ oder wahre Variabilität weiter untergliedern in Änderungen, die in den drei räumlichen Dimensionen auftreten (Patchiness im Sinne dieser Arbeit) und in Änderungen, die an einem Wassermolekül oder einem Partikel über die Zeit auftreten. Praktisch ist die Untersuchung der zeitlichen Änderungen eines Partikels oder auch einer Gruppe gleicher Partikel in situ nicht möglich (s.Kap.7). Näherungsweise kann eine solche Zeitserie von einer Probenserie, die nach dem Lagrange Verfahren gesammelt wurde, repräsentiert werden: Untersuchungen neben frei treibenden Driftern sind geeignet, die Advektion im Mittel zu eliminieren; mögliche vertikale Stromscherungen bleiben als Problem bestehen.

In der folgenden Darstellung werden die Probenserien untergliedert in Phasen, während derer die gemessenen Änderungen aller Parameter eine zeitliche Entwicklung darstellen könnten. Sprunghafte Änderungen einiger Parameter in einer Größenordnung, die nicht mehr durch biologische Prozesse erklärbar ist, müssen durch die Beprobung einer anderen Population bzw. eines anderen Wasserkörpers (Definition s.Kap.7) verursacht worden sein. Zuerst werden jeweils die beiden Abschnitte und dann genauer die Veränderungen an 2 Tagen (26./27.4. und 2./3.5.) behandelt. Die Trajektorien der Drifter sollen im PEX-Gebiet dargestellt werden. Danach wird auf die Verteilung der physikalischen, der chemischen und biochemischen sowie der biologischen Parameter eingegangen (Kap.4.3).

Fahrtabschnitt I:

Die drei am 25.4. eingesetzten Treibkörper, (der Decca-Drifter mit einer Temperatursonde in 5m Tiefe und zwei Drifter, DI, DII, mit einer Falle in 30m bzw. in 60m Tiefe) wurden dicht nebeneinander (500m) auf der südwestlichen Seite des anti-zyklonischen Wirbels ausgesetzt. Bis zum 28.4. trieben sie in nördliche Richtung (parallel zur quasi-permanenten Front), und bogen nach Erreichen des nördlichen Randes des Wirbels nach Südosten ab. Die völlig parallelen Driftbahnen der drei Treibkörper während dieser 4-5 Tage (Abb.2.2), weisen darauf hin, daß Strömungsrichtung und -betrag in diesen drei Tiefen (5m, 30m, 60m) sehr ähnlich waren (ca. 4km/d). Die Abwesenheit von Stromscherungen in der 5-60m Schicht vereinfacht die Interpretation der Daten beträchtlich. Einerseits hält die Abwesenheit von vertikalen Stromscherungen den Einfluß lateraler Advektion auf die Zeitserie gering (s.oben). Weiter können die Daten aus der Wassersäule auf beide Fallen bezogen werden (s.Kap.6). Drittens wird bei Abwesenheit von Stromscherungen die Geschwindigkeit, mit der die Fallen angeströmt werden, verringert und damit ihre Fangeffizienz optimiert (s.Kap.6).

Die Nähe der Drifter zur quasi-permanenten Front auf ihrem Weg Richtung Norden zwischen dem 25.4. und dem 28.4. erschwert die Interpretation als Zeitreihe jedoch, da zwischen dem Flach-

wassergebiet bzw. der quasi-permanenten Front und dem Wirbel ein hoher Gradient in allen planktologischen Parametern gemessen wurde (Kap.4.2). Die Trajektorie verlief parallel zu diesem Gradienten, sodaß eine räumliche "Ungenauigkeit" von 100m oder weniger senkrecht zu diesem Gradienten, eine sehr starke Änderung in den Werten der gemessenden Parameter verursacht haben kann. Schon geringe vertikale Stromscherungen, oder auch Ungenauigkeiten in der Positionierung des Schiffes relativ zum Treibkörper können während dieser Zeit somit eine starke räumliche Komponente in die 'Zeitreihe' eingebracht haben. Eine besonders hohe Variabilität aufgrund von räumlichen Einflüssen ist deshalb bis zum 27./28.4 zu erwarten.

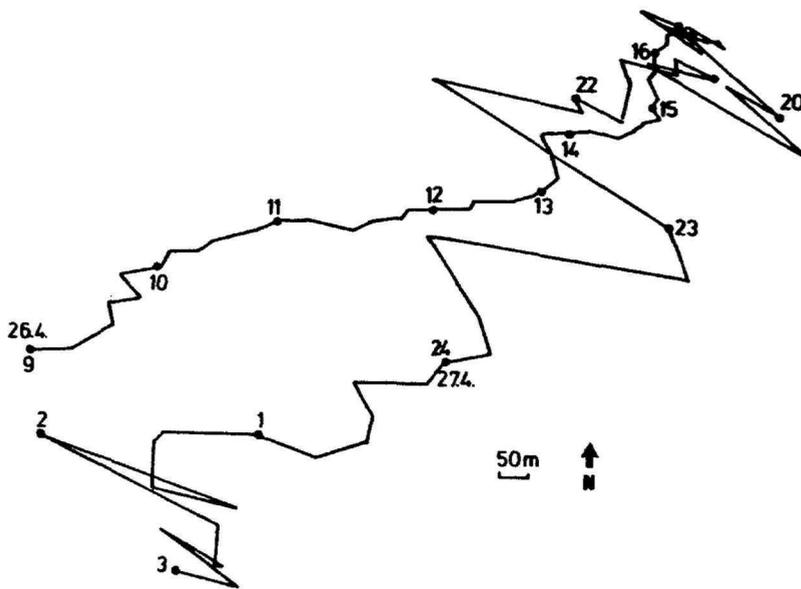


Abb.4.2

Trajektorie des Decca-Drifters zwischen dem 26.4., 9.00 Uhr und dem 27.4., 3.00 Uhr im 10-minütigem Abstand. Jede volle Stunde ist markiert.

Für den Zeitraum des 26./27.4. ist die Trajektorie des Decca-Drifters in 10 minütiger Auflösung dargestellt (Abb.4.2). Die Ergebnisse der kontinuierlichen Temperatur- und Salzgehalts-

messungen in 5m Tiefe zeigt Abbildung 4.3. Die sehr kleinskalige Variabilität in Salzgehalt und Temperatur (hohe Frequenz, geringe absolute Unterschiede der Meßwerte) am Vormittag und frühen Nachmittag des 26.4. und zur selben Zeit am 27.4. deuten auf Vertikalkonvektion in dieser Tiefe hin.

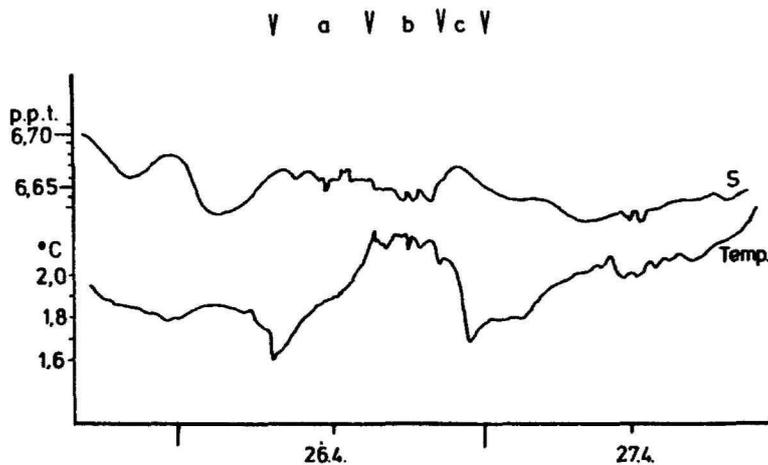


Abb. 4.3

Temperatur (Temp.) und Salzgehalt (S) in 5m Wassertiefe in 10-minütiger Auflösung vom 25.4., 16.00 Uhr bis 27.4., 3.00 Uhr auf der in Abb.4.2 dargestellten Trajektorie.

"a": Zeitintervall des nordöstlich Treibens

"b": Zeitintervall der stationären Phase

"c": Zeitintervall des südwestlich Treibens

Die Zunahme der Oberflächentemperatur (Abb.4.3) während des 26.4. von 1.7°C auf 2.4°C kann nicht durch tägliche Erwärmung allein erklärt werden. Da die Temperaturerhöhung und anschließende Abnahme eine Periode von etwa 14 h hatte, ist zu vermuten, daß Trägheitsozillationen bzw. interne Trägheitswellen, die in dieser Zeit im PEX-Gebiete registriert wurden, Verursacher dieses Musters sind. Der Drifter trieb (Abb.4.2) von 7.00 bis 17.00 Uhr nordöstlich (Temperaturanstieg), blieb dann bis um 21.00 Uhr etwa am selben Ort (Temperatur blieb konstant) und trieb dann wieder südwestlich (Temperatur sank), bis er um 2.00 Uhr (27.4.) wieder seinen Ausgangsort erreicht

hatte und für einige Stunden südlich trieb. Die höheren Temperaturen des Oberflächenwasser weisen darauf hin, daß der Drifter zu dem Zeitpunkt näher zum Zentrum des Wirbels getrieben war. Der Drifter blieb also offensichtlich während des näher untersuchten Zeitintervalls des 26./27.4. nicht in einem homogenen Wasserkörper, und diese Serie kann nicht als reine Zeitserie betrachtet werden. Auch vor und nach dem näher beschriebenen Zeitintervall machen die großen Änderung der Temperatur und des Salzgehaltes deutlich, daß sich der Drifter nicht kontinuierlich im gleichen Wasserkörper befand.

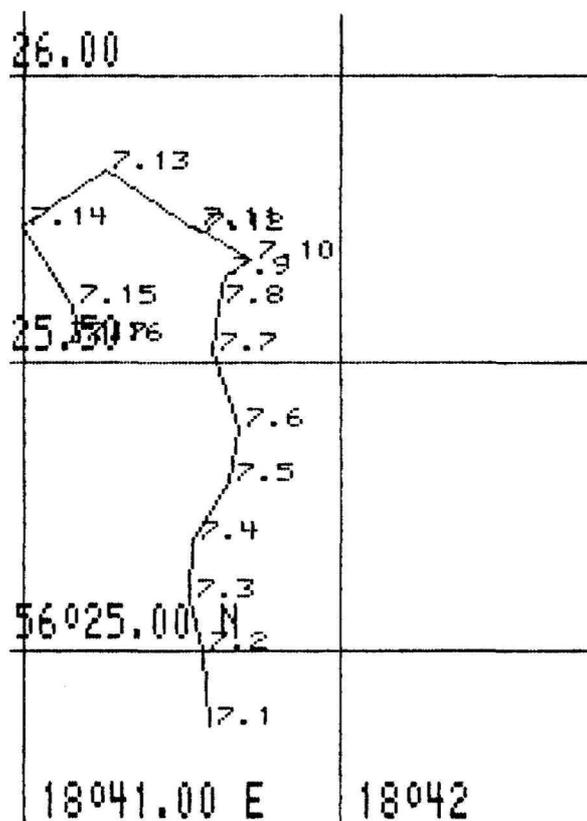


Abb. 4.4

Trajektorie von DI vom 2.5., 9.00 Uhr bis 3.5, 6.00 Uhr. Punkt 7.2 = 9.00 Uhr; bis 7.11 alle Stunde, 7.12 = 20.00 Uhr, 7.13 = 23.00 Uhr, 7.14 = 1.00 Uhr, 7.15 = 3.00 Uhr, 7.16 = 5.00 Uhr.

Fahrtabschnitt II:

Die drei am Morgen des 30.4. gemeinsam ausgesetzten Treibkörper, der Decca-Drifter mit Sonden (5m), ein Drifter mit zwei Fallen (DI; 30m und 60m) und ein zweiter mit einer Falle

(DII; 60m), trieben bis zum 1.5. parallel und danach in divergierende nördliche Richtung (Abb.2.2). Alle drei Drifter trieben mit der nach Auflösung des Wirbels entstandenen, schwach ausgeprägten nördlichen Strömung (ca. 2km/d). Die offensichtlich etwas größere vertikale Stromscherung als im ersten Abschnitt führt nicht notwendigerweise zu einem größeren Einfluß der räumlichen Komponente auf die 'Zeitreihe', da die Horizontalverteilung der planktologisch relevanten Parameter (s.Kap.4.2) zu diesem Zeitpunkt wesentlich homogener war.

Die Trajektorie von DI am 2./3.5. ist in Abbildung 4.4 genauer dargestellt. Dieser Drifter war am 1.5. an den westlichen Rand der Strömung geraten und blieb am 2.5. fast stationär. Zwischen 9.00 Uhr des 2.5. und 6.00 Uhr des folgenden Tages legte er nur ca.1 sm nach Norden zurück. In 30 Minuten wurden meist weniger als 150m zurückgelegt. Die Wahrscheinlichkeit, in einem Patch geblieben zu sein, ist daher größer.

4.3.1 Variabilität der Salinität, Temperatur, Attenuation entlang der Trajektorien

Änderungen der Salzgehaltsprofile oberhalb der Halokline in 65/70m lagen während der gesamten Zeitserie unter 0.1 p.p.t.. Die vorhandene Variabilität dieses Parameters (<0.1 p.p.t.) konnte wegen der geringen eingesetzten Meßgenauigkeit (0.1 p.p.t.) nicht befriedigend aufgelöst werden.

Die Temperaturverteilung für beide Fahrtabschnitte ist in Abbildung 4.5a,b dargestellt. Die obere Begrenzung des kühlen (<1.5°C) Zwischenwassers oberhalb der permanenten Halokline variierte zwischen 60 und 25m, lag meist jedoch um 40m Tiefe. Das darüberliegende Wasser wurde durch die positive atmosphärische Einstrahlung im Verlauf der Untersuchungszeit von 1.8°C auf bis zu 4.5°C erwärmt. Bis zum Erreichen der Temperatur, bei der das Dichtemaximum lag (bei den vorgefundenen Salzgehalten bei ca. 2.4°C), förderte die Erwärmung lokal vertikale Konvektion. Erst ab Oberflächentemperaturen

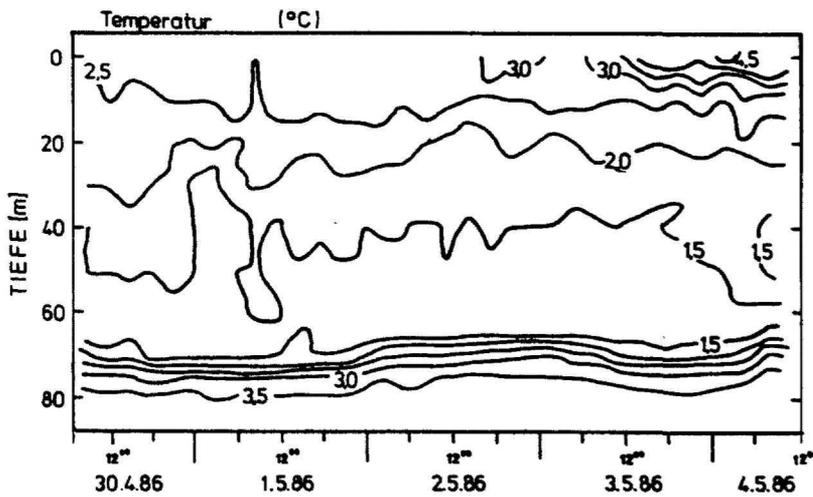
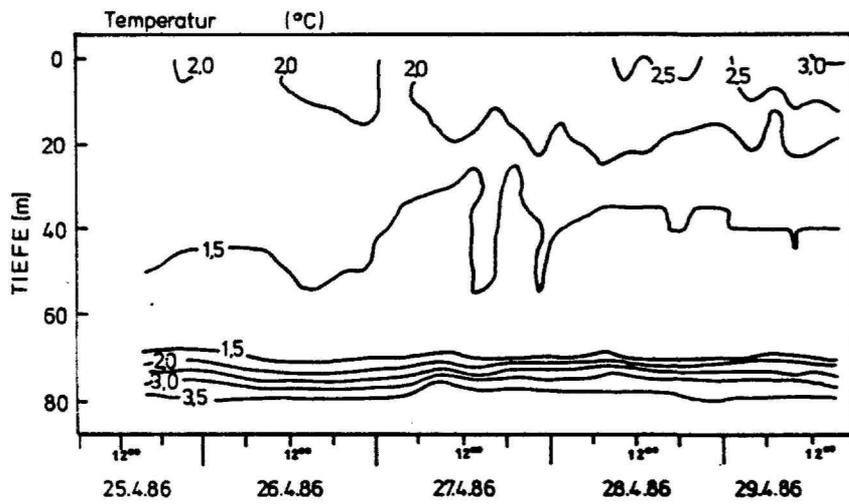


Abb. 4.5

Isoplethen der Temperatur über die Zeit und die Tiefe des a) ersten und b) zweiten Abschnittes. (Auflösung der Darstellung: 5m, 0.1°C).

$>3^{\circ}\text{C}$ (2./3.5.) begann sich eine Schichtung in den oberen Metern auszubilden.

Die Vertikalverteilung der Attenuation ist für beide Fahrtabschnitte in Abbildung 4.6 für die jeweiligen 9.00 Uhr Stationen dargestellt. Hervorzuheben ist die größere Variabilität dieses Parameters während der ersten Hälfte der Untersuchungszeit. Einerseits ist die Spanne zwischen maximalen und minimalen Werten, und damit die Gradienten in den Profilen, im ersten Zeitraum höher. Zum anderen weisen die Profile des Aprils eine höhere kleinskalige (Meterbereich) Variabilität auf.

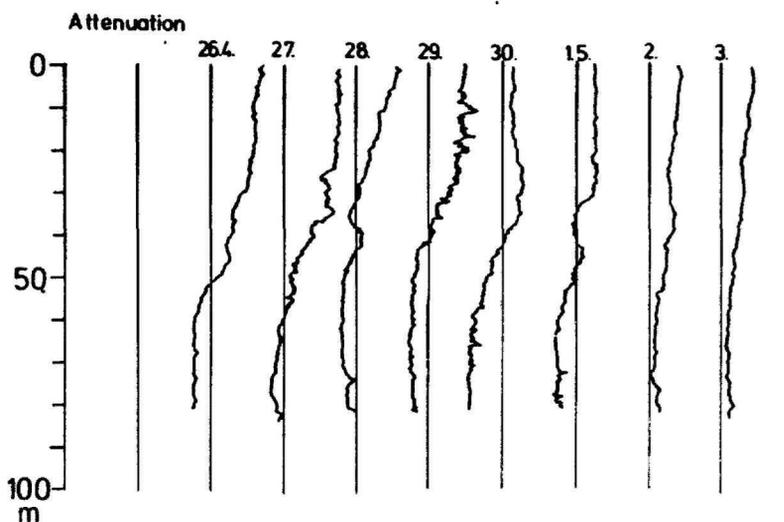


Abb. 4.6

Kontinuierliche Vertikalprofile der Attenuation, jeweils um 9.00 Uhr zwischen dem 26.4. und 3.5. (relative Skala).

Für den 26./27./28.4. ist die Temperaturverteilung (Abb. 4.8) und die Änderung der Temperatur und Attenuation in 5, 10, 30 und 40m (Abb. 4.7) dargestellt. Eine Temperaturzunahme von ca. $1^{\circ}\text{C}/\text{Tag}$ in den oberen fünf Metern wären im Rahmen einer Wärmebilanz erklärbar. Die sehr viel größere Variabilität der Temperatur und auch der Attenuation (Abb. 4.7) sogar noch in

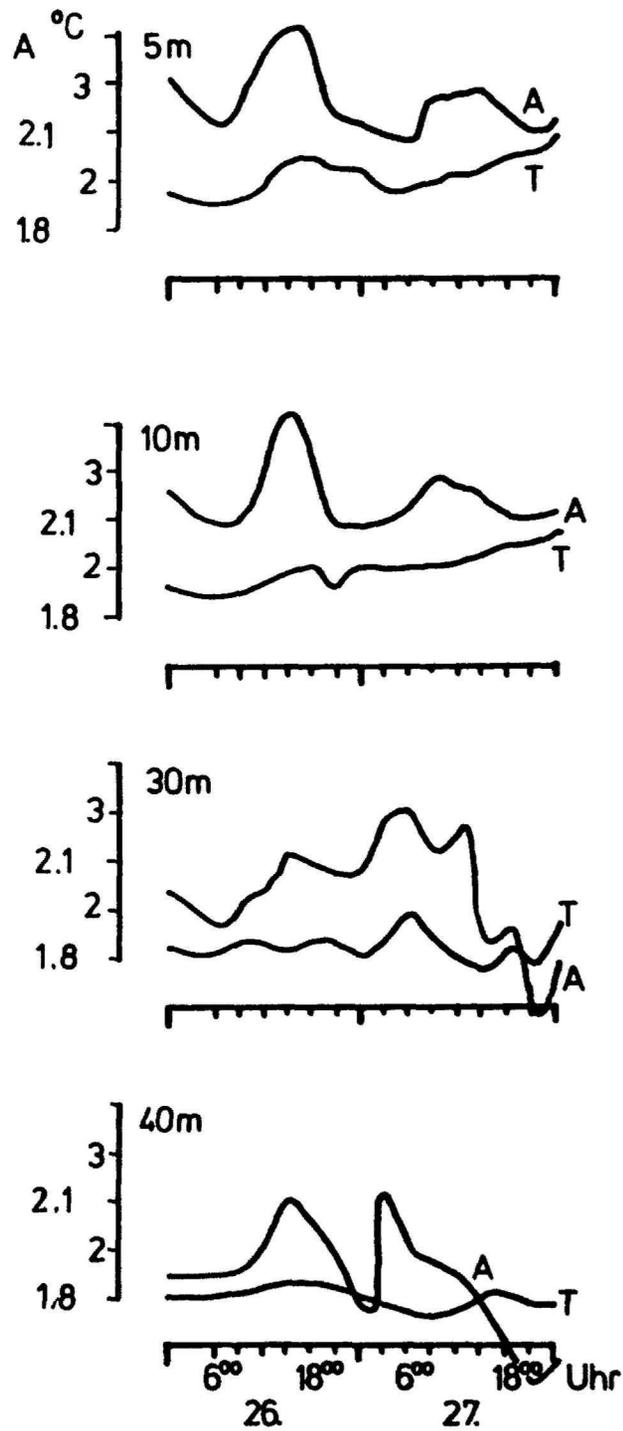


Abb.4.7

Variabilität der Temperatur (T) und der Attenuation (A) während des 26.4. bis zum 27.4. im 3-stündigem Abstand in 4 Tiefenschichten. (Auflösung: 3h, 0.1°C, 0.1 relative Skala).

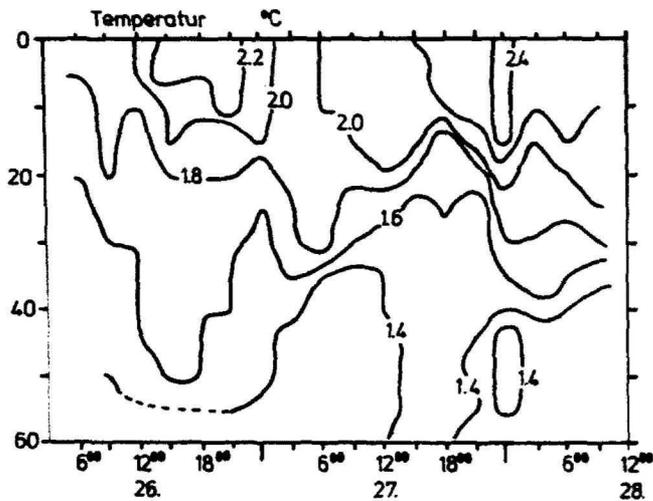


Abb.4.8

Isolinien der Temperatur am 26./27./28.4. zur genaueren Darstellung der zu dieser Zeit sehr heterogenen Struktur. (Auflösung: 3h, 0.1°C).

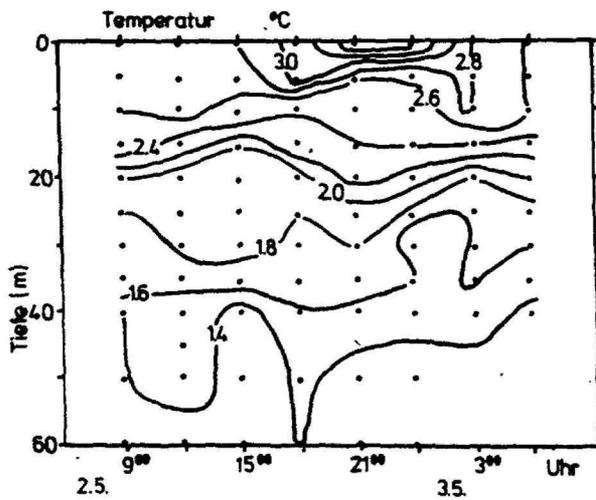


Abb.4.9

Isolinien der Temperatur am 2./3.5. mit derselben vertikalen Auflösung wie die Zellzählungen (Kap.5.2). Bemerkenswert ist die warme Wasserlinse an der Oberfläche um 21.00 und 24.00 Uhr. (Auflösung: 3h, 0.1°C).

40m Tiefe unterstreicht den Einfluß advektiver Prozesse in diesem Zeitraum.

Die Änderung der Temperatur in einer Tiefe von 5m (Abb.4.7) entspricht der in Abbildung 4.3 aufgezeichneten Schwingung der Temperaturkurve des Decca-Drifters. Der Temperaturschwingung läuft eine Änderung der Attenuation parallel: Die Attenuation in 5m steigt am 26.4. ab früh morgens bis um ca. 17.00 Uhr, sinkt bis um 21.00 Uhr stark und danach langsam ab. Die Grundmuster der Signale der Temperatur und der Attenuation lassen sich bis in mindestens 40m Tiefe verfolgen. Die Änderung auch in der Vertikalstruktur wird besonders in der Isoliniendarstellung (Abb.4.8) deutlich: Die 1.6°C Isotherme lag um 6.00 Uhr in 20m, um 17.00 Uhr in 50m und um 2.00 Uhr wieder in 25m Tiefe. Die größere Tiefe dieser Isotherme am Nachmittag des 26.4. unterstützt die Hypothese, daß der Drifter in diesem Zeitintervall einen Ausflug in Richtung Kern des Wirbels machte. Auch im nachfolgendem Zeitintervall sind die Änderungen sowohl der Temperatur, als auch der Attenuation so groß, daß nicht von einer reinen zeitlichen Entwicklung ausgegangen werden kann.

Während des 2./3.5. war dagegen die Zeitreihe der Temperatur und Attenuation viel gleichmäßiger. In den Abbildungen 4.9 und 4.10 ist die Situation für diesen Tag dargestellt, in ersterer Darstellung mit $\frac{1}{2}$ stündiger Auflösung. Nicht durch Erwärmung lassen sich die maximalen Temperaturen ($>3.4^{\circ}\text{C}$) an der Oberfläche um 21.00 und 24.00 Uhr erklären (Abb.4.9). Auch die Maxima der Attenuation und der Temperatur zwischen 15.00 und 18.00 Uhr in 5m, und schwächer ausgeprägt in 10m (Abb.4.10), lassen sich nicht mit einer zeitlichen Entwicklung erklären. Diese Struktur wäre bei 3 stündigen Auflösung nicht sichtbar geworden. An diesem Beispiel wird deutlich, daß das Ausmaß der gemessenen Variabilität von der Skala abhängt, auf der gemessen wird. Die Variabilität der Temperatur und der Attenuation während dieses Tages (2./3.5.) war im Vergleich zu der am 26./27.4. sehr gering. Die höhere zeitliche Auflösung

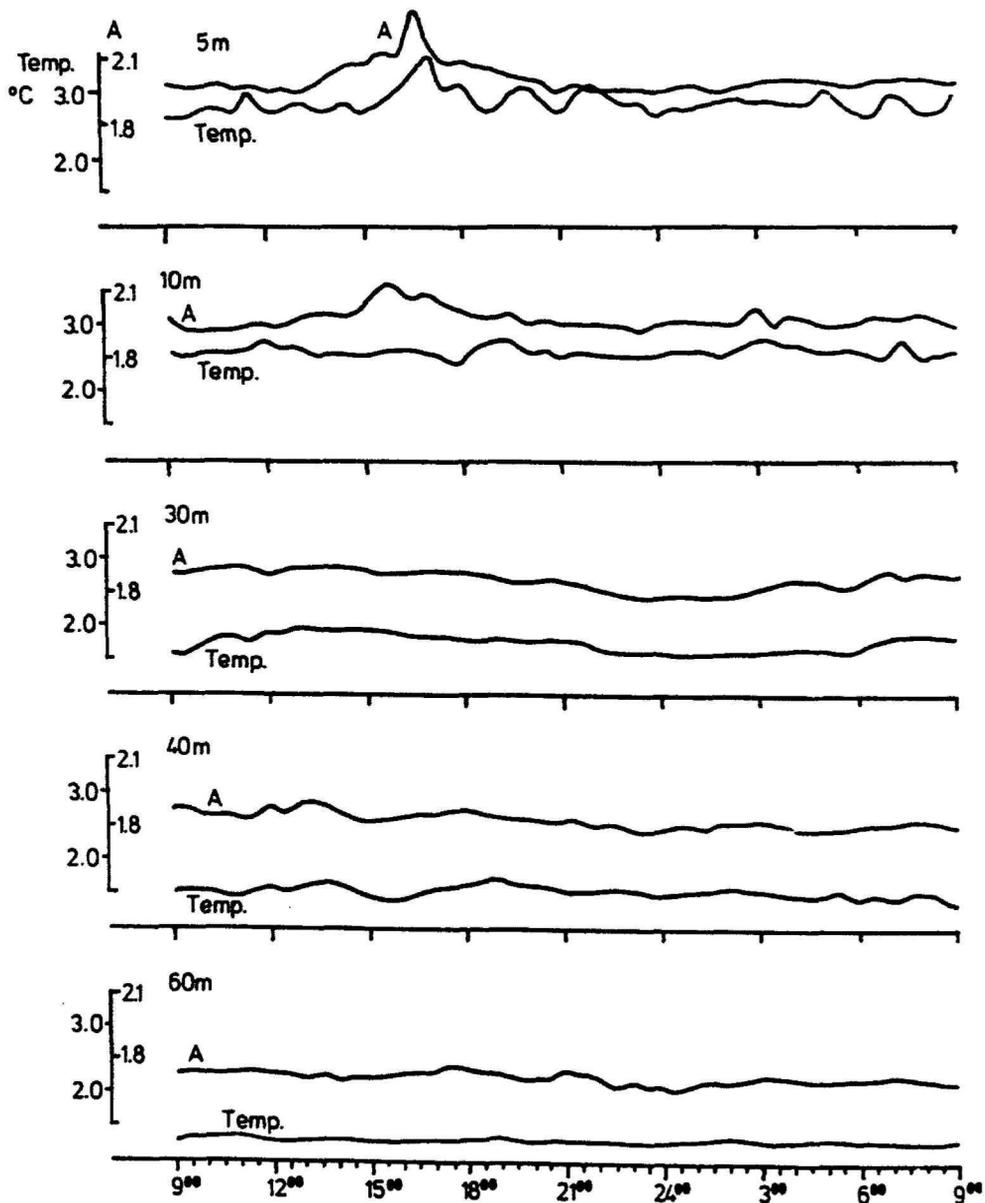


Abb.4.10

Variabilität der Temperatur (Temp.) und der Attenuation (A) während des 2.5. im ½-stündigem Abstand in 5 Tiefenschichten. (Auflösung: ½h, 0.1°C, 0.1 relative Skala).

(eine ½ stündige Probennahme statt einer 3 stündigen) macht vorher nicht aufgelöste Strukturen sichtbar und erhöht so die gemessene Variabilität.

4.3.2 Nährsalze und Chl.a entlang der Trajektorien

Die Verteilung des Silikats und Phosphats sind in den Abbildungen 4.11, 4.12 und 4.13 wiedergegeben. Die Silikatkonzentrationen waren zu keiner Zeit während der Untersuchung limitierend, es wurden keine Werte $<3\mu\text{M SiO}_4$ gemessen. Während des ersten Abschnittes waren unterhalb 60m über $12.5\mu\text{M SiO}_4$ vorhanden, und die $20\mu\text{M SiO}_4$ Isoplethe verlief in ca. 70m. Im zweiten Untersuchungsabschnitt wurden auch in 60 und 70m Werte größer als $12.5\mu\text{M SiO}_4$ nicht mehr gefunden. Die Nährsalze wurden offensichtlich bis zur Tiefe der Haloklinen vom Phytoplankton aufgenommen. Die PO_4^{3-} Konzentrationen am 25.4. waren auch in den oberen Metern noch sehr hoch (um $0.6\mu\text{M}$). Danach nahmen die PO_4^{3-} Konzentrationen aber rapide ab, die $0.6\mu\text{M}$ Isolinie lag am 26.4. in 30m und am 1.5. bereits in 50m Tiefe.

Während des 26./27.4. mimmt die $0.8\mu\text{M}$ Isoplethe des Phosphats einen der beobachteten Schwingung der 1.6°C Isotherme entgegengesetzten Verlauf. Die $0.8\mu\text{M PO}_4^{3-}$ Isolinie stieg von ca. 60m auf über 40m um 15.00 an und befand sich 12h später wieder unter 60m (die Messungen um 6.00 Uhr (26.4) reichen nur bis in 35m Tiefe). Eine ähnliche, weniger ausgeprägte Schwingung wird während dieses Zeitintervalls auch für die $15\mu\text{M SiO}_4$ Isoplethe sichtbar.

Die über die Tiefe integrierte Chl.a Gehalt und die vertikale Verteilung der Chl.a Konzentration während beider Fahrabschnitte sind in Abbildung 4.14 und 4.15 dargestellt. Bei beiden Darstellungen wird die generelle Abnahme der Chl.a Konzentration über die Zeit und die gleichzeitige vertikale Ausdehnung der trophogenen (phytoplanktonreichen) Schicht deutlich. Während sich im April 2/3 des Chl.a in den oberen 30m befanden, betrug die Chl.a Konzentration der 30m Wassersäule im Mai kaum mehr als die Hälfte von der in den oberen

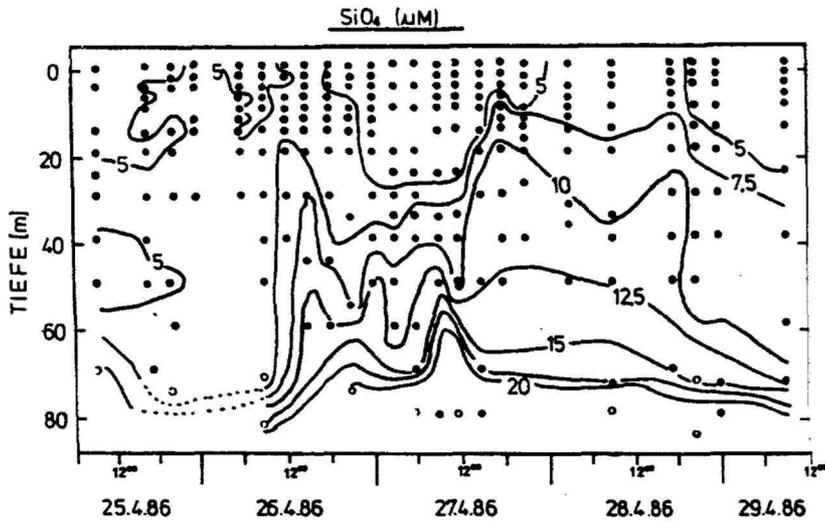


Abb. 4.11
 Isolinien der Silikatverteilung während des ersten Abschnittes. Die Punkte markieren die gemessenen Werte.

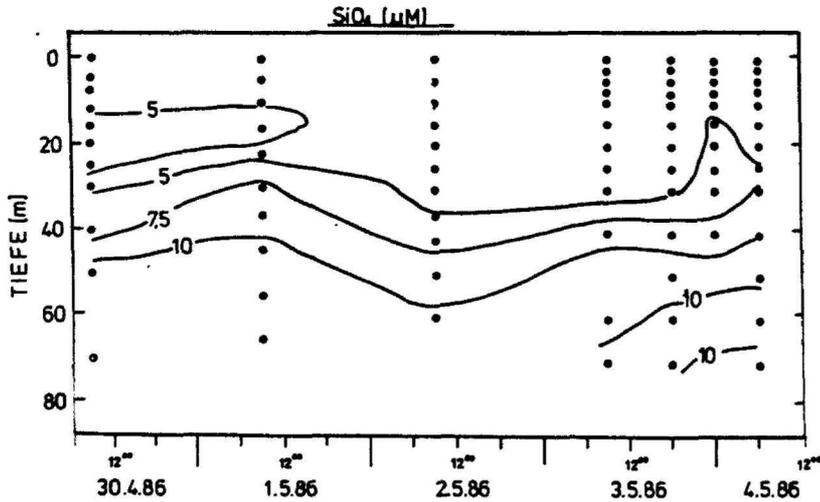


Abb. 4.12
 Isolinien der Silikatverteilung während des zweiten Abschnittes. Die Punkte markieren die gemessenen Werte.

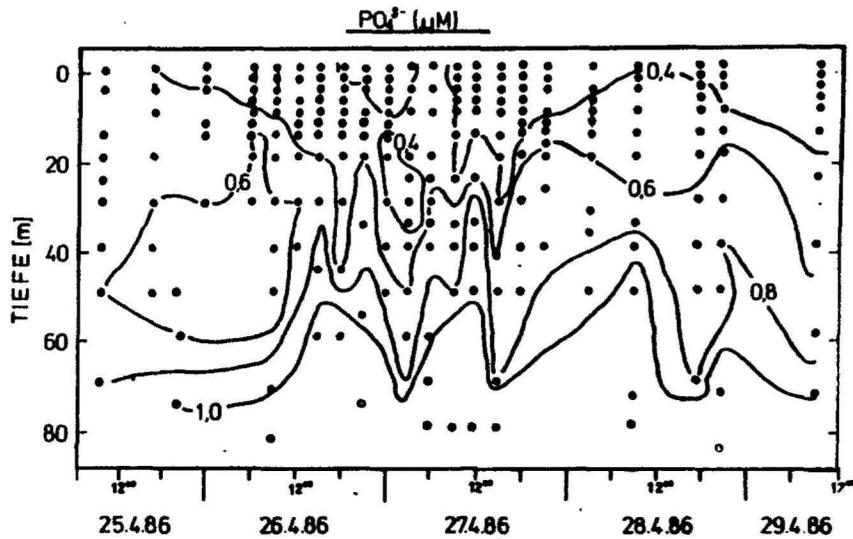


Abb.4.13

Isolinien der Phosphatverteilung während des a) ersten Abschnittes. Die Punkte markieren die gemessenen Werte.

60m (Abb.4.14). Dies wird auch in der Isoliniendarstellung deutlich: Während des ersten Abschnittes verlief die 2µg/l Isoplethe meist oberhalb von 50m, im Mai dagegen unterhalb 60m. Mit den geringeren Konzentrationen während der zweiten Untersuchungsperiode geht eine größere Homogenität, besonders in den oberen, 40m einher.

Die Periode des 26./27.4. fällt durch den hohen Chl.a Gehalt in den oberen 60m auf (Abb.4.14). Ab dem frühen Morgen des 26.4. bis zum Vormittag des 27.4. sind insbesondere in der 30-60m Schicht die Chl.a Konzentrationen sehr hoch. Die Konzentrationen der oberen 10m liegen am 26.4. um 6.00 Uhr unter 10µg/l Chl.a, steigen bis zum späten Nachmittag auf über 12µg/l Chl.a und erreichen um ca. 3.00 Uhr des nächsten Morgens wieder Werte unter 10µg/l Chl.a (Abb.4.15). Allein die Höhe der Zunahme (Verdopplung in 18h) macht deutlich, daß es sich hier nicht ausschließlich um Wachstum handeln kann. Das Chl.a Verteilungsmuster legt für das Zeitintervall des 26./27.4. denselben Schluß nahe, wie auch die Nährsalz- und

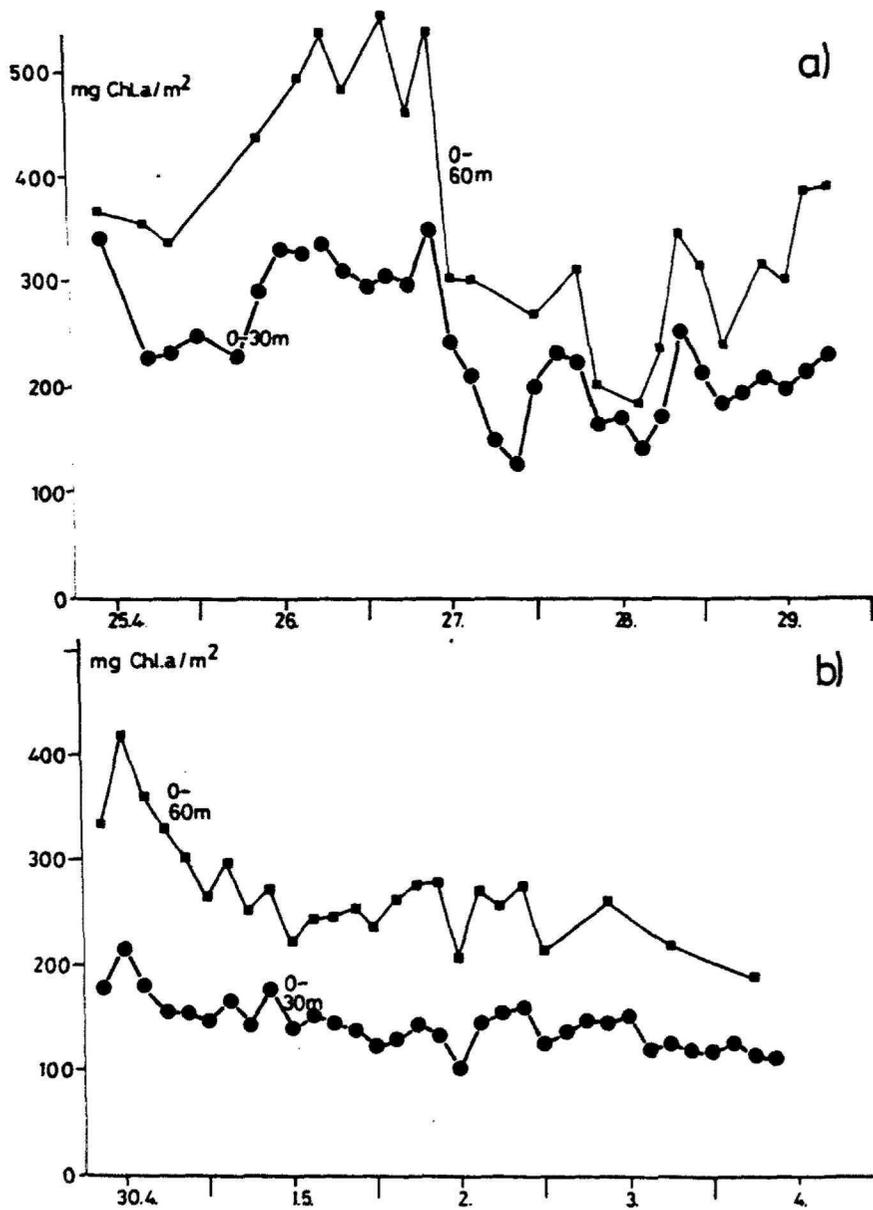


Abb. 4.14

Über 30m und 60m Tiefe integrierten Chl.a Gehalte während des a) ersten und b) zweiten Abschnittes.

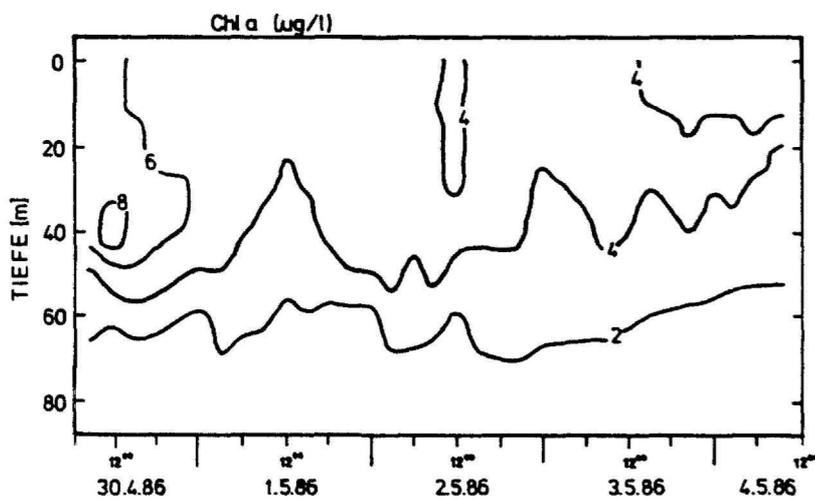
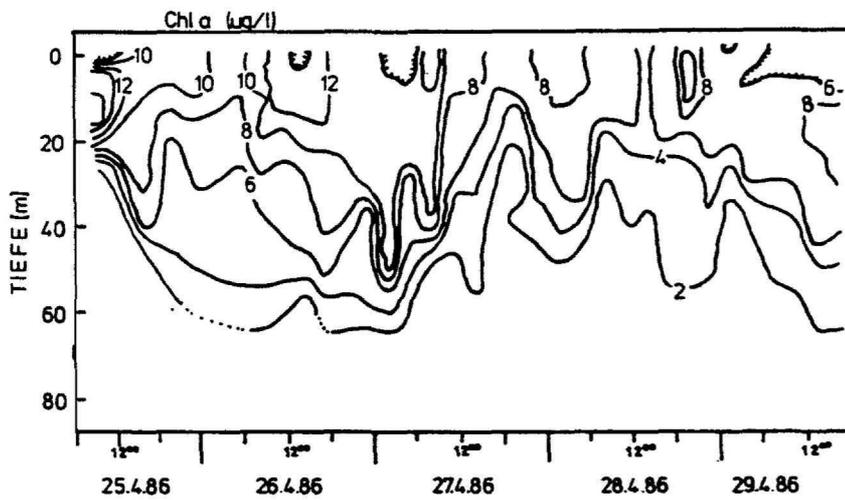


Abb. 4.15

Isolinien der Chl.a-Konzentration während des a) ersten und b) zweiten Abschnittes. (Auflösung: 3h in 11-12 Tiefen). Die Linien sind gestrichelt, wenn die Isoplethe unterhalb des tiefsten Meßpunktes einer Station gezogen wurde.

Temperaturverteilungen: Offenbar liegen die Stationen in diesem Zeitintervall näher am Kern des Wirbels, in dem die trophogene Schicht tiefer war, als die übrigen Stationen.

Für den Zeitabschnitt des 2./3.5. gilt - analog zu den Ergebnissen der Nährsalz- und Temperaturverteilung -, daß die Fluktuationen der Chl.a Mengen wesentlich geringer als im April sind. Auffällig ist die 12.00 Uhr Station des 2.5., an der die Chl.a Konzentrationen von der Oberfläche bis in 30m Tiefe erniedrigt sind (Abb.4.15), was sich auch in einer geringeren integrierten Biomasse niederschlägt (Abb.4.14).

Die Ergebnisse der Zeitserie der physikalischen, chemischen und biochemischen Parameter lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- Die Frühjahrsblüte im antizyklonalen Wirbel war in der Sedimentationsphase: die Nährsalzkonzentrationen waren gering und die Chl.a Biomasse nahm ab.
- Während des ersten Abschnittes fanden jeweils über die Mittagszeit Mischungsprozesse durch Konvektion an der Oberfläche statt. Dies läßt sich mit der stärksten Erwärmung zu dieser Tageszeit erklären. Deshalb wurden auf dem ersten Abschnitt keine typischen Erwärmungsmuster beobachtet. Während des zweiten Abschnittes dagegen förderte die Erwärmung des Oberflächenwassers eine Schichtung, und vertikale Konvektion tratt seltener auf.
- Die beobachtete Variabilität eines Wertes ist immer von der Auflösung der Probenahme abhängig. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wird die Variabilität auf einer Zeitskala von 3 Stunden-5 Tagen, und einer vertikalen Skala von 2m-60m aufgelöst. Die höhere zeitliche Auflösung für die Temperatur (Abb.4.10) am 2.5. und eine höhere vertikale Auflösung für die Attenuation (Abb.4.6) weisen darauf hin, daß es auch auf kleineren Skalen ausgeprägte Patchiness gab. Es muß jedoch

damit gerechnet werden, daß solche kleinskaligen Prozesse auch auf größeren Skalen Wirkung zeigen können.

- Die Variabilität im Stunden- bis Tagesbereich war für alle Parameter sowohl in der Vertikalen als auch über die Zeit während des zweiten Abschnittes wesentlich niedriger als während des ersten Abschnittes. Dies hatte mehrere Gründe. Erstens war die horizontale Patchiness im ganzen 20x40sm Gebiet (eddy-grid) während des ersten Abschnittes wesentlich größer. Zudem trieb der Driftkörper während des ersten Abschnittes zeitweise parallel zu einer Front. Dies verursachte schon bei sehr geringem advektiven Einfluß eine starke Variabilität aller Meßgrößen. Während des zweiten Abschnittes dagegen war die Patchiness viel geringer und der Drifter hielt sich am 2./3.5., dem näher untersuchten Tag, in einem sehr ruhigen, quasi stationären Wasserkörper auf. Die Änderungen der einzelnen Meßgrößen über die Zeit waren geringer, sodaß biologische Prozesse als alleinige Ursache für diese Änderungen in Betracht kommen.

- Am 26./27.4. ging in die gemessenen Variabilität deutlich eine räumliche Komponente mit ein. Der Treibkörper geriet vermutlich näher an den Kern des Wirbels.

- Am 2./3.5. dagegen fluktuierten alle gemessenen Parameter viel weniger. Daraus wird geschlossen, daß die zeitliche Komponente gegenüber den räumlichen einen stärkeren Einfluß auf die Probenserie ausübte.

4.3.3 Die Phytoplanktonzusammensetzung entlang der Trajektorien

Von den 30-50 vorkommenden Arten werden nur ausgewählte exemplarisch beschrieben. Übersichtsmäßig wird auf die Änderung der über die Tiefe integrierten Zellzahlen während der Zeitserie eingegangen. Für diese Übersicht werden Ergebnisse aller Zählungen herangezogen, d.h. es wird von der geringsten Genauigkeitsstufe - wie in Kapitel 3 definiert -

ausgegangen. Die Vertikalverteilungen verschiedener Arten und tagesperiodische Änderungen des Verteilungsmusters werden in Kapitel 5 an Hand der Zählungen der höchsten Genauigkeitsstufe vorgestellt.

Einige spezielle Beobachtungen zum Habitus von Thalassiosira levanderi und Chaetoceros spp. sollen zuerst beschrieben werden.

Thalassiosira levanderi, eine der dominierenden Arten, kam meist in Ketten von 4-5 Zellen vor. Viele der Ketten enthielten 1-2 "Doppelzellen". Alle Zellen machten einem vitalen Eindruck.

Die Zählungen der Chaetoceros spp. Gruppe waren durch den sehr schlechten Zustand vieler dieser Zellen erschwert. Dieser äußerte sich in mehreren Symptomen: Bei 20-50% der Zellen war das Plasma völlig schwarz, bei praktisch allen Zellen waren die Borsten gebrochen, bei vielen fehlten auch ganze Seitenwände der Zellen. Daß es sich dabei nicht um Fixierungsartefakte handelte, wurde bereits in Kapitel 2.3 erläutert. Im Mittel lagen während des ersten Abschnittes 20% bis 40% der Chaetoceros spp. in dem als "schwarz" beschriebenen (Kap.2.3) Zustand vor. Da die Konzentration der "schwarzen" Zellen im Mai-Abschnitt langsamer abnahm als die der "normalen" Zellen, waren die Konzentrationen dieser beiden Fraktionen am 4.5. gleich. Dieser Befund vermittelt den Eindruck, daß der weitaus größte Teil der Population im Absterben begriffen war und sich die Population am Ende ihrer Blütenphase befand. Dafür spricht auch das Vorkommen der Zellen in Paaren statt in Ketten (s.Kap.5.4). Die sehr geringe Anzahl von Chaetoceros spp. Sporen (<5% in der 0-60m Schicht) sowohl in den Wasserproben, als auch in den Sinkstofffallenproben (s.Kap.6) ist in diesem Zusammenhang bemerkenswert, da Sporenbildung häufig durch Nährsalzlimitierung in der Endphase einer Blüte ausgelöst wird (Pitcher 1986). Ausführlich diskutiert wird dieser Punkt in Kapitel 5.4.

Die Blüte wurde von Thalassiosira levanderi und Chaetoceros spp. mit Zellkonzentrationen in der Größenordnung von je 10^6 Zellen/l bzw. 10^{10} Zellen/m³ (0-60m) dominiert. Der Verlauf der Kurven beider Arten ähnelt sich sehr (Abb.4.16b; Abb.4.17b). Am 26.4. wurden erhöhte Konzentrationen um ca. 18.00 Uhr, sehr geringe dagegen um 3.00 Uhr des 27.4. und 6 Stunden später wieder hohe Konzentrationen vorgefunden. Trotz der geringeren zeitlichen Auflösung ist die Schwingung, die für die anderen Parameter für dieses Zeitintervall beschrieben wurde, zu erkennen. Ab dem 27.4. nahm die integrierte Biomasse kontinuierlich ab.

Während der ersten Periode kam T.levanderi mit den höchsten Zellkonzentrationen in den oberen 20m vor (Abb.4.18); aber hohe Konzentrationen ($>10^6$ Zellen/l) reichten meist bis in eine Tiefe von 40m. Die große Heterogenität der Zellkonzentrationen während der ersten drei Tage ging mit einer großen vertikalen Variabilität einher. Dies kann als Folge der sehr komplexen hydrographischen Situation in dieser Zeit mangelnder vertikaler Stabilität der Wassermassen angesehen werden. Ein Beispiel für solche vertikale Variabilität ist die Verteilung der Zellen am 26.4. um 9.00 Uhr, wo in 0m $3.15 \cdot 10^6$, in 2.5m $1.94 \cdot 10^6$ und in 5m $2.98 \cdot 10^6$ Zellen/m³ gezählt wurden.

Das Verteilungsmuster von T.levanderi während des zweiten Abschnittes (Abb.4.18b) war viel homogener (Isoplethenabstände von 20 statt $100 \cdot 10^4$ Zellen/l eingezeichnet). Durch die höhere Auflösung der Isolinien lassen sich jedoch auch in diesem zweiten Abschnitt Muster erkennen: Während der ersten zwei Tage (30.4., 1.5.) verlagerte sich das Konzentrationsmaximum in die Tiefe (40m). Ab dem Nachmittag des 2.5. wurden die höchsten Konzentrationen wieder in ca. 25m Tiefe gefunden. Die generelle Abnahme der Zellkonzentrationen fand in allen Tiefen statt (s.a.Kap.6.4).

Das Verteilungsmuster von Chaetoceros spp. während der 10 tägigen Zeitserie war dem von T.levanderi sehr ähnlich. Die Muster, die für T.levanderi beschrieben wurden, fanden sich auch bei Chaetoceros spp. wieder (keine Abbildung).

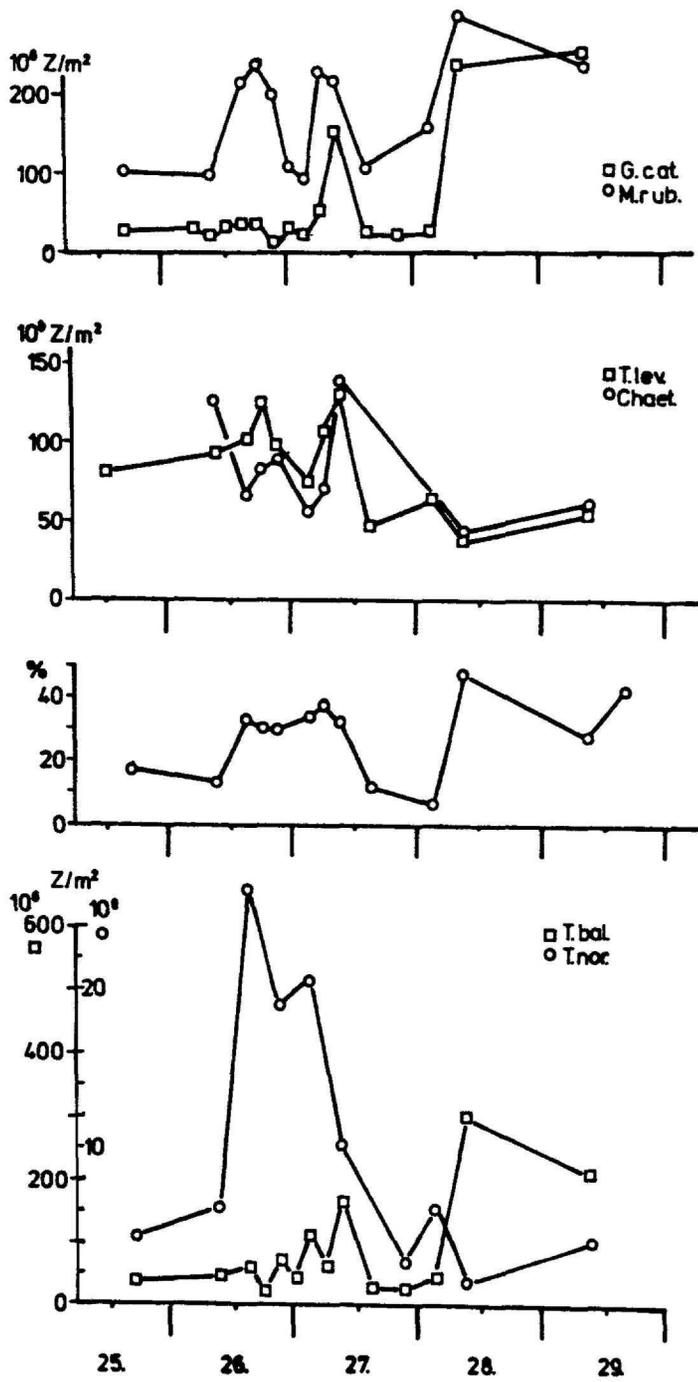


Abb.4.16

Über 60m Tiefe integrierte Konzentrationen der wichtigsten Phytoplanktonarten während des ersten Abschnittes. a) M. rubrum und G. catenata; b) T. levanderi und Chaetoceros spp.; c) "Doppelstadien" von T. levanderi in % von deren "Einfachzellen"; d) T. nordenskiöldii und T. baltica.

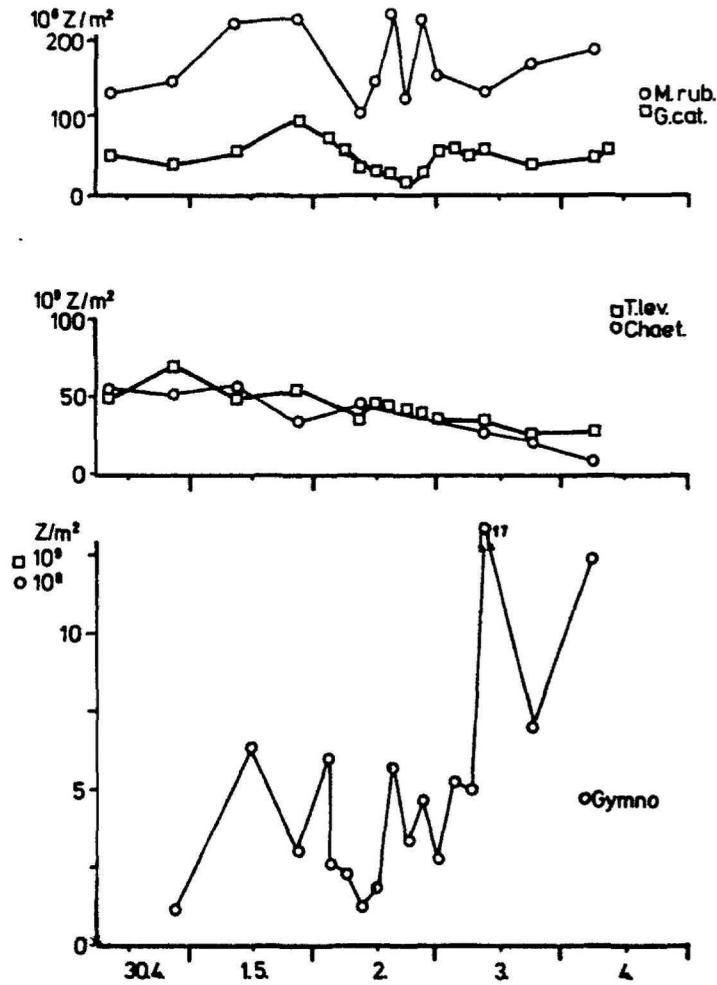


Abb. 4.17

Über 60m Tiefe integrierte Konzentrationen der wichtigsten Phytoplanktonarten während des zweiten Abschnittes. a) M. rubrum und G. catenata; b) T. levanderi und Chaetoceros spp.; für T. levanderi sind die Stationspunkte um 9.00 Uhr und die 21.00 Uhr schwarz c) Gymnodinium A.

Der Prozentsatz der "Doppelstadien" der T.levanderi Population fluktuierte während der ersten Periode im Mittel zwischen <20-50% in der gesamten Wassersäule (Abb.2.16c), und war im Mai auf <20% gesunken. Der Prozentsatz der "Doppelstadien" war nicht mit der absoluten Zellzahl der "Einfachzellen" korreliert. Am 26./27.4. läßt sich ein Zusammenhang mit dem Ausflug des Drifters in Richtung Wirbelmitte vermuten: Der Prozentsatz der "Doppelstadien" war ab 15.00 Uhr des 26.4. bis um 9.00 Uhr des folgenden Tages erhöht.

Die Konzentrationen mit denen T.nordenskiöldii während der Untersuchungszeit vorgefunden wurde, lagen um eine Zehnerpotenz niedriger als die von T.levanderi und Chaetoceros spp.. Eine Ausnahme bildete das Zeitintervall zwischen dem 26.4. und dem 27.4. Mittags (Abb.4.16d): Während dieser Zeit kamen alle drei Gruppen in fast gleich hohen Konzentrationen vor. Offensichtlich kam T.nordenskiöldii im Kern des Wirbels viel häufiger (Faktor 10) vor als am Rand.

In viel geringeren Konzentrationen (3 Zehnerpotenzen) als die dominierenden Diatomeen wurde während beider Abschnitte eine Gruppe größerer zentrischer Diatomeen (30-50µm), die überwiegend aus Thalassiosira baltica, aber auch aus T.bramabutrae und Coscinodiscus lacustris bestand, gefunden. Für diese Artengruppe konnte keine nennenswerte Konzentrationsänderung für das Zeitintervall zwischen dem 26.4. und 27.4. beobachtet werden (Abb.4.16d). Mit stark erhöhten (10fach) Konzentrationen kamen diese Arten während des 28. und 29.4. vor.

Die Zellzahl von Achnantes taeniata betrug während des ersten Abschnittes in der 60m Wassersäule $4-8 \cdot 10^9$ Zellen/m², und während des zweiten Abschnittes $10 \cdot 10^9$ Zellen/m². Die Variabilität dieser Art war immer gering im Vergleich zu der von T.levanderi. Wie in Kapitel 4.2 gezeigt, war auch die räumliche Verteilung von A.taeniata sehr viel weniger patchy als die von T.levanderi. Diese horizontal größere Homogenität bedingt, daß der "Ausflug" des Drifters in Richtung Wirbelkern

sich nicht in einer großen Änderung der A.taeniata-Konzentration niederschlug.

Der Bestand von Gonyaulax catenata (10^7 - 10^8 Zellen pro m^2 , Abb.4.16a, 4.17a) war in den oberen 30m der Wassersäule konzentriert. Am Verlauf der Kurve der über die Tiefe integrierten Werte ist beachtenswert, daß die Biomasse dieser Art sich während des 26.4. nicht ändert und sich also in diesem Zeitintervall ähnlich wie A.taeniata verhält. Anders als bei A.taeniata entspricht der Kurvenverlauf am 27.4. dem der meisten anderen Arten. Während des zweiten Abschnittes bleibt die Biomasse von G.catenata relativ konstant.

Der als Gymnodinium A bezeichnete Dinoflagellat wurde erst während des zweiten Teils der Untersuchungsperiode in großen Mengen angetroffen. Seine Variabilität innerhalb eines Tages war sehr hoch und lag in der selben Größenordnung wie die zwischen den Tagen (Abb.4.17d).

Mesodinium rubrum ist ein durch Endosymbionten autotropher Ciliat. Das Verbreitungsmuster von M.rubrum unterscheidet sich grundsätzlich von dem der Diatomeen, da die Gradienten in der Biomasseverteilung, sowohl zeitlich, als auch vertikal und horizontal wesentlich stärker ausgeprägt sind. Von den Dinoflagellaten unterscheidet M.rubrum sich dadurch, daß die Ciliaten in der gesamten trophogenen Schicht statt nur in den oberen 30m gefunden wurden. Die maximalen Zellkonzentrationen waren während beider Abschnitte nahe der Oberfläche angesiedelt (Abb.4.19) und sehr variabel ($3-12 \cdot 10^6$ Zellen/ m^3). Der größte Gradient in der Vertikalen lag meist in ca. 10m Tiefe und betrug bis zu $12 \cdot 10^6$ Zellen/ m^3 auf 10m. Die Variabilität der Zellzahlen während des zweiten Abschnittes war bei dieser Art nicht geringer als während des ersten, die Variabilität der Zellzahlen innerhalb eines Tages dominierte über die Variabilität zwischen verschiedenen Tagen. Die starke Variabilität innerhalb eines Tages ist als eine Folge tagesperiodischer Wanderungen anzusehen (s.Kap.5.3).

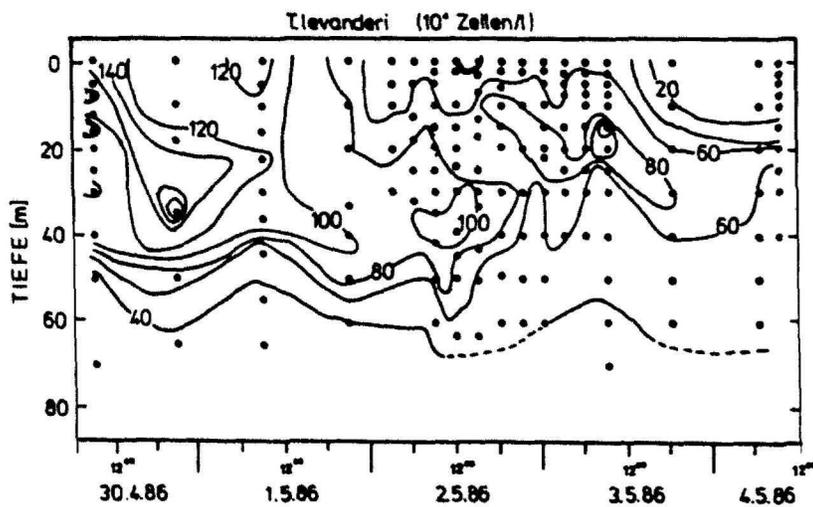
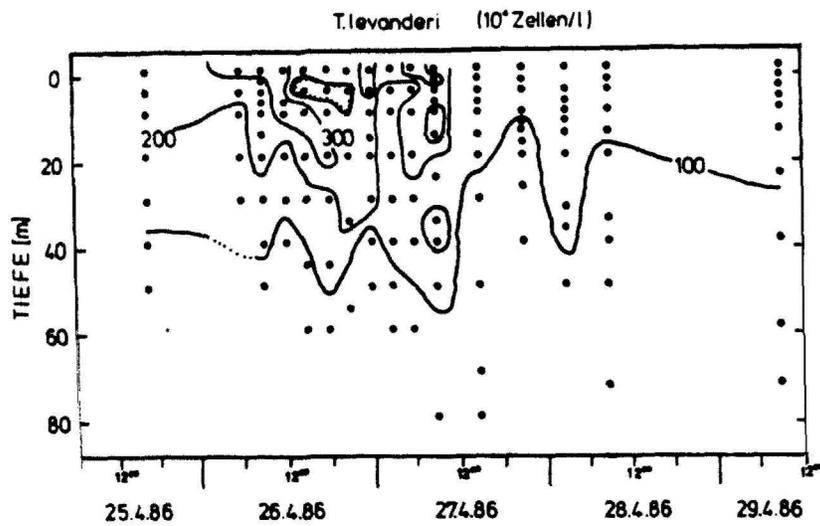


Abb. 4.18

Isolinien der T.levanderi Konzentration während des a) ersten und b) zweiten Abschnittes. Die Punkte markieren die gemessenen Werte. Senkrechte Striche an den Isolinien weisen in Richtung abnehmender Konzentration. Die Linien sind gestrichelt, wenn die Isoplethe unterhalb des tiefsten Meßpunktes einer Station gezogen wurde.

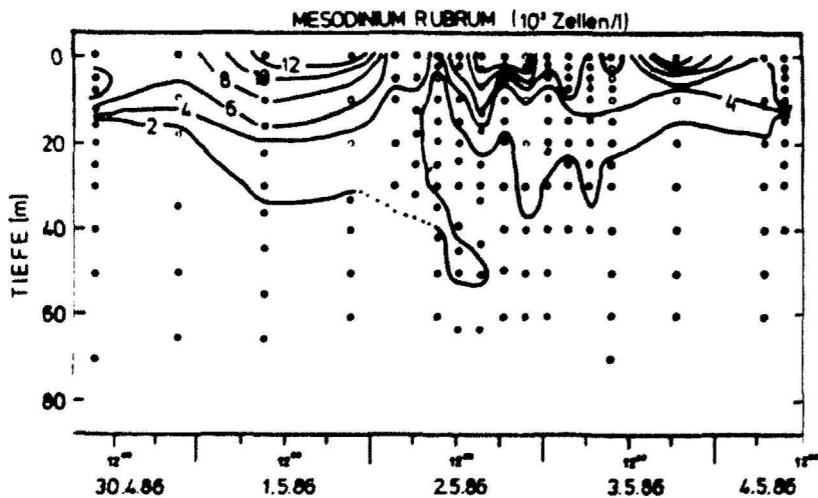
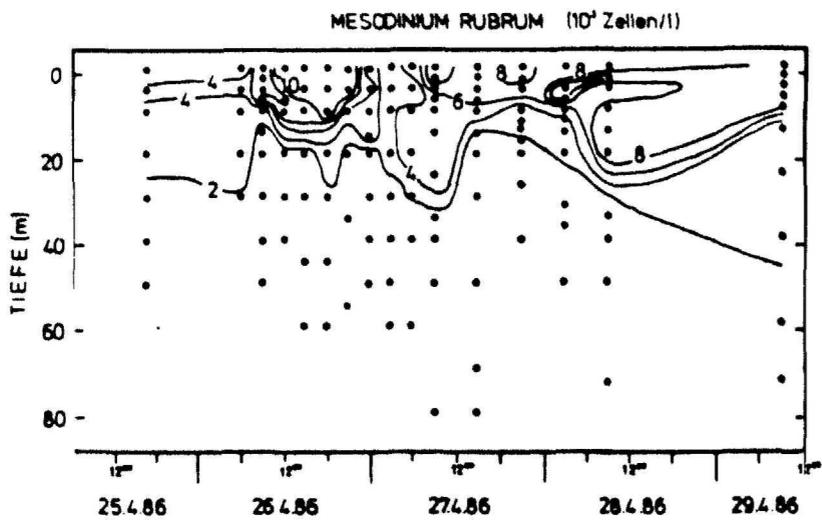


Abb. 4.19

Isolinien der M. rubrum Konzentration während des a) ersten und b) zweiten Abschnittes. Die Punkte markieren die gemessenen Werte. Senkrechte Striche an den Isolinien weisen in Richtung abnehmender Konzentration. Die Linien sind gestrichelt, wenn die Isoplethe unterhalb des tiefsten Meßpunktes einer Station gezogen wurde.

Die während der ersten 3 Tage für die Diatomeen typische Heterogenität innerhalb der oberen 5m Schicht fehlte bei M.rubrum. Offensichtlich waren die Zeitskalen der Mischungsvorgänge so, daß die Schwimmfähigkeit von M.rubrum ausreichte, um eine von der Hydrographie unabhängigere Vertikalverteilung aufzubauen.

Während des 25./26./27.4. verläuft die Kurve der integrierten Zellzahlen von M.rubrum ähnlich der von T.levanderi und Chaetoceros, danach unterschied sich der Verlauf der Kurven der Diatomeen von dem des Phytociliaten (Abb.4.16a). Die Konzentrationen von Mesodinium rubrum ab dem 28.4. waren höher als während der ersten Tage der Untersuchung. Auffällig ist besonders die hohe Variabilität während des 2.5. (Abb.4.17a), denn die Konzentration aller anderen Arten war während dieses Tages viel konstanter.

Zusammenfassend sind für die Artenverteilung folgende Punkte hervorzuheben:

- Für die meisten vorgestellten Arten gilt, daß die Variabilität der Zellkonzentrationen während des ersten Fahrtabschnittes größer war als während des zweiten. Die Variabilität der Konzentration einzelner Arten selbst, sowie die Variabilität der Phytoplanktonzusammensetzung als Ganzes verdeutlicht besser noch als die der Summenparameter, daß die während des ersten Fahrtabschnittes gemessenen Änderungen zu einem großen Anteil auf räumliche Patchiness und Advektion zurückgeführt werden können.

- Bei nur zwei der untersuchten Arten (T.levanderi und Chaetoceros spp.) verlaufen die Kurven der integrierten Biomassen über die ganze Untersuchungszeit parallel. Die Biomasseänderungen der anderen Arten gleichen sich jeweils nur phasenweise. Dies läßt vermuten, daß die horizontale Patchiness der verschiedenen Arten sehr unterschiedlich war.

- Die Variabilität der Biomasse, war - sowohl zeitlich, als auch horizontal und vertikal - für die Diatomeen geringer als für M.rubrum und "Gymnodinium A". Ein Teil dieser höheren Variabilität läßt sich sicher auf den durch die schärferen vertikalen Gradienten erzeugten größeren Fehler bei der Integration der Zellzahlen dieser Arten über die Tiefe zurückführen (s.Kap.2). Da die Zeitpunkte der sprunghaften Änderungen in der Konzentration dieser Arten jedoch mit denen der anderen Parameter übereinstimmen, kann dies nicht die Hauptursache sein. Die höhere Variabilität war demnach vor allem Ausdruck der großen räumlichen Gradienten und nicht Folge der Integrationsungenauigkeit.

- Bei den untersuchten Diatomeen war in Phasen hoher zeitlicher Variabilität der integrierten Zellzahlen auch eine hohe Variabilität der Zellkonzentrationen in der Vertikalen zu beobachten. Bei M.rubrum und G.catenata dagegen spiegelte sich der Grad an zeitlicher Variabilität der integrierten Zellzahlen nicht direkt in der Vertikalverteilung wider. Bei diesen Arten dominierte das durch tagesperiodische Migration (s.Kap.5.3) verursachte Signal die vertikale Variabilität der Zellkonzentrationen bei weitem.

- Während des 26./27.4. geriet der Drifter näher an das Zentrum des Wirbels. Die Konzentration von T.levanderi, Chaetoceros spp. und M.rubrum stieg in diesem Zeitraum erst an, sank dann wieder (parallel zu Änderungen der Temperatur, der Attenuation, des Chl.a etc.). Der Prozentsatz der "Doppelstadien" von T.levanderi lag zu dieser Zeit mit >30% deutlich höher als davor und danach (<20%). T.nordenskiöldii war in dieser Phase zehnmal häufiger als vor- oder nachher. Die Konzentrationen von T.baltica und A.taeniata und G.catenata zeigten keine ausgeprägten Änderungen.

- Während des 2./3.5. nahm die Konzentration von T.levanderi und Chaetoceros spp. gleichmäßig ab. Die integrierte Biomasse von G.catenata nahm erst stetig ab (bis 2.5., 18.00 Uhr), dann zu, während der Verlauf der Kurve der M.rubrum Biomasse sehr heterogen (spiky) war.

4.4 Variabilität von Frühjahrsblüten

Aus den einleitenden Bemerkungen über Frühjahrsblüten in der mittleren Ostsee (Kap.4.1) und aus den Erkenntnissen über die Patchiness (Kap.4.2) und über die zeitliche Entwicklung in einem Patch (Kap.4.3) der Frühjahrsblüte 1986 können einige allgemeine Schlußfolgerungen über die Dynamik solcher Blüten auf verschiedenen Skalen gezogen werden.

Legendre (1981) zeigte, daß die produktivsten pelagischen Systeme räumlich oder zeitlich dort anzutreffen sind, wo sich Stabilisierung und Destabilisierung der Wassersäule abwechseln. Nicht einer dieser beiden 'Zustände', sondern der Wechsel zwischen beiden führt zu einem potentiell produktiven System. Die Durchmischung ist notwendig, um neue Nährsalze in die euphotische Schicht zu transportieren, die Stabilisierung ist Voraussetzung für eine Anreicherung von Phytoplankton (Blüte). Auf der Zeitskala eines Jahres sind Frühjahrsblüten temperierter Gebiete ein Beispiel dafür: Die Entstehung solcher Blüten ist an den Übergang zwischen winterlicher Durchmischung und sommerlichen Stabilität gebunden.

Diese Übergangsphase ist durch die Ausbildung und Zerstörung schwacher Übergangsthermoklinen charakterisiert. Geringe horizontale topographische und meteorologische Unterschiede, welche die Bildung solcher Übergangsthermoklinen beeinflussen, führen in dieser Situation zu großen horizontalen Unterschieden in den Ausgangsbedingungen für die Entstehung von Blüten. Verschiedene Stadien des Überganges zwischen winterlicher Durchmischung und sommerlicher Stabilität sind dann räumlich nebeneinander anzutreffen. Innerhalb des PEX-Gebietes von 20x40sm gab es 1986 vier hydrographisch stabilere und weniger stabilisierte Kompartimente (in der Größenordnung von 10-20sm). Auf Grund dieser hydrographischen Kompartimentierung in der Horizontalen liefen individuelle 'Frühjahrsblüten' unterschiedlicher Ausprägung zeitlich und räumlich getrennt voneinander ab. Diese kleineren Blüten unterschieden

sich in Bezug auf die dominierenden Arten, die maximale Biomasse, die Sedimentationsraten, den genauen Zeitverlauf und die Tiefe, bis zu der Nährsalze verbraucht wurden. Beispielsweise wurden zwei dieser in unterschiedlichen Kompartimenten ablaufenden Blüten von T.levanderi und Chaetoceros dominiert, eine von Skeletonema costatum und eine weitere von A.taeniata und Chaetoceros. Das Maximum der Chl.a Konzentration (bei Beginn der Sedimentationsphase) lag bei einer Blüte bei $7\mu\text{g/l}$, bei einer anderen doppelt so hoch ($15\mu\text{g/l}$). Diese Unterschiede liegen in derselben Größenordnung wie die interannuelle Variation (vgl.Kap.4.1). Das bedeutet, daß die interannuelle räumlich-zeitliche Variabilität nicht per se größer ist, als die intra-annuelle räumlich-zeitliche Variabilität.

Eine Zerstörung der hydrographischen Strukturen (z.B. durch einen Sturm) würde die zeitliche und räumliche Trennung dieser Blüten vermindern und im Extremfall aufheben. Würde die durchmischte Schicht dabei sehr vertieft werden, könnte die gesamte Blütenentwicklung unterbrochen werden. Eine Mischung des Oberflächenwassers mit Wasser aus größeren Tiefen würde einerseits die Phytoplanktonkonzentration in der oberen Schicht stark verdünnen, andererseits Nährsalze in diese Schicht eintragen. So kann nach erneuter Stabilisierung eine Situation entstehen, die der zu Blütenbeginn ähnlich ist. In dem Fall kann eine neue Blüte mit denselben oder aber auch anderen dominierenden Arten nach der ersten entstehen. Durch solche Ereignisse können unterschiedliche Blütenentwicklungen (im oben beschriebenen Sinne) entlang der Zeitachse beobachtet werden. Ist die Zeitdauer der stabilen Phase lang genug, bilden sich jeweils wiederum räumlich getrennte Blüten aus. Die Grenzen zwischen zeitlichen und räumlichen Änderungen lösen sich dann auf: Eine Zuordnung bestimmter Strukturen zu entsprechenden Ausgangssituationen ist dann nicht mehr möglich. Eine Unterscheidung zwischen solchen verschiedenen zeitlich und räumlich getrennten Blütenverläufen ist vor allem durch eine Untersuchung der Artenzusammensetzung möglich. In der Chl.a Verteilung und der Nährsalzverteilung wird solch eine Kompartimentierung weniger deutlich.

Als Auslöser für die räumliche und zeitliche Trennung der verschiedenen Blüten ist hydrographische Patchiness anzusehen. Die Entstehung einer Blüte in solch einem Kompartiment gewinnt dann sofort an Eigendynamik: die hydrographische, chemische und biologische Entwicklung (zeitlich) verläuft in enger Wechselbeziehung, Ursache und Wirkung sind dann nicht mehr zu trennen. Die dann gebildeten Muster z.B. der horizontalen und vertikalen Phytoplanktonverteilung entsprechen nicht mehr, oder nur auf einer sehr allgemeinen Ebene, den hydrographischen Strukturen. Mit Ausbildung der stabilen Sommer-situation lösen sich sowohl die zeitlichen als auch die räumlichen Unterschiede wieder auf.

Ähnlich wie während PEX'86 mehrere solcher Blüten räumlich getrennt und zeitlich versetzt nebeneinander abliefen, entwickelten sich auch innerhalb eines solchen Kompartimentes die verschiedenen Arten zeitlich und/oder räumlich getrennt voneinander. Innerhalb der Blüte im antizyklonalen Wirbel gab es beispielsweise ein Gebiet (zentrumnah) wo T.nordenskiöldii in fast gleich hohen Konzentration vorkam wie T.levanderi, während das Zellzahlverhältnis der Arten sonst unter 0.1:1 lag. Während die T.levanderi Konzentration abnahm und sich bereits in der Sedimentationsphase befand, blieb die Biomasse einer anderen typischen Blütendiatomee, A.taeniata, konstant.

Das Vorkommen von T.levanderi war mit dem von Chaetoceros gekoppelt, sofern die täglichen gemessenen integrierten Biomassen über 10 Tage verglichen werden. Diese Kopplung galt nur auf dieser Zeit- und Raumskala (Tage, <1sm). Auf der saisonalen Skala ist das Vorkommen von Chaetoceros als Blüten-diatomee nicht notwendigerweise mit dem Vorkommen von T.levanderi gekoppelt. Im Gegenteil, diese Kombination von dominierenden Arten wurde in den früheren Untersuchungen nicht beobachtet (s.Kap.4.1). Auch im Frühjahr 1986 war das Vorkommen beider Arten in einem Bereich von 40sm nicht immer gekoppelt: Wie in Kap.4.2 referiert, kamen beide Arten im Gebiet des antizyklonischen Wirbels gemeinsam vor, westlich der quasi-permanenten Salinitätsfront jedoch, im 'Flachwassergebiet', wurden zwar Chaetoceros spp., aber keine T.levanderi

gefunden. Auch auf einer vertikalen Skala von 2-70m ähneln sich die Verteilung der beiden Arten nur bedingt: das Biomassemaximum der Chaetoceros spp. liegt häufig unter dem von T.levanderi, wie im Kapitel 5. dargestellt wird. Das Ausmaß an gemeinsamen Vorkommen zweier Arten kann Hinweise auf die Ähnlichkeit und die Unterschiedlichkeit der Ansprüche an die Umweltbedingungen und der Mechanismen, die zur Aussaat führen, geben.

Dieses Ineinandergreifen der räumlichen und zeitlichen Verbreitungsmuster hat Auswirkungen auf die mögliche Interpretation von Resultaten, die während Frühjahrsblüten mit nur einem Schiff genommen wurden. Solch eine Untersuchung **der einen** Frühjahrsblüte wird mit größter Wahrscheinlichkeit eine Mischung aus verschiedenen räumlich getrennten Blüten registrieren, dies aber nicht immer erkennen. Einige der Widersprüche, den Verlauf von Frühjahrsblüten betreffend, lösen sich auf, wenn die große räumliche und zeitliche Heterogenität aller Prozesse und Parameter berücksichtigt wird:

Beispielweise kann somit die These, daß die Nährsalze bis zur permanenten Halokline verbraucht werden (Schulz et al. 1984), genauso richtig sein, wie die, daß sie nur oberhalb der saisonalen Thermoklinen verbraucht werden (Bodungen et al. 1981). Die Verfügbarkeit von Nährsalzen in einem antizyklonischen Wirbel ist prinzipiell ganz anders, als die in einem zyklonischen. Auch ist fraglich, ob die oft postulierte Sukzession von mehreren nacheinander dominierenden Blütenarten nicht häufig ein Artefakt ist, das durch die Vermischung räumlicher mit zeitlichen Skalen entsteht. Die Ergebnisse der Zeitserie geben keinen Hinweis darauf, daß die dominanten Arten (T.levanderi und Chaetoceros) im antizyklonischen Wirbel von einer anderen Blütendiatomee - in Frage kämen A.taeniata oder Skeletonema costatum - abgelöst wurden. Die Zunahme von A.taeniata war sehr gering, neue Nährsalze kaum vorhanden, und S.costatum kam während der ganzen Untersuchungsperiode sehr selten vor.

Aus dieser Diskussion ergibt sich in Hinblick auf die folgenden Kapitel, daß die Ergebnisse der Zeitserie in erster Linie auf die Situation in dem Gebiet des antizyklonischen Wirbels nicht ohne weiteres auf größere oder andere Gebiete extrapoliert werden können. Artsspezifische Eigenschaften, bzw. Verhaltensmuster, wie sie in Kapitel 5 herausgearbeitet werden, sind sicherlich eher von allgemeinerer Gültigkeit.

5. Vertikalverteilung einzelner Phytoplanktonarten

Die Lebensstrategien und die daraus resultierenden Verhaltensmuster von Phyto- und Protozooplankton können nur indirekt erforscht werden. Eine direkte Beobachtung ist auf Grund ihres Lebensraumes (Wasser) und ihrer mikroskopischen Größe kaum möglich. Derzeit werden zwei verschiedene Forschungsansätze praktiziert, um Information über die Biologie dieser Einzeller zu gewinnen. In vitro Experimente einerseits liefern Erkenntnisse über physiologische und autökologische Fähigkeiten der Arten. Andererseits werden Rückschlüsse zur Biologie der Arten aus in situ beobachteten Verteilungsmustern gezogen. In dieser Arbeit wird der zweite Weg eingeschlagen. In diesem Kapitel werden einführend einige konzeptionelle Überlegungen zur Vertikalverteilung von Phyto- und Protozooplankton vorgestellt (Kap.5.1). Danach wird das vertikale Verteilungsmuster einiger Arten, wie es während der Zeitserie im PEX-Gebiet angetroffen wurde, beschrieben und Mechanismen, die diese Verteilung verursachen können, diskutiert (Kap.5.2). In Kapitel 5.3 wird dann auf kurzfristige, tagesperiodische Änderungen der Vertikalverteilung auf Zeitskalen <1Tag und >3h eingegangen. Einige Gedanken zu Anpassungen des Phytoplanktons an seine Umwelt (Kap.5.4) schließen dieses Kapitel ab.

5.1 Theoretische Überlegungen zur Vertikalverteilung des Phyto- und Protozooplanktons

Zur Vertikalverteilung einzelner Arten oder Gattungen unter verschiedenen hydrographischen Bedingungen liegen nur wenige Untersuchungen vor. Allgemeine Zusammenhänge zwischen der Vertikalverteilung von Phytoplankton in den oberen 200m der Weltozeane und der Tiefe von Sprungschichten und deren Ausprägung versuchte Semina (1979) abzuleiten. Auf den von ihr untersuchten Zeit- und Raumskalen stimmt die Lage der maximalen gesamten Phytoplanktonkonzentration häufig mit der Lage der Pyknokline überein. Eine ausgeprägte vertikale Zonierung mit unterschiedlichen Artengemeinschaften ober- bzw. unterhalb der Sprungschicht beschreibt z.B. Venrick (1988) für

den Pazifik. Die Frage, wie der sehr scharfe und stabile Gradient zwischen den beiden Gemeinschaften (in der durchmischten Oberflächen-Schicht bzw. im Tiefen Chl.a-Maximum) entsteht und in wiefern er zeitliche Konsistenz hat, bleibt offen. Eine ähnliche Zonierung im Zusammenhang mit einer Sprungschicht fand auch Odebrecht (1981) in zwei Lagunen von Bermuda.

Eine vertikale Zonierung von Phytoplankton in einer isopyknischen Schicht ist kaum beobachtet worden. Eine Ausnahme bildet die Untersuchung von Ryther und Hulburt (1960). Deren Arbeit belegt die unterschiedliche Vertikalverteilung von fünf verschiedenen Planktonarten bei Abwesenheit von Temperatur-, Salinitäts- und Nährsalzgradienten. Die bezüglich der physikalisch-chemischen Parameter "durchmischte" Schicht war also durch das Plankton gegliedert. Ignatiades (1979) verglich die Vertikalverteilung verschiedener Taxa des Phytoplanktons unter stratifizierten und ungeschichteten Bedingungen. Sie fand, daß erstens auch in einer stratifizierten Wassersäule alle Taxa (mit unterschiedlichen Konzentrationen) in jeder Tiefe zu finden waren. Zweitens waren in einer "durchmischten" Schicht keineswegs alle Taxa gleichförmig verteilt (Ignatides 1979). Dieses Ergebnis stimmt mit dem von Ryther und Hulburt (1960) überein.

Venrick (1984) nahm die beiden genannten Arbeiten zum Anlaß, Bedingungen zu formulieren, unter denen artspezifische vertikale Verteilungsmuster durch die Tiefenregulation des Phytoplanktons selbst und nicht durch physikalische Prozesse entstanden sein müssen: Sie postuliert, daß das Vorkommen von Phytoplankton-Strata in einer isopyknischen Schicht die Fähigkeit von Phytoplankton zu einer aktiven Tiefenregulation belegen würde. Dabei weist sie auf die Notwendigkeit hin, die Stabilität solcher vertikalen Muster in der Horizontalen und der Zeit zu prüfen. Vertikale Schichtung von Phytoplanktonpopulationen definiert sie als Schwankung der Häufigkeit mit der Tiefe, die nicht zufällig ist und ein Muster erzeugt, welches über geeignete ("appropriate") Zeit- und Raumskalen stabil ist. Im einzelnen fordert Venrick (1984) dafür eine

Unterscheidung zwischen "Patches" und "Strata". Theoretisch ist diese Unterscheidung eindeutig: Strata entstehen durch das Verhalten des Phytoplanktons. Die aktive Ansammlung oder das Wachstum einer Art in einer bestimmten, bevorzugten Tiefe führt für horizontal größere Gebiete (bei einem postuliertem Verhältnis von vertikaler : horizontaler Skala = 1:5) zu artspezifischen Vertikalverteilungen, also zur Bildung von Strata. Vertikale Patchiness dagegen definiert die Autorin als die Folge von hydrographischen Prozessen, bei denen z.B. Strata zerrissen werden. Würden Strata in einer isopyknischen Schicht gefunden, so wäre ihrer Meinung nach die Hypothese widerlegt, daß Phytoplankton sich nicht in Abwesenheit von Dichteschichtung stratifizieren kann (Venrick 1984). Meines Erachtens ist diese Unterscheidung zwischen Strata und Patches jedoch nicht notwendig: Werden Patches gefunden, so gibt es zwei Möglichkeiten. Entweder sind sie hydrographisch bedingt aus Strata entstanden, die sich in einer isopyknischen Schicht gebildet hatten, - dann wäre die Hypothese widerlegt. Oder aber die Patches entstanden aus Strata in einer geschichteten Wassersäule, - dann aber kann die entstehende neue Dichteverteilung auch nicht homogen sein.

Der Diskussion von Venrick (1984) liegt die Auseinandersetzung über die die Vertikalverteilung von Phytoplankton steuernden Prozesse zugrunde. Etwas vereinfacht lassen sich die Vorstellungen über die Entstehung ungleichmäßiger Vertikalverteilungen des Phyto- und Protozooplanktons unterteilen anhand der Bedeutung, welche den steuernden Prozessen beigegeben wird: Auf der einen Seite wird davon ausgegangen, daß Plankter als passive Partikel anzusehen sind, deren Verteilung überwiegend durch die Hydrographie bestimmt wird. Andererseits werden vor allem artspezifische Verhaltensweisen, mithin biologische Steuermechanismen, für die Verteilungsmuster verantwortlich gemacht. Besonders auf Skalen geringer als 1-50km und 1-10 Tage ist die relative Wichtigkeit physikalischer und biologischer Prozesse bei der Erzeugung, Erhaltung oder Zerstörung von biologischer Patchiness umstritten (Denman und Powell 1984).

Dem ersten Konzept nach wird der Standpunkt vertreten: "phytoplankton behaves like a passive contaminant of fluid motion, - not different from green dye" (Fasham und Pugh 1976). Die Verteilungsmuster des Phytoplanktons sind dieser Auffassung nach eine Funktion der Wasserdynamik und können allein durch diese erklärt werden (z.B. Therriault et al. 1978, Therriault und Platt 1978, Derenbach et al. 1979). Eine Zusammenfassung der verschiedenen Modelle und Hypothesen, die diesen Denkansatz verfolgen, geben Tett und Edwards (1984). Auf Skalen kleiner 100m soll die Diffusion die Verteilung der Partikel steuern (Platt und Denman 1975, Harris und Smith 1977). Auf Skalen unterhalb eines kritischen Wertes k , der in der Größenordnung von 1-50km liegt, soll Phytoplankton-patchiness ausschließlich durch direkte Wirkung physikalischer Prozesse erzeugt werden (Denman und Platt 1976, Platt 1978). Diesen Schluß zogen die Autoren aus der Ähnlichkeit von Energiespektren der Temperatur und der IVF (in vivo Fluoreszenz) im höherfrequenten Bereich. Spektren aus Freilanduntersuchungen ergeben widersprüchliche Ergebnisse (Platt 1972, 1978, Fasham 1978, Legendre und Demers 1984): Einige bestätigen die oben dargestellte Theorie; andere weisen darauf hin, daß auch auf geringen Raum- oder Zeitskalen die Verteilung der IVF zu einem großen Anteil durch Prozesse biologischen Ursprungs verursacht wurde. Ein Energiespektrum ist das Ergebnis einer Spektralanalyse und stellt die Verteilung der Varianz in Abhängigkeit von Raum oder Zeit dar. Dabei entspricht die Fläche unter dem Spektrum der gesamten Varianz der Probenserie (Platt 1978). Aus identischen Spektren z.B. der Temperatur und der IVF wird auf eine physikalisch gesteuerte Verteilung der Fluoreszenz geschlossen, obwohl eine Entsprechung der Skalen, auf denen die Variabilität auftritt, nicht notwendigerweise auf eine Ursache-Wirkung Beziehung zurückgehen muß. Ein weiterer Nachteil dieser Methode ist, daß Energiespektren nur mit kontinuierlichen Daten erzeugt werden können (Lewis und Platt 1982), und somit IVF das einzige biologische Signal ist, für das Spektren erstellt werden können. Die Fluoreszenzeigenschaften einer Zelle können aber im Minuten-Bereich variieren (Lewis et al. 1984a, b), und sie sind artspezifisch. Somit ist ein Fluoreszenzsignal gerade im

Bereich von Minuten und Stunden ein schlechter Maßstab für Phytoplanktonbiomasse (Cullen 1982). Die Energiespektren der IVF spiegeln weniger eine Änderung der Biomasse als eine physiologische Adaptation der Zellen an die Fluktuationen der Umwelt wider. Auf größeren Skalen (>50km, 10 Tage) bestimmen nach diesen Konzepten die Wachstumsraten der Populationen gemeinsam mit den advektiven Diffusionsraten die Verteilung des Planktons.

Beispiele, in denen von dem zweiten Denkansatz ausgegangen wird, gründen sich auf Experimente oder auf Untersuchungen von Verteilungsmustern auf Gattungs- und Artebene. Die Verbreitung einer Art kann beispielsweise von dem Zeitpunkt der Keimung ihrer Dauerstadien abhängen. Anderson und Keafer (1987) konnten eine innere "Uhr", welche die Keimung von *Gonyaulax*-Sporen steuert, nachweisen. Die Steuerung des Zeitpunktes der Keimung beeinflusst die Verteilung auf einer Zeitskala von Monaten. Die Massensedimentation einer ganzen Population in Form von Cysten, wie Reid (1987) sie bei Ciliaten beobachtete, ist ein weiteres Beispiel für eine aktive (vom Organismus ausgehende) Änderung der Verteilung. Ein Beispiel für Mechanismen zur Regelung der Vertikalverteilung in Zeiträumen von Tagen oder Stunden und im Meterbereich sind die vertikalen Wanderungen einiger mobiler Arten (Eppley et al. 1968, Kamykowski und Zentara 1976, Knoppers 1976, Blasco 1978, Edler und Olsson 1985, Dale 1987). Auch bei Diatomeen wird angenommen, daß sie die Fähigkeit, das Schweben- und Sinkverhalten selber aktiv zu regulieren, besitzen (Smayda und Boleyn 1965, 1966a, b, Eppley et al. 1967a, Smayda 1980). "Aktiv" heißt in diesem Zusammenhang, daß die Energie für die Bewegung vom Organismus gestellt wird, während für die "passive" Veränderung der Aufenthaltstiefe eines Partikels die Energie von außerhalb (interne Wellen, Gravitation) kommt. Auf noch geringeren Skalen (<Stunden) ändert sich aktiv z.B. der zelluläre Chl.a Gehalt oder die Konzentrationen von Enzymen.

Anhand eigener Daten soll nun überprüft und weiter ausgeführt werden, welche physikalischen und biologischen Mechanismen an

der Ausbildung der vertikalen artspezifischen Muster des Phyto- und Protozooplanktons dominant beteiligt waren.

5.2 Vertikalverteilung von Phyto- und Protozooplankton

Die vertikalen Verteilungsmuster der einzelnen Arten während der Untersuchungszeit ergeben ein sehr differenziertes Bild. Sowohl die Lage des Konzentrationsmaximums, als auch die Höhe der vertikalen Gradienten der Zellzahlen, sowie die zeitliche Stabilität der Muster sind artspezifisch.

Die vertikalen Verteilungsmuster von sechs ausgesuchten Arten am 26.4., 15.00 Uhr und am 2.5., 9.00 Uhr und ihre zeitlichen Stabilitäten sollen im folgenden näher vorgestellt werden. Unter ca. 30 ausgezählten Stationen wurden diese beiden ausgewählt, weil dort die vertikale Verteilung aller Arten "typisch" für den jeweiligen Abschnitt war. Das Wort "typisch" soll sich in diesem Zusammenhang nur auf einen Vergleich der gezählten Profile dieser Untersuchung beziehen. Die Vertikalverteilungen aller Arten entsprechen an diesen beiden Stationen dem generellen Muster, das die Profile der meisten anderen Stationen auch aufweisen. Auf Abweichungen wird jeweils hingewiesen.

Die typischen Vertikalverteilungen des ersten Fahrtabschnittes werden in Abbildung 5.1 gezeigt. Das Maximum von M.rubrum befand sich in 5m Tiefe, und ab 10m wurden kaum Zellen gefunden (Abb.5.1a). Die größte Zelldichte von G.catenata lag in diesem Beispiel in 10m, an der Oberfläche wurden weniger als halb soviel Zellen und unterhalb 20m überhaupt keine gefunden. Die Lage der Maxima ist für diese beiden Arten nicht "typisch" im oben definiertem Sinn, da sie tagesperiodische Wanderungen ausführen (Kap.5.3). Typisch dagegen ist der große vertikale Gradient beider Arten und für G.catenata die Abwesenheit von Zellen unter 30m Tiefe. Das Maximum der "Einfachzellen" von T.levanderi in 10m war weniger deutlich ausgeprägt - bis in 60m wurden relativ viele Zellen be-

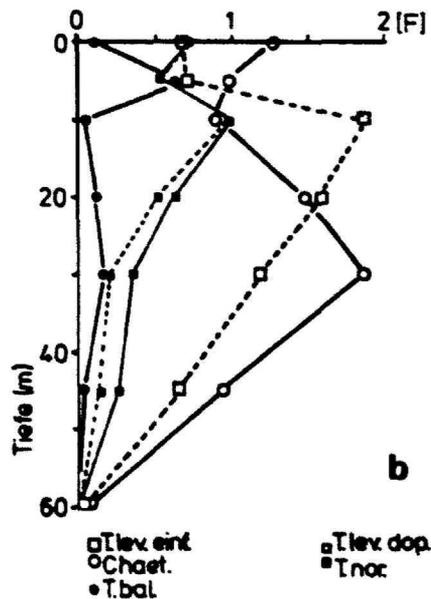
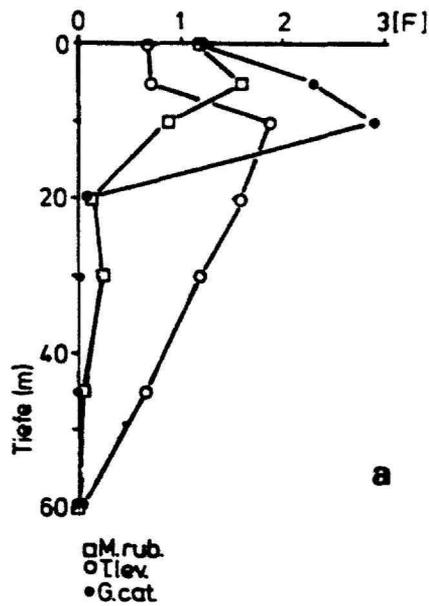


Abb. 5.1

Vertikalverteilung einiger Phytoplanktonarten am 26.4, 15.00 Uhr, aufgetragen gegen einen Faktor F. Um auf Zellzahl zu kommen, muß F mit den für die einzelnen Arten angegebenen Konzentrationen multipliziert werden. a) M. rubrum ($\cdot 10^4$); T. levanderi ("einfach") ($\cdot 10^6$); G. catenata ($\cdot 10^3$). b) T. levanderi ("einfach") ($\cdot 10^6$); T. levanderi ("doppel") ($\cdot 10^6$); Chaetoceros spp. ($\cdot 10^6$); T. baltica ($\cdot 10^4$); T. nordenskiöldii ($\cdot 0.5 \cdot 10^6$).

obachtet. Die Vertikalverteilung der "Doppelstadien" derselben Art war dem Verteilungsmuster der "Einfachzellen" (Abb.5.1b) sehr ähnlich. Die maximale Konzentration von Chaetoceros spp. lag etwas unterhalb der von T.levanderi, in 30m. Das Minimum der Zellkonzentrationen von Chaetoceros spp. befand sich in derselben Tiefe wie das Maximum von T.levanderi. Die Vertikalverteilung von T.nordenskiöldii entsprach der von T.levanderi, aber die von T.baltica sah völlig anders aus. Die Spitzenkonzentration von T.baltica wurde immer in 5m gefunden, die Konzentrationen in allen anderen beprobten Tiefen lag um den Faktor 3 niedriger.

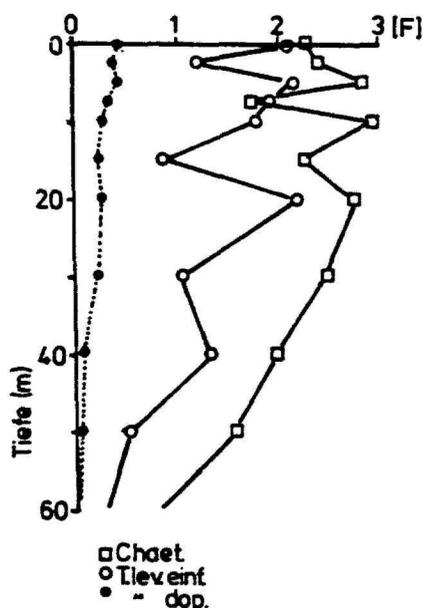


Abb.5.2

Vertikalverteilung einiger Phytoplanktonarten am 26.4, 9.00 Uhr, aufgetragen gegen einen Faktor F. Um auf Zellzahl zu kommen, muß F mit den für die einzelnen Arten angegebenen Konzentrationen multipliziert werden. T.levanderi "einfach" ($\cdot 10^6$); T.levanderi "doppel" ($\cdot 10^5$); Chaetoceros spp. ($\cdot 10^6$).

Diese vertikale Verteilung war typisch für die Zeit des ersten Fahrtabschnittes, aber die Stabilität der vertikalen Muster war artabhängig. Für M.rubrum und die Dinoflagellaten traten periodische Änderungen der Vertikalverteilungen im Laufe von 24h auf (Kap.5.3). Als Beispiel für ein abweichendes, also untypisches Profil der zwei dominanten Diatomeen wird die Verteilung am 26.4. um 9.00 Uhr in Abbildung 5.2 gezeigt. Dieser zweite Typ von Profilen ist durch seinen sehr unruhigen Verlauf gekennzeichnet. Konzentrationsänderungen sind bei der gewählten Auflösung nicht kontinuierlich, es kann keine Tiefe maximaler Zellzahlen festgelegt werden. Es liegt nahe, dieses Profil als durch konvektive Prozesse erzeugt, anzusehen (s.Kap.4.3).

Auch am 2.5.; 9.00 Uhr war G.catenata unterhalb 20m nicht mehr präsent. Die Verteilung von Gymnodinium A ähnelte der von G.catenata. An der Verteilung von Mesodinium rubrum fällt der hohe Anteil an Organismen unterhalb einer Tiefe von 30m auf, an anderen Stationen wurden unterhalb von 20/30m nur selten hohe Organismenkonzentrationen gefunden. Diese Art ist jedoch offensichtlich nicht so strikt an die oberen Meter gebunden wie G.catenata und Gymnodinium A, denn es wurden immer Zellen auch in 40-60m Tiefe gefunden. Die Verteilung besonders der Diatomeen in der Wassersäule hatte sich geändert (Abb.5.3a). Das Maximum von T.levanderi lag während dieses zweiten Abschnittes tiefer als während der ersten Periode, meist in 35m Tiefe. Das Zellmaximum von Chaetoceros lag wiederum knapp darunter in ca. 40m (Abb.5.3b). Die "Doppelstadien" von T.levanderi waren in den oberen 25m homogen verteilt, aber auf diese Schicht beschränkt. Die maximalen Zellzahlen von T.baltica (Abb.5.3c) befanden sich - wie am 26.4. - in 5m Tiefe. Im Gegensatz zum 26.4. waren diese Zellen aber bis in 40m vorhanden. Achnantes taeniata nahm meist von der Oberfläche bis in 50/60m Tiefe sehr gleichmäßig ab. In dem Beispiel des 2.5.; 9.00 Uhr (Abb.5.3) sind ihre Konzentrationen in 15m etwas zu hoch, um das Profil ganz typisch für die Mai-Periode zu machen (Abb.5.3c).

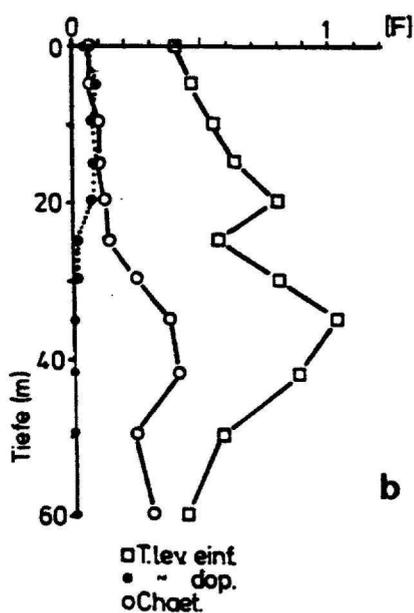
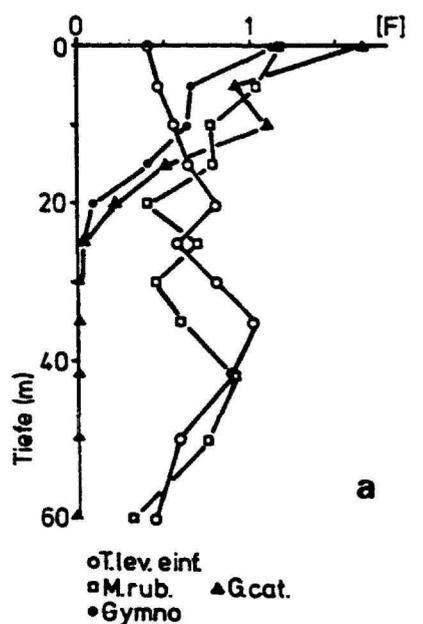


Abb. 5.3

Vertikalverteilung einiger Phytoplanktonarten am 2.5., 9.00 Uhr, aufgetragen gegen einen Faktor F. Um auf Zellzahl zu kommen, muß F mit den für die einzelnen Arten angegebenen Konzentrationen multipliziert werden. a) M.rubrum ($*2*10^3$); T.levanderi ("einfach") ($*10^6$); G.catenata ($*2*10^3$); Gymnodinium A ($*10^4$). b) T.levanderi "einfach" ($*10^6$); T.levanderi "doppel" ($*10^6$); Chaetoceros spp. ($*10^6$). c) T.baltica ($*10^3$); A.taeniata ($*10^5$), s. nächste Seite.

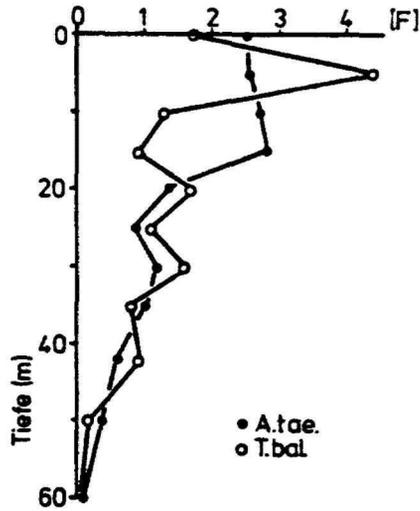


Abb.5.3c Legende s.vorherige Seite

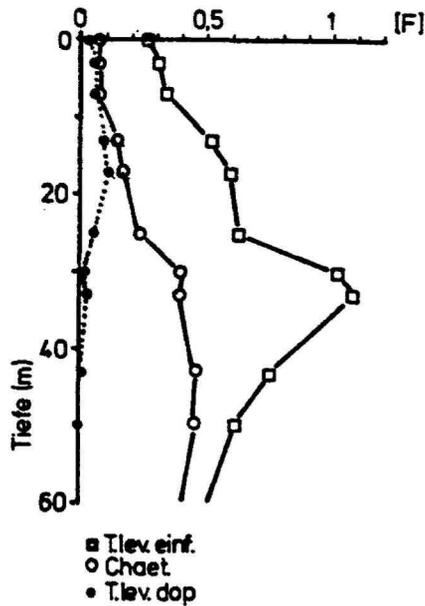


Abb. 5.4

Vertikalverteilung einiger Phytoplanktonarten am 2.5, 15.00 Uhr, aufgetragen gegen einen Faktor F. Um auf Zellzahl zu kommen, muß F mit den für die einzelnen Arten angegebenen Konzentrationen multipliziert werden. T.levanderi "einfach" ($\cdot 10^6$); T.levanderi "doppel" ($\cdot 10^6$); Chaetoceros spp. ($\cdot 10^6$).

Als Beispiel für den Grad an zeitlicher Veränderlichkeit, bzw. der Konsistenz der charakteristischen Muster der Vertikalstruktur der Diatomeen, wird in Abbildung 5.4 die Verteilung von T.levanderi und Chaetoceros an der 6 Stunden späteren Station dargestellt: Das Maximum von T.levanderi in 35m war ausgeprägter als 6 Stunden vorher und lag oberhalb von dem von Chaetoceros. Die "Doppelstadien" von T.levanderi waren immer noch auf die oberen 25m beschränkt.

Zusammenfassend können folgende Schlüsse gezogen werden: M.rubrum war meist in der gesamten trophogenen Schicht verteilt, die maximalen Konzentrationen befanden sich jedoch immer in den oberen 20/30m. Bemerkenswert an den Vertikalprofilen der Dinoflagellaten sind die großen vertikalen Gradienten und die völlige Abwesenheit von Organismen unterhalb 30m. Die Verteilungen der Diatomeen A.taeniata und T.baltica blieben über den ganzen Untersuchungszeitraum stabil und unterschieden sich von denen der anderen Diatomeen. Die Konzentration von A.taeniata nahm relativ kontinuierlich mit der Tiefe ab (0m bis 60m); die von T.baltica wies ein ausgeprägtes Maximum zwischen 5 und 10m auf. Die Tiefe der höchsten Konzentrationen von Chaetoceros lag jeweils einige Meter bis zu 20m unter dem Maximum von T.levanderi. Deren maximale Konzentration lag im April in 5 oder 10m, im Mai unterhalb 30m. Beide Arten waren aber immer in der gesamten 60m Wassersäule mit hohen Konzentrationen anwesend. Die "Doppelstadien" von T.levanderi waren jedoch nur in den oberen 20m zu finden.

Die vorgestellte Zonierung der Phytoplanktonarten in den oberen 60m während des Frühjahres 1986 wurde bei Abwesenheit einer absoluten (d.h. durch Salinität und Temperatur bedingten) Schichtung (Dybern und Hansen 1989) beobachtet. Die saisonale Thermokline begann sich erst gegen Ende der Untersuchung auszubilden (in den oberen 5-10m). Bis zu diesem Zeitpunkt konnten lokale thermische Inversionen konvektive Instabilitäten erzeugen. Solche Konvektionszellen entstanden in beliebigen Wassertiefen zwischen der Oberfläche und der Konvektionstiefe, wie auch an der ausgeprägten kleinskaligen

vertikalen Heterogenität der Temperatur oder Attenuation zu ersehen ist. Die Konvektionstiefe war in den verschiedenen Teilen des PEX-Gebietes sehr unterschiedlich und lag im Bereich des antizyklonischen Wirbels im April bei 40/50m, im Mai bei ca.20m (Dybern und Hansen 1989). Insgesamt war keine ständige großflächige Durchmischung zu beobachten. Die vorgefundene Situation ist also ein Beispiel für eine neutrale bis sehr schwach geschichtete, aber in Hinblick auf die abiotischen Faktoren (Lichtklima, Temperatur, Nährsalzkonzentration) keineswegs homogene Wasserschicht.

Die Mechanismen, die unter diesen Bedingungen zu den gefundenen artspezifischen Verteilungsmustern des Phytoplanktons führen können, werden im folgenden herausgearbeitet und daraufhin untersucht, welchen Einfluß sie bei der Bildung der vorgestellten Vertikalverteilungen hatten. Die meisten Theorien zur Entstehung ausgeprägter Gradienten in der Vertikalverteilung von Phytoplankton wurden im Zusammenhang mit Tiefen-Chl.a Maxima entwickelt (Review: Tett 1981, Cullen 1982). Eine Diskussion der physikalischen Prozesse, welche biologische Patchiness beeinflussen, findet sich bei Denman und Powell (1984) und Mackas, Denman und Abbott (1985).

In Sprungschichten kann es zur Akkumulation von Zellen kommen. Die Verringerung der Verdünnungsrate der Zellen aufgrund kürzerer charakteristischer Mischungszeiten in einer Pyknokline im Vergleich zur durchmischten Schicht darüber verursacht (Pingree et al. 1975) solche Phytoplanktonmaxima. Phytoplanktonmaxima an Nitraklinen können dagegen die Folge aktiver Dichteregulierung der Zellen selbst sein. Die aktive Änderung der Sinkgeschwindigkeit ist in dem Fall eine Reaktion auf eine Änderung der Nährsalzkonzentration in der Sprungschicht (Steele und Yentsch 1960, Bienfang et al. 1983). Eine andere Erklärungsmöglichkeit für Phytoplanktonmaxima an Nitraklinen bieten Venrick et al. (1973), Tett (1981) sowie Kiefer und Kremer (1981). Deren Meinung nach ist die Anreicherung eine Folge von Wachstum in der Licht-Nährsalz-Schere, da nur in der Tiefe dieser Sprungschicht eine Akkumulation von Zellen aufgrund neuer Produktion möglich ist.

Da in der vorliegenden Untersuchung die Konzentrationsmaxima der einzelnen Arten weder an einer Dichte- noch an einer Nährsalzsprungschicht lagen, werden diese drei Erklärungsmöglichkeiten nicht weiter verfolgt.

Eine vertikale Zonierung verschiedener Planktongemeinschaften kann auch durch Über- bzw. Unterschichtung verschiedener Wassermassen verursacht werden, wie es z.B. von Bodungen et al. (1988) beobachtet wurde. Die unterschiedlichen Wassermassen würden sich aber in anderen Merkmalen außer in der Artenzusammensetzung unterscheiden, z.B. im Salzgehalt und/oder der Temperatur. Dadurch wäre eine Zonierung des Phytoplanktons auf diesen Entstehungsprozeß zurückführbar. Auch Langmuirzellen können die Vertikalverteilung von Partikeln bei Abwesenheit einer Dichteschichtung beeinflussen. In Langmuirzellen werden die Partikel ihrer Sinkgeschwindigkeit entsprechend sortiert (Parsons et al. 1979). Die entstehenden vertikalen Muster wären durch die dazugehörigen charakteristischen horizontalen Verteilungsmuster erkennbar. Vertikale Phytoplanktonverteilungen, die durch Überschichtungen verschiedener Wassermassen oder durch die Wirkung von Langmuirzellen entstanden sind, lassen sich demnach durch einen Vergleich der Vertikalprofile mehrerer Parameter bzw. durch die charakteristischen horizontalen Muster eindeutig erkennen. Für beide Prozesse gab es im Fall der vorliegenden Untersuchung keine Hinweise.

Smayda (1970) postuliert, daß eine Planktongemeinschaft durch Dichte-Inversionsströme in größere Tiefen verlagert werden kann. Eine neue Gemeinschaft könnte dann in der oberen Schicht entstehen. In dem Fall würden zwei vertikal getrennte Planktongemeinschaften beobachtet werden, die Vertikalverteilung dürfte aber nicht artspezifisch sein. Die sehr unterschiedlichen vertikalen Muster der verschiedenen Arten der vorliegenden Untersuchung sind nicht durch eine solche vertikale Zweiteilung erklärbar.

Eine Änderung von Vertikalverteilungsmustern über die Zeit kann auch von internen Wellen hervorgerufen werden. Die Form des Profiles wird dabei nicht grundsätzlich verändert, sondern

entlang der vertikalen Achse verschoben. Die internen Wellen, die während des Aprils in der Verteilung einiger Parameter beobachtet wurden (Periode: 14.5h), können die gefundenen Phytoplanktonverteilung daher nicht erzeugt haben. Die zeitliche Verschiebung der Tiefe z.B. der maximalen Konzentration konnte für T.levanderi ansatzweise beobachtet werden (s.Kap.4.3). Die vertikale Verschiebung der markanten Punkte, z.B. des Maximums, fielen jedoch bei einer dreistündigen Probennahme und der Wellenamplitude von ca.10m in den Bereich der Ungenauigkeit. Mit verzerrten Ergebnissen durch die Probennahme muß bei Anwesenheit von internen Wellen gerechnet werden, wenn die Periode der Welle und die Zeitdauer der Probennahme dieselbe Größenordnung haben. Bei der langen Periode der im PEX-Gebiet gemessenen internen Wellen kann eine solche Verzerrung der Ergebnisse ausgeschlossen werden.

Sinkende Zellen können (übergangsweise) in einer Tiefe angereichert werden, wenn ihre Sinkgeschwindigkeit durch eine Änderung in der Intensität der Turbulenz (also passiv) verändert wird (Derenbach et al. 1979). Solche Änderungen der Turbulenzverhältnisse wurden z.B. von Veth (1983) gemessen. In die Sinkgeschwindigkeit geht die Dichte der Partikel und deren Formwiderstand ein. Vertikale Gradienten in der Intensität der Turbulenz müßten daher zu Verteilungsmustern führen, die form- und dichte-spezifisch sind. Selbst unter der Annahme einer konstanten Dichte und Form der Partikel könnten die so entstehenden Verteilungsmuster nicht berechnet werden. Die Komplexität und Vielfalt der Formen des Phytoplanktons (Sournia 1981) und die Schwierigkeiten, kleinskalige Turbulenzen zu messen (Denman und Gargett 1983), machen solche Berechnungen zu kompliziert oder gar unmöglich. Deswegen ist es bereits theoretisch schwer nachzuweisen, ob Muster durch die unterschiedliche Form der Partikel in Kombination mit den Turbulenzverhältnissen, also passiv, verursacht sein könnten und wie lange solche Muster Bestand hätten. Es ist möglich (hypothetisch), daß während der PEX-Untersuchung z.B. geringe Stromscherungen oder Konvektionszellen zu Gradienten in der Intensität der Turbulenz geführt haben, welche wiederum Ein-

fluß auf die Vertikalverteilung des Planktons gehabt haben könnten.

Diese form- und dichtespezifischen Muster können als ein Mechanismus der Tiefenregulierung seitens des Phytoplanktons auf Zeitskalen der Evolution angesehen werden. Die Form, Größe und mittlere Dichte einer Zelle, kurz ihr Habitus, ist artspezifisch. Diese über Jahrtausende evoluierten Eigenschaften setzten die Rahmenbedingungen für das Schweben- und Sinkverhalten der Zellen. Diesem Mechanismus zur Tiefenregulation von Plankton hält Jonsson (1989) für bedeutend. In seinem Modell zur Vertikalverteilung von verschiedenen Tintinnenarten wird nicht davon ausgegangen, daß diese Ciliaten ihre vertikale Verteilung aktiv beeinflussen können. Aber es wird eine durch die Evolution unterschiedlicher Morphologie verursachte artspezifische Vertikalverteilung postuliert. Die Wechselwirkung zwischen den ungerichteten Schwimmbewegungen, der Orientierung der Schale im dreidimensionalen Raum (passive Geotaxie) und der Turbulenz sollen die Verteilung in der Vertikalen steuern.

Außer den aufgeführten physikalischen können verschiedene biologische Prozesse auf die Verteilung von Phytoplankton einwirken.

Einen indirekten Einfluß auf die Bildung oder den Erhalt von Phytoplanktonmustern könnte das Zooplankton in bestimmten Tiefen durch selektiven Fraß ausüben. Welche Rolle dieser Mechanismus für die Bildung von artspezifischen Verteilungsmustern spielen kann, ist unbekannt (Cullen 1982). In der vorliegenden Untersuchung kann dieser Einfluß auf Grund der geringen Individuenzahlen des Zooplanktons nicht relevant gewesen sein.

Auch veränderliche Wachstums- und Sedimentationsraten und Verhaltensweisen wie Mobilität oder Regulation der Sinkgeschwindigkeit durch physiologische Prozesse können zu artspezifischen vertikalen Verteilungsmustern führen.

Immer, auch in einer bezüglich allen Substanzen homogenen Wassersäule, gliedert das Licht diese in der Vertikalen. Dadurch ist auch die Wachstumsrate jeder Art von der Aufenthaltstiefe der Zellen abhängig. Es ist daher denkbar, daß artspezifische Verteilungsmuster, wie die vorgefundenen allein durch unterschiedliche Wachstumsraten hervorgerufen werden. Ein Vergleich der Vertikalverteilung der "Einfachzellen" von T.levanderi mit der Verteilung der "Doppelzellen", die Teilungsstadien sind, zeigt, daß im Fall der vorliegenden Untersuchung dieser Mechanismus nicht ausschlaggebend für die gefundene Verteilung gewesen sein kann: Während die "Doppelzellen" immer in den oberen 20m am häufigsten und darunter selten waren, lag das Maximum der "Einfachzellen" im Mai wesentlich tiefer, also unterhalb der Tiefe der höchsten Teilungsrate. Zumindest bei dieser Art ist also die tiefenabhängige Wachstumsrate nicht die alleinige Ursache für das vorgefundene Verteilungsmuster der Population.

Im Gegensatz zu zentrischen Diatomeen gelten Ciliaten und Dinoflagellaten als mobil. Verschiedene Autoren schreiben jedoch auch den Diatomeen die Fähigkeit zu, ihren Auftrieb über die Regulierung ihrer Dichte kontrollieren zu können. Zusammenfassungen geben Smayda (1970), Walsby and Reynolds (1980), Sournia (1981). Zu den vorgeschlagenen Mechanismen gehören die Änderung der Dichte über selektiven Ionenaustausch oder Lipideinlagerungen (Anderson und Sweeney 1977), die Änderung der Schalenstruktur (Paasche 1980, Conley et al. 1989) und die Steuerung der Sinkgeschwindigkeit über Ketten- oder Aggregatbildung (Smayda und Boleyn 1966a, Smetacek 1985) oder mit Hilfe der Borsten oder Schleimbildung (Smayda 1970). Die Abhängigkeit der Sinkgeschwindigkeit vom physiologischen Zustand der Zellen ist nachgewiesen (Smayda 1970, Bienfang 1981a, b), und die Rolle dieser Regulation für die Bildung von Tiefenmaxima bekannt (Steele und Yentsch 1960, Smayda 1971, Titman und Kilham 1976, Bienfang 1980, Bienfang et al. 1983). Selbst negative Sinkgeschwindigkeiten (Aufwärtsbewegung) wurden bei Diatomeen beobachtet (Smayda und Boleyn 1966a, Eppley et al. 1967a, Lännergren 1979 und weitere Hinweise in Smetacek 1985). Daher können Diatomeen im begrenzten Umfang

als mobile Organismen gelten. Es ist jedoch anzunehmen, daß die Zeitskala ihrer Regulation eine andere ist, als bei den eigentlich mobilen Arten.

Einige Prozesse wirken dem Aufbau von Gradienten - sowohl von gelösten Stoffen als auch von partikulärer Substanz - entgegen und beeinflussen so auch die Vertikalverteilung des Phytoplanktons. Dazu gehören die Doppeldiffusion, die meist auf Skalen $<1\text{m}$ wirkt (Denman und Gargett 1983), und die turbulente Diffusion (eddy diffusion). Letztere kann in Abhängigkeit von der Stärke der Dichteschichtung und der Windgeschwindigkeit über mehrere Größenordnungen in Raum und Zeit wirksam werden (Denman und Gargett 1983) und im Extremfall zur kompletten Durchmischung der Wassersäule führen. Diese Prozesse betreffen partikuläre und gelöste Substanzen und physikalische Parameter gleichermaßen.

Die wichtigsten Ergebnisse der vorangegangenen Diskussion können folgendermaßen zusammengefaßt werden: Mobile Organismen wie Ciliaten und Dinoflagellaten können ihre Aufenthaltstiefe aktiv regulieren (im Bereich von Metern). Für Diatomeen ist ein Nachweis hierfür nicht direkt zu erbringen. Es scheint, daß deren Sink- und Schwebeverhalten durch den Habitus und die Dichte in Kombination mit dem Turbulenzklima erklärbar ist. Eine aktive Tiefenregulierung durch Änderung der Dichte modifiziert das Sink- und Schwebeverhalten den aktuellen Ansprüchen der Zelle entsprechend. Auf die Veränderlichkeit der Sedimentationsrate wird genauer im sechsten Kapitel eingegangen. Die gefundenen Verteilungsmuster des Phytoplanktons können also nicht durch die Hydrographie allein erklärt werden.

Weitgehend unberücksichtigt blieb bei der vorangegangenen Diskussion die Frage nach den Zeitskalen, auf welchen die verschiedenen Prozesse ablaufen. Das Zeitintervall, welches bis zur Bildung eines Zellmaximas in einer Tiefe vergeht, wird anders sein, je nachdem ob Wachstum oder Mobilität das Muster verursachen. Im folgendem Abschnitt soll auf tagesperiodische Änderungen der Vertikalverteilungen einiger Arten eingegangen

werden. Die Zellteilung ist sowohl bei Diatomeen als auch bei Dinoflagellaten oft auf wenige Stunden am Tag beschränkt (Eppley et al. 1967b, Elbrächter 1971, Weiler und Chisholm 1976). Eine Verdopplung der Zellzahlen ist dann innerhalb weniger Stunden möglich. Auch von der Tageszeit abhängige Sinkgeschwindigkeiten können zu zirkadischen Änderungen in der Vertikalverteilung der Zellen führen. Weiterhin können tägliche Vertikalwanderungen, z.B. von Ciliaten (Dale 1987) und Dinoflagellaten (Eppley et al. 1968, Knoppers 1976, Kamykowski und Zentara 1976, Blasco 1978, Holligan 1985, Edler und Olsson 1985, Rasmussen und Richardson 1989) und Cryptophyceen (Sommer et al. 1985) Änderungen der Vertikalverteilung im Stundenbereich verursachen.

5.3 Tagesperiodizität

In diesem Kapitel werden schwerpunktmäßig die zirkadischen Wanderungen der Dinoflagellaten Gonyaulax catenata und Gymnodinium A und des Phytociliaten Mesodinium rubrum diskutiert. Die Änderungen in der Vertikalverteilung werden jeweils am Beispiel der im 3 h Abstand genommenen Profile des 2./3.5. ausführlich dargestellt und dann mit denen des 26./27.4. verglichen. Bei der Interpretation dieser Ergebnisse wird von der höchsten Genauigkeitsstufe der Zähl-ergebnisse ausgegangen (s.Kap.3.1). Um die mögliche horizontale Patchiness des Wanderungsverhaltens zu überprüfen, wird das Wanderungsverhalten der entsprechenden Arten mit dem an einer 3sm entfernten Station verglichen.

Tagesperiodische Wanderungen von Dinoflagellaten wurden vielfach in vitro beobachtet, wobei vor allem der Einfluß der Lichtintensität, der Nährsalzkonzentrationen und der Temperatur auf die Wanderung und das Verhalten der Organismen an Dichtegradienten untersucht wurde. Diese Versuche ergaben, daß als Steuermechanismen für zirkadiane Vertikalwanderungen für einige Arten Phototaxis (Eppley et al. 1968, Heany und Eppley 1981, Stoecker et al. 1984) und für andere Geotaxis (Fenchel und Finlay 1984; 1986) gefunden wurde. Sowohl die

Wanderungsgeschwindigkeit als auch die zurückgelegte Distanz wird durch die Temperatur beeinflusst (Heaney und Eppley 1981, Kamykowski und McCollum 1986). Bei autotrophen Dinoflagellaten ist die Wanderung abhängig von dem Lichtklima, der Nährsalzverteilung und der Stärke und Lage der eventuellen Sprungschicht (oben genannte Autoren, Rasmussen und Richardson 1989). Bei Dinoflagellaten mit einer positiven Phototaxis werden zwei Typen unterschieden (Blasco 1978). Beide sammeln sich während des Tages in diskreten Schichten, der eine Typus bleibt auch über Mittag an der Oberfläche, der andere zieht sich in die 20%-50%-Lichttiefe zurück. Nachts dagegen sind die Organismen beider Typen viel stärker über die Wassersäule verstreut. Hinweise auf die Vertikalwanderung des Phytoziliaten Mesodinium rubrum wurden von Sorokin und Kogelschatz (1979), Dale (1987) und anderen (Lindholm 1985) gefunden. Die nächtliche Abwärtswanderung in tiefere, meist nährsalzreichere Schichten soll der Nährsalzaufnahme dienen (Packard et al. 1978, Smith und Barber 1979, Dale 1987).

Um als erstes zu testen, ob die Verteilungsmuster bzw. deren Änderung über die Zeit bei den oben aufgezählten Arten gleich war, wurde eine Korrelationsmatrix dieser Arten (nicht-parametrisch) für alle Stationen und Tiefen zwischen 3.00 Uhr des 2.5. und 6.00 Uhr des 3.5. aufgestellt (Tab.5.1). Interessant ist, daß die Chl.a Konzentration nicht mit den Zellzahlen der einzelnen Arten korreliert ist ($r < 0.6$). Weder die Verteilung der Chaetoceros Sporen, noch die der "Doppelstadien" von Thalassiosira levanderi sind mit den Verteilungen der vegetativen Zellen der jeweiligen Arten korreliert. Ähnlichkeiten in ihrer Verteilung wiesen M.rubrum und Gymnodinium A einerseits und G.catenata und Gymnodinium A andererseits auf. Da M.rubrum mit G.catenata wiederum schlechter korreliert, muß Gymnodinium A eine Zwischenstellung zwischen den beiden anderen Arten einnehmen.

Außer der vertikalen Durchmischung wirkt sich Advektion und räumliche Patchiness störend auf die Untersuchung von Vertikalwanderung aus. Es wird davon ausgegangen, daß auf den in dieser Untersuchung relevanten Skalen die horizontale

Korrelationsmatrix der Arten gegeneinander (non-para.) am 2.5.

	CHL/A	MES.GES/	GONY/L	GYMN/L	THAL/L	T.DOP./L	CHAE/L	C.SP./L
CHL/A	1.00000							
MES.GES/	.46193	1.00000						
GONY/L	.34422	.76040	1.00000					
GYMN/L	.45619	.88983	.86315	1.00000				
THAL/L	.34718	-.31031	-.38856	-.35899	1.00000			
T.DOP./L	.55539	.64471	.73992	.72913	-.02095	1.00000		
CHAE/L	-.28105	-.55983	-.66615	-.72317	.52160	-.56231	1.00000	
C.SP./L	.23078	.63292	.69623	.70594	-.15011	.63113	-.38406	1.00000

CRITICAL VALUE (1-TAIL, .05) = + Or - .16896
 CRITICAL VALUE (2-tail, .05) = +/- .20053

N = 96

Tab.5.1

Korrelationsmatrix der Arten gegeneinander und gegen Chl.a für alle Proben des 24h-Zyklus des 2./3.5..

Patchiness nur die Konzentration, nicht aber das Verhalten der Arten betrifft. Daher kann der räumliche Einfluß auf die Zeitreihe eliminiert werden, indem jeweils die prozentuale Vertikalverteilung einer Population verglichen wird. Impliziert wird dabei, daß die physikalische, chemische und biologische Umwelt im beprobten Gebiet (Durchmesser von ca.500m) konstant genug ist, um gleiches Verhalten zu erlauben.

Unter der oben genannten Voraussetzung kann die über die Tiefe integrierte Zellzahl der zu untersuchenden Art für jede Station als 100% gesetzt werden. Dann wird berechnet, welcher Prozentsatz der Zellen sich in den verschiedenen Tiefenstufen (0-5m, 5-10m etc.) aufhält. Ein Vorteil der Darstellung prozentualer Häufigkeit ist die Ausschaltung der horizontalen Komponenten. Ein weiterer Vorteil ist die daraus resultierende Standardisierung der unterschiedlichen Tiefen-

intervalle, was zu einer besseren Vergleichbarkeit verschiedener Stationen führt. Gleichzeitig bedeutet diese Berechnung jedoch auch einen Informationsverlust, da die vertikale Auflösung (Schichtdicke) sich dabei nach der Station mit der schlechtesten Auflösung richten muß. Um diesen gering zu halten, werden für die vollständigen Serien die prozentualen Verteilungen und zusätzlich jeweils einzelne Profile der absoluten Zellzahlen dargestellt.

Da bei der Interpretation von Vertikalverteilungen in Hinsicht auf tägliche Migration die Probennahmetiefen von entscheidender Bedeutung sind, sind diese in Tabelle 5.2 für die oberen 30m des 2./3.5. aufgeführt.

Tab.5.2

Probennahmetiefen, die zur Bestimmung der prozentualen Verteilung für den 2./3.5 herangezogen wurden.

Zeit	Probennahmetiefe in Metern
3.00	0/5/10/20/30
6.00	0/5/12/18/25/32
9.00	0/5/10/15/20/25/30
12.00	0/2/10/15/20/24/30
15.00	0/3/7/13/17/25/30
18.00	0/2/6/10/15/20/30
21.00	0/2/10/20/30
24.00	0/2/5/10/15/20/22/30
3.00	0/3/5/8/10/15/20/25/30
6.00	0/3/5/8/10/15/20/25/30

Vertikalwanderung von Gonyaulax catenata

In Abbildung 5.5a werden die prozentualen Zellzahlen von G.catenata in jeder 5m Schicht der oberen 30m in 3 stündigem Abstand zwischen dem 2.5., 3.00 Uhr und dem 3.5., 6.00 Uhr gezeigt. Da diese Art nur bis in maximal 30m Tiefe vorkam,

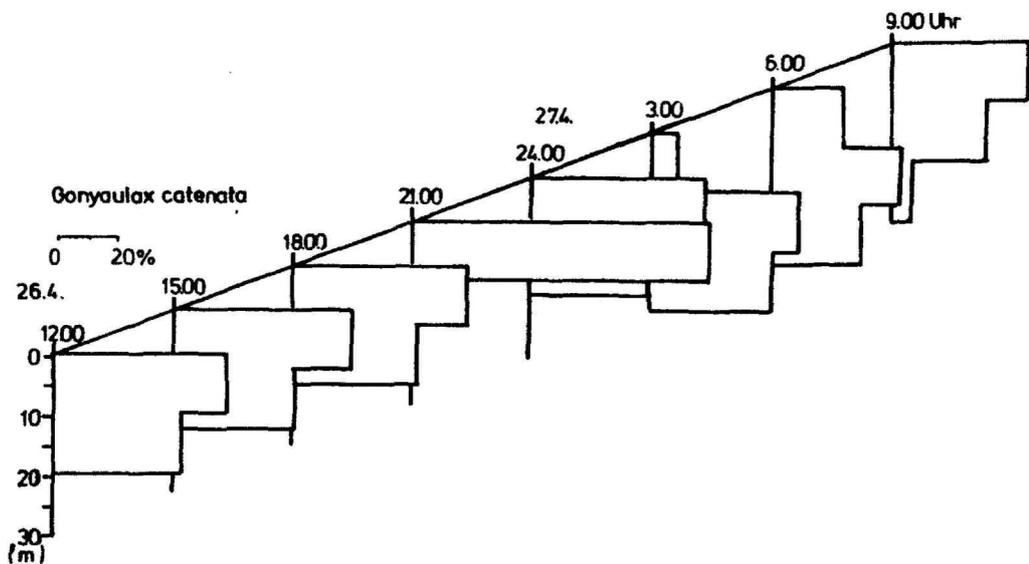
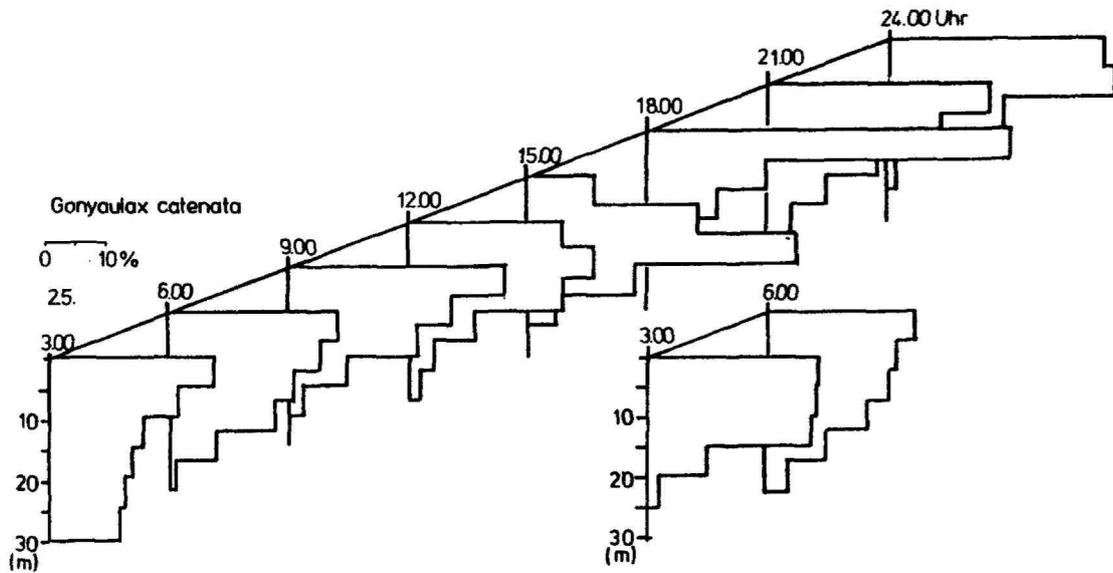


Abb.5.5

Darstellung der tagesrythmischen Migration von *G. catenata* am a) 2./3.5. und b) 26./27.4.. Für jedes Profil wird der prozentuale Anteil der Zellen der oberen 30m (=100%) in a) 5m-Schichten bzw. b) 10m-Schichten dargestellt.

werden nur diese oberen 30m dargestellt. Es ist ein deutlicher Tagesgang zu erkennen: Während sich um 3.00 und 6.00 weniger als 30% der Zellen in den oberen 5m aufhielten, waren um 9.00 Uhr mehr als 35% in dieser Schicht. Von 9.00 Uhr bis 15.00 Uhr bleibt der Anteil der Zellen in den oberen 15m konstant (85%), die Schicht maximaler Konzentration verlagerte sich aber etwas tiefer (5-10m um 12.00 Uhr; 10-15m um 15.00 Uhr). Um 18.00 Uhr waren 60% der Zellen in der obersten Schicht, 93% aller Organismen befanden sich nun in den oberen 15m. Um 21.00 und 24.00 Uhr wurden nur noch 35% der G.catenata Population an der Oberfläche gefunden, die Organismen waren wieder bis in 30m Tiefe verteilt. Im folgenden 3.00 Uhr Profil ist die Abwärtswanderung in die Tiefe weniger deutlich ausgeprägt, die Organismen waren gleichmäßig in den oberen 15m verteilt, wanderten bis 6.00 Uhr aber in größere Tiefen.

Über die Wanderung von Gonyaulax spp. (meist G.polyedra) ist aus Kulturversuchen bekannt (Heaney und Eppley 1981), daß die Zellen nur dann in die obere Schicht wanderten, wenn entweder die Lichtintensitäten dort gering waren ($415 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ im vgl. zu $1130 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$), oder wenn die zellinternen Nitratkonzentrationen hoch waren. Nitratlimitierte Zellen wanderten nur bis in die Tiefe der ca. $150\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ Isolume und begannen früher mit der Abwärtswanderung als nitratgesättigte (Heaney und Eppley 1981, Stoecker et al. 1984). Dieses Verhalten ist art- oder gattungsspezifisch. Ceratium furca stellt z.B. jegliche Vertikalwanderung bei Nährsalzlimitierung ein. Während eines anderen Experimentes stellte aber auch G.poledra die Wanderung bei Nährsalzlimitation ein (Eppley et al. 1968).

Ein enger Zusammenhang zwischen der Wanderung und den Lichtverhältnissen ist für den untersuchten Zeitraum zu vermuten. Die gesamte eingestrahlte Lichtmenge entsprach am 2.5. 1960 KJ/m^2 , die 1% Lichttiefe lag zwischen 15 und 20m. Sonnenaufgang war um ca. 5.00 Uhr, Sonnenuntergang nach 21.00 Uhr. Um 6.00 Uhr, als $70\mu\text{E}/\text{s}/\text{m}^2$ (Abb.5.6) direkt unter der Wasseroberfläche gemessen wurde, waren die Organismen noch verhältnismäßig gleich verteilt. Drei Stunden später lag die Lichtintensität unterhalb der Oberfläche schon bei

1300 $\mu\text{E/s/m}^2$; der Anteil der Zellen in den oberen 5 und 10 Metern war deutlich gestiegen. Um 12.00 Uhr, bei Oberflächenlichtintensitäten von 1800 $\mu\text{E/s/m}^2$, hatten sich die meisten Organismen in die 5-10m Schicht zurückgezogen. Diese Lichtintensitäten waren demnach zu hoch für G.catenata, so daß der größere Anteil der Zellen in größere Tiefen wanderte. Diese Abwärtswanderung der Organismen setzte sich fort, obwohl die Lichtintensität abnahm (15.00 Uhr). Die Lichtintensität um 15.00 Uhr entsprach der um 9.00 Uhr, trotzdem war die Reaktion der Organismen verschieden. Auf die weitere Abnahme der Lichtintensitäten um 18.00 Uhr reagierten die Organismen dann wieder mit einer sehr ausgeprägten Ansammlung in der oberen Schicht. Diese löste sich nachts langsam auf.

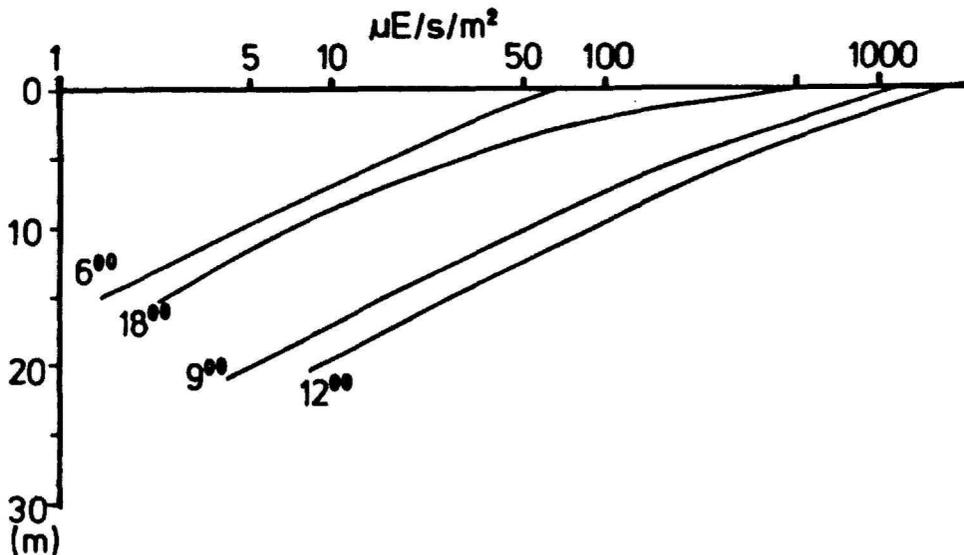


Abb. 5.6

Die Lichtintensitäten über die Wassertiefe zu verschiedenen Tageszeiten des 2.5. (Die 15.00 Uhr Kurve entspricht in etwa der von 9.00 Uhr mit etwas höheren Oberflächenwerten. Vertikale Auflösung: 1m).

Die Beobachtungen dieser Untersuchung und der zitierten Experimente lassen sich mit folgender hypothetischer Vorstellung erklären: Die optimale Lichtintensität für jede einzelne Zelle dieser Art hängt von ihrem physiologischem Zustand, vor allem von ihrem internen Stickstoffhaushalt ab. Die Mobilität dieser Organismen ermöglicht es ihnen, die Tiefe der für sie optimalen Lichtintensität aufzusuchen. Die optimale Lichtintensität einer Zelle unterliegt zudem einem Tagesgang; die identischen Lichtintensitäten um 9.00 und um 15.00 Uhr verursachen eine unterschiedliche Reaktion. Ganz allgemein lösen zu geringe Lichtintensitäten eine Aufwärtswanderung, zu hohe die Abwärtswanderung aus. Dies würde die starke Ansammlung von Organismen an der Oberfläche um 18.00 Uhr erklären. Wird ein bestimmter Grenzwert der Lichtintensität unterschritten, z.B. nachts, verlieren die Zellen die Orientierung und beginnen sich gleichmäßiger über die Tiefe zu verteilen.

In dem letzten Punkt widersprechen die Beobachtungen dieser Studie den Befunden aus Kulturversuchen. Unter experimentellen Bedingungen (12h Lichttag) beginnen die Zellen mit der Auf- bzw. Abwärtswanderung, bevor das Licht ein- bzw. ausgeschaltet ist (Eppley et al. 1968, Heaney und Eppley 1981). Dieser Unterschied könnte darauf zurückzuführen sein, daß experimentell erstens die Lichtintensität nicht langsam ab bzw. zunimmt, zweitens der Lichttag kürzer und die täglichen Lichtintensitäten konstant, also vorhersagbar, sind, und es sich drittens im Experiment um Wanderungen in nur 2m Tiefe handelt. Die, in Kultur gefundene "innere Uhr" der Zellen, wurde scheinbar unter den in situ Bedingungen dieser Untersuchung stark modifiziert.

Denkbar ist andererseits auch, daß die Abwärtswanderung der Dinoflagellaten aus den oberen 5m zur Mittagszeit eine Reaktion auf konvektive Durchmischung dieser Schicht war und nicht eine Reaktion auf Lichtsättigung. Eine Durchmischung bewirkt eine Gleichverteilung aller Partikel. Das Mengenverhältnis zweier Diatomeen zueinander sollte nach einem Durchmischungsereignis länger konstant bleiben als das eines

motilen Organismus zu einer Diatomee. Die Mengenverhältnisse von *Gymnodinium* A zu T.levanderi und von Chaetoceros spp. zu T.levanderi waren im Zeitraum des 2./3.5. nur an der 12.00 Uhr Station beide in etwa konstant (oberen 5m). An der 15.00 Uhr Station war nur das Verhältnis der Diatomeen konstant (oberen 5m). Da zudem die Temperaturschichtung zu dieser Zeit in der obersten Schicht minimal war (Kap.4.3), kann damit gerechnet werden, daß die oberen 5m kurzzeitig durchmischt waren.

Die Profile der absoluten Zellzahlen von G.catenata (Abb.5.7a,b) deuten an, daß sich der Hauptteil der Population während der Lichtphase wahrscheinlich jeweils in einer sehr schmalen Schicht aufhielt, in der die Konzentration bis zu 4-5 mal höher als in benachbarten Tiefen war. Die Tiefe der maximalen Konzentration wäre demnach nur um 15.00 Uhr von der Probennahme erfaßt worden. Eine Wanderung in schmalen "Bändern" (von 1-2m Dicke) wurde in Kulturversuchen bei Ceratium furca und anderen Dinoflagellaten gefunden (Eppley et al. 1968, Blasco 1978). Solche bandartige Wanderung läßt sich aber mit einer vertikalen Auflösung von 5m nicht erfassen, würde aber eine mittlere Wanderungsgeschwindigkeit von 2 m/h ergeben. Dieser Wert entspricht den maximalen, aus Kulturversuchen gewonnenen Werten für Dinoflagellaten (Eppley et al. 1968, Kamykowski und Zentara 1976, Heaney und Eppley 1981).

Die Profile des 26./27.4. bestätigen im Ganzen das Bild der Wanderung von Gonyaulax catenata (Abb.5.5b), wie es für den 2./3.5. hergeleitet wurde, wobei die schlechtere vertikale Auflösung der Daten vom April berücksichtigt werden muß. In Einzelheiten jedoch unterschied sich das Wanderungsverhalten dieser Art im April von dem im Mai. Da die mittlere Temperatur im April nur wenig anders war als im Mai, wird nicht davon ausgegangen, daß sie Unterschiede im Wanderungsverhalten verursacht hat. Die Nitratkonzentrationen waren im April im Mittel höher als im Mai. Die Unterschiede der Lichtintensitäten und der Eindringtiefen des Lichtes sowie in der Tageslänge zwischen den beiden Fahrtabschnitten waren ausgeprägt (Abb.5.8). Die Gesamteinstrahlung des 26.4. lag mit 12200 KJ/m² (gegenüber 19600 KJ/m²) deutlich niedriger als im Mai.

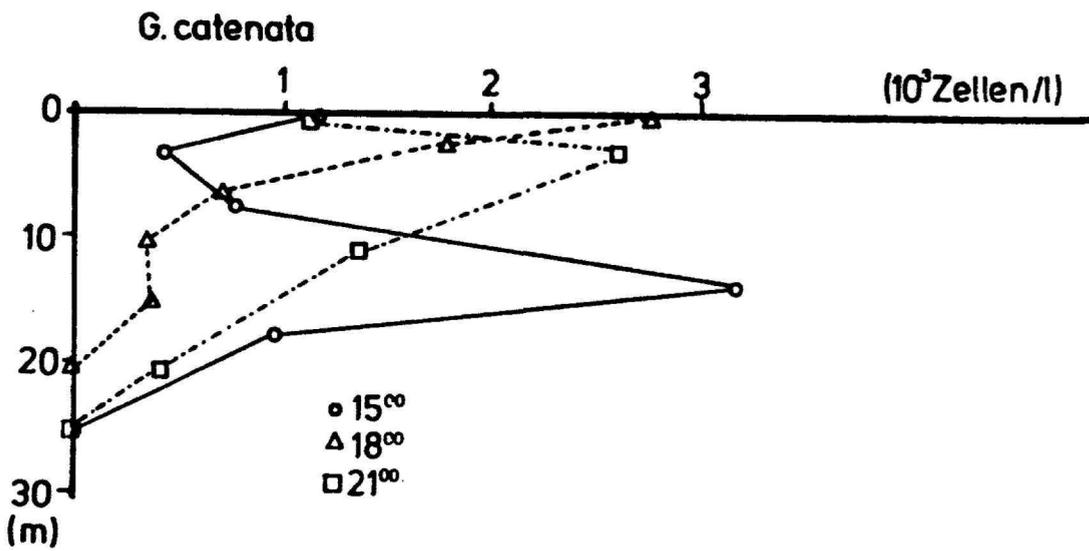
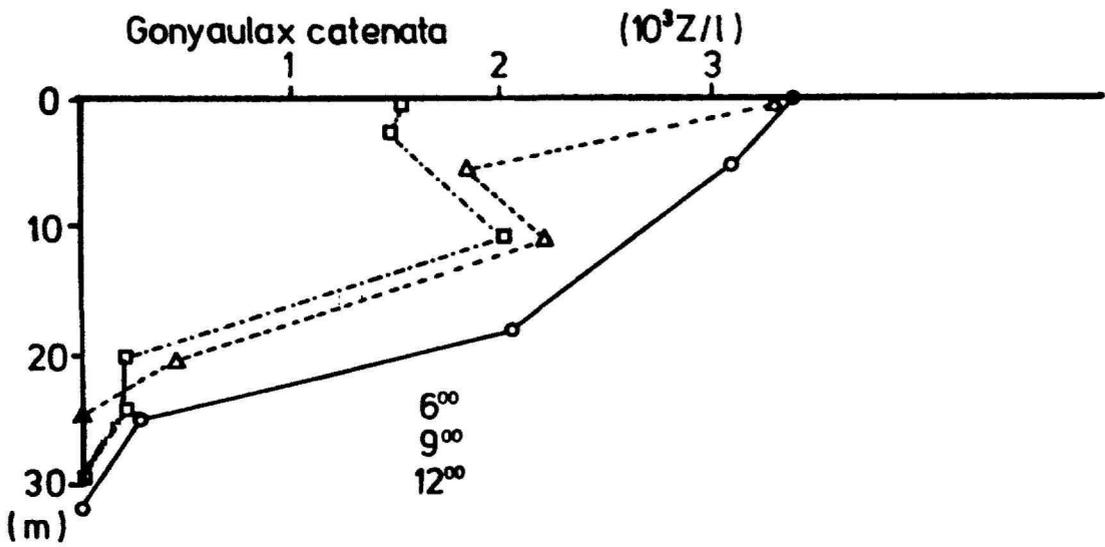


Abb. 5.7

a) und b) Absolute Konzentration von G. catenata über die Tiefe zu verschiedenen Tageszeiten des 2./3.5.. a): 6.00 Uhr, 9.00 Uhr, 12.00 Uhr. b): 15.00 Uhr, 18.00 Uhr, 21.00 Uhr.

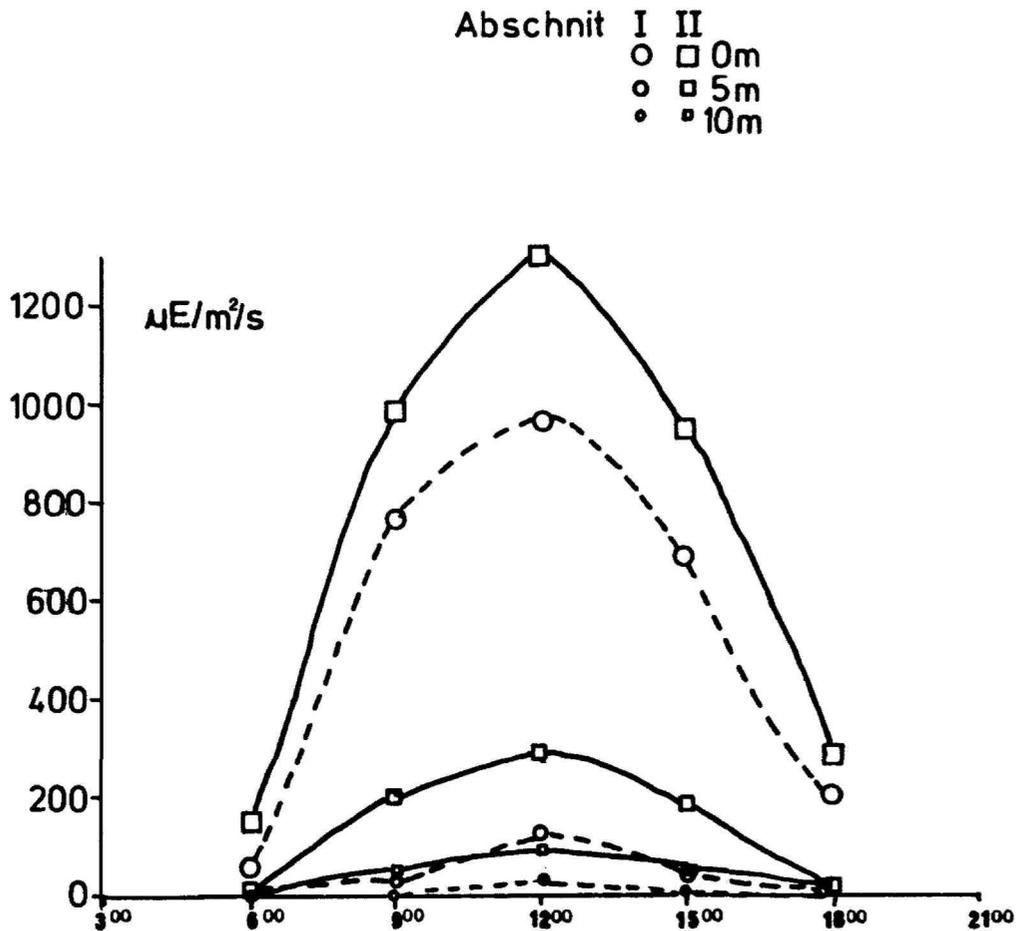


Abb.5.8

Durchschnittswerte der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) in 0m, 5m und 10m ($\mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$) für den ersten bzw. zweiten Abschnitt zu den unterschiedlichen Tageszeiten.

Zudem war der Unterschied der Lichtintensität zwischen 12.00 Uhr und 15.00 Uhr am 26.4. und auch am 27.4. besonders deutlich.

Die maximalen Konzentrationen der Zellen wurden am 26.4. um 12.00 Uhr und um 15.00 Uhr in den oberen 10m gefunden, unterhalb von 20m befanden sich keine Organismen. Aus den Profilen der absoluten Verteilung von G.catenata des 26.4. und auch des 27.4. ist zu ersehen, daß die maximalen Konzen-

trationen um 15.00 Uhr jeweils in 5m, statt in 13m wie am 2.5. lagen. Dies könnte eine Folge der sehr geringen Lichtintensitäten am 26.4. und 27.4. (300 bzw. $200 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$) im Vergleich zum 2.5. ($1500 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$) gewesen sein.

Deutlicher als am 2./3.5. war auch sowohl die nächtliche Abwärtswanderung in die Tiefe als auch die Aufwärtswanderung während des Tages: Der überwiegende Teil der Population hielt sich besonders um 3.00 Uhr, aber auch noch um 6.00 Uhr unterhalb 10m auf. Die Aufwärtswanderung hatte - im Gegensatz zum 2.5. - um 6.00 Uhr noch nicht begonnen. Tagsüber (zwischen der 12.00 Uhr Station und der um 21.00 Uhr) waren dagegen keine Zellen unter 20m zu finden. Besonders auffällig war im April die sehr große Ansammlung in den oberen 10m um 21.00 Uhr (100%) (Abb.5.5b), die auch am folgenden Tag um die gleiche Zeit (93%) (keine Abb.) beobachtet wurde. Am 2./3.5. wurden die höchsten Konzentrationen (ca.80% in den oberen 10m) schon um 18.00 Uhr beobachtet, obwohl die Lichtperiode im Mai länger als im April war. Möglicherweise wird bei insgesamt geringeren Lichtintensitäten die Lichtperiode stärker ausgenutzt. Die Lichtintensität um 21.00 Uhr des 26.4. war zwar zu gering für unsere Lichtmeßgeräte (Dämmerlicht), für Algen ist jedoch bekannt, daß sie in der Lage sind, Intensitäten von $< 0.1 \mu\text{E}/\text{s}/\text{m}^2$ zu registrieren (Breeman et al. 1984). Die vollständigere, nächtliche Abwärtswanderung könnte auch eine Folge der insgesamt längeren Dunkelperiode sein. Zum anderen könnten auch die im April durchschnittlich höheren Nitratkonzentrationen zu einem stärker ausgeprägten Wanderungsverhalten geführt haben.

Um den Zusammenhang zwischen der Lichtintensität und der Verteilung von G.catenata genauer abzuschätzen, sollen die drei 9.00 Uhr Profile des 26.4., 27.4. und 28.4. den jeweiligen Lichtverhältnissen gegenüber gestellt werden (Abb.5.9a, b). Am 26.4. waren 60% der Zellen in den oberen 10m (Abb.5.9b) konzentriert, die Lichtintensität nahm in dieser Schicht von $350 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ auf $9 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ ab (Abb.5.9a). Am folgenden Morgen wurden nur etwa 45% der Zellen in den oberen 10m gefunden, die Lichtintensitäten an der Oberfläche lagen

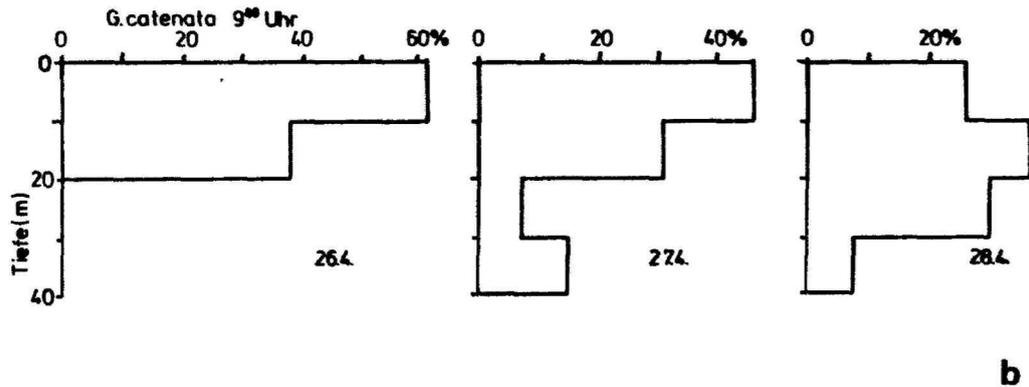
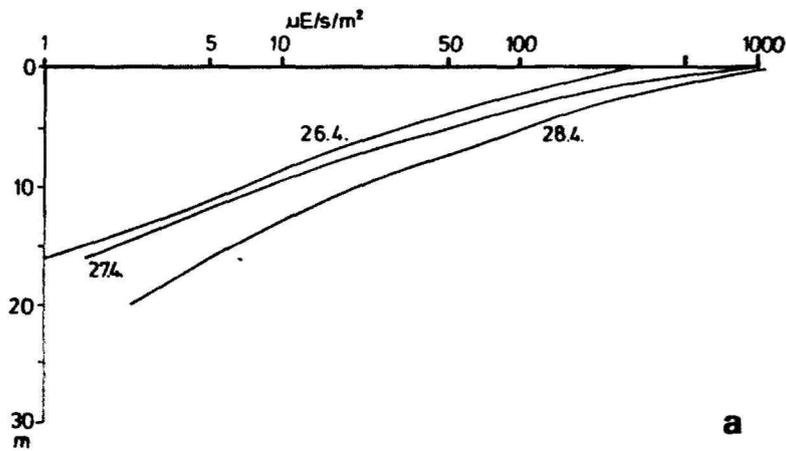


Abb. 5.9

a) Die Lichtintensitäten in ($\mu\text{E s}^{-1}\text{m}^{-2}$) über die Wassertiefe an verschiedenen Tagen jeweils um 9.00 Uhr (vertikale Auflösung: 1m).

b) Prozentuale Vertikalverteilung von *G. catenata* in den oberen 40m (0-40m = 100%) in 10m-Schichten an den entsprechenden 9.00 Uhr Stationen.

wesentlich höher; $1000 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ in 0m und $10 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ in 10m. Am 28.4. waren die Lichtintensitäten an der Oberfläche ähnlich hoch ($1000 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$), nahmen mit der Tiefe aber langsamer ab ($25 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ in 10m). Nur 25% aller Zellen befanden sich an diesem Tag in den oberen 10m.

Unter der Annahme, daß unterschiedliche Lichtintensitäten unterschiedliche Vertikalverteilungen der Zellen verursachten, läßt sich aus diesen Beobachtungen vermuten, daß zu hohe Lichtintensitäten genauso wie zu geringe von der Mehrzahl der Zellen gemieden wurden. Das hieße, daß G.catenata Zellen sich auf einer Zeitskala von mehreren Stunden kaum an fluktuierende Lichtintensitäten adaptieren würden. Eine solche kurzfristige Anpassung kann auch als überflüssig angesehen werden, da diese Organismen durch ihre Mobilität in der Lage sind, die Tiefe mit der gewünschten, für sie optimalen Lichtintensität aufzusuchen. Dies würde bedeuten, daß eine Anpassung an wechselnde Lichtintensitäten im Bereich von Stunden und geringer nicht über physiologische Adaptationen (wie z.B. die Änderung des zellulären Chl.a Gehaltes) erreicht würde, wie es von Diatomeen bekannt ist. Sinnvoll ist diese Hypothese, wenn der Ausgleich gegenüber wechselnden Lichtintensitäten durch Mobilität weniger Energie verbrauchen würde, als durch physiologische Adaptationen. Über die für Wanderungen von Plankton benötigte Energie ist wenig bekannt. Eine physiologische Adaptation der Zellen an veränderte Lichtintensitäten würde nach dieser Hypothese auf der Zeitskala von mehreren Tagen stattfinden. Das würde bedeuten, daß die Zellen am 2.5. sich im Vergleich zum 26.4. an die im Mai im Mittel höheren Lichtintensitäten angepaßt hätten. Dadurch läge die optimale, "gewünschte" Lichtintensität der Zellen im Durchschnitt im Mai höher als im April. Dieses Verhalten würde einige der Beobachtungen erklären.

Die Verteilungsmuster von G.catenata zur jeweils gleichen Uhrzeit an aufeinanderfolgenden Tagen deuten die postulierte Regulierung der Lichtintensität durch Wanderung an. Der Vergleich der von der Mehrzahl der Zellen bevorzugten Lichtintensitäten zwischen der April- und der Mai-Untersuchung

zeigt, daß G.catenata sich auf der Zeitskala von mehreren Tagen wirklich an andere Lichtintensitäten adaptieren kann. Nur so ist zu erklären, daß die Population des 2.5. um 9.00 Uhr mit 63% der Zellen (Abb.5.5a) in den oberen 10m vorhanden war (ähnlich wie am 26.4.), obwohl die Lichtintensität an der Oberfläche mit $1300 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ und mit $54 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ in 10m höher als sogar am 28.4. war (Abb.5.6). Auch um 12.00 Uhr des 26.4. und 2.5. befand sich der gleiche Anteil an Zellen (57-58%) in den oberen 10m, obwohl die Lichtintensität am 26.4. deutlich niedriger als am 2.5. war. Im Durchschnitt bevorzugten die Organismen im Mai also höhere Lichtintensitäten als im April.

Die zirkadiane Wanderung von G.catenata während der vorliegenden Untersuchung wurde also zu einem großen Teil durch das Licht gesteuert. Der Einfluß der Nährsalzbedingungen ist schwer abzuschätzen, da die zellinternen Nitratkonzentrationen relevant sind. Da es während beider Untersuchungsphasen in den oberen 30m keine vertikalen Gradienten in den mittleren Nährsalzkonzentrationen gab, kann die Wanderung nicht mit der nächtlichen Aufnahme von Nitrat in der aphotischen Zone begründet werden. Die Rolle der hydrographischen Prozessen ist schwer einzuordnen. Blasco (1978) beobachtete, daß die Vertikalwanderung von Dinoflagellaten auch durchgeführt wird, wenn Auftrieb, interne Wellen oder winderzeugte Mischungsprozesse Wasserbewegungen verursachen. In der vorliegenden Untersuchung konnte die Wanderung auch unter der am 26./27.4. hydrographisch unruhigen Situation beobachtet werden. Der mögliche Einfluß von Turbulenzen liegt, genauso wie eventuelle Periodizitäten im Zusammenhang mit den Mondphasen, außerhalb der in dieser Arbeit aufgenommenen Skalen.

Vertikalwanderung von Gymnodinium A

Auch die Änderung der Vertikalverteilungen der Gymnodinium A genannten Dinoflagellaten weisen auf eine zirkadiane Migration hin. Da nie mehr als 1% der Zellen unterhalb 30m gefunden wurden, werden auch für diese Art nur die oberen 30m berücksichtigt. Schon unterhalb 25m sind nie mehr als 3% der

Organismen zu finden, die höchsten Zellkonzentrationen sind mit nur 2 Ausnahmen immer an der Oberfläche. Im Vergleich zu G.catenata ist Gymnodinium A viel stärker an die obere Schicht (0-5m) gebunden. Eventuell hält sich ein Teil der Population immer in den oberen 5m auf, ohne nachts abzuwandern. Dies könnte bedeuten, daß das Muster eines Teils der Individuen, die sich an der Oberfläche aufhalten, von dem Muster eines anderen, wandernden Teils der Population überlagert werden würde. Ob diese zwei Teilpopulationen zwei Arten oder verschiedene Stadien (z.B. teilende und nicht teilende) einer Art repräsentieren, muß dabei offen bleiben.

Der prozentuale Anteil der Zellen von Gymnodinium A steigt am 2.5. in der 0-5m Schicht von 28% um 3.00 Uhr, auf 33% (6.00 Uhr), 37% (9.00 Uhr) und 46% um 12.00 Uhr (Abb.5.10). Um 15.00 Uhr wandert ein Großteil der Population in 7m (Abb.5.11), also in die 5-10m Schicht, der Anteil der Zellen in den oberen 10 Metern steigt dabei kontinuierlich von 64% um 9.00 auf 89% um 18.00 Uhr. Um 18.00 liegt das Maximum wie bei G.catenata an der Oberfläche (74% in 0-5m). Danach beginnt die Abwärtsbewegung aus allen Schichten: Um 21.00 Uhr sind noch 52% der Dinoflagellaten in den oberen 5m (Peak in 2m Tiefe) und 76% in den oberen 10 Metern zu finden. Um 24.00 Uhr halten sich 37% der Zellen in der ersten und um 6.00 Uhr etwa je 20% in den drei obersten Schichten auf. Das 3.00 Uhr Profil fällt mit den hohen Konzentrationen in der oberen Schicht aus dieser Serie heraus. Es sei daran erinnert, daß diese Station bereits durch das Gonyaulax catenata Profil und durch die Warmwasserlinse an der Oberfläche auffiel (s.Kap.4.3, und auch weiter unten).

Das tägliche Wanderungsverhalten von Gymnodinium A entspricht also weitgehend dem von G.catenata. Im Gegensatz zu diesem befand sich das Maximum von Gymnodinium A jedoch auch um 12.00 und 15.00 Uhr des 2.5. an der Oberfläche. Eine Zunahme des prozentualen Anteils der Organismen zwischen 12.00 und 15.00 wurde aber fast ausschließlich in der 5-10m Schicht beobachtet, der Anteil der Zellen in der 0-5m Schicht blieb in etwa konstant. Eine Zuwanderung aus der Tiefe fand nur in die

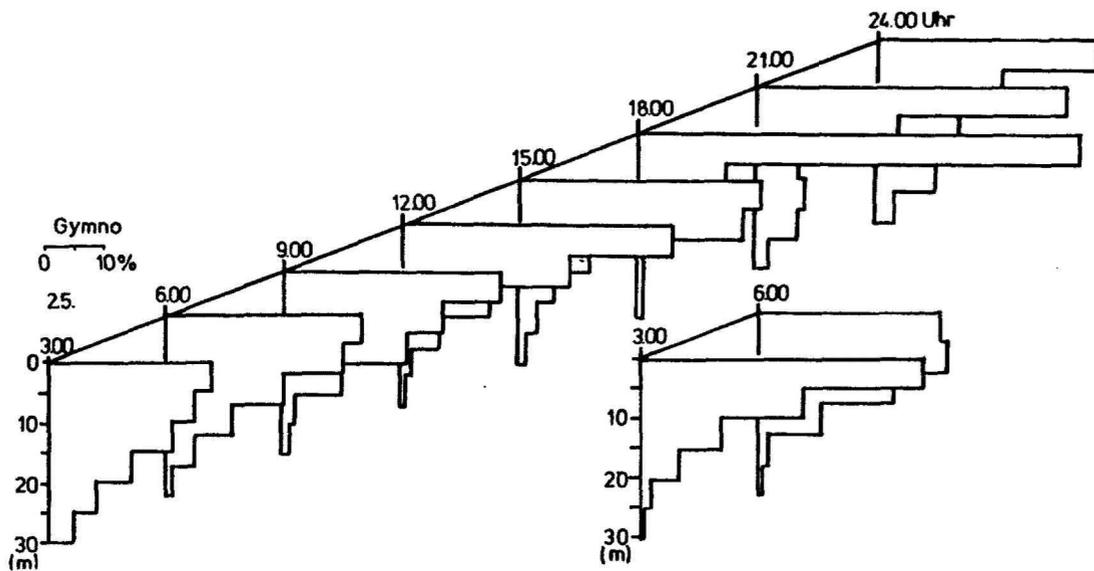


Abb.5.10

Darstellung der tagesrythmischen Migration von Gymnodinium A am 2./3.5.. Für jedes Profil wird der prozentuale Anteil der Zellen der oberen 30m (=100%) in 5m-Schichten dargestellt.

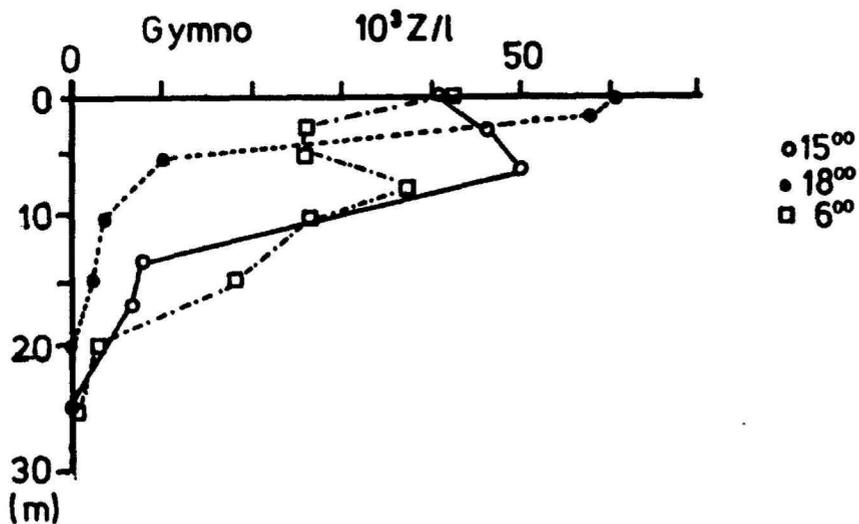


Abb.5.11

Absolute Konzentration von Gymnodinium A über die Tiefe zu verschiedenen Tageszeiten des 2./3.5.

5-10m Schicht statt. Der Anteil der Zellen in der obersten Schicht nahm erst nach Abnahme der Lichtintensitäten (18.00 Uhr Station) weiter zu. Eine Steuerung durch das Licht, ähnlich wie bei G.catenata, ist naheliegend, die bevorzugten Lichtintensitäten scheinen aber höher zu sein. Genauere Erkenntnisse über das Wanderungsverhalten von athecaten Dinoflagellaten aus Kulturversuchen liegen meines Wissens nicht vor, da diese Gattungen kaum in Kultur gehalten werden können.

Vertikalwanderung von Mesodinium rubrum

M.rubrum wurde in den beiden Größenklassen $<30\mu\text{m}$ und $\geq 30\mu\text{m}$ gezählt. Die Organismen $<30\mu\text{m}$ betragen zwischen 30% und 80% der gesamten Population. Das Verhältnis der zwei Größenklassen zueinander fluktuierte zufällig und unterlag weder mit der Tiefe noch in der Zeit einer erkennbaren Gesetzmäßigkeit. Es deutet sich aber an, daß die kleineren Organismen ein zeitlich verschobenes Migrationsverhalten aufwiesen und mit der Abwärtswanderung etwas früher als die größeren Individuen begannen. Beide Größenklassen werden im folgenden gemeinsam (additiv) vorgestellt.

Die oft postulierte Abhängigkeit der Verteilung von M.rubrum von Temperaturgradienten (Kamykowski und Zentara 1976, Heaney und Eppley 1981, Lindholm 1985) war während des 2.5. nicht gegeben. Mesodinium rubrum wurde regelmäßig bis in eine Tiefe von 60m gefunden. Unterhalb 30m kam diese Art in recht gleichmäßigen Konzentrationen (5% der gesamten Population pro 5m Schicht) vor. Konzentrationsänderungen während des 24h Zyklus' betrafen am 2./3.5. immer nur die oberen 30m. Eine Analyse der Vertikalwanderung, auf die gesamten 60m bezogen, erbringt deshalb ähnliche Ergebnisse wie eine nur auf die oberen 30m bezogene. Die Organismen unterhalb dieser Tiefe nahmen offensichtlich nicht an der täglichen Wanderung teil, es sei denn, die Aufwärtswanderung der Zellen aus der Tiefe $>30\text{m}$ wurde stets durch eine Abwärtsbewegung von Organismen aus den oberen Schichten kompensiert, was unwahrscheinlich ist. Im

Gegensatz zu der nicht wandernden Population von *Gymnodinium A* hielt sich die nichtwandernde Population von *M. rubrum* in der Tiefe auf. Eine ähnliche Zweiteilung einer *Ceratium* Population bezüglich deren Wanderungsverhalten fanden George und Heaney (1978). Eine mögliche andere Erklärung für die Beobachtungen wäre eine Wanderung der gesamten Population mit einer länger als eintägigen Periode (s.a. Holligan 1985), die Organismen würden dann aber phasenverschoben wandern.

Um 3.00 lag die Konzentration des wandernden Teils der *M. rubrum*-Zellen der obersten Schicht mit 22% nur etwas über dem theoretischen Gleichverteilungswert von 17%. In den folgenden Stunden sammelten sich immer mehr Organismen in den beiden obersten Schichten (Abb. 5.12a; 5.13) und wanderten ab ca. 21.00 Uhr wieder ab, so daß um 24.00 Uhr die wandernde Population wieder fast gleichmäßig über die oberen 25m verteilt war. Wie bei den Dinoflagellaten fiel das 3.00 Uhr Profil des 3.5. aus der Serie heraus. Ähnlich wie bei *Gymnodinium A* lag die maximale Konzentration des Phytociliaten um 15.00 Uhr an der Oberfläche. Im Vergleich zu den Profilen beider Dinoflagellaten waren die vertikalen Konzentrationsgradienten viel geringer (vgl. Abb. 5.12a mit Abb. 5.5a; 5.10). Die *M. rubrum* Population wanderte offensichtlich nicht als Band, sodaß die Organismen je nach Ausgangspunkt die obere Schicht zu unterschiedlichen Zeiten erreichten.

Im April (26.4.) reichte das Vertikalwanderungsverhalten von *M. rubrum* bis in 40m Tiefe (Abb. 5.12b; 0-40m \equiv 100%), stimmt in seinem Verlauf aber mit dem im Mai beobachteten Verhalten überein. Um 12.00 Uhr waren über 50% der *M. rubrum* in den oberen 10m, um 15.00 und 21.00 Uhr über 60%, während sich von 3.00 bis 9.00 Uhr weniger als 25% der Ciliaten in dieser Schicht aufhielten.

Falls die Wanderung dieser Art auch vorwiegend phototaktisch gesteuert ist, wie Dale (1987) und Lindholm (1985) annehmen, so muß die Spanne der aufgesuchten Lichtintensität sehr viel breiter als bei den anderen Arten sein. Die Tatsache, daß ein sehr großer Prozentsatz dieser Art gar nicht an der Migration

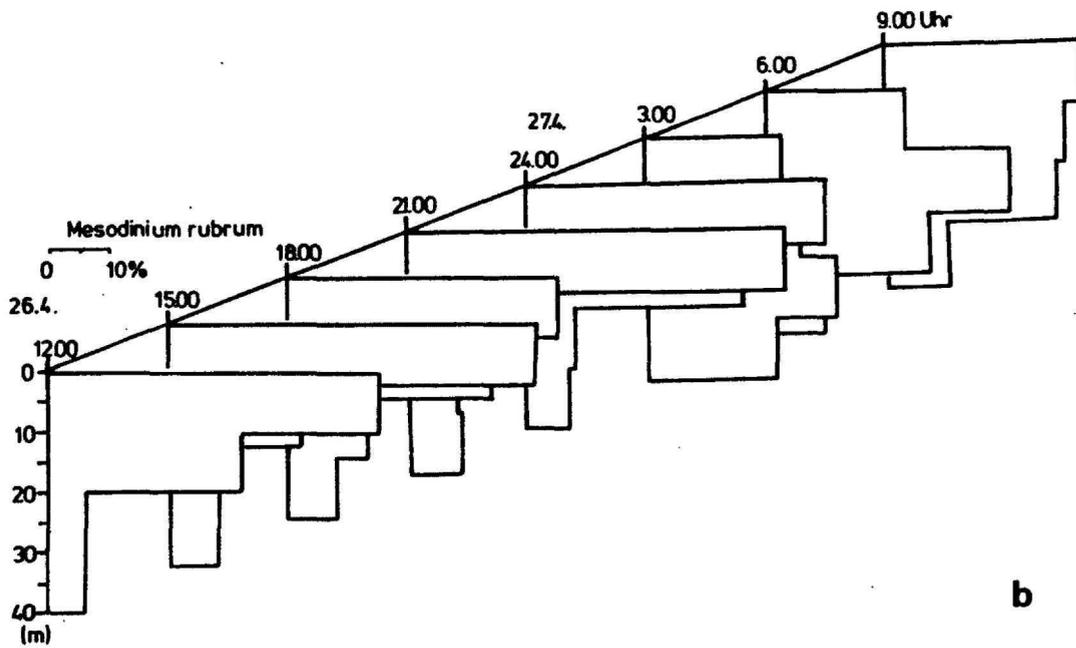
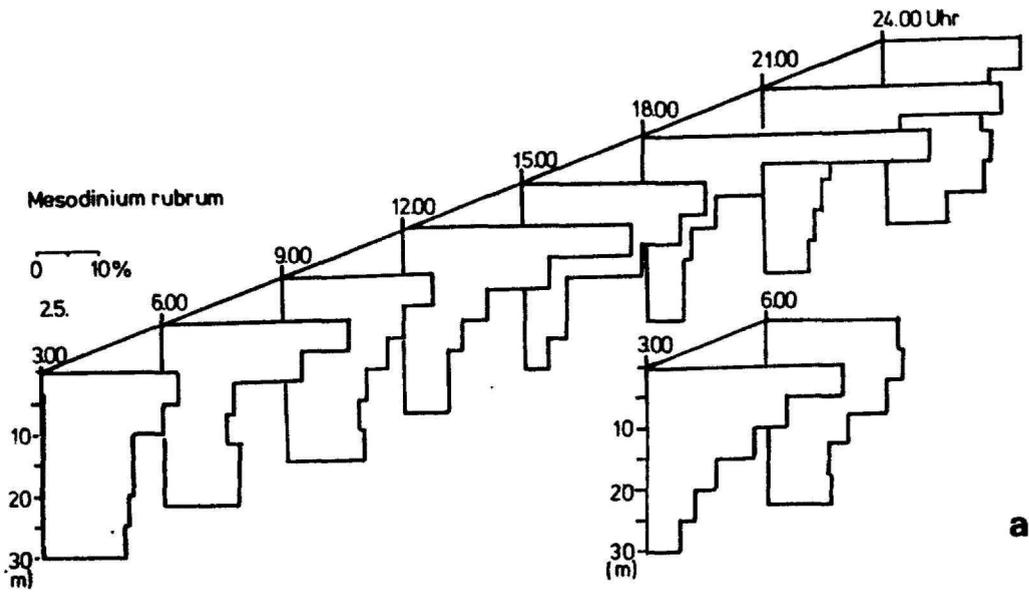


Abb. 5.12

Darstellung der tagesrythmischen Migration von M. rubrum am a) 2./3.5. und b) 26./27.4.. Für jedes Profil wird der prozentuale Anteil der Zellen der a) oberen 30m (=100%) bzw. der b) oberen 40m (=100%) in a) 5m-Schichten bzw. b) 10m-Schichten dargestellt.

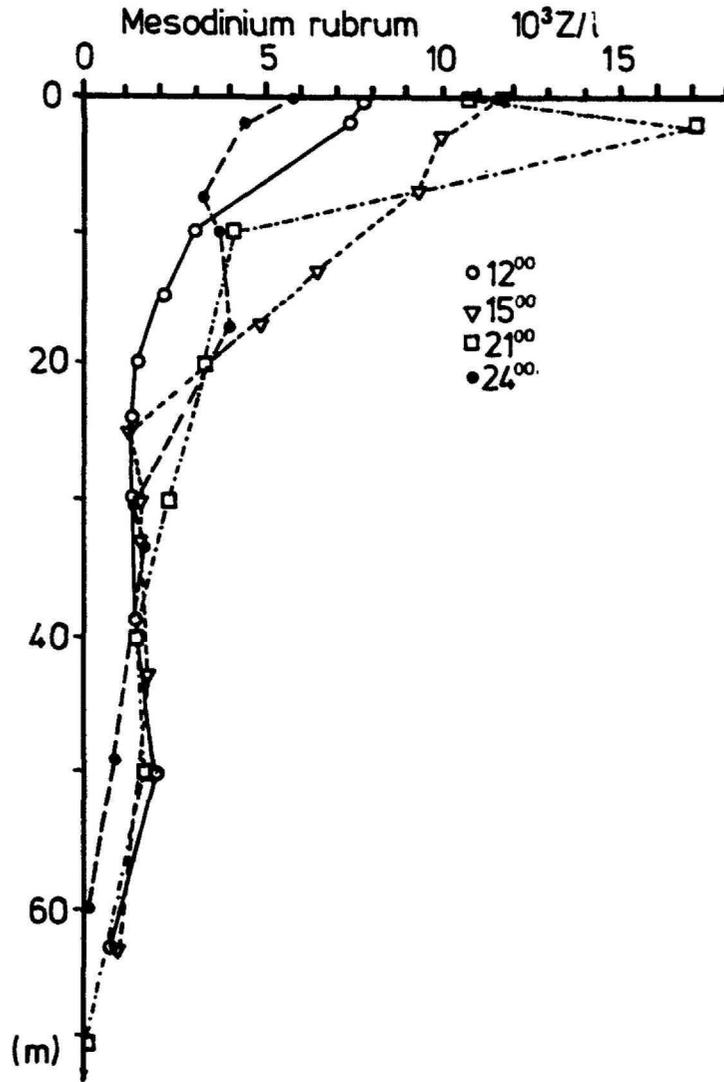


Abb. 5.13

Absolute Konzentration von M. rubrum über die Tiefe zu verschiedenen Tageszeiten des 2./3.5. (um 12.00 Uhr, 15.00 Uhr, 21.00 Uhr und 24.00 Uhr).

teilnahm (ca. 40%), deutet die Möglichkeit an, daß die Bandbreite der unterschiedlichen potentiellen Verhaltensmöglichkeiten der einzelnen Zellen bei dieser Art besonders hoch sein könnte. Je nach physiologischem Zustand der Zelle ruft die Summe der abiotischen Reize, die auf die einzelne Zelle wirken, ein unterschiedliches Verhalten hervor. Auch eine multifaktorielle Steuerung des Migrationsverhaltens würde

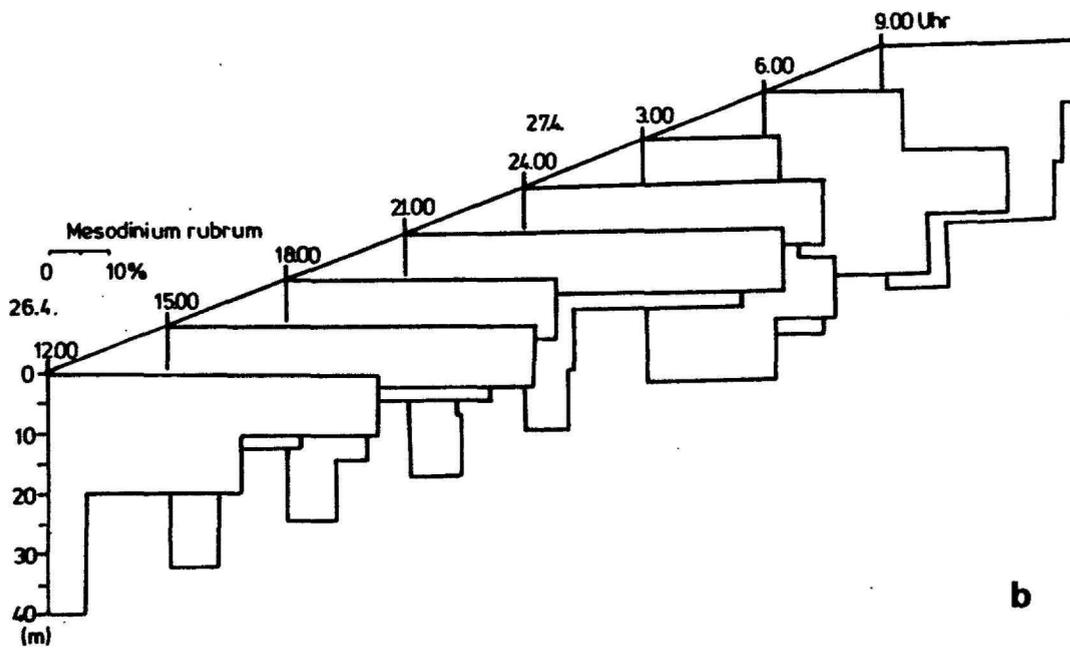
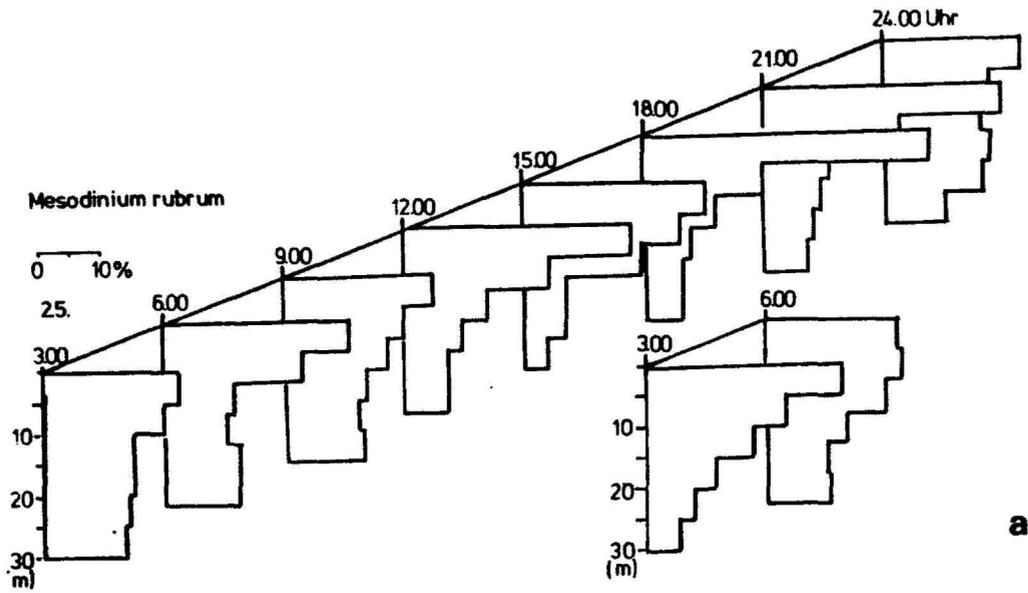


Abb.5.12

Darstellung der tagesrythmischen Migration von M. rubrum am a) 2./3.5. und b) 26./27.4.. Für jedes Profil wird der prozentuale Anteil der Zellen der a) oberen 30m (=100%) bzw. der b) oberen 40m (=100%) in a) 5m-Schichten bzw. b) 10m-Schichten dargestellt.

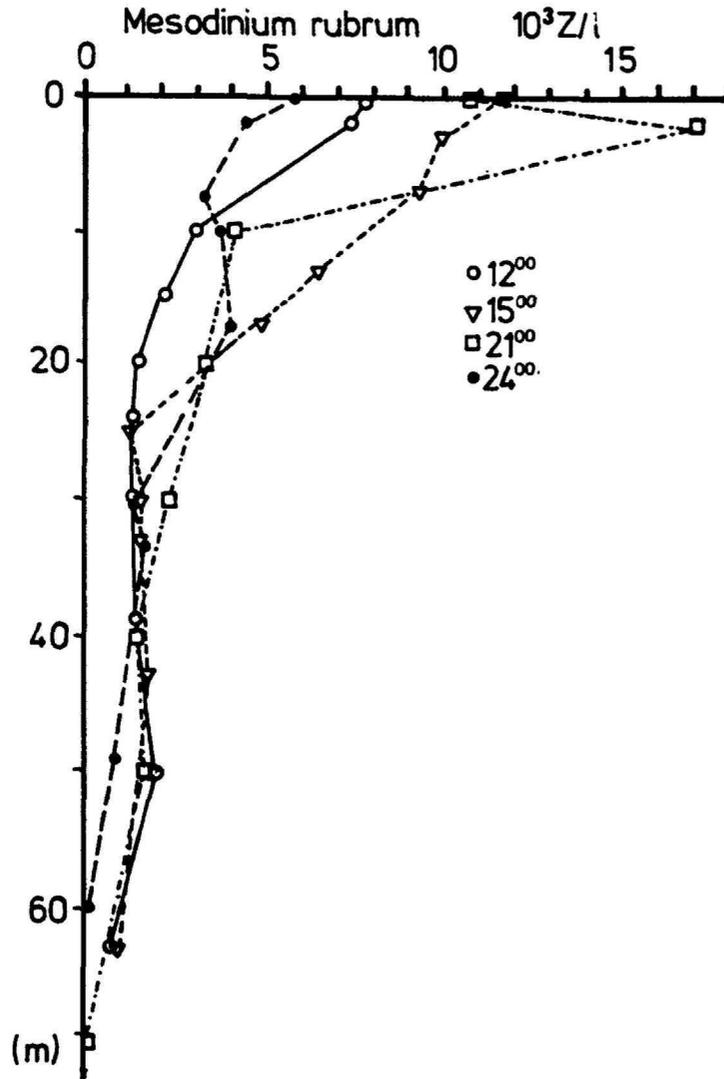


Abb. 5.13

Absolute Konzentration von M. rubrum über die Tiefe zu verschiedenen Tageszeiten des 2./3.5. (um 12.00 Uhr, 15.00 Uhr, 21.00 Uhr und 24.00 Uhr).

teilnahm (ca. 40%), deutet die Möglichkeit an, daß die Bandbreite der unterschiedlichen potentiellen Verhaltensmöglichkeiten der einzelnen Zellen bei dieser Art besonders hoch sein könnte. Je nach physiologischem Zustand der Zelle ruft die Summe der abiotischen Reize, die auf die einzelne Zelle wirken, ein unterschiedliches Verhalten hervor. Auch eine multifaktorielle Steuerung des Migrationsverhaltens würde

die größere Komplexität bzw. Variabilität des Verteilungsmusters dieser Organismen im Vergleich zu den wandernden Dinoflagellaten erklären.

Konsistenz des Wanderungsverhaltens

Um Aussagen über die Gültigkeit der aufgezeigten Wanderungsmuster auch für andere Tage machen zu können, wurden die Vertikalprofile der Zellkonzentrationen der drei beschriebenen Arten mit denen weiterer Tage verglichen. Es ergibt sich im allgemeinen eine gute Übereinstimmung zwischen den der Tageszeit entsprechenden Profilen unterschiedlicher Tage. Nicht ins aufgezeigte Schema passende Verteilungen wurden am 26.4. um 9.00 Uhr und am 28.4. um 3.00 Uhr gefunden. Der Prozentsatz der Zellen in der oberen Schicht lag sowohl für M.rubrum als auch für Gymnodinium A an beiden Stationen, für G.catenata an der letzteren, deutlich zu hoch. Diese beide Stationen waren schon in Kap.4.3 als bemerkenswert aufgefallen, da sich dort die meisten planktologischen Parameter abrupt und gleichzeitig änderten. Dies wurde auf den Einfluß advektiver Prozesse zurückgeführt, die hier offenbar auch eine untypische Vertikalverteilung verursachten.

Zusammenfassend wird betont, daß G.catenata, Gymnodinium A und M.rubrum eine ausgeprägte zirkadiane Wanderung ausführten. Alle drei Arten waren während der Lichtperiode näher an der Oberfläche zu finden als nachts. Die Lichtansprüche von G.catenata waren geringer als die der anderen Arten. Bei hohen Lichtintensitäten wurden die maximalen Konzentrationen dieser Art in der 5-10m oder 10-15m Schicht beobachtet. Der maximale Anteil der Gymnodinium A Population lag dagegen immer in der Oberflächenschicht, der prozentuale Anteil in dieser Schicht unterlag einer deutlichen zirkadianen Periodizität. Für beide Dinoflagellaten gilt, daß während der Lichtperiode der größte Anteil aller Organismen in einer relativ schmalen Schicht versammelt war. Die Wanderung ging vermutlich als 'Band' vor sich; während der Dunkelperiode löste sich dieses Band auf. Anders sah die Vertikalwanderung des Phytociliaten M.rubrum

aus. Die Verteilung über die Tiefe war stets diffuser. Das Vorkommen von M.rubrum beschränkte sich nicht auf die oberen 30m, diese Organismen wurden in in der gesamten trophogenen Schicht (bis 60m) gefunden. Ein großer Teil der Population, besonders in der Tiefe, nahm nicht an der Wanderung teil.

Die Voraussetzung für den Vergleich der prozentualen Vertikalverteilungen der verschiedenen Stationen miteinander in Form einer Zeitreihe war die horizontale Homogenität des Wanderungsverhaltens. Wäre das Wanderungsverhalten an zwei zu vergleichenden Stationen unterschiedlich, dann wäre das veränderte prozentuale Vertikalprofil nicht eine Folge einer zeitlichen Entwicklung, sondern Ausdruck des unterschiedlichen Verhaltens zweier räumlich getrennter Populationen. Bei der obigen Darstellung des Wanderungsverhaltens von G.catenata, Gymnodinium A und M.rubrum wurde davon ausgegangen, daß die prozentualen Vertikalprofile als Zeitserie interpretiert werden können. Eine Möglichkeit, die räumliche Homogenität des Wanderungsverhaltens zu testen, bietet der Vergleich mit den Vertikalprofilen, für welche die Proben von einem anderen Schiff (F.K.Alkor) genommen wurden. Der räumliche Abstand zwischen diesem Schiff und F.K.Littorina war mit ca. 3sm deutlich größer, als der zwischen den Stationen der oben dargestellten Zeitreihen in der Nähe des Drifters (2./3.5. und 26./27.4.). Wie zu erwarten, war die Variabilität aller Parameter zwischen den Schiffen wesentlich höher als die innerhalb der Zeitserie (Littorina). Wenn die Ergebnisse der Probenserie von F.K.Alkor auf dasselbe Wanderungsverhalten von G.catenata, Gymnodinium A und M.rubrum hinweisen, so ist dies ein gutes Indiz dafür, daß das Wanderungsverhalten horizontal wesentlich homogener ist als die Biomassenverteilung. Das Wanderungsverhalten hängt dann erstens nicht direkt von den Konzentrationen der Plankter ab, und zweitens ist das prinzipielle Muster des Wanderungsverhaltens dann im Rahmen der Variabilität zwischen den beiden Schiffen unabhängig von den abiotischen und biotischen Umgebungsbedingungen.

Von F.K. Alkor (verankertes Schiff) liegen vom 2.5. zwischen 5.00 und 23.00 Uhr Proben in 5m Tiefschritten aus den oberen

20m vor (Tab.5.3). Die Migration wurde nicht voll erfasst (nur die oberen 20m).

Für G.catenata bestätigt sich der bereits gewonnene Eindruck über das Wanderungsverhalten. Der Rückzug in die Tiefe unterhalb 5m während hoher Lichtintensitäten war eher noch deutlicher ausgeprägt. Ab 8.00 Uhr befanden sich der Hauptanteil der Zellen in der 5-10m Schicht, um 11.00 und 14.00 Uhr waren unter 10% der Organismen in der obersten Schicht zu finden. Die höchste Konzentration des Tages lag in der 0-5m Schicht um 20.00 Uhr (38%).

Die Verteilung von M.rubrum unterschied sich etwas von der - nach dem bereits hergeleiteten Schema - erwarteten. Um 11.00 und um 14.00 Uhr befanden sich die meisten Organismen dieser Art in der 10-15m bzw. in der 5-10m Schicht und erst ab 17.00 wieder in der obersten Schicht. Um 18.00 Uhr befanden sich 78% der M.rubrum in 0-5m, um 23.00 Uhr noch 64% - um 5.00 und 8.00 Uhr waren es etwa 30% gewesen. Obwohl dies weniger deutlich war als bei als G.catenata, mied M.rubrum offensichtlich über die Mittagszeit die oberste Wasserschicht (0-5m).

Viel weniger deutlich lagen auch für Gymnodinium A die höchsten prozentualen Konzentrationen über die Mittagszeit in der 5-10m Schicht, der Unterschied zu denen in der darüberliegenden Schicht war gering. Ob das Muster für Gymnodinium A sich von dem oben beschriebenen unterschied, kann aufgrund der anderen Probennahmestrategie von F.K. Alkor und der Geringfügigkeit eventueller Abweichungen nicht entschieden werden.

Ein Vergleich des täglichen Vertikalwanderungsverhaltens von G.catenata, Gymnodinium A und M.rubrum an den zwei 3sm voneinander entfernten Orten zeigt somit, daß das Migrationsverhalten in der Horizontalen weniger heterogen verteilt war als die Zellzahlen dieser Arten. Ähnlich wie auch die Zellkonzentrationen in der Wassersäule von G.catenata konstanter waren als die von M.rubrum, so wies auch das Wanderungsverhalten von M.rubrum eine größere Variabilität auf.

Tab.5.3

Prozentuale Vertikalverteilung von G.catenata, Gymnodinium A und M.rubrum während des 2.5. zwischen 5.00 Uhr und 23.00 Uhr: Probennahme von Bord F.K. Alkor.

Tiefe	Zeit	% "Gym"	% <u>G.cat.</u>	% <u>M.rub.</u>
0- 5m	5.00	46	31	30
5-10m		33	35	31
10-15m		14	24	25
15-20m		6	10	14
0- 5m	8.00	34	26	32
5-10m		36	39	29
10-15m		23	27	24
15-20m		7	8	14
0- 5m	11.00	29	7	8
5-10m		36	34	28
10-15m		29	43	41
15-20m		5	16	23
0- 5m	14.00	35	3	13
5-10m		44	46	40
10-15m		18	47	37
15-20m		3	4	10
0- 5m	17.00	44	18	42
5-10m		44	47	44
10-15m		9	32	9
15-20m		3	3	5
0- 5m	20.00	52	38	78
5-10m		36	47	15
10-15m		10	12	4
15-20m		2	3	3
0- 5m	23.00	52	30	64
5-10m		32	47	21
10-15m		13	20	10
15-20m		3	4	5

Tagesperiodizität bei Diatomeen

Auch für die nicht wandernden Diatomeen sind tägliche Änderungen der Vertikalverteilung möglich. Diese sollen anhand der Daten aus der Zeitserie analysiert werden. Bei Diatomeen ist eine Änderung des Verteilungsmusters innerhalb eines Tages durch tageszeitliche Änderungen der Teilungs- und/oder der Sedimentationsrate zu erwarten. An dieser Stelle wird auf die Möglichkeit einer Tagesperiodizität der Teilungsrate bei T.levanderi eingegangen. Die Darstellung der Verteilungsmuster von T.levanderi und Chaetoceros spp. während der 27h am 26./27.4. und am 2./3.5. soll dagegen im Zusammenhang mit der Darstellung der 6-stündigen Sedimentationsraten in Kapitel 6.4 erfolgen.

Für einige Diatomeen sind periodisch auftretene Teilungsphasen beobachtet worden (s.Kap.5.1). Die als "Doppelstadien" gezählten Zellen von T.levanderi sind Zellen, deren Kernteilung bereits abgeschlossen ist, deren Streckenwachstum aber noch nicht stattgefunden hat. Zur Interpretation der Verteilung der "Doppelzellen" ist es notwendig, den Zeitraum, den sie in diesem Stadium verbringen, zu kennen. Bei einigen Diatomeen - z.B. Coscinodiscus und Skeletonema - findet das Streckenwachstum erst unmittelbar vor der nächsten Kernteilung statt, so daß diese Zellen während ihrer Interphase, also den größten Teil der Zeit, im "Doppelstadium" vorliegen. Dies ist bisher für keine der Thalassiosira-Arten bekannt. Dennoch ist die Zeitdauer, die diese Zellen in diesem Stadium verbringen, sehr variabel und von vielen Faktoren abhängig und liegt in der Größenordnung von einem halben Tag (Drebes, Biologische Anstalt Helgoland, pers. Mitteilung).

Die Profile dieser "Doppelstadien", deren Konzentration in 0m und unterhalb von ca. 20m deutlich geringer waren als in der 5-15m Schicht, variierten kaum innerhalb eines Tages. Auch als Prozentsatz der "Einfachzellen" unterlagen diese Teilungsstadien keiner Periodizität. Falls die Kernteilung bei dieser Art also auf bestimmte Zeiträume des Tages beschränkt sein

sollte, so verwischt sich dieser Effekt durch eine nicht konstante Zeitdauer bis zum Streckenwachstum.

5.4 Gedanken zur Anpassung des Phytoplanktons an seine physiko-chemische Umwelt

In diesem Teil werden einige Beobachtungen zur Variabilität der Zellkonzentrationen auf verschiedenen Raum- und Zeitskalen dargestellt, und die Rolle der Turbulenz, und der Ketten- und der Sporenbildung für das Phytoplankton diskutiert werden.

Variabilität der verschiedenen Phytoplanktonarten

Tett und Edwards (1984) schlagen vor, daß "...some physical variations may be of crucial importance to the distribution of particulates in the ocean, giving rise to changes in the concentration of the latter of a magnitude much greater than the underlying physical changes." Demnach wirkten hydrodynamische Prozesse häufig als Auslöser für die Entstehung von Patchiness (horizontal und vertikal) des Phytoplanktons. Verstärkt und verändert werden die Muster dann durch die Reaktion des Planktons auf seine Umwelt.

Da diese Reaktionen artspezifisch sein werden, kann damit gerechnet werden, daß der Grad an Variabilität (der Gradient in der Zellkonzentration über die Zeit oder den Raum) artabhängig sein wird. Dies soll - auf den in dieser Arbeit untersuchten Skalen - überprüft werden.

Bezüglich der generellen Strukturen (zwei Wirbel, Flachwassergebiet und Zunge salzreichen Wassers, s.Kap.4.2) stimmte die physikalische mit der biologischen Patchiness (besonders für Chl.a) am Anfang der Untersuchung gut überein. Nach 3-4 Tagen unterschieden sie sich jedoch. Auch bei einer räumlich detaillierteren Betrachtung (2sm) wird diese Übereinstimmung nicht mehr sichtbar. Zeitweise glichen sich Lage und Größe der Patches verschiedener Arten, aber dies war eher die Ausnahme.

Zum Zeitpunkt der Erstellung dieser Arbeit standen die Daten für eine detaillierte Analyse der horizontalen Variabilität der einzelnen Arten im PEX-Gebiet noch nicht zur Verfügung. Eine erste Abschätzung ergibt, daß die prozentuale Variabilität am 26.4. sowohl entlang der West-Ost-Profile, als auch entlang der Nord-Süd-Schnitte für T.levanderi wesentlich höher war, als die von Chaetoceros spp., A.taeniata, S.costatum und G.catenata. Zehn Tage später hatte die räumliche Variabilität von T.levanderi gleichzeitig mit deren Zellkonzentration deutlich abgenommen. Stark zugenommen hatte die Variabilität von S.costatum und A.taeniata, eine geringe Zunahme der Variabilität wurde bei Chaetoceros beobachtet. Die Zunahme der Biomasse dieser drei Arten war gering. Für G.catenata war sowohl die Biomasse als auch die Patchiness konstant geblieben.

Die vertikale Variabilität war im allgemeinen für A.taeniata am geringsten, für die Dinoflagellaten und für M.rubrum am höchsten; die Konzentrationsänderungen pro Meter betragen bei diesen letzteren Arten zeitweise den Faktor 2 (Kap.5.2). Die vertikale Variabilität von Chaetoceros spp. war höher als die von A.taeniata und geringfügig kleiner als die von T.levanderi.

Die zeitliche Variabilität der Biomasse der einzelnen Arten über die gesamte Untersuchungsperiode (jeweils die 9.00 Uhr Stationen berücksichtigt) war während des ersten Abschnittes für M.rubrum, G.catenata, Chaetoceros spp. und T.levanderi etwa gleich und wesentlich höher als während des zweiten Abschnittes (Kap.4.3). Während dieses Zeitraumes waren die täglichen Änderungen der Zellkonzentrationen für M.rubrum höher als bei den anderen drei Arten. Die zeitliche Variabilität innerhalb eines Tages war, durch Wanderung bedingt, für die Dinoflagellaten und M.rubrum wesentlich höher als für die Diatomeen. Die Muster der Vertikalprofile aufeinanderfolgender Stationen des 2.3./5. wurden in Tabelle 5.4 für die Diatomeen verglichen. Bildlich gesehen wurden für den Vergleich die Profile benachbarter Stationen übereinander gelegt und durch Berechnen der Fläche zwischen den Profilen

deren Unterschiedlichkeit quantifiziert. Im ganzen sind die Profile von T.levanderi am stabilsten, d.h. der geringsten Variabilität unterworfen. Die Patchiness (im Bereich <2sm) scheint für diese Art geringer als für die anderen zu sein (s.a.Tab.AXIIIa, Tab.7.2, Tab.7.5).

Diese von der Art abhängige Variabilität der Zellzahlen auf den verschiedenen Skalen spiegelt das unterschiedliche Reaktionsspektrum der einzelnen Arten auf Änderungen in ihrer Umwelt wider: Änderungen in den Umweltbedingungen einer Zelle können als Reiz gesehen werden. Sowohl die Empfänglichkeit für einen solchen Reiz, als auch die Reaktionsbreite der Zelle darauf sind wahrscheinlich artspezifische Eigenschaften. Hulburt (1983) nennt diese potentielle Variabilität "capacity for change" und zeigt, daß diese für Skeletonema größer ist als für Thalassionema. Er postuliert, daß eine große potentielle Variabilität mit einer breiten potentiellen Reaktionsspanne auf unterschiedliche Umweltbedingungen einhergeht.

Tab.5.4

Prozentuale Unterschiede in den Vertikalprofilen aufeinanderfolgender Stationen. Die Differenz der Flächen der benachbarten Profile als Prozent der jeweils früheren Station. Beispielsweise entspricht für A.taeniata die Differenz der Profile der 9.00 Uhr und der 12.00 Uhr Station (nicht die Differenz der integrierten Werte) 20% von der integrierten Biomasse der 9.00 Uhr Station. Bei völlig identischen Profilen läge dieser Wert bei 0%.

	<u>A.tae.</u>	<u>Chaet.</u>	<u>T.lev.</u>
Stat.-Differ.			
9.00-12.00	20%	93%	21%
12.00-15.00	36%	29%	13%
15.00-18.00	39%	32%	19%
18.00-21.00	18%	19%	10%
21.00-24.00	33%	27%	29%

M. rubrum scheint ein Beispiel für einen Organismus mit einer großen potentiellen Reaktionsspanne zu sein, denn diese Art wird unter den unterschiedlichsten Umweltbedingungen vorgefunden und scheint ein sehr breitgefächertes Verhaltensrepertoire zur Verfügung zu haben. Diese Art ist in gemäßigten Breiten sowohl im Frühjahr als auch im Sommer (Montagnes und Lynn 1988) häufig. M. rubrum ist in ganz unterschiedlichen Systemen, z.B. in Auftriebsgebieten (Lindholm 1985, Smith und Barber 1979) und in Antarktischen Gewässern (Corliss und Snyder 1986) verbreitet. Ferner kommt M. rubrum sowohl als Blütenbegleiter oder als auch als Red-Tide-Organismus vor. Oft, aber nicht immer scheint dieser Organismus tägliche Vertikalwanderungen auszuführen (Lindholm 1985, Dale 1987). Manchmal beschränkt sich sein Vorkommen auf die obersten Schichten, aber er wird auch bis unter die 1% Lichttiefe gefunden (z.B. Lindholm 1985, Leppänen und Brunn 1988).

Innerhalb einer Art scheint der Grad an Variabilität der Konzentrationen bei einigen Arten von deren Konzentration abzuhängen. Die horizontale Variabilität im PEX-Gebiet der "Blütenarten" war bei geringen Konzentrationen geringer als bei hohen (Dybern und Hansen 1989). Dies legt den Schluß nahe, daß die Zusammensetzung der Population einer Art bezüglich des physiologischen Zustandes der Zellen heterogener wird, wenn sie Blütenkonzentrationen erreicht. Dies würde bedeuten, daß sich unter solchen Bedingungen eine Population gleichzeitig z.B. aus sedimentierenden und schwebenden, aus sich teilenden und seneszenten Zellen, als auch aus Sporen oder Ruhestadien bildenden Zellen zusammensetzen würde. Die Verhaltensmuster dieser unterschiedlichen Stadien würden sich überlagern und so zu einer großen Variabilität auch in den Verteilungsmustern der Art führen.

Maximale Konzentrationen von Blütendiatomeen gehen meist mit im Mittel sehr geringen Nitratkonzentrationen einher; daher haben zu dieser Zeit die Konzentrationen der Stickstoffnährsalze, und deren Patchiness großen Einfluß auf die Diatomeen. Folgendes Szenario könnte die Vielfältigkeit der

physiologischen Zustandsformen der blütenbildenden Diatomeen während dieser Phase der Blüte erklären: Micropatches ausreichender Nitratkonzentration erlauben einigen Zellen weiterhin mit hohen Teilungsraten zu wachsen; Micropatches limitierender Nitratkonzentration könnten beispielsweise zum Absterben der Zellen führen und Micropatches mit hohen Ammoniumkonzentrationen würden vielleicht die Sporenbildung der Zellen auslösen. In dieser Phase der Blüte, die gleichzeitig der Anfang des Übergangs zum regenerierenden Sommersystem ist, würde demnach die Patchiness der Stickstoffnährsalze die Verteilungsmuster und besonders die Variabilität der einzelnen Arten maßgeblich mitbestimmen.

Die Rolle der Turbulenz für das Phytoplankton

Während die Wirkung von unterschiedlichen Nährsalzkonzentrationen oder verschiedenen Lichtintensitäten z.B. auf die Wachstumsraten oder die Sporenbildung von Phytoplankton experimentell untersucht werden kann, ist die Wirkung von Turbulenzen unterschiedlicher Intensität kaum beobachtbar. Auch eine in situ Messung der Turbulenzverhältnisse ist routinemäßig nicht möglich. Zudem ist die Beschreibung solcher Turbulenzverhältnisse als Dissipation von physikalischer Energie im Zusammenhang mit deren Einfluß auf das Phytoplankton wenig anschaulich. Trotz dieser technischen Probleme ist den Turbulenzverhältnissen in den letzten Jahren ein wachsender Einfluß auf die Verteilung und Sukzession des Planktons eingeräumt worden (Margalef 1978, Pingree et al. 1978, Levasseur et al. 1984, Lewis et al. 1984b, Tett und Edwards 1984, Estrada et al. 1987).

Der mögliche direkte Einfluß von Turbulenz auf die Verteilung von Partikeln allgemein wurde bereits abgeschätzt (Kap.5.2). Außer auf diese direkte Weise wirkt Turbulenz auch noch indirekt auf Phytoplankton. Durch das Turbulenzklima werden die Fluktuationen z.B. in der Lichtintensität, der die einzelnen Zellen ausgesetzt sind, bedingt. Die Frequenz und Amplitude der Umweltfluktuationen, denen die Zelle durch die

Turbulenz ausgesetzt wird, bestimmt nach dieser Vorstellung die biologische Reaktion (Harris 1980, Legendre 1981). Die verschiedenartigen physiologischen Anpassungen der Zellen an das Turbulenzklima sind so differenziert, daß die Mischungszeiten aus der vertikalen Verteilung solcher Anpassungen geschätzt werden können (Lewis et al. 1984a,b). Auf die Biomasse wirkten sich diese Anpassungen über eine mittlere Teilungsrate aus. Auf diese Weise nähme das Turbulenzklima Einfluß auf die Artenzusammensetzung. Die Tatsache, daß Turbulenz auf die Artenzusammensetzung und Phytoplanktonkonzentration Einfluß ausübt, ist belegt (z.B. Eppley et al. 1978, Alcaraz et al. 1988), wenn auch die Mechanismen und die Art des Einflusses unbekannt bleiben. Weiter müßte sich, wenn das Konzept von Harris (1980) stimmt, die Artendiversität durch das Vorhandensein von Turbulenzen mit unterschiedlichen Frequenzen erhöhen. Dies wird in einem Modell auch von Kemp und Mitch (1979) postuliert. Daraus läßt sich ableiten, daß jede Phytoplanktonart spezifische Anforderungen an das Turbulenzklima haben müßte. Dann wären Turbulenzen ein Faktor, der "Nischenbildung" im Wasser ermöglicht. Diese "Nischen" haben keine räumliche Ausdehnung, sondern sind durch die unterschiedlichen Frequenzen und Amplituden der Fluktuationen anderer Faktoren (wie z.B. Licht, Nährsalzkonzentration) charakterisiert. Eine artspezifische Anpassung an diese Frequenzen würde zu unterschiedlichen Reaktionen auf das vorhandene Turbulenzspektrum führen. Eine Unterscheidung zwischen steno- bzw. "euryturbulenten" Arten könnte die unterschiedliche Spanne der Toleranz des Planktons gegenüber dem Turbulenzspektrum, also den Turbulenzen unterschiedlicher Frequenzen, ausdrücken.

Die wäre ein Beispiel dafür, daß die Skalen der Patchiness eines Parameters nicht mit den Skalen der erzeugenden Prozesse übereinstimmen müssen (Harris 1980, Denman und Powell 1984). Die Verteilung der Biomasse einer Art z.B. im Meterbereich würde durch Turbulenzen im Zentimeterbereich beeinflußt (Harris 1980, Tett und Edwards 1984). Dies hätte zur Folge, daß zur Erklärung der Verteilungsmuster des Phytoplanktons oder der Artenzusammensetzung a) die Frequenz und b) die

Amplitude der Fluktuationen sowie c) das Mittel der Lichtintensität und der Nährsalzkonzentrationen, dem die Zellen ausgesetzt sind, bekannt sein müßten. Dazu müßten die Nährsalzkonzentrationen im Bereich von Millimetern und die Frequenz und Amplitude der Turbulenz bekannt sein. Um diese Wirkung im konkreten Beispiel quantifizieren zu können, müßten die Vielfalt der Turbulenzen und deren Wirkungen schematisierbar und charakterisierbar sein.

Kettenbildung und ihre Funktion

Die Diatomeen sind die einzige Gruppe marinen Phytoplanktons, in der die Bildung von Ketten sehr verbreitet ist. Die artspezifische mittlere Zellzahl pro Kette wird von mehreren Faktoren beeinflusst: Unter anderem wurde für Chaetoceros curvisetus und Skeletonema costatum eine Verkürzung der mittleren Kettenlänge bei starkem Seegang festgestellt (Schöne 1970). In einer anderen Arbeit wurde die Abhängigkeit der Kettenlänge von T. rotula von Temperatur und Lichtstärke belegt (Schöne 1972). Die Kettenlänge nimmt bei allen Arten unabhängig vom Kettentyp mit dem Alter der Population oder unter schlechten Wachstumsbedingungen ab (Smayda 1970, Schöne 1970). Die Länge der einzelnen Ketten ist jedoch nicht vom Alter der Ketten selbst abhängig (Schöne 1970). Bei den meisten Typen von Ketten (eine Ausnahme wurde bei Skeletonema gefunden) geht eine Verlängerung der Ketten mit einer Steigerung der Sinkgeschwindigkeit (bei Abwesenheit von Turbulenzen im Laborversuch) einher (Smayda 1970). Smayda (1970) postuliert, daß Ketten nicht vorrangig der Schweb- oder Sinkregulation dienen, sondern vor allem für die Orientierung im Raum und außerdem für die Eigenrotation eine wichtige Rolle spielen. Diese beiden Faktoren wiederum beeinflussen das Sinkverhalten und die Nährsalzaufnahme. Eine andere Funktion wird der Kettenbildung von Smetacek (1985) zugeschrieben: Seiner Meinung nach sollen Ketten eine entscheidene Rolle bei der Aggregatbildung spielen und so zur sehr schnellen Sedimentation z.B. nach der Frühjahrsblüte beitragen. Die Bedeutung von Ketten als Schutz vor dem Gefressenwerden, ist

umstritten (Smayda 1970, Deason 1980). Dieser Grund kann jedoch nicht von vorangiger Bedeutung sein, da besonders in Frühjahrssystemen wie dem in dieser Arbeit beschriebenen kettenbildene Arten häufig sind, die Zooplanktonkonzentrationen aber so gering, daß die Zellen gerade zu dieser Zeit keinen Fraßschutz benötigen.

In den während der PEX-Studie im antizyklonischen Wirbel gesammelten Proben wurden nur selten Chaetoceros spp. mit mehr als 2 Zellen gefunden. In anderen Teilen des PEX Gebietes wurden dagegen Ketten mit überwiegend 4-5 Zellen gefunden. Für C.ceratosporus, die eine domimierende Art der gezählten Artengruppe ist, wurde von Rines und Hargraves (1984) beobachtet, daß Ketten nur während eines Blütenhöhepunktes vorkommen. Während der Auf- und Abbauphase lagen die Zellen dieser Art offensichtlich nur einzeln oder paarweise vor. Diese Beobachtung bekräftigt, daß die Chaetoceros spp. Blüte während PEX im antizyklonischen Wirbel ihren Höhepunkt überschritten hatte und in der Abbauphase war (s.Kap.4).

Die Länge der Ketten von T.levanderi war während dieser Untersuchung in allen Tiefen und über die Zeit konstant, im Mittel 4-5 Zellen/Kette. Bei diesen Kettentypen muß allerdings mit dem Zerreißen der Ketten durch die Probenbearbeitung gerechnet werden, ohne daß dies im Gegensatz zu den Ketten von Chaetoceros (Kap.2) bemerkt werden würde. Insofern ist nicht auszuschließen, daß die mittlere Kettenlänge in situ größer war.

Die Ketten von A.taeniata wiesen sowohl bezüglich ihrer Länge als auch ihrer Sekundärstruktur große Unterschiede auf: A.taeniata-Ketten kamen in einigen Proben stark aufgerollt vor (Kap.2, Abb.2.7). Dieser veränderte Habitus konnte jedoch nicht mit anderen gemessenen Faktoren in Verbindung gebracht werden. Es wird angenommen, daß es sich bei dieser Form um Vorstadien der Sporenbildung handelt (Brandt und Apstein 1964, Hargrave und French 1983). Ferner sind von dieser Art in der Ostsee dicht gepackte Aggregate gefunden worden (Abbildung in

von Bodungen 1989). Vielleicht ist das Einrollen der Ketten ein Vorstadium zur Aggregatbildung.

Keine der obigen Theorien kann die Bildung der bis zu 16 oder 32 Zellen langen Ketten von Gonyaulax catenata erklären. Dieser Dinoflagellat ist ein regelmäßiger Begleiter der Frühjahrblüten in der Ostsee. Sowohl das Vorkommen während des Frühljahrs als auch die Bildung von Ketten macht G.catenata zu einem Außenseiter unter den Dinoflagellaten, die im allgemeinen hydrographisch stabile, regenerierende Systeme wie z.B. den Sommer bevorzugen (Margalef 1978). Das Auftreten eines kettenbildenen Dinoflagellaten zu der Jahreszeit, zu der auch sonst überwiegend kettenbildene Diatomeen auftreten, suggeriert eine Verbindung zwischen diesem morphologischen Merkmal und den Charakteristika einer Frühjahrblüte. Wie solch ein Zusammenhang aussehen könnte, muß hier offen bleiben.

Bildung von Überdauerungsstadien

Neben der Änderung der Kettenlänge ist die Bildung von Sporen eine weitere morphologische und damit erkennbare Änderung des Zustandes vieler Diatomeen. Ruhesporen sind Überdauerungsstadien für Zeiten ungünstiger Wachstumsbedingungen und werden als Saatpotential besonders der neritischen Diatomeen in temperierten Breiten angesehen (Garrison 1984 und dort zitierte Literatur). Sowohl in Kulturversuchen als auch in situ lösen geringe Nitratkonzentrationen häufig die Sporenbildung aus, welche dem Verschwinden der Population aus den oberen Schichten der Wassersäule vorangeht (Garrison 1984). Durch die höhere Sinkgeschwindigkeit von Sporen gegenüber vegetativen Zellen verlassen diese sehr schnell die oberen Schichten und sinken entweder bis zum Sediment oder zur Pyknokline (Hargrave und French 1983). Von einigen Ciliaten (Reid 1987) und Dinoflagellaten (Dale 1987) ist die Fähigkeit zur Cystenbildung mit ähnlicher ökologischer Bedeutung bekannt.

Viele *Chaetoceros*-Arten bilden morphologisch unterscheidbare Sporen (Garrison 1984). Feldbeobachtungen über deren Bildung und Verhalten sind jedoch widersprüchlich. Pitcher (1986) fand in Sinkstofffallen unterhalb der Thermokline und im Sediment überwiegend Sporen, im Wasser darüber jedoch fast ausschließlich vegetative Zellen verschiedener *Chaetoceros* Arten. Die Sedimentation der Sporen bewirkte die vertikale Trennung beider Stadien. Peinert (1986) fand während des Frühjahrs in 3 Gebieten auf dem norwegischen Schelf bei ausreichenden Nitratkonzentrationen entweder sedimentierte Sporen und keine *Chaetoceros* (weder vegetative Zellen noch Sporen) in der Wassersäule oder aber vegetative Zellen in der Wassersäule und keine sedimentierten Zellen. Offensichtlich bildete im ersten Fall die gesamte *Chaetoceros* spec. Population Sporen, die dann sehr schnell absanken, so daß *Chaetoceros* gänzlich aus der Wassersäule verschwand. Westlich von Irland dagegen fand Peinert (1986) eine Anreicherung von *Chaetoceros* Sporen im Wasser in ca. 100m Tiefe, aber im Gegensatz zu den vegetativen Zellen sedimentierten nur wenige Sporen. Auch in diesem Gebiet waren die Nährsalzkonzentrationen nicht limitierend. In der letzten Phase der Sedimentation einer Frühjahrsblüte in der mittleren Ostsee wurden neben viel amorphem Detritus *Chaetoceros*-Sporen als einzige identifizierbare Partikel gefunden (Peinert 1986). Im Wasser fanden sich kaum noch Vertreter dieser Arten. Eine Herbstblüte von *C. curvisetum*, einer sporenbildenden Art (Garrison 1984), in der Kieler Bucht wurde durch Lichtmangel (Passow 1985) ohne Sporenbildung beendet; die Zellen lösten sich in der Wassersäule auf (Noji et al. 1986). Während der Untersuchung der vorliegenden Arbeit wurden von *Chaetoceros* spp. kaum Dauersporen gebildet, obwohl die Nitratkonzentration unter der Nachweisgrenze lag und der Habitus der Zellen deutlich machte, daß die Population sich in der Endphase befand. In den Sinkstofffallen wurden fast ausschließlich vegetative Zellen dieser Diatomeen gefunden (s.Kap.6.1). Eine der dominierenden Arten der *Chaetoceros*-Gruppe dieser Blüte war *C. ceratosporus* (s.Kap.2.2), deren regelmäßige Sporenbildung im Zusammenhang mit der Abnahme der Zellkonzentration am Ende der Frühjahrsblüte in anderen Gebieten beobachtet wurde (Rines und Hargraves 1984). Eine

Sedimentation von vegetativen Chaetoceros-Zellen in Form von Aggregaten ohne Sporenbildung bei ausreichenden Nitratkonzentrationen wurde von Alldredge und Gotschalk (1988) beobachtet. Offensichtlich kann Nitratlimitierung im Wasser zur Sporenbildung oder zur Sedimentation der vegetativen Zellen führen, beide Prozesse können aber wohl auch durch andere Faktoren ausgelöst werden. Die Sedimentation der vegetativen Zellen, die Sporenbildung und deren Sedimentation scheinen unabhängig voneinander abzulaufen. Einige der Widersprüche in den oben genannten Beobachtungen sind sicher auch darauf zurückzuführen, daß die Chaetoceros-Zellen und Sporen in den genannten Untersuchungen häufig nicht auf die Art bestimmt wurden. Diese verschiedenen Ergebnisse zeigen also die Vielfalt der Reaktionsmöglichkeiten des Planktons und die Schwierigkeiten, Schlußfolgerungen zu ziehen, wenn die zeitliche und vertikale Auflösung schlecht sind und die Arten nicht unterschieden werden können.

Thalassiosira levanderi ist als tychopelagische Art aus der Nordsee bekannt (Drebes 1974). Die benthischen Stadien dieser Art unterscheiden sich morphologisch nicht von den planktischen. T.levanderi ist meist stark mit Detritus behaftet (Drebes 1974). Das dominierende Vorkommen dieser Art während der Frühjahrsblüte läßt Zweifel entweder an der Bestimmung dieser species oder an unserem Verständnis von tychopelagischer Lebensweise aufkommen, denn tychopelagische Arten treten meist nur kurzzeitig, nach einem Sturm, das übrige Plankton begleitend auf.

Sporenbildung, zu der A.taeniata fähig ist (Hargrave und French 1983), wurde während der Untersuchungszeit für diese Art nicht beobachtet. Ebenso wenig konnten Cysten von M.rubrum (Lindholm 1985), G.catenata oder "Gymnodinium A" beobachtet werden.

Wie in diesem fünften Kapitel gezeigt wurde, lassen sich aus den Verteilungsmustern des Phytoplanktons wichtige Rückschlüsse auf dessen Biologie ziehen, wenn die Probennahme hochfrequent und mit hoher räumlicher Auflösung erfolgt.

Ferner wurde gezeigt, daß hydrodynamische Prozesse und biologische Mechanismen die Verteilung von Phytoplankton komplex bestimmen, sodaß nur in Ausnahmefällen von monokausalen Zusammenhängen ausgegangen werden darf. Die Reaktion des Phytoplanktons auf seine Umwelt und die resultierenden Verteilungsmuster sind artspezifisch und wechseln zudem während des Lebenszyklus einer Art. So ist z.B. wichtiger Bestandteil des Lebenszyklus besonders der Diatomeen deren Massensedimentation. Einige Ergebnisse zur Sedimentation wurden in der vorangegangenen Diskussion kurz vorweggenommen; im folgenden Kapitel wird genauer auf die Sedimentation des Phyto- und Protozooplanktons während der Zeitserie der PEX-Studie eingegangen.

6. Sedimentation

In der mittleren Ostsee beendet die Massensedimentation des Phytoplanktons die Fröhjahrsblüten und stellt den größten Verlustprozeß an partikulärem Material aus der euphotischen Zone dar (z.B. Smetacek et al. 1978, Peinert 1986). Der Verlust an autotropher Biomasse durch Grazing ist in diesem Gebiet im Fröhjahr generell sehr gering (Schulz et al. 1978, Schulz et al. 1984) wie auch im Fröhjahr 1986 (Dybern und Hansen 1989). Der Verlust an partikulärer, organischer Substanz durch deren Abbau in gelöste organische Substanz (DOC) ist dagegen nicht zu vernachlässigen. Für die nördliche Ostsee wurde anhand einer Kohlenstoffbilanz einer Fröhjahrsblüte geschätzt, daß ca. 60% der Nettoprimärproduktion sedimentierte und die restlichen 40% je zur Hälfte in gelöster und partikulärer Form in das in das Sommersystem eingingen (Leppänen 1988a).

Im folgenden (Kap.6) soll näher auf die Sedimentation der Fröhjahrsblüte 1986 in der mittleren Ostsee eingegangen werden. Der Schwerpunkt soll dabei auf die qualitativen und kleinskaligen Ergebnisse bezüglich der Sedimentation einzelner Arten gelegt werden, um Informationen zur Rolle ihres Sinkenverhaltens zu gewinnen. Zuerst (Kap.6.1) soll die Menge und Zusammensetzung der im Fröhjahr 1986 sedimentierten Substanz dargestellt und eine Bilanzierung versucht werden. Die Sinkgeschwindigkeit der sedimentierten Partikel wird auf verschiedene Weise abgeschätzt. Artspezifische Sedimentationsmuster im Stundenbereich werden im letzten Teil dieses Kapitels beschrieben.

6.1 Quantität und Zusammensetzung des im Fröhjahr 1986 sedimentierten Materials

Quantität und Qualität des sedimentierten Materials

Die tägliche Sedimentationsrate des Chl.a, des organischen Kohlen- und Stickstoffs und des Trockengewichtes war am

25./26.4. sehr gering; die Sedimentationsphase begann erst am 27./28.4.. Bis zum 29./30.4. waren die Sedimentationsraten in 30 und 60m ähnlich. Danach, während des zweiten Untersuchungsabschnittes, übertraf die Sedimentationsrate in 60m Tiefe jene in 30m deutlich. Die tägliche Sedimentationsrate dieser Parameter lag in beiden Tiefen während des zweiten Untersuchungsabschnittes höher als während der ersten Periode (Tab.6.1a).

Tab.6.1 a)

Sedimentationsraten (ng/m²/d)

Datum	POC			PON			Chl.a			TG		
	30m	60m	60m	30m	60m	60m	30m	60m	60m	30m	60m	60m
	DI	DI	DII	DI	DI	DII	DI	DI	DII	DI	DI	DII
25/26.4	15			3			0.2			69		
26/27.4	446		64	77		11	10.2		1.5	2400		341
27/28.4	206		219	33		32	4.3		4.8	1033		1135
28/29.4	256		326	42		57	6.4		9.4	1447		1424
30/1.5	494	700	407	75	108	56	12.3	15.8	7.9	2610	3605	
1/2.5	342	681	525	49	107	73	5.8	12.6	11.7	1595	3385	
2/3.5	404	1024	863	63	159	111	7.8	22.6	22.2	1963	5409	
3/4.5	566		680	70		76	9.2	15.3	17.1			

b)

Datum	C:N			TG:Chl.a			C:Chl.a			TG:POC		
	30m	60m	60m	30m	60m	60m	30m	60m	60m	30m	60m	60m
	DI	DI	DII	DI	DI	DII	DI	DI	DII	DI	DI	DII
25/26.4	5.3			345			77			4.5		
26/27.4	6.8		6.8	235		227	44		43	5.4		5.3
27/28.4	7.3		8.0	240		236	48		46	5.0		5.2
28/29.4	7.1		6.7	226		151	40		35	5.7		4.4
30/1.5	7.7	7.6	8.5	212	228		40	44	52	5.3	5.2	
1/2.5	3.1	7.4	8.4	275	269		59	54	45	4.7	5.0	
2/3.5	7.5	7.5	9.1	252	239		52	45	39	4.9	5.3	
3/4.5	9.4		10.4				62		40			

Tab.6.1

a) Tägliche Sedimentationsraten biochemischer Parameter. Direkt gemessen mit den Fallen mit vierundzwanzigstündigem Sammelintervall (DI) und die auf 24h aufsummierten Werte aus den Fallen mit sechs-Stunden-Sammelintervall (DII). b) Verhältnisse der in a) aufgeführten Parameter zueinander.

Qualitativ (wie aus den C:N-, TG:Chl.a-, C:Chl.a-, TG:POC-Verhältnissen zu ersehen) ähnelte sich das Material aller Fallen über die Zeit und die Tiefe. Die einzige Ausnahme bildeten die Sinkstoffe aus der 30m Falle vom 25./26.4. (Tab.6.1b). Der geringere Anteil an Chl.a bestätigt die These, daß die Sedimentationsphase der Blüte erst nach diesem Zeitpunkt einsetzte.

Die C:N-, TG:Chl.a-, C:Chl.a-, TG:POC-Verhältnisse (Tab.6.1) weisen darauf hin, daß die sedimentierte Substanz insgesamt sehr arm an altem Detritus oder resuspendiertem Material gewesen sein muß und nach dem 25./26.4. von Phytoplanktonzellen dominiert wurde, wie auch die mikroskopische Auswertung bestätigte. Solche niedrigen Werte der oben genannten Verhältnisse sind typisch für die erste Phase der Sedimentation von Frühjahrsblüten. In späteren Phasen liegen diese Werte generell wesentlich höher. Während der zweiten Sedimentationsphase der Frühjahrsblüte 1975 wurden z.B. bei immer noch hohen Sedimentationsraten Verhältnisse von C:N=13:1, TG:Chl.a=200:1, C:Chl.a >7:1 und TG:POC=500:1 (Tab.6.4) gemessen (Smetacek 1975). Die hohen Werte der Verhältnisse aus dem Jahr 1982 bestätigen (Tab.6.4), daß die Untersuchung 1982 während der letzten Phase der Frühjahrs sedimentation stattfand. Die Untersuchung 1986 dagegen hat nur die erste Phase der gesamten Frühjahrs sedimentation erfaßt.

Die Sinkstoffe waren viel einheitlicher als die suspendierten partikulären Substanzen, wie ein Vergleich der C:N-, TG:Chl.a-, C:Chl.a-, und TG:POC-Verhältnisse des sedimentierten Materials mit dem suspendierten ergibt (Tab.6.1b und 6.2). Nicht alle Partikel sedimentierten gleichermaßen, sondern selektiv solche mit geringen Werten in den oben genannten Verhältnissen.

Zur weiteren qualitativen Charakterisierung des Materials wurde an einigen der Fallen- und Wassersäulen- Proben die Pigmentzusammensetzung mittels HPLC bestimmt: Die sowohl in den Proben der Wassersäule als auch in denen der 30 und 60m

Tab.6.2

Wassersäulenproben (ng/m³)

Datum/Tiefe	POC	PON	Chl.a	TG	C:N atomar	TG:Chl.a	C:Chl.a	TG:POC
26.4.; 18.00								
0	743	102	12.6	3480	8.5	274	59	4.7
10	739	101	12.4	2660	8.5	215	60	3.6
20	445	71	10.7	1910	7.3	179	42	4.3
60	262	41	3.4	1180	7.5	347	77	4.5
30.4.; 9.00								
0	498	61	5.9	4160	9.5	705	84	3.4
12	407	58	6.3	3520	8.2	559	65	8.6
20	347	49	6.1	2240	8.3	367	57	6.5
40	335	50	7.5	2310	7.8	308	45	6.9
70	161	12	1.4	1530	15.7	1093	115	9.5
4.5.; 6.00								
0	361	44	3.2		9.6		113	
10	341	40	3.7		9.9		92	
30	210	24	3.3		10.2		64	
60	128	14	1.6		10.7		80	

Tab.6.2

Dieselben Parameter wie in Tab.6.1 für die suspendierten Partikel in diskreten Tiefenstufen.

Fallen gefundene Pigmentzusammensetzung entspricht der einer Diatomeenkultur. Die Konzentration der Pigmente der anwesenden Dinoflagellaten und von Mesodinium rubrum sind offensichtlich vernachlässigbar niedrig im Vergleich zu denen der Diatomeen. Neben Chl.a, Chl.c und deren Umbauprodukten (Chlorophyllide a+c) befanden sich Fucoxanthin, Diatoxanthin und Diadinoxanthin sowie β -Carotin in den Proben. Andere Pigmente waren nicht oder nur in Spuren vorhanden. Nach neueren Erkenntnissen kann aus der Abwesenheit von Phaeopigmenten in den Proben jedoch nicht sicher auf das Fehlen von Abbauvorgängen (durch Fraß oder Bakterien) geschlossen werden (Klein et al. 1986, Conover et al. 1986).

Bei der spektrophotometrischen Chl.a Bestimmung beeinflussen auch andere Pigmente neben dem Chl.a das Ergebnis. Das

Verhältnis $\text{Chl. a}_{\text{spekt.}}$ zu $\text{Chl. a}_{\text{HPLC}}$ liegt aus folgenden Gründen über eins: Zum Einen wird die spektrophotometrische Bestimmung durch die Anwesenheit von Chl. b oder Phaeopigmenten beeinflusst. Diese Beeinflussung kann im vorliegenden Fall ausgeschlossen werden, da diese beiden Pigmente in den Proben nicht vorkamen. Ferner gehen die mit der HPLC getrennt gemessenen Chlorophyllide fast doppelt so stark, wie es ihrer Konzentration entspräche in die nach der spektrophotometrischen Methode gemessene Chl. a Konzentration mit ein. Die Chlorophyllide sind Ab- oder Aufbauprodukte der Chlorophylle.

Das Verhältnis zwischen der mit der spektrophotometrischen Methode bestimmte Chl. a Konzentration und der mit der HPLC gemessenen lag für die Werte aus der Wassersäule im Mittel bei $\text{Chl. a}_{\text{spekt.}} : \text{Chl. a}_{\text{HPLC}} = 2.09 \pm 0.17$ (95% Niveau, $n=12$). Im Fallenmaterial lag dieses Verhältnis im Mittel deutlich niedriger: $\text{Chl. a}_{\text{spekt.}} : \text{Chl. a}_{\text{HPLC}} = 1.31 \pm 0.14$ (95% Niveau, $n=25$). Dieses niedrigere Verhältnis in den Fallenproben (1.3 statt 2.1) könnte durch eine höhere Chlorophyllid-Konzentration in den Wasserproben hervorgerufen werden. Dies wiederum könnte eine Materialeigenschaft oder ein durch die Filtration verursachtes Artefakt sein. Deutlich wird aber, daß das sedimentierte Material sicher nicht stärker im Abbau begriffen war als die Partikel im freien Wasser. Bei einer Bilanzierung (s. weiter unten) muß berücksichtigt werden, daß die spektrophotometrischen Chl. a Messungen den Chl. a Gehalt des suspendierten Materials im Vergleich zum sedimentierten eventuell überbestimmen.

Die mikroskopischen Analysen des Fallenmaterials ergaben, daß mit Ausnahme des 25./26.4. die Diatomeen Thalassiosira levanderi und Chaetoceros spp. dieses bei weitem dominierten ($\approx 95\%$ der gesamten Zellzahlen). Auch Achnantes taeniata, Thalassiosira nordenskiöldii und T. baltica wurden in den Fallen gefunden. Nicht sedimentiert waren Mesodinium rubrum, Gonyaulax catenata, und Gymnodinium A. Die Sedimentationsraten - wie in den Tagesfallen gemessen - von Thalassiosira levanderi und Chaetoceros spp. werden in Abbildung 6.1a-c und Tabelle 6.3 dargestellt. Die tägliche Sedimentationsrate von

T.levanderi stieg während der Untersuchungszeit von $1 \cdot 10^9$ auf $22 \cdot 10^9$ Zellen/m²/d, die von Chaetoceros spp. von $0.7 \cdot 10^9$ auf $19 \cdot 10^9$ Zellen/m²/d.

Tab. 6.3

Tägliche Sedimentationsraten des Phytoplanktons (10^9 Zellen/m²/d)

Datum	T.lev. "einf."			T.lev. "dop."			Chae. "nor"			Chae. "schw"			Chae. "ges."		
	30m	60m	60m	30m	60m	60m	30m	60m	60m	30m	60m	60m	30m	60m	60m
	01	01	011	01	01	011	01	01	011	01	01	011	01	01	011
25/26.4	0.089		0.903	0.002		0.035	0.072		0.670	0.007		0.049	0.379		0.719
26/27.4	4.988			0.307			5.863			0.307			6.170		
27/28.4	2.369			0.088			3.408			<0.001			3.408		
28/29.4	3.361			<0.001			5.158			0.049			5.199		
30/1.5	6.390	9.458	8.255	<0.001	<0.001	<0.001	4.460	6.742	5.834	1.124	2.435	1.960	5.584	9.177	7.794
1/2.5	3.400	8.806	10.651	<0.001	<0.001	<0.001	2.380	7.929	5.398	1.175	2.862	3.076	3.555	10.791	8.464
2/3.5	3.919	15.630	22.854	<0.001	<0.001	<0.001	2.917	11.723	10.373	0.473	6.385	9.050	3.390	18.108	19.423
3/4.5	4.428	13.170	9.375	<0.001	<0.001	<0.001	2.300	7.792	3.894	0.955	2.192	0.296	3.255	9.984	4.190

Tab. 6.3

Tägliche Sedimentationsraten der verschiedenen Kategorien von T.levanderi und Chaetoceros spp. (s. Abbkürzungsverzeichnis).

Auffällig war, wie detritusarm und bakterienfrei (mikroskopische Untersuchung) alle Proben waren. Eine so weitgehende Abwesenheit von Detritus ist bei Fallenproben außergewöhnlich. Der Anteil der "kaputten" Zellen von Chaetoceros spp. in den Fallen war im zweiten Zeitraum höher als im ersten. Sporen von Chaetoceros spp. wurden in den Fallen weniger als in der Wassersäule gefunden. Dieser Befund ist aber wegen der geringen Anzahl an Sporen nicht als signifikant zu bewerten. Während die sedimentierten Chaetoceros spp. dem Habitus nach denen im Wasser glichen, kamen die Thalassiosira levanderi in den Fallen nur einzeln, im Wasser dagegen meist in Ketten mit durchschnittlich fünf Zellen vor. Teilungsstadien, bzw. die "Doppelzellen" von

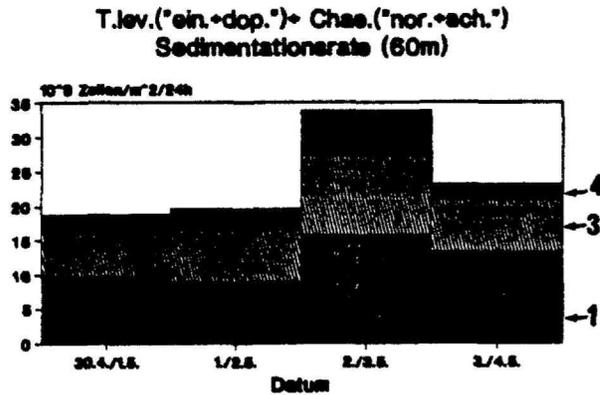
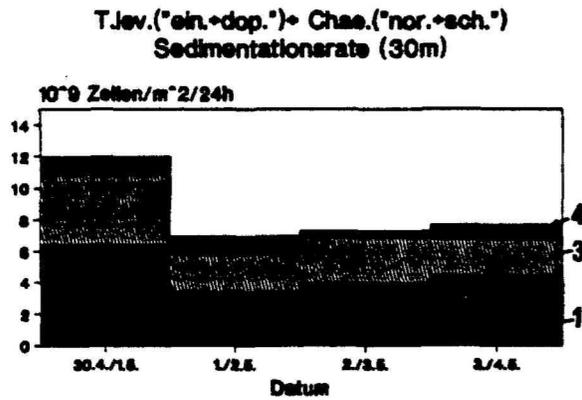
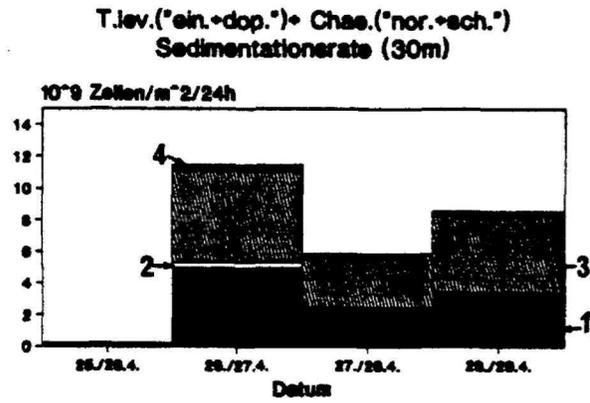


Abb. 6.1

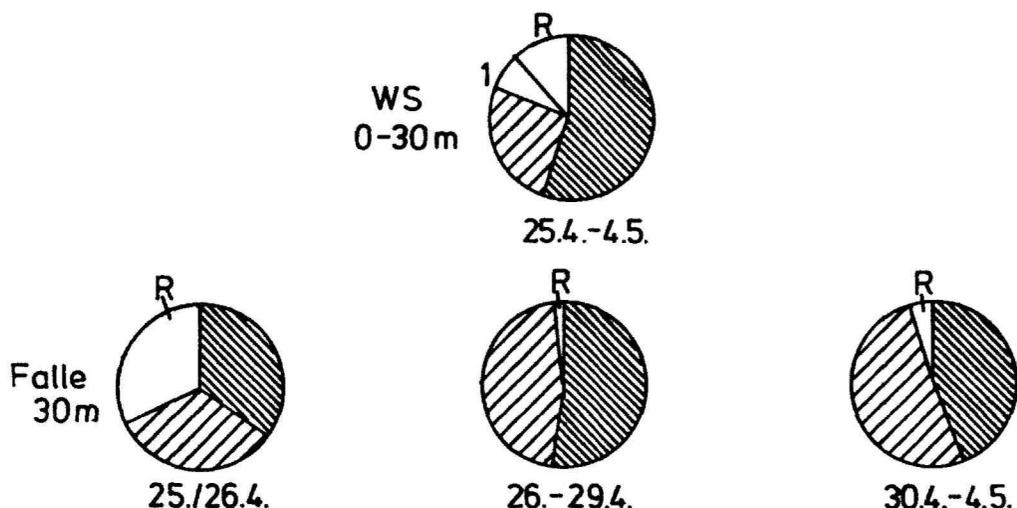
Tägliche Sedimentationsrate von *T.levanderi* "Einfachzellen" = (1), "Doppelzellen" = (2) und *Chaetoceros* "normal" = (3) und "schwarz" = (4). a) in 30m; vom 25./26.4. bis 28./29.4.; b) in 30m; vom 30.4/1.5. bis 3./4.5. und c) in 60m; vom 30.4/1.5. bis 3./4.5. (Skalenänderung!).

Thalassiosira levanderi kamen nur in den Sinkstoffen aus 30m Tiefe der ersten Tage vor und waren sonst in den Fallen nicht vorhanden.

Das Fehlen der "Doppelzellen" von Thalassiosira levanderi in den Fallenproben weist darauf hin, daß dieses Stadium von Thalassiosira levanderi nicht sinkt, und daß die "Doppelzellen" in den Fallen nicht neu gebildet werden. Falls diese Stadien sinken würden, müßte spätestens drei Stunden nach Erreichen der Falle die Teilung beendet sein, also jeweils zwei "Einzelzellen" vorliegen. Diese Zeitdauer von etwa drei Stunden leitet sich aus der Tatsache ab, daß auch in den Fallengläsern, die direkt nach der sechsstündigen Inkubationszeit geborgen wurden, keine "Doppelzellen" gefunden wurden. Da die Zeit, die die Zellen in diesem "Doppelstadium" verbringen, jedoch weit über 3h liegt (wie weiter unten hergeleitet wird), ist es eher wahrscheinlich, daß dieses Stadium der T.levanderi Population nicht oder kaum sinkt.

Ein Vergleich der prozentualen Zusammensetzung des sedimentierten und suspendierten Phytoplanktons zeigt, daß die Sedimentationsrate von Thalassiosira levanderi deutlich höher als die von Chaetoceros spp. war (Abb.6.2): Während Thalassiosira levanderi im Wasser (0-30m) sehr konstant etwa 26% (nur "Einfachzellen") bzw. 33% ("Einfach-"+"Doppelzellen") und Chaetoceros spp. 55% der Zellen ausmachte, wurden in den 30m Fallen nach dem 25./26.4. 45-50% von T.levanderi und 45-52% von Chaetoceros spp. gestellt. Noch deutlicher wird die Verschiebung der Verhältnisse zwischen Wasser- und Fallenproben beim Vergleich auf Phytoplanktonkohlenstoffbasis und beim Vergleich der 60m Wassersäulen mit den entsprechenden Fallen. Abbildung 6.2b zeigt die prozentuale Zusammensetzung auf Kohlenstoffbasis für die 60m Wassersäule und die 60m Falle des zweiten Abschnittes: Chaetoceros spp. und T.levanderi dominierten die Biomasse im Wasser mit durchschnittlich je über 40%. In der Falle stellte T.levanderi den größeren Anteil mit 64%, die Biomasse von Chaetoceros spp. belief sich dagegen nur auf 34%.

% Zusammensetzung der Phytoplanktonzellzahlen



% Zusammensetzung des Phytoplanktonkohlenstoff
Ø 30.4.-4.5.

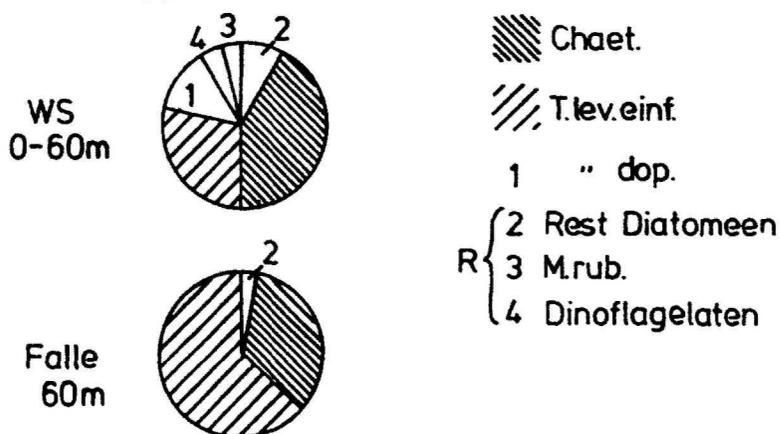


Abb. 6.2.

Vergleich der mittleren Zusammensetzung des Phytoplanktons im suspendierten und sedimentierten Material a) in 30m auf Zellzahlbasis und b) in 60m auf Kohlenstoffbasis. Da sich die Zusammensetzung des Fallenmaterials während des ersten Tage, bei Beginn der Sedimentationsphase änderte, werden diese Tage einzeln dargestellt.

Wie sich bereits aus der veränderten Zusammensetzung zwischen suspendiertem und sedimentiertem Material ableiten läßt, ist die tägliche relative Sedimentationsrate (= tägliche Sedimentationsrate als % vom Bestand im Wasser) für jede Art unterschiedlich. Am 25./26.4. war die relative tägliche Sedimentationsrate aller Diatomeen <1%. Ab dem 27./28.4. läßt sich - in beiden Tiefenstufen - ein Anstieg der relativen Sedimentationsrate von Thalassiosira levanderi und Chaetoceros spp. ersehen. Bis zum 29.4. stieg die relative tägliche Sedimentation von Thalassiosira levanderi von <5% auf 15% und von Chaetoceros spp. von <1% auf 10%. Ein weiterer Anstieg während des zweiten Abschnittes führte zu einer täglichen Sedimentation von T.levanderi von 30% des Bestandes in 30m bzw. 55% in 60m. Die entsprechenden Raten für Chaetoceros spp. waren 13% und 25%. Nicht ganz so hoch, aber noch immer deutlich höher als die entsprechenden Raten von Chaetoceros spp., berechnen sich die relativen Sedimentationsraten von Thalassiosira levanderi, wenn für die "Doppelzellen" im Wasser zwei Zellen berechnet werden. T.nordenskiöldii und T.baltica wiesen eine tägliche relative Sedimentation von <10%, meist <5%, auf. Von der Achnantes taeniata-Population sedimentierte weniger als 1% pro Tag. Für Copepodenfaeces, die sowohl im Wasser als auch im Fallenmaterial sehr selten waren, wurde eine relative Sedimentation von meist <20% gefunden, dieser Wert variierte jedoch sehr stark, sodaß vereinzelt Werte von >100% errechnet wurden.

Artspezifische relative Sedimentationsraten können zwei Ursachen haben. Entweder die Sinkgeschwindigkeit der Zellen ist artspezifisch oder der Anteil sinkender Zellen von der Gesamtpopulation ist für die jeweiligen Arten unterschiedlich. Im ersten Fall wird gleiches, im zweiten unterschiedliches Verhalten aller Zellen einer Art vorausgesetzt.

Voraussetzung für eine Bilanzierung

Einer Bilanzierung der Sedimentation soll eine Wertung der quantitativen Ergebnisse an Hand der qualitativen Information vorausgehen:

Obwohl die Sinkstoffe nicht in situ konserviert wurden, wird davon ausgegangen, daß die gemessenen Sedimentationsraten nicht aufgrund von Degradation unterschätzt wurden. Die von unterschiedlich langen Einsatzzeiten der Fallen unabhängig niedrigen C:Chl.a Verhältnisse zeigen, daß sedimentiertes Chl.a nicht in nennenswerten Mengen abgebaut worden ist. Bei einer Degradation von Chl.a in den Fallen hätte das C:Chl.a-Verhältnis in der Serie der Mehrfachfallen, in der das Material des ersten Glasses 142h und das des letzten weniger als 6h in der Falle war, abnehmen müssen. Der Eindruck, daß das Material in den Fallen kaum abgebaut wurde, konnte von den Ergebnissen der Pigmentbestimmung (mittels HPLC) und den mikroskopischen Analysen bestätigt werden.

Die Sedimentation des 25./26.4. unterschied sich durch die sehr geringen Sedimentationsraten, die andere Artenzusammensetzung und die unterschiedlichen C:Chl.a-, C:N- und TG:Chl.a-Verhältnisse von der Sedimentation der anderen Tage. Die Sedimentationsphase der beobachteten Blüte begann erst am 26./27.4., so daß eine Bilanzierung erst ab diesem Datum beginnt.

Der 26./27.4. fällt durch die viel höhere Sedimentationsrate in 30m als in 60m Tiefe auf. In Hinblick auf die C:N-, TG:Chl.a-, C:Chl.a-, und TG:POC-Verhältnisse ähnelte sich die sedimentierte Substanz beider Tiefen auch an diesem Tag und unterschied sich deutlich von dem suspendierten Material. Ein Unterschied in der Zusammensetzung des am 26./27.4. in 30m sedimentierten Materials zu dem aus den 60m Fallen, läßt sich jedoch im Verhältnis von T.levanderi (einzeln):Chaetoceros spp. ("normal") ablesen. Dieses Verhältnis lag am 26./27.4. in 30m bei 0.6-0.7, statt wie in 60m Tiefe oder wie an den anderen Tagen bei 1.3 (median, n=33). In Hinblick auf dieses

Merkmal war das in 30m sedimentierte Material des 26./27.4. dem suspendierten Material (median = 0.5, n=28) ähnlicher als dem der übrigen Fallen. Ein weiteres Indiz für eine Abweichung des am 26./27.4. in 30m sedimentierten Materials ist das Vorkommen von "Doppelstadien" der T.levanderi Population in dieser Falle. Diese größere Ähnlichkeit des am 26./27.4. in 30m sedimentierten Materials mit dem suspendierten Material, was die Partikel der Größenklasse um 15µm betrifft, könnte daraufhin deuten, daß die Falle an diesen Tag überfangen hatte.

Ab dem 27./28.4.-29./30.4. waren die Sedimentationsraten beider Tiefen gleich; während der zweiten Untersuchungsperiode (30.4.-4.5.) lag die Sedimentationsrate in 60m immer wesentlich höher als die in 30m Tiefe. Die Strömungsgeschwindigkeit in 30 und 60m war in etwa gleich, sodaß deren Einfluß auf die Fängigkeit der Fallen in beiden Tiefen identisch gewesen sein mußte. Die qualitative Ähnlichkeit des Materials aus der 30m und aus der 60m Falle unterstützt die These, daß in diesem Zeitraum die Fängigkeit der Fallen beider Tiefen gleich war.

Die während dieses zweiten Abschnittes mit der Tiefe ansteigende Sedimentationsrate kann nicht durch den Eintrag von resuspendiertem Material in die tiefere Falle erklärt werden. Die permanente Halokline bildete eine effektive Barriere gegen den Eintrag aus Tiefen unter 70m. Zudem würde resuspendiertes Material einerseits unter dem Mikroskop erkennbar sein und sich außerdem in höheren C:N-, C:Chl.a- und TG:Chl.a-Werten niederschlagen. Folglich wird davon ausgegangen, daß die während des zweiten Fahrtabschnittes in 60m höheren Sedimentationsraten kein Artefakt sind. Vielmehr müssen in diesem Zeitraum zusätzlich Zellen aus der 30-60m Schicht sedimentiert sein. In der Wassersäule lag das Biomassemaximum der sedimentierenden Arten zu dieser Zeit unterhalb 30m, d.h. unterhalb der oberen Sinkstoffalle.

Tab.6.4.

Vergleich der während der Frühjahrssedimentation 1975, 1982 und 1986 in der mittleren Ostsee sedimentierten Substanz:

Frühjahr	1975	1982	1986
Gesamtsedimentation			
POC (g/m ²)	6	8-11	??
Qualität			
C:N	7-13	>8	6-8
C:Chl.a	80-200	>100	40-60
TG:C	7	-	5
TG:Chl.a	500	-	250
Maximale Sedimentationsraten (mg/m ² /d)			
POC	300	80	1000
Chl.a	6	0.8	22
TG	1500	350	5000

1975: Untersuchungsdauer: 34 Tage, Hauptsedimentationsphase
(Smetacek et al. 1978)

1982: Untersuchungsdauer: 14 Tage, Ende der Sedimentationsphase, gesamt Sedimentation über Stickstoffbilanz abgeschätzt (Peinert 1986)

1986: Untersuchungsdauer: 10 Tage, Beginn der Sedimentationsphase (diese Arbeit)

Während der 10-tägigen PEX-Untersuchungen sedimentierten insgesamt 3-4 g POC/m². Es kann jedoch nicht davon ausgegangen werden, daß die Sedimentationsphase der Blüte im untersuchten Gebiet beim Beenden der Untersuchung am 4.5.86 abgeschlossen war. Die täglichen Sedimentationsraten waren sehr hoch, die maximalen täglichen Sedimentationsraten von 22 mg Chl.a/m²/d und 1 g C/m²/d übertrafen die maximalen täglichen Sedimentationsraten von 6 mg Chl.a/m²/d und 0.3 g

C/m²/d im Jahre 1975 im selben Gebiet bei weitem (Smetacek et al. 1978) (Tab.6.4). Die hohen Sedimentationsraten 1986 wurden im Gebiet des antizyklonischen Wirbels gemessen. Es ist anzunehmen, daß die Sedimentationsraten außerhalb dieses Wirbels geringer waren, da die maximale Diatomeenbiomasse bei Beginn der Sedimentationsphase dort auch geringer war.

Tab.6.5

Sedimentationsraten in 30 und 60m Tiefe im Gebiet des antizyklonischen Wirbels während der Untersuchungsperiode (alle Angaben in mg/m²). Die Sedimentationsraten am 25./26.4. waren vernachlässigbar, eine Einbeziehung in den ersten Abschnitt würde die Sedimentationsraten für diesen Abschnitt nicht ändern, aber das Zeitintervall auf 96h erhöhen. Für die Berechnung der Werte über die gesamte Untersuchungszeit (26.4.-4.5.) wurden die zwischen dem 29.4. und 30.4. fehlenden Sedimentationsraten durch lineare Interpolation ermittelt.

Wassertiefe	Abschnitt I	Abschnitt II	Abschnitt I+II
	26.4.-29.4.	30.4.-4.5.	26.4.-4.5.
<u>30m</u>	72h	96h	192h=8Tage
TG	5000	-	-
Chla	21	35	64
POC	908	1806	3100
PON	152	257	466
<u>60m</u>			
TG	3000	-	-
Chla	15	66/61	89
POC	609	2475	3500
PON	100	316	472

Bilanzierung und Berechnung von Wiederfundraten

Die gesamte Sedimentation betrug 3-4g POC pro m^2 bzw. 90 mg Chl.a pro m^2 (Tab.6.5). Die Primärproduktion betrug im selben Zeitraum 12-14 g C/ m^2 (s.Anhang Tab.AXI). Die tägliche relative Sedimentationsrate von POC berechnet sich mit durchschnittlich 5%. Während des gesamten Zeitraumes sedimentierte 1/5 bis 1/3 der Produktion.

Da jedoch der Zeitraum, auf den sich diese Berechnung bezieht, vom biologischem Standpunkt aus willkürlich gewählt ist, sind diese Werte von geringer Aussagekraft. Der Beginn der Untersuchung fällt mit dem Anfang der Sedimentation der Frühjahrsblüte zusammen, aber beendet wurden die Messungen inmitten dieser Phase. Die tägliche Primärproduktion nahm über die Zeit ab, die Sedimentationsrate dagegen zu. Da damit zu rechnen ist, daß sich dieser Trend fortsetzte, würde der Anteil der sedimentierten Substanz an der primärproduzierten bei einer Bilanzierung der gesamten Frühjahrsphase wesentlich über 30% liegen. Der Verlust an partikulärem, primärproduziertem Kohlenstoff durch Sedimentation liegt während des Frühjahrs in der Ostsee zwischen 30% und 60% (Leppänen 1988b). Der Autor geht davon aus, daß die niedrigeren Werte Unterschätzungen sind.

Die Berechnung der Wiederfundrate, also ein Vergleich zwischen der Menge an sedimentiertem Material mit der partikulären Substanz, die in der gleichen Zeiteinheit aus dem Wasser verschwand, ermöglicht Aussagen über das Sedimentationsverhalten einzelner Arten. Solch eine Berechnung soll anhand der Daten des zweiten, hydrographisch homogeneren Fahrtabschnittes versucht werden. Für Chl.a ergibt sich folgendes Bild: Zwischen dem 30.4. und dem 4.5. nahm die Chl.a Menge in den oberen 30 bzw. 60m um 64 bzw. 141 mg Chl.a/ m^2 ab (Abb.6.3). Rechnet man die ca. 160-180 mg Chl.a/ m^2 , die in dieser Zeit durch Photosynthese entstanden, dazu (errechnet mit einem C:Chl.a=45, s.auch Tab.6.1, Tab.6.2), so ergibt sich ein Gesamtverlust an Chl.a von ca. 300mg Chl.a/ m^2 in der 60m Wasserschicht. Nur ca. 60mg Chl.a/ m^2 wurden dagegen während

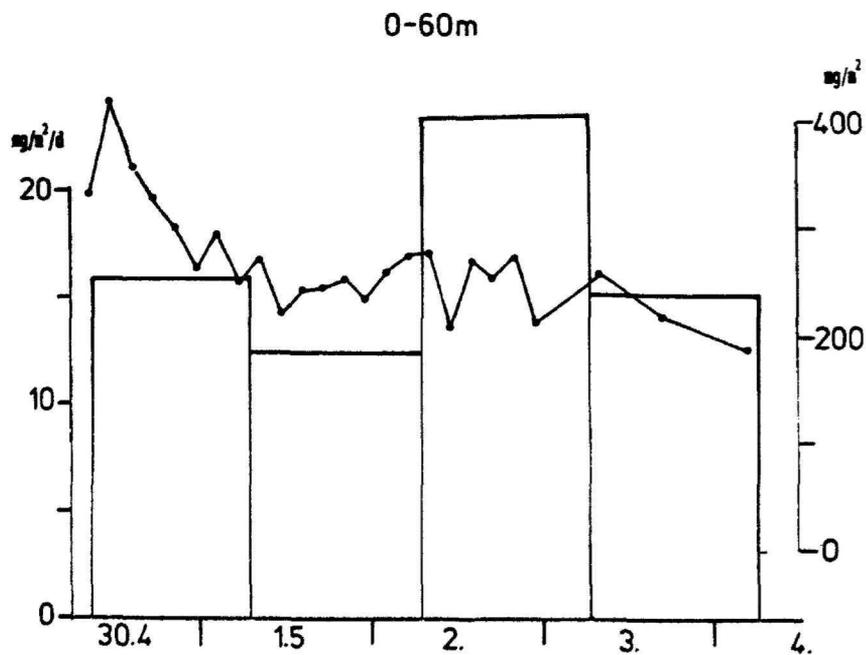
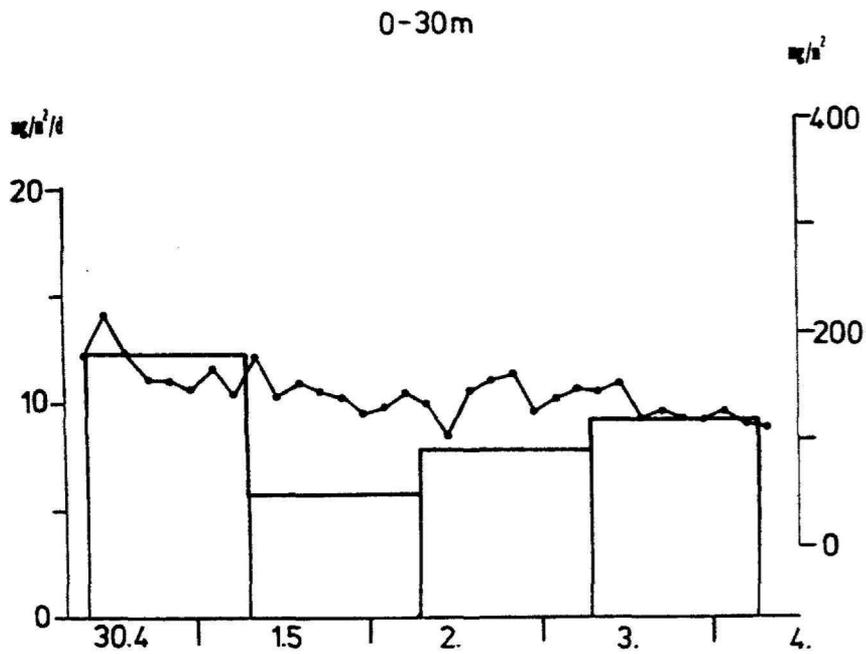


Abb.6.3

Die tägliche Sedimentationsrate von Chl.a und der Bestand über der Falle während des zweiten Untersuchungsabschnittes in a) 30m und b) 60m.

dieses Zeitintervalls in der 60m Falle gesammelt und 35mg Chl.a/m² in der 30m Falle. Die Wiederfundrate an Chl.a betrug demnach in der 60m Falle 20%, bzw. 40%, wenn die Primärproduktion nicht berücksichtigt wird. Wie bereits gezeigt, sind eventuell die spektrophotometrisch gemessenen Chl.a Konzentrationen im Wasser um etwa den Faktor 2.1 und in der Falle um den Faktor 1.3 zu hoch. Wird die oben aufgeführte Bilanz an Hand dieser Faktoren korrigiert, so ergibt sich für die oberen 60m eine Wiederfundrate von 21% bei Berücksichtigung und 68% bei Vernachlässigung der Primärproduktion.

Ganz anders sieht eine entsprechende Berechnung auf Zellzahlbasis aus. Der Bestand von Chaetoceros spp. nahm zwischen dem 30.4., 9.00 Uhr und dem 4.5., 6.00 Uhr kontinuierlich um insgesamt 53 *10⁹ Zellen/m² ab, davon waren 3.5 *10⁹ Zellen/m² "schwarze" Zellen. Im selben Zeitraum wurden 48 bzw. 40 *10⁹ Zellen/m² (Ergebnisse der 2 in 60m treibenden Fallen) mit einem Anteil an "schwarzen" von jeweils 14 *10⁹ Zellen/m² gefangen (Abb.6.4b). Die Wiederfundrate der Chaetoceros Zellen lag also bei 80-90%.

Für T.levanderi ergibt sich folgendes Bild: Zwischen dem 30.4., 9.00 Uhr und dem 4.5., 6.00 Uhr betrug die Differenz des Bestandes 25 *10⁹ Zellen/m² (Abb.6.4b). Etwas erschwert wird diese Berechnung durch die leichte Biomassezunahme am 30.4.. Diesem Verlust von 25 *10⁹ Zellen/m² stehen 47 bzw. 51*10⁹ Zellen/m² in den Fallen (60m) gesammelte Zellen gegenüber, was einer Wiederfundrate von 190-200% entsprechen würde. Da eine Vermehrung der sedimentierten Zellen in den Fallen ausgeschlossen werden kann - es wurden keine Teilungsstadien in den Fallen gefunden - war die Wachstumsrate dieser Population, oder einer Subpopulation, bei gleichzeitiger hoher Sedimentationsrate offenbar recht hoch.

Es besteht also eine große Diskrepanz zwischen der Wiederfundrate auf der Basis von Chl.a und der auf der Basis der Zellzahlen der dominierenden Diatomeen. Da die Wiederfundrate auf der Basis der Zellzahlen hoch war, kann die geringe Wiederfundrate des Chl.a nicht eine Folge schlechter Fang-

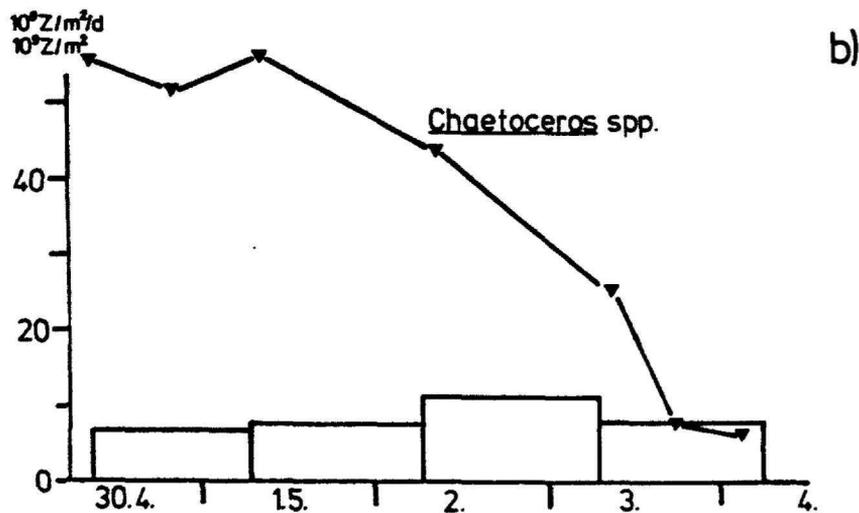
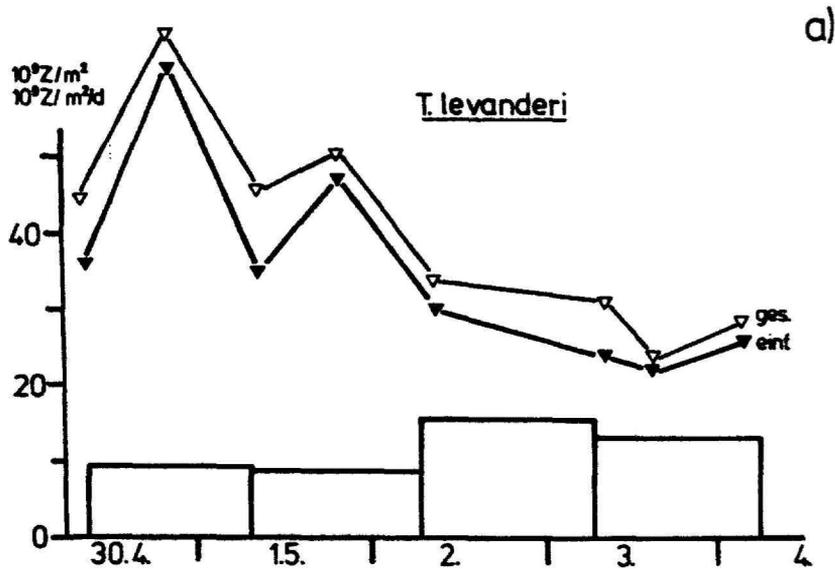


Abb.6.4

Die tägliche Sedimentationsrate von a) T. levanderi ("einf." = T.lev. einfach; "ges." = T.lev. einfach + T.lev.doppelt) und b) Chaetoceros spp. "normal" und der jeweilige Bestand über der Falle während des zweiten Untersuchungsabschnittes .

effizienz der Fallen gewesen sein. Die niedrigen C:Chl.a Werte des sedimentierten Materials weisen daraufhin, daß der mittlere zelluläre Chl.a Gehalt sedimentierender Zellen keinesfalls geringer als von suspendierten Zellen war. Ein Abbau von zellulärem Chl.a bei sedimentierenden Zellen ist also weitgehend auszuschließen. Zudem ergibt eine Überschlagsrechnung auf Kohlenstoffbasis eine ähnlich geringe Wiederfundrate (<30%) wie für das Chl.a. Dies bedeutet, daß, obwohl fast nur T.levanderi und Chaetoceros spp. Zellen und die entsprechenden Mengen Kohlenstoff und Chl.a in den Fallen gefunden wurden, andere Zellen - bzw. die entsprechende Menge an Kohlenstoff und Chl.a - aus dem Wasser verschwunden sein müssen. Solch ein Abbau organischer Substanz im Wasser würde auch die höheren C:Chla Verhältnisse des suspendierten Materials erklären. Dies würde bedeuten, daß die Fangeffizienz der Fallen für die sedimentierenden Partikel (Chaetoceros spp. und T.levanderi) in der Größenordnung der Wiederfundrate von Chaetoceros, d.h. bei 80-90% lag. Dabei wird angenommen, daß die Teilungsrate dieser Art vernachlässigbar gering ist. Diese Annahme wird durch die mikroskopischen Beobachtungen gestützt.

Unter der Voraussetzung, daß die Fangeffizienz der Fallen bei nahezu 100% betrug, kann aus der Wiederfundrate von T.levanderi die mittlere Wachstumsrate während dieses Zeitraums abgeschätzt werden. Die Biomasse $B(t_1)$ zum Zeitpunkt t_1 ist eine Funktion der Biomasse $B(t_0)$, der Wachstumsrate w und der Sedimentationsrate s . Die Freßraten und bakterieller Abbau werden vernachlässigt.

$$B(t_1) = B(t_0) + w \cdot (t_1 - t_0) - s \cdot (t_1 - t_0)$$

Wird die Biomasse gegen die Zeit aufgetragen, unter Einbeziehung aller Werte (halblogarithmisch), so ergibt sich nach dem Peak am 30.4. eine recht kontinuierliche Abnahme von $1.5 \cdot 10^9$ Zellen/m²/d (=w-s). Die Sedimentationsraten sind mit 0.3 bis $7.0 \cdot 10^9$ Zellen/m²/6h (10 bis $15 \cdot 10^9$ Zellen/m²/d) weniger gleichförmig. Die Wachstumsrate muß demnach im Bereich von 8.5 bis $13.5 \cdot 10^9$ Zellen/m²/d liegen, was einer spezifischen Wachstumsrate μ von 0.2-0.3/d, also einer Verdopplung der Zellzahl in 3-5 Tagen entsprechen würde. Diese Teilungsrate würde bedeuten - wie ein Vergleich der Teilungsrate mit dem

prozentualen Anteil an "Doppelzellen" in den Proben (5 bis 25%) ergibt - daß T.levanderi nach der Kernteilung 7-20 Stunden in diesem "Doppelstadium" verharret. In Kulturen hängt die Verweildauer in diesem Stadium sowohl von der Teilungsrate und der Temperatur als auch von der Art selbst ab. Für T.levanderi gibt es keine genauen Angaben über die Zeitdauer zwischen Kernteilung und Streckenwachstum, es handelt sich aber um einen Zeitbereich von ca. 12h (Drebes, pers.Mitt.).

6.2 Abschätzung der Sinkgeschwindigkeit

Sinkgeschwindigkeiten des Phyto- und Protozooplanktons werden auf unterschiedliche Weise gemessen. Laboruntersuchungen mit unterschiedlichsten Methoden (eine Zusammenfassung gibt Riebesell 1988) ergeben Geschwindigkeiten in der Größenordnung von 1 m/d oder weniger (Smayda und Boleyn 1965, 1966a,b, Titman und Kilham 1976, Bienfang 1980, Bienfang et al. 1982, Bienfang 1984, Brzezinski und Nelson 1988) und beschreiben die Abhängigkeit der Sinkgeschwindigkeit vom Licht, Nährsalzangebot und vom physiologischen Zustand der Zellen. Viele der experimentellen Verfahren (z.B. die Setcol Methode) setzen eine Probennahme und vorheriges kräftiges Schütteln der Probe voraus, sodaß etwaige Zellaggregate zerstört werden. Dies kann zu einer Unterschätzung der Sinkgeschwindigkeit führen (Riebesell 1989), da Aggregatbildung einen wichtigen Mechanismus zur Erhöhung der Sinkgeschwindigkeit darstellt (Smetacek 1985, Shanks und Trend 1980, Asper 1987, Alldredge und Silver 1988, Alldredge und Gotschalk 1988). Abschätzungen aus in situ Beobachtungen (mit Hilfe von Sinkstoffallen, Kameras, Verteilung der Aktivitätskonzentration stabiler Radioisotope) ergeben häufig Sinkgeschwindigkeiten in der Größenordnung von 50-200 m/d (Bodungen et al. 1981, Lorenzen et al. 1983, Johnson und Smith 1986, Takahashi 1986, Sancetta und Calvert 1988).

Im folgenden soll auf zwei verschiedene Weisen die Sinkgeschwindigkeit der T.levanderi und der Chaetoceros Zellen während der Frühjahrssedimentation abgeschätzt werden. Zum

einen soll die Sinkgeschwindigkeit anhand der Sedimentationsrate und der Konzentration des suspendierten Materials berechnet werden (nach Reynolds 1976). Zum anderen kann aus der Zeitdauer zwischen dem Eintrag des bei dem Reaktorunfall in Tschernobyl freigesetzten ^{137}Cs und dem Auftreten dieses Isotopes in den Fallen die Sinkgeschwindigkeit abgeschätzt werden.

Da die Sedimentationsrate ein Produkt der Sinkgeschwindigkeit und der Partikelkonzentration ist, ist eine Berechnung der Sinkgeschwindigkeit aus den anderen beiden Faktoren möglich (Reynold 1976, Hargrave und Burns 1979). Die so ermittelte Sinkgeschwindigkeit beschreibt einen mittleren Wert, da eine identische Sinkgeschwindigkeit für alle Partikel und über die gesamte Meßdauer angenommen werden muß (Asper 1987). Probleme bei dieser Berechnung bereiten bei in situ Daten die Angaben zur Partikelkonzentration, da diese über die Zeitdauer (Sommer 1984) und/oder über die Tiefe oberhalb der Falle homogen sein muß. Das Kriterium der Homogenität in der Tiefe ist erfüllt, wenn von der Tiefe der Falle (H_f) bis in eine Höhe H_0 die Partikelkonzentration gleich ist. Dabei muß die Strecke ($H_f - H_0$) größer sein als die Distanz, die die Partikel während des Sammelintervalls der Falle sinken. Beispielsweise reicht es bei 6 stündiger Sammelintervall der Fallen und einer Sinkgeschwindigkeit von $\leq 60\text{m/d}$ aus, wenn die 45-60m Schicht bezüglich der zu untersuchenden Partikel homogen ist.

Diese Bedingung der Homogenität ist für die vorliegenden Daten am 2.5., 15.00 Uhr weitgehend erfüllt. Zu diesem Zeitpunkt lag die Chaetoceros spp. ("normal") Konzentration in 43m bei 0.46, in 50m bei 0.46 und in 63m bei $0.40 \cdot 10^9$ Zellen/ m^3 , die Zellen waren also in der 43-63m Schicht fast gleich verteilt. Zwischen 12.00 und 18.00 Uhr wurde eine Sedimentationsrate von $1.8 \cdot 10^9$ Zellen/ $\text{m}^2/6\text{h}$, von 18.00 bis 24.00 Uhr eine Rate von $3.2 \cdot 10^9$ Zellen/ $\text{m}^2/6\text{h}$ gemessen. Daraus errechnet sich nach der obigen Gleichung eine mittlere Sinkgeschwindigkeit der Chaetoceros Zellen von $4-8\text{m}/6\text{h} = 16-32\text{m/d}$. Für T.levanderi lassen sich analoge Berechnungen nicht ohne weitergehende Annahmen durchführen, da das Kriterium der Homogenität der

Zellkonzentration über der Falle für diese Art zu keinem Zeitpunkt erfüllt ist.

Der Atomkraftwerkunfall in Tschernobyl am 26.4.86 hat, neben den hier nicht zu diskutierenden verheerenden Folgen, eine zusätzliche Möglichkeit eröffnet, die in situ Sinkgeschwindigkeiten von Partikeln während dieser Studie zu bestimmen. Das freigesetzte, gut lösliche, langlebige ^{137}Cs Isotop lagerte sich im Wasser zu einem geringen Prozentsatz an die partikuläre Substanz an und sedimentierte mit dieser. Störungen dieses Signals durch die Kontaminationen aus Sellafield, LaHague und durch die Atombombentests der 60iger Jahre waren in der Ostsee (auch in meinen Proben) gering (bestimmt über das Verhältnis der ^{134}Cs zur ^{137}Cs Aktivität, Deutsches Hydrographisches Institut 1987). Die gemessene Aktivitätskonzentration des ^{137}Cs stammte eindeutig von dem Reaktorunfall. Aus der Zeitdifferenz zwischen dem Eintrag dieses Isotopes ins Wasser und in die Fallen kann auf die Sinkgeschwindigkeit der sedimentierenden Zellen geschlossen werden.

Die erste radioaktiv verseuchte Wolke traf am 27.4. gegen 12.00 Uhr im PEX-Gebiet ein (Nies, Deutsches Hydrographisches Institut Hamburg, pers. Mitt.). Zu diesem Zeitpunkt war es sonnig und klar, ab 18.00 Uhr des 29.4. herrschte für 24 Stunden dichter Nebel. Der erste größere Eintrag von ^{137}Cs ins Wasser fand wahrscheinlich zu dieser Zeit statt. Um 10.00 Uhr des 29.4. wurden aber bereits erhöhte Aktivitätskonzentrationen in 4m Wassertiefe gemessen. Maximale Aktivitätskonzentrationen im Wasser lagen am 29./30.4. bei 14 Bq/l Gesamtaktivität und 0.105 Bq/l ^{137}Cs (Deutsches Hydrographisches Institut 1987). Erneute größere Einträge aus der Atmosphäre haben erst nach dem 7.5. stattgefunden (Devell et al. 1986, Deutsches Hydrographisches Institut 1987).

Die Aktivität des Fallenmaterials war nur an die partikuläre Phase, also an die Zellen gebunden, das überstehende Wasser in den Sammelgläsern war strahlungsfrei. Tabelle 6.6 zeigt die absoluten und die spezifischen Aktivitätskonzentrationen in

den Fallenproben. Diese sind im Vergleich zu anderen Meeresgebieten sehr hoch (Buessler et al. 1987; Fowler et al. 1987; Kempe und Nies 1987). Das Fehlen von Meßwerten aus Fallen des 28.-30.4. verhindert eine genaue Bestimmung der Sinkgeschwindigkeiten, die folgende Berechnung ergibt daher einen Minimumwert, die wahre Sinkgeschwindigkeit liegt vermutlich höher. Am 30.4./1.5. wurde radioaktiv markiertes Material in der 60m Falle gefunden. Ob die mit ^{137}Cs kontaminierten Zellen gleichmäßig über die gesamten 24h Einsatzzeit oder innerhalb der letzten Stunde in die Falle sedimentierten, ist nicht mit letzter Sicherheit festzustellen. Wäre die gesamte ^{137}Cs Aktivitätskonzentration erst während der letzten Stunde des 24 stündigen Sammelintervalls in die Falle eingetragen worden, so lägen zwischen dem Eintrag ins Wasser - spätestens am 29.4. um 10.00 Uhr - und dem Eintrag in die Falle höchstens 40 Stunden.

Tab.6.6

Absolute und relative ^{137}Cs Aktivitätskonzentration in den Fallen

Datum	^{137}Cs		$^{137}\text{Cs}/\text{Chl. a}$		$^{137}\text{Cs}/\text{POC}$		$^{137}\text{Cs}/\text{TG}$	
	Bq/m ² /d		Bq/mg		Bq/g		Bq/g	
	30m	60m	30m	60m	30m	60m	30m	60m
26/27.4.	0.0	-	0.0	-	0.0	-	0.0	-
30.4/1.5.	-	23.4	-	1.5	-	33	-	6.5
1/2.5.	8.5	11.1	1.5	0.9	25	16	5.3	3.3
2/3.5.	26.1	40.1	3.3	1.8	65	39	13.3	7.4
3/4.5.	63.7	19.5	6.9	1.3	113	28	-	-

Die hohe spezifische Aktivität des Materials dieser Falle im Vergleich zu späteren Fallen stützt die Annahme, daß der Eintrag des an Partikel gebundenen ^{137}Cs in die 60m Falle gleichmäßig über die gesamten 24h war und wahrscheinlich schon

vor dem Einsatzzeitpunkt (30.4., 6.45 Uhr) dieser Falle radioaktives Material in 60m sedimentiert war. In dem Fall erreichen die ersten radioaktiv markierten Zellen bereits nach weniger als 20h die 60m Falle. Die minimale Sinkgeschwindigkeit der Zellen muß demnach zwischen 40m/d und 70m/d gelegen haben.

Die Abschätzung Sinkgeschwindigkeit der Chaetoceros spp. und der T.levanderi Populationen während der Sedimentationsphase der Frühjahrsblüte ergeben also minimale Werte zwischen 16 und 70m/d. Die Abschätzung nach der Formel von Reynold (1976) liegt deswegen niedriger, da rechnerisch von einer gleichmäßigen Sedimentation aller Zellen der Art ausgegangen werden muß, die so abgeschätzte Sinkgeschwindigkeit also einen Mittelwert der gesamten Population darstellt. Bei der Abschätzung aus der ^{137}Cs Aktivitätskonzentration in den Fallen wird die mittlere Sinkgeschwindigkeit nur der sedimentierenden Zellen geschätzt. Die Zellkonzentrationen im Wasser, also nicht sedimentierende Zellen, werden nicht berücksichtigt. Da einzelne Zellen dieser Größe ($\leq 12\mu$) nicht oder nur ausnahmsweise so schnell sinken (Smayda 1970), muß es andere Mechanismen für diesen schnellen Transport in die Tiefe geben. Als Transportvehikel für solche Sinkgeschwindigkeiten wurden Faeces (Smayda 1971, Ferrante und Parker 1977, Lorenzen und Welschmeyer 1983, Haberyan 1985, Angel 1984, Kempe et al. 1987, Fowler et al. 1987) oder Aggregate (Smetacek 1985, Shanks und Trend 1980, Alldredge 1987, Alldredge und Silver 1988, Alldredge und Gotschalk 1989) oder die Bildung schwerer Cysten oder Sporen (Smayda 1970, Hargrave and French 1983, Anderson et al. 1985, Reid 1987) vorgeschlagen.

Weder Cysten noch Faeces wurden in dem Fallenmaterial in nennenswerten Mengen beobachtet. Die Faeces, die gefunden wurden, waren zwar dicht mit T.levanderi Zellen gepackt, aber viel zu selten, um die gemessene Sedimentation des Phytoplanktons zu erklären. Wahrscheinlich ist der größte Anteil der sedimentierten Zellen in Form von Aggregaten gesunken. Zellaggregate wurden zwar weder im suspendierten noch im sedimentierten Material beobachtet, aber Phytoplankton-

aggregate sind häufig so fragil, daß sie mit konventionellen Methoden nicht gefangen werden können (Alldredge und Silver 1988).

Smayda (1971) postulierte drei verschiedene Zustandsformen für lebende Phytoplanktonzellen bezüglich deren Sinkgeschwindigkeit: Lebende Zellen können dieser Hypothese nach "schweben" ("neutrally buoyant"), "normal" sinken oder "beschleunigt" sinken ("accelerated"). Solch ein Wechsel im Sinkverhalten könnte die in dieser Arbeit vorgestellten Verteilungsmuster (Kap.5.2) und Sedimentationsraten der Diatomeen erklären: Die Fähigkeit der Diatomeen in gewissen Grenzen, ihre bevorzugte Tiefe wählen zu können, wurde bereits im vorigen Kapitel (Kap.5.1, Kap.5.4) postuliert. Diese Regulation der Aufenthaltstiefe bei Verschlechterung der Umweltbedingungen am Aufenthaltsort würde durch den Übergang zwischen dem ersten und zweiten von Smayda definierten Zustand bewerkstelligt. Die Zellen würden nach Bedarf schweben oder mit Geschwindigkeiten von meist $\leq 1\text{m/d}$ sinken. Der genaue Wert der Sinkgeschwindigkeit wäre außer von der Art auch von der Lichtintensität, der Nährsalzkonzentration und dem physiologischen Zustand der Zelle abhängig. Solche Abhängigkeit wurde in vitro gezeigt (z.B. Culver und Smith 1989). Darüberhinaus besitzen Diatomeen, welche die typischen Frühjahrsblüten dominieren, offenbar die Fähigkeit, zu einem bestimmten Zeitpunkt sehr schnell zu sedimentieren. Solche "beschleunigte" Sedimentation wurde vor allem während der Frühjahrssituation, nach Erreichen des maximalen Bestandes der Art, beobachtet (Heiskanen 1987). Diese um zwei Potenzen höhere Sinkgeschwindigkeit könnte durch Aggregatbildung erreicht werden (wie von Smetacek 1985 postuliert). Hinweise auf Aggregatbildung wurde bei Blütendiatomeen (Thalassiosira spp., Skeletonema spp., Chaetoceros spp. und auch Achnantes spp.) gefunden (Nöthig 1984, Smetacek 1985, Alldredge und Silver 1988). Die Bildung und Sedimentation von Aggregaten von Chaetoceros und Nitzschia am Ende einer Frühjahrsblüte konnte von Alldredge und Gotschalk (1989) beobachtet werden. Die Aggregate bildeten sich innerhalb von 24h und sedimentierten sofort mit Sinkgeschwindigkeiten zwischen 50 und 200m/d.

Diesem Szenario zufolge ist zumindest der größte Teil der in den Sinkstofffallen gefundenen Zellen als Teil von Aggregaten sedimentiert. Aus der Artspezifität der Sedimentation lassen sich einige Schlußfolgerungen in Bezug auf die Aggregatbildung herleiten: T.levanderi und Chaetoceros sedimentierten beispielsweise mit unterschiedlichen Raten, die "Doppelstadien" von T.levanderi und A.taeniata sanken während der Untersuchungszeit fast überhaupt nicht. Dies bedeutet, daß die Aggregate nicht der Zusammensetzung des suspendierten Materials entsprochen haben können. Nur ausgewählte Partikel wurden bei der Bildung eines Aggregates miteinbezogen. Auf welche Weise die Bildung von Aggregaten so selektiv abläuft; warum also keine Ketten von A.taeniata eingebaut werden, muß offen bleiben.

Die Charakterisierung der Sedimentation einer Art wird damit um weitere Faktoren komplizierter: Nicht nur der Anteil der Population, der sinkt, und dessen Geschwindigkeit können variieren - auch die Aggregat- Größe, -Dichte und -Zusammensetzung muß nicht notwendigerweise konstant sein. Damit hängt die "normale" artspezifische Sinkgeschwindigkeit a) von der Wechselwirkung zwischen Form, Größe, Dichte der Zellen oder Ketten und den Turbulenzverhältnissen und b) von dem physiologischen Zustand der Zellen ab (Riebesell 1989). Die "beschleunigte" artspezifische Sinkgeschwindigkeit hängt außer von den Turbulenzverhältnissen von der Art der Aggregate, deren Aufbau, Dichte, Konsistenz, Größe, Zusammensetzung etc. ab. Ob der Aggregat-Typ, den eine Art bilden kann, wiederum auch variabel ist, muß in zukünftigen Untersuchungen geklärt werden.

6.3 Variabilität der Sedimentation im Stundenbereich

Eine Tagesperiodizität in der Sinkgeschwindigkeit verschiedener Phytoplanktonarten wurde experimentell gefunden (Eppley et al. 1967a, Anderson und Sweeney 1977, 1978, Johnson und Smith 1986). Solch eine tagesrythmische Änderung der

Sinkgeschwindigkeit müßte sich in einer entsprechenden Periodizität der Sedimentationsraten niederschlagen. Beobachtet wurden tageszeitabhängige Sedimentationsraten bisher meines Wissens nicht. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung, die aus den im sechs-Stunden-Intervall sammelnden Sinkstofffallen gewonnen wurden, sollen auf periodische und nicht periodische Änderungen auf Zeitskalen <1Tag untersucht werden.

Die sechsständigen Sedimentationsraten des Chl.a sowie des organischen partikulären Kohlen- und Stickstoffs (POC, PON) weisen eine sehr hohe Variabilität auf. (Tab.6.7; Abb.6.5a-d). Zwischen zwei aufeinanderfolgenden sechsständigen Fangintervallen wurden maximale Unterschiede der Sedimentationsraten bis über den Faktor 10 erreicht. Auch die artspezifischen sechsständigen Sedimentationsraten weisen für T.levanderi und Chaetoceros spp. auf eine große Variabilität zwischen den sechs-Stunden-Intervallen hin. Ein Vergleich der Änderungen der Sedimentationsraten zeigt, daß die Sedimentationsmuster (nicht die absolute Rate) beider Arten überwiegend gleich waren (Abb.6.7; Abb.6.8). Als Maß für die Variabilität zwischen zwei aufeinanderfolgenden Fangintervallen kann die Standardabweichung als Prozent vom Mittel ("coefficient of variation, CV%) benutzt werden. Dieser Variabilitätskoeffizient liegt für die sechsständigen Sedimentationsraten, von Extremen abgesehen, zwischen 1% und 50%. Die Variabilität zwischen den benachbarten sechsständigen Sedimentationsraten entspricht somit der Variabilität zwischen benachbarten vierundzwanzigständigen Sedimentationsraten (Tab.6.1a).

Die Qualität des sinkenden Materials ist innerhalb eines Tages sehr konstant (Abb.6.6a, b). Das C:Chl.a-Verhältnis variiert ebenso wie die anderen Verhältnisse im Zeitbereich von Tagen, nicht von Stunden. Die Änderung des Verhältnisses am Beginn der Sedimentationsphase am 26.4., dagegen ist sehr sprunghaft: Das sechs stündige Mittel des C:Chl.a Wertes fällt von >120 auf <40.

Tab.6.7 Sechsstündige Sedimentationsraten

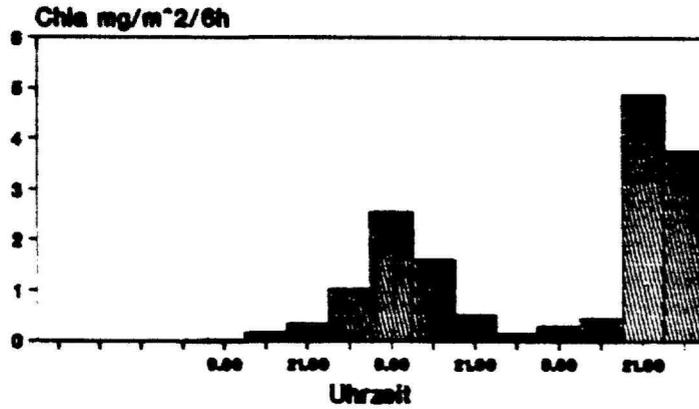
Datum	S.-Interv.	POC	PON	Chl.a	C:Chl.a	C:N
Absch. I	Beginn	ug/m ² /6h	ug/m ² /6h			atomar
26.4.	6.00-	2.5	0.3	20	121	10
	12.00	6.8	1.2	162	42	7
	18.00	14.7	2.7	343	43	6
27.4.	0.00	39.6	6.6	1014	39	7
	6.00	119.9	18.0	2543	47	8
	12.00	73.5	10.4	1610	46	9
28.4.	18.00	19.8	3.0	502	40	8
	0.00	5.6	0.9	147	38	8
	6.00	12.8	2.1	298	43	7
29.4.	12.00	13.0	2.1	435	30	7
	18.00	169.0	30.2	4886	35	7
	0.00	131.0	22.6	3774	35	7

Datum	S.-Interv.	POC	PON	Chl.a	C:Chl.a	C:N
Absch.II	Beginn	ug/m ² /6h	ug/m ² /6h			atomar
30.4.	6.00-	17.6	2.6	542	32	8
	12.00	85.6	12.0	1615	53	8
	18.00	67.6	9.6	1441	47	8
1.5.	0.00	235.8	32.1	4318	55	9
	6.00	141.0	19.8	2759	51	8
	12.00	138.8	20.0	2953	47	8
2.5.	18.00	79.6	10.8	1996	40	9
	0.00	166.2	22.9	4028	41	8
	6.00	178.7	24.0	4908	36	9
3.5.	12.00	192.8	25.6	4927	39	9
	18.00	251.7	31.3	6463	39	9
	0.00	240.1	30.2	5901	41	9
4.5.	6.00	211.7	25.3	5387	39	10
	12.00	169.9	18.0	4302	39	11
	18.00	87.0	7.6	2471	35	13
4.5.	0.00	211.8	25.7	4893	43	10
	6.00	137.8	15.9	3033	45	10

Tab.6.7

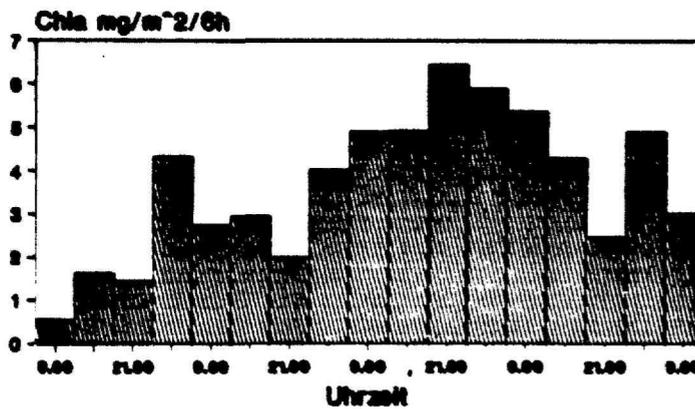
Sechsstündigen Sedimentationsraten biochemischer Parameter während beider Fahrtabschnitte. (Die Werte am 26.4., 9.00 Uhr und am 28.4., 15.00 Uhr sind sehr gering.)

Chla Sedimentationsrate (60m)
26.4.-29.4.



a

Chla Sedimentationsrate (60m)
30.4.-4.5.

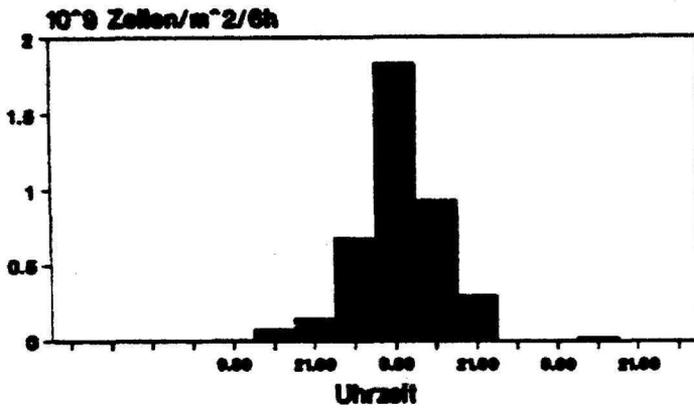


b

Abb.6.5

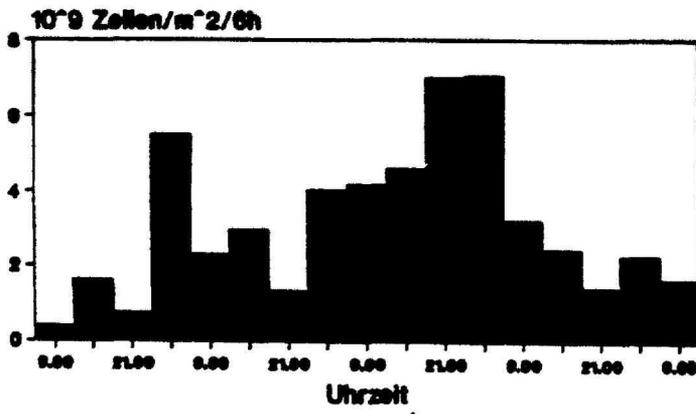
Die sechsstündigen Sedimentationsraten von Chl.a in der Zeit vom a) 26.4., 6.00 Uhr bis 29.4., 24.00 Uhr und b) vom 30.4., 6.00 Uhr bis 4.5., 6.00 Uhr. Die sechsstündigen Sedimentationsraten von POC während der entsprechenden Zeiträume c) und d), s. nächste Seite.

T.lev. (60m)
26.4.-28.4.



a

T.lev. (60m)
30.4.-4.5.



b

Abb.6.7

Die sechsständigen Sedimentationsraten von T.levanderi a) in der Zeit vom 26.4., 6.00 Uhr bis 29.4., 24.00 Uhr; und b) in der Zeit vom 30.4., 6.00 Uhr bis 4.5., 6.00 Uhr.

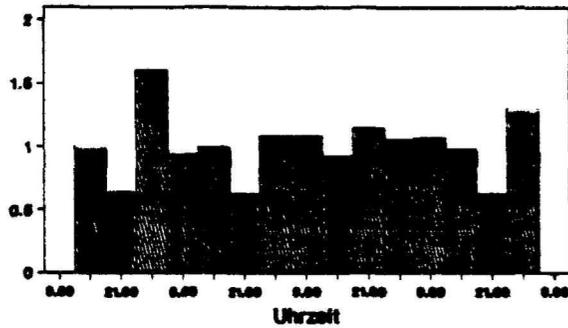
Eine Tagesperiodizität der Sedimentationsrate würde durch Schwankungen, die länger als ein Tag sind, überlagert werden. Diese längerfristigen Schwankungen müssen herausgefiltert werden, um eine Tagesperiodizität als solche erkennen zu können. So steigt die Sedimentationsrate im Beispiel der vorliegenden Untersuchung auf einer Tagesbasis zwischen dem 27.4. und dem 3.5. an. Um diesen Einfluß rechnerisch zu eliminieren und so eine eventuelle tagesperiodische Schwingung sichtbar zu machen, wurde die sechsstündige Sedimentationsrate durch ihr jeweiliges vierundzwanzigstündiges gleitendes Mittel dividiert. Abbildung 6.9a zeigt die Ergebnisse dieser Berechnungen für Chl.a. Durch die Art der Berechnung kann für die 'Randintervalle' kein Wert ermittelt und für die jeweiligen benachbarten nur ein Mindestwert angegeben werden. Die Sedimentationsraten des Intervalls von 18.00 bis 24.00 Uhr sind an drei von vier Tagen am geringsten. Entsprechende Berechnungen für die Zellzahlen von T.levanderi und Chaetoceros spp. sind in Abbildung 6.9b, c dargestellt. Während das Muster von T.levanderi dem des Chl.a ähnelt, ist bei Chaetoceros spp. kein Hinweis auf eine Tagesrythmik zu ersehen.

Für T.levanderi könnte sich eine Tagesrhythmik in der Sedimentation andeuten: mit minimalen Raten am späten Abend und einem zweiten schwächer ausgeprägtem Minimum während des vormittages (zwischen 6.00 und 12.00 Uhr) (Abb.6.9b). Minimale Sinkgeschwindigkeiten gegen Ende der Lichtperiode wurden von Bienfang (1981a, b) gefunden. Es ist aber nicht möglich, aus einer viertägigen Untersuchungsreihe auf eine Tagesrhythmik zu schließen.

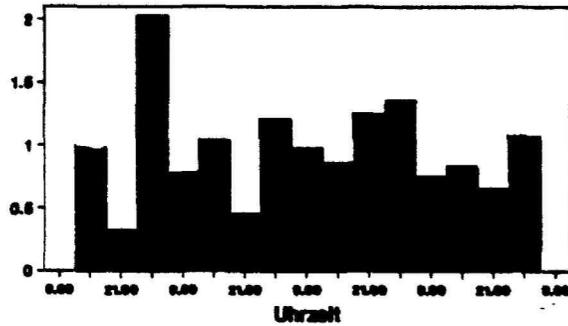
Da die relativen täglichen Sedimentationsraten für T.levanderi sehr hoch war, würde sich eine Tagesperiodizität der Sedimentationsraten eventuell in entsprechenden Änderungen der Zellkonzentrationen niederschlagen. Daher soll für diese Art die Vertikalverteilungen über die Zeit für den 2./3.5. dargestellt werden (Abb.6.10).

Aus der Verteilung der T.levanderi Zellen in der Wassersäule ist kein periodischer Verlust von Zellen durch Sedimentation

Chla. Tagegang der Sedimentation (60m)
30.4.-4.5.



T.lev. Tagegang der Sedimentation (60m)
30.4.-4.5.



Chae.('nor') Tagegang der Sedimentation
30.4.-4.5. (60m)

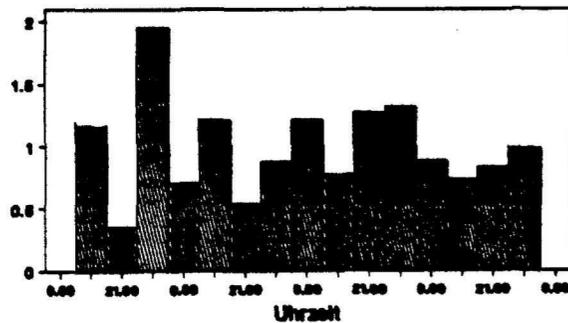


Abb.6.9

Die sechsständigen Sedimentationsraten im Verhältnis zur täglichen Sedimentationsrate (dividiert durch das jeweilige vierundzwanzigständige gleitende Mittel) in der Zeit vom 30.4., 6.00 Uhr bis 4.5., 6.00 Uhr. für a) *Chl.a.*, b) *T.levanderi* und c) *Chaetoceros* spp..

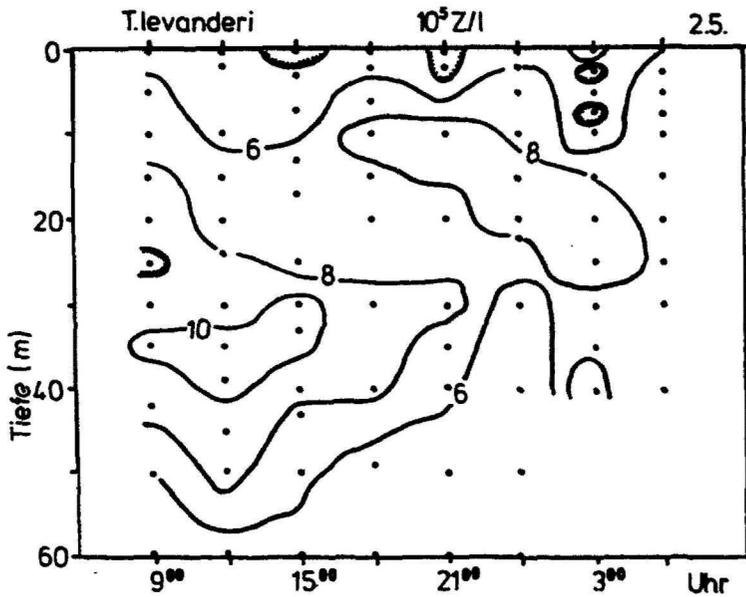


Abb. 6.10

Isolinien der T.levanderi Konzentration während des 2./3.5.. Die Punkte markieren gemessene Werte, senkrechte Striche an den Isolinien deuten auf abnehmende Konzentration hin.

zu erkennen. Das Absinken eines Patches hoher Konzentrationen durch die Wassersäule wurde nicht sichtbar, die Abnahme der Gesamtzellzahl fand gleichmäßig in allen Tiefen statt. Weder in 60m Tiefe noch tiefer wurden je hohe Zellkonzentrationen gemessen. Die Sedimentation muß auf der Zeitskala von 1 Tag daher einem Hintergrundrauschen geglichen haben, welches sich nicht durch sprunghafte Veränderungen der Verteilungsmuster der Zellen in der Wassersäule bemerkbar gemacht hat. Aus dem Verteilungsmuster der Zellen im Wasser kann daher nicht auf tagesperiodische Sedimentation geschlossen werden.

Die festzuhaltenen Schlußfolgerungen sind, daß die Variabilität der Sedimentationsraten in sechs-Stunden-Intervallen dieselbe Größenordnung haben wie die täglichen Sedimentationsraten. Qualitative Änderungen des sinkenden Materials finden auf einer Zeitskala von Tagen, nicht Stunden statt. Für T.levanderi deutet sich eine Tagesperiodizität in der Sedimentationsrate an. Sedimentierende Zellen kommen aus allen Tiefenschichten, sodaß die Variabilität der Sedimentationsraten nicht mit einer zeitlichen Änderung der Vertikalverteilung des suspendierten Materials einhergeht.

7. Vergleich verschiedener Probennahmestrategien in Hinblick auf die Trennung zeitlicher und räumlicher Variabilität.

Zeitliche und räumliche Variabilität der pelagischen Meßgrößen sind durch die Probennahme nur schwer zu trennen (Steele 1978). Räumliche Muster können durch die gleichzeitige Messung bzw. Probennahme an mehreren Raumpunkten erfaßt werden. Zeitliche Änderungen im eulersch' Sinn, d.h. an einem festen Raumpunkt, können durch die Aufnahme einer Zeitserie an einem Ort, z.B. vom verankerten Schiff aus untersucht werden. Solch eine zeitliche Änderung, z.B. der Phytoplanktonbiomasse, könnte bei diesem Ansatz auf zwei völlig verschiedenen Wegen verursacht werden: Entweder können advektive Prozesse völlig unterschiedliche Populationen an den Ort der Messung transportieren, oder die Änderung wird durch die Entwicklung einer Population bedingt. Bei einer Zeitserie nach dem lagrangen Ansatz wird die zeitliche Entwicklung einer Population innerhalb eines Wasserkörpers verfolgt, wobei "Wasserkörper" als die Summe aller Wasserteilchen mit gleicher Geschichte definiert wird.

In diesem Kapitel soll der Einfluß dieser Probennahmestrategien auf die jeweils gewonnenen Ergebnisse diskutiert werden. Zuerst wird der in dieser Arbeit angewendete Probenahmeansatz nach Lagrange bewertet. Danach sollen die verschiedenen während der PEX-Studie durchgeführten Ansätze miteinander verglichen werden.

7.1 Definition eines "Wasserkörpers" beim Probennahmeansatz nach Lagrange.

Bei dem lagrangen Ansatz bleibt im theoretischem Idealfall ein frei treibender Drifter immer im selben Wasserkörper, bei Abwesenheit von Stromscherungen sogar in einer "Wassersäule". In der Praxis wird davon ausgegangen, daß der Driftkörper über eine definierte Zeiteinheit im selben "Wasserkörper" verblieben ist, wenn Temperatur und Salzgehalt konstant waren. Demnach wird je nach der Meßgenauigkeit und der Zeitspanne,

über welche z.B. die Temperatur gleich sein muß, die Größe eines Wasserkörpers variieren. Der Drifter kann also während einer Meßserie im selben Wasserkörper verblieben sein, wenn die Temperatur mit einer Genauigkeit von 0.1°C bestimmt wurde, den Wasserkörper aber gewechselt haben, falls Temperaturmessungen mit einer Genauigkeit von 0.01°C zugrunde gelegt wurden.

Auch der ideale Drifter bleibt während der Treibphase immer in demselben Tiefenhorizont. Das bedeutet, daß ein Wasserkörper dieses Tiefenhorizontes in seiner horizontalen Bewegung verfolgt wird. Allen vertikalen Prozessen gegenüber verhält sich der Drifter weitgehend stationär.

Die Charakterisierung eines Wasserkörpers durch seine Temperatur- und Salzgehaltseigenschaften ist für biologische Fragen aus folgendem Grund nicht ausreichend: Das Ausmaß an Variabilität bzw. an potentieller Variabilität und damit auch das Ausmaß an Patchiness von Phytoplankton ist eine art-spezifische Eigenschaft (s.Kap.5.4). Aber nicht nur der Grad an Patchiness sondern auch deren Lage, Größe und Form sind artspezifisch (s.Kap.4.): Patches einer Phytoplanktonart müssen in keiner Weise mit den Patches einer anderen Art oder hydrographischer Parameter übereinstimmen. Zwei Patches verschiedener Parameter können natürlich übereinstimmen, weil der eine den anderen erzeugt hat oder weil beide durch denselben Prozeß erzeugt wurden, aber dies scheint selten der Fall zu sein (diese Arbeit, Owen 1989). Dies bedeutet, daß der ideale, hypothetische "Wasserkörper" für jede Art bzw. für jeden gemessenen Parameter anders ist. Zwei zeitlich aufeinanderfolgende Stationen können demnach bezüglich einer Art im selben "Wasserkörper" liegen, also die selbe Population beproben, und bezüglich einer anderen Art in verschiedenen Wasserkörpern lokalisiert sein.

Praktisch wird in eine solche Lagrange Probenserie also durch Bewegungen des Wassers in Relation zum Drifter (Advektion im Lagrange Sinne) eine räumliche Komponente eingehen. Die Höhe der Variabilität aufgrund des Einflusses solcher räumlichen

Komponenten wird von dem Grad an räumlicher Patchiness in der Umgebung des Drifters und der advektiven Prozesse (im lagrangen Sinn) abhängen. Trotz dieser Probleme ist der Probennahmeansatz nach Lagrange am besten geeignet, die Entwicklung einer Population zu verfolgen, um Rückschlüsse auf die Biologie der beobachteten Arten zu ziehen. Dabei muß der Einfluß dieser räumlichen Komponente auf die Zeitserie abgeschätzt und berücksichtigt werden.

Bei der Darstellung der Ergebnisse der planktologischen Messungen neben den Driftern (Kap.4.3) wurde bereits deutlich, daß der Variabilität der einzelnen Meßgrößen nicht immer eine rein zeitliche Entwicklung (im lagrangen Sinne) zugrunde lag. Während des ersten Fahrabschnittes war die Unterschiedlichkeit benachbarter Stationen bezüglich ihrer planktologischen Eigenschaften, z.B. der über die Tiefe integrierten Zellzahlen, häufig viel zu groß, um allein durch eine Entwicklung verursacht worden zu sein. Diese Variabilität muß die Folge von advektiven (in Relation zum Drifter) Prozessen und der ausgeprägten räumlichen Patchiness gewesen sein. Während des zweiten Abschnittes war die Variabilität aller planktologischen Meßgrößen wesentlich geringer. Die räumliche Heterogenität des Wanderungsverhaltens der Dinoflagellaten z.B. war so gering, daß für diese Daten als Zeitreihe interpretiert werden konnten (Kap.5.3). Auch die gemessenen Änderungen der integrierten Biomassen von T.levanderi während des 2./3.5. waren so gering, daß diese durch eine Entwicklung verursacht worden sein könnten (Kap.4.3). Für Chaetoceros dagegen waren die Änderungen des Verteilungsmusters innerhalb dieses Zeitraumes so hoch, daß diese kaum allein durch eine Entwicklung, also durch biologische Prozesse verursacht worden sein können (Kap.5.4).

Zuerst soll die Variabilität verschiedener Tiefenhorizonte verglichen werden. Um verschiedene vertikal übereinanderliegende Wasserkörper unterscheiden zu können, wird bei physikalischen Fragestellungen häufig die Temperatur über den Salzgehalt aufgetragen. Analog zu solchen T-S Diagrammen wurde hier für den 2./3.5. das Verhältnis von T.levanderi zu

Chaetoceros spp. über die Temperatur aufgetragen (Abb.7.1). Diese beiden Arten waren in ihrem Vorkommen häufig gekoppelt, kamen beide bis in 60m Tiefe vor und waren weniger variabel als die anderen untersuchten Arten. Daher sind sie als Marker für Wassermassen am besten geeignet. Es sind deutlich drei Bereiche (0-20m, 21-39m, 40-60m) zu unterscheiden. Der Tiefenbereich 40-60m ist durch die sehr geringe Schwankungsbreite sowohl in der Temperatur (1.2 bis 1.6°C) als auch im Zellzahlverhältnis (>1.0 bis <2.5) charakterisiert. Im Gegensatz dazu streuen die Werte aus den oberen 20m stärker: die Temperatur lag im Bereich von 2.0-3.6°C, das Konzentrationsverhältnis zwischen 1.5 und 8.0. Die Schicht zwischen 20 und 40m, stellte einen Übergang dar.

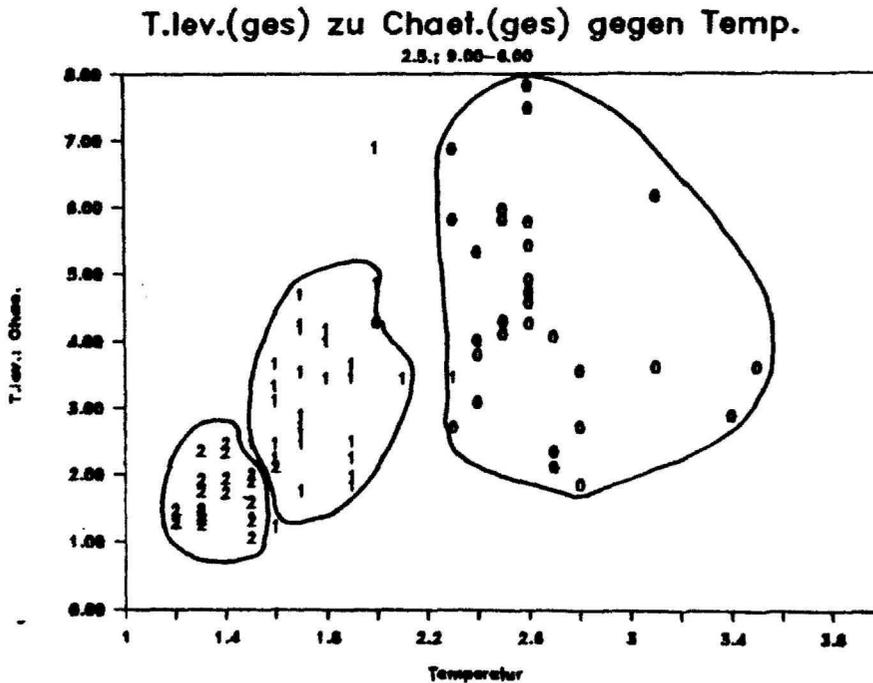


Abb.7.1

Das Verhältnis von T.levanderi zu Chaetoceros über die Temperatur aufgetragen zur Charakterisierung von Wassermassen. Proben aus 0m-20m= 0; aus 25-35m= 1, aus 40-60m= 2.

In Tabelle 7.1 (s. auch Tab.AXIII) wird die Variabilität der Temperatur, des Chl.a Gehaltes und der einzelnen Phytoplanktonarten der 0-20m, 21-39m und der 40-60m Wasserschicht für den selben Zeitraum dargestellt. Als Maßstab für die Variabilität eines Parameters innerhalb einer Probenserie, kann der "coefficient of variation" = CV% (Standartabweichung als Prozent vom Mittel) dienen. Je geringer CV% ist, desto geringer ist der Grad an Variabilität der einzelnen Werte der

Tab.7.1

Mittlere Variabilität (=mittlerer CV%): Mittelwert des "coefficient of variation" CV% (der prozentualen Standartabweichung vom Mittel) im Laufe von 24 h. Genauer s.AXIII, Anhang)

2.5.	Temp.	Chl.a	M.rub.	T.lev.	Chaet.	A.tae.
0-20m	7%	16%	47%	15%	39%	21%
20-39m	7%	17%	30%	21%	33%	30%
40-60m	7%	16%	26%	22%	30%	31%

entsprechenden Probenserie. Für die Temperatur und die Chl.a Konzentration war die Variabilität, CV%, in allen Schichten gleich. Die sehr hohe Variabilität von M.rubrum in der oberen Schicht erklärt sich durch die tägliche Vertikalwanderung. Für Chaetoceros war CV% in der unteren Schicht geringer als in der oberen. Für T.levanderi und A.taeniata dagegen verhielt sich CV% umgekehrt. Dies ist nicht zu erklären, könnte aber ein Artefakt sein, das durch die schlechtere vertikale Auflösung unterhalb 30m im Vergleich zu den oberen 30m entstanden ist. Da viele der Patchiness erzeugenden Prozesse (Primärproduktion, Konvektion durch Erwärmung) bevorzugt in den oberen 30m ablaufen, hätte eine größere Variabilität in den oberen 30m den Erwartungen entsprochen. Zudem trieben die

Drifter in 30m und 60m Tiefe, sodaß der Einfluß räumlicher Komponenten auf die Probenserie in diesen Tiefenbereich geringer sein müßte als in den oberen Metern.

Die geringe Stromscherung zwischen 0 und 60m (Dybern und Hansen 1989) ermöglicht es, im folgenden davon auszugehen, der Drifter sei nicht nur im selben Wasserkörper, sondern sogar in derselben Wassersäule verblieben. Unter dieser Annahme können die gesamten Profile miteinander verglichen werden, und nicht nur einzelne Tiefenintervalle.

Einen Vergleich der über die trophogene Schicht integrierten Werte des Phytoplanktons der aufeinanderfolgenden Stationen zeigt Tabelle 7.2a. Die Verdopplung der Zellzahlen zwischen 9.00 und 12.00 Uhr bei Chaetoceros spp. z.B. kann nicht auf Wachstum zurückgeführt werden. In diesem Fall muß die gemessene Änderung durch die Beprobung eines anderen Patches verursacht worden sein. Deutlicher werden Änderungen der Zellkonzentration zwischen den Stationen, wenn die Konzentrationen zueinander ins Verhältnis gesetzt werden (Tab.7.2b). Die mögliche Größenordnung von Änderungen aufgrund biologischer Prozesse (Wachstum und Sedimentation) wurde in Kapitel 6.2 geschätzt und betrug für T.levanderi bis zu 50% des Bestandes in 24h. Unter der Annahme einer Konzentrationsänderung aufgrund von biologischen Prozessen bis zu $\pm 50\%$ in 24h darf das Verhältnis zwischen Konzentrationen benachbarter Stationen (3h Abstand) nicht kleiner als 0.9 oder größer als 1.1 sein, um allein durch Wachstum oder Sedimentation erklärt werden zu können. Nur für T.levanderi liegen die Verhältnisse (Tab.7.2b) immer und für A.taeniata in 4 von 5 Fällen innerhalb dieses Rahmens. Bei keinem der aufeinanderfolgenden Stationspaare liegen die Konzentrationsverhältnisse bei mehr als 3 Arten (von 6) innerhalb der Spanne, die durch biologische Änderungen erklärbar wäre.

Es konnte exemplarisch für den 26.4. und 2.5. gezeigt werden, daß für die meisten gemessenen Parameter die Heterogenität zwischen aufeinanderfolgenden Stationen höher ist, als durch zeitliche Prozesse allein erklärbar wäre. Ein großer Teil der

Tab.7.2

a) Integration der Zellzahlen (10^6 Zellen/m²) über die oberen 60m, unter der Annahme einer linearen Änderung zwischen den jeweils 11-12 Probennahmetiefen (Artnamen s. Abkürzungsverzeichnis).

b) Verhältnis der Werte benachbarter Stationen zueinander. Ein Verhältnis von 1.0 bedeutet keine Änderung der Biomasse in den 3 h; >1.0 bedeutet Verlust; <1 Zunahme; ein Verhältnis <0.9 oder >1.1 ist nur schwer durch Sedimentation oder Wachstum zu erklären.

Uhrzeit	M.rub.	G.cat.	"Gym"	A.tae.	Chae.	I.lev.
a)						
9.00	84	36	120	769	12718	40267
12.00	144	29	179	797	25138	41886
15.00	227	29	566	837	17944	38996
18.00	123	14	325	655	12770	37527
21.00	225	31	471	704	14163	34175
24.00	148	53	265	764	16022	30617

b)						
9.00/12.00	0.6	1.2	0.7	1.0	0.5	1.0
12.00/15.00	0.6	1.0	0.3	1.0	1.4	1.1
15.00/18.00	1.8	2.1	1.7	1.3	1.4	1.0
18.00/21.00	0.6	0.5	0.7	0.9	0.9	1.1
21.00/24.00	1.5	0.6	1.8	0.9	0.9	1.1

gemessenen Variabilität muß also auf räumliche Heterogenität zurückgeführt werden. Da die Stromsicherung sehr gering war (Dybern und Hansen 1989) und die Positionsgenauigkeit des Schiffes zum Drifter bei ± 200 m lag, muß von einer extrem hohen Patchiness auch im Bereich von weniger als 100m ausgegangen werden. Diese Patchiness scheint in den oberen 30m höher als darunter gewesen zu sein. Zudem war der Grad an Patchiness dieser Größenordnung vom gemessenen Parameter, sowie auch von der Art abhängig. Die Antwort auf die Frage, ob bei der

Probennahmestrategie nach Lagrange immer derselbe Wasserkörper beprobt wurde, erweist sich also als abhängig von dem untersuchten Parameter und kann nicht pauschal beantwortet werden. Ob ein anderer Probennahmeansatz in dieser Situation vorteilhafter gewesen wäre, soll im folgendem untersucht werden.

7.2 Vergleich der Ergebnisse verschiedener Probennahmestrategien

Während PEX wurden gleichzeitig und innerhalb eines recht kleinen Gebietes die am Anfang des Kapitels beschriebenen Probennahmestrategien durchgeführt, so daß ein Vergleich sich anbietet. Als Maßstab für die Variabilität zwischen den Stationen einer Serie (24h oder 20sm) am 26.4. und 2.5. wird wieder der "coefficient of variation" = CV% (Standartabweichung als Prozent vom Mittel) genommen.

Als Beispiel für die Variabilität verschiedener Parameter entlang eines der Profile wird das E-Profil (F.K. Gauss) (Abb.2.2) des 26.4. (Abstand den zwischen Stationen: 2sm, 1.5h; Gesamtstrecke: 20sm, 5.00-20.00 Uhr Ortszeit) vorgestellt. Dieser Schnitt wurde vom F.K. Gauss beprobt und verlief durch das Flachwassergebiet und das zentrale Gebiet, schnitt den Wirbel aber nicht. Im Vergleich zu den anderen Schnitten durchquert der gewählte also ein relativ gleichförmiges Gebiet. Als Beispiel für die Zeitserie nach Euler wird die Variabilität verschiedener Parameter der von Bord des F.K. Alkor (5.00-20.00, alle 3h; Verankerungsposition s. Abb.2.2) gesammelten Proben benutzt. Dieses Schiff war südlich des antizyklonischen Wirbels positioniert. Die Probenahme auf beiden Schiffen ging nur bis in eine Tiefe von 30m. Die Ergebnisse dieser Probenserien werden mit den entsprechenden Ergebnissen der Probennahme nach Lagrange verglichen (6.00-21.00, alle 3h). Der Vergleich der CV% einer Serie (jeweils gleicher Zeitdauer) vermeidet den Vergleich der absoluten Werte und eliminiert so den Einfluß von personenabhängigen Zählunterschieden (Kap.3.1).

Vergleich des coefficient of variation der Temperatur (°C)

2.5.; über 24h

Tiefe	Littorina : 3.00-24.00 Uhr (alle 3h)			Alkor: 5.00-2.00 Uhr (alle 1.5h)		
	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.
0	2.9	0.3	11%	3.2	0.4	13%
5	2.7	0.2	8%	3.1	0.4	13%
10	2.5	0.1	3%	2.7	0.1	3%
15	2.4	0.2	7%			
20	2.1	0.2	10%	2.2	0.3	13%
25	1.8	0.1	7%			
30	1.8	0.2	10%	1.8	0.1	7%
35	1.7	0.1	5%			
40	1.5	0.1	6%	1.6	0.2	13%
45	1.5	0.0	3%			
50	1.4	0.1	7%	1.4	0.1	9%
55	1.3	0.2	12%			
60	1.3	0.1	7%	1.4	0.1	7%

26.4.; über 24h

Tiefe	Littorina: 6.00-3.00 Uhr (alle 3h)			Alkor: 5.00-3.00 Uhr; (alle 1.5h)		
	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.
0	2.1	0.2	9%	2.2	0.1	6%
5	2.1	0.2	9%	2.2	0.1	5%
10	2.0	0.2	9%	2.1	0.1	5%
15	1.8	0.1	6%			
20	1.7	0.1	6%	1.7	0.1	5%
25	1.7	0.1	5%			
30	1.6	0.1	6%	1.6	0.0	1%
35	1.6	0.1	6%			
40	1.6	0.1	5%	1.6	0.0	2%
50	1.5	0.1	7%	1.5	0.0	3%
60	1.3	0.1	6%	1.4	0.1	6%

Tab.7.3

Vergleich des Mittels, der Standardabweichung (Std.Abw.) und C(v) (coefficient of variation = Standardabweichung / Mittel = Std/Mit.) für die Temperatur bis in 60m. (Probennahmestrategie nach Lagrange = Littorina; nach Euler = Alkor.)

Aus dem Vergleich des CV% der Temperatur der 60m Wassersäule zwischen "Alkor" und "Littorina" (Tab.7.3b) ist am 26.4. für "Littorina" eine deutlich höhere Variabilität zu ersehen. Am 2.5. (Tab.7.3a) sind die von "Littorina" gemessenen CV% Werte etwas geringer als die von "Alkor". Der große CV% bei den am 26.4. von Littorina genommenen Proben bestätigt die bereits geäußerte Vermutung (Kap.4.3), daß die zu der Zeit besonders große Patchiness im Gebiet von F.K. Littorina sich in einer

großen Variabilität der Meßgrößen dieser Probenserie niederschlägt. Der CV% der Temperatur am 26.4. ist für den Lagrange Ansatz sogar höher als für die Probenserie entlang des Schnittes (Tab.7.4a). Bezüglich des Chl.a Gehaltes ist die Variabilität entlang des Schnittes (Gauss) jedoch deutlich am höchsten. Auch bezüglich der Diatomeen ist die Variabilität - wie erwartet - bei diesen Proben am höchsten. Die Variabilität auf Grund der räumlichen Patchiness im 2 sm Abstand überwog im Mittel über die zeitlich bedingte Variabilität im 3h Abstand. Dies entspricht auch den Erwartungen. Eine räumliche Variabilität im 2 sm Abstand müßte eher einer zeitlichen Variabilität im 3 Tage Abstand entsprechen (s.Kap.1). Nicht so eindeutig fällt der Vergleich zwischen den zwei Ansätzen der "Zeitserie" aus, da die Unterschiede gering und von den gemessenen Parametern abhängig sind (Tab.7.4b). Am 2.5. war, wie bereits gezeigt (Kap.4.), der Grad an Patchiness der meisten Parameter geringer als am 26.4., was sich auch in den allgemein niedrigeren CV% Werten niederschlägt. Der CV% der von Littorina gemessenen Temperatur ist geringer als der der beiden anderen Schiffe (Tab.7.5a). Die Variabilität der Chl.a Konzentrationen nimmt in folgender Reihenfolge ab: die Proben des Schnittes, die der Zeitserie nach Euler, und die der Zeitserie nach Lagrange. Der CV% des Phytoplanktons wird nur für die beiden Zeitreihen verglichen (Tab.7.5b). Für Chaetoceros spp. und Gymnodinium A ist die Variabilität über die 24h bei den von Littorina genommenen Proben am höchsten, bei den anderen vergleichenden Arten (Tab.7.5b) variieren die von Alkor gesammelten Proben mehr. Auch für den 2.5. läßt sich also nicht generell sagen, nach welcher Probennahmestrategie (Lagrange oder Euler) die Variabilität aller gemessenen Parameter geringer ist. Die Hypothese, daß der Einfluß räumlicher Strukturen bei einer Zeitserie nach Euler prinzipiell größer ist als bei einer Zeitserie nach Lagrange kann nicht bestätigt werden. Auch die Patchiness auf Skalen $\ll 2\text{sm}$ muß während dieser Untersuchung sehr hoch gewesen sein und übertraf die zeitlichen Änderungen im 3 stündigem Abstand. Die während beider Zeitserien gemessene Variabilität muß zu einem großen Prozentsatz von dieser räumlichen Heterogenität verursacht worden sein.

a)

Vergleich des coefficient of variation der 3 Probenahmestrategien am 26.4.

Temperatur (°C)									
Littorina: 6.00-18.00 Uhr (alle 3h)				Alkor: 5.00-17.00 Uhr (alle 1.5h)			Gauss: 5.00-17.00 Uhr (alle 1.5h)		
Tiefe	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.
0	2.04	0.19	9%	2.2	0.1	5%	1.94	0.10	5%
5	2.04	0.19	9%	2.2	0.1	3%	1.94	0.09	4%
10	1.80	0.15	8%	2.1	0.1	3%	1.82	0.12	7%
20	1.72	0.10	6%	1.7	0.0	3%	1.76	0.09	5%
30	1.60	0.06	4%	1.6	0.0	1%	1.64	0.06	4%

Chl a Konzentration (µg/l)									
Littorina: 6.00-18.00 Uhr (alle 3h)				Alkor: 5.00-17.00 Uhr (alle 3h)			Gauss: 5.00-17.00 Uhr (alle 1.5h)		
Tiefe	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.
0	11.36	1.34	12%	12.60	1.24	10%	2.14	1.26	59%
5	12.15	1.93	16%	12.59	2.00	24%	2.64	1.35	51%
10	11.14	2.07	19%	13.03	2.24	17%	2.66	1.31	49%
20	9.66	1.20	13%	9.16	2.31	25%	3.44	2.57	75%
30	7.30	1.40	19%				2.72	2.23	82%

b)

Phytoplankton

Littorina: 6.00-18.00 Uhr (alle 3h)

Tiefe	<i>Neodinium rubrum</i> /l			<i>Gonyaulax catenata</i> /l			<i>Achnanthes taeniata</i> /l			<i>T. levanteri</i> /l			<i>Chaetoceros</i> spp./l		
	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.
5	6772	3700	43%	1322	733	55%	129	30	23%	2543	829	33%	1579	760	49%
10	6700	3746	56%	1920	747	39%	142	65	46%	2754	850	31%	1830	800	44%
30	1500	679	45%	200	400	200%	94	50	54%	1562	242	15%	1533	575	37%

Gauss: 5.00-17.00 (alle 1.5h)

Tiefe	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.												
5							9	10	112%	330	703	213%	70	50	63%
10							7	7	105%	330	497	151%	175	142	81%
30							5	5	90%	562	1000	178%	220	304	133%

Alkor: 5.00-17.00 (alle 3h)

Tiefe	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.												
5	9060	2662	29%	3124	700	23%	147	52	36%	1005	717	71%	270	123	45%
10	3436	2194	64%	1076	796	74%	106	52	49%	1965	639	33%	485	144	30%
30	420	317	75%	64	120	200%	23	9	37%	452	274	61%	167	70	47%

Tab. 7.4

Vergleich des Mittels, der Standardabweichung (Std.Abw.) und C(v) (coefficient of variation = Standardabweichung / Mittel = Std/Mit.) am 26.4. für a) Temperatur, Chl.a und b) verschiedene Phytoplanktonarten (Probenahmestrategie: Profilmfahrten = Gauss, Lagrange = Littorina, Euler = Alkor)

a) Vergleich des coefficient of variation der 3 Probenahmestrategien an 2.5.

Temperatur (°C)												
Littorina: 6.00-21.00 Uhr (alle 3h)				Alkor: 5.00-20.00 Uhr (alle 1.5h)				Gauss: 5.00-20.00 Uhr (alle 1.5h)				
Tiefe	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.
0	2.9	0.3	10%	3.1	0.4	14%	3.3	0.4	11%			
5	2.7	0.2	6%	3.1	0.5	15%	3.2	0.4	12%			
10	2.5	0.1	4%	2.7	0.1	2%	2.7	0.1	4%			
15	2.3	0.2	7%									
20	2.0	0.2	10%	2.2	0.3	13%	2.4	0.2	10%			
25	1.9	0.1	5%									
30	1.8	0.1	7%	1.8	0.1	7%	1.9	0.2	11%			

Chl a Konzentration (µg/l)												
Littorina: 6.00-21.00 Uhr (alle 3h)				Alkor: 5.00-20.00 Uhr (alle 3h)				Gauss: 5.00-20.00 Uhr (alle 1.5h)				
Tiefe	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw	Std/Mit.
0	4.35	0.85	19%	4.08	1.34	33%	4.48	1.80	40%			
5	4.63	0.84	18%	4.42	0.72	16%	4.50	1.04	41%			
10	4.68	0.85	18%	4.90	1.28	26%	4.68	1.28	27%			
15	4.97	0.76	15%	5.07	0.65	13%						
20	4.57	0.72	16%	4.54	0.62	14%	5.15	1.18	23%			
25	4.47	0.51	11%									
30	4.77	0.57	12%				3.71	1.11	30%			

b) Phytoplankton

Alkor: 5.00-23.00 Uhr (alle 3h)

Tiefe (m)	K.rub./l			G.cat./l			Gyrod./l			A.tac./ml			T.lev./ml			Chaet./ml		
	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.
0	6338	8257	130%	769	1018	132%	28484	21802	74%	158	21	13%	253	67	26%	92	30	32%
5	3154	2388	76%	4017	3247	81%	36822	14810	40%	151	39	26%	288	67	23%	102	30	29%
10	2280	1176	53%	4026	2295	55%	18484	7716	42%	129	46	36%	337	63	19%	88	28	32%
15	1083	448	44%	909	683	75%	4917	2935	60%	138	31	22%	538	119	22%	145	61	42%
20	626	247	40%	249	178	72%	1297	518	40%	189	48	44%	542	117	22%	157	43	27%
Mittel			69%			83%			51%			28%			23%			33%

Littorina: 6.00-24.00 Uhr (alle 3h)

0	7891	3429	43%	2451	1884	44%	38997	17826	55%	258	33	13%	467	81	17%	128	65	51%
5	6524	3135	48%	2871	1135	55%	22796	13968	61%	234	48	20%	597	110	18%	127	57	45%
10	3782	1879	51%	2843	989	48%	18121	7884	77%	218	54	25%	785	121	17%	156	68	38%
15	2951	1422	48%	1146	673	59%	5617	1638	29%	234	37	16%	789	74	10%	181	62	34%
20	2388	1215	51%	533	453	85%	3845	2948	76%	196	58	30%	886	92	11%	228	77	35%
Mittel			48%			58%			68%			21%			15%			41%

Tab. 7.5

Vergleich des Mittels, der Standardabweichung (Std.Abw.) und C(v) (coefficient of variation = Standardabweichung / Mittel = Std/Mit.) am 2.5. für a) Temperatur, Chl.a und b) verschiedene Phytoplanktonarten (Probenahmestrategie: Profilmfahrten = Gauss, Lagrange = Littorina, Euler = Alkor).

8. Schlußbetrachtung

Phytoplankton ist per Definition den Bewegungen des Wassers ausgeliefert. Die räumliche Variabilität (Patchiness) der Verteilung des Phytoplanktons wird daher außer von biologischen Vorgängen (Wachstum, Sedimentation, Mobilität, Fraß) maßgeblich von physikalischen Faktoren (Strömungen, Turbulenzverhältnisse) hervorgerufen. Die komplexen, häufig nicht linearen biologischen Reaktionen des Phytoplanktons auf die abiotischen Umweltfaktoren führen dazu, daß die Verteilung des Phytoplanktons einen wesentlich höheren Grad an Variabilität aufweist als die Umweltfaktoren selber. Da die Patchiness eines Faktors, z.B. der Nährsalzverteilung, gleichzeitig Ursache und Folge der Patchiness eines anderen Faktors, z.B. der Phytoplanktonverteilung, sein kann, ist eine Kategorisierung anhand Patchiness erzeugender Mechanismen nicht sinnvoll. Eine Einteilung aller die Patchiness von Plankton betreffenden Phänomene anhand der räumlichen und zeitlichen Skalen, auf denen sie auftreten, hat sich als die praktikabelste Lösung erwiesen.

Untersuchungen zur Artenzusammensetzung des Planktons im Zentimeterbereich sind selten, da auf diesem Skalenbereich die technischen Probleme der Probennahme besonders groß sind. Patchiness vor allem von Zooplankton im 0.1m Bereich wurde von Cassie (1959) untersucht, der die ausgeprägten artspezifischen Verteilungsmuster überwiegend auf Salzgehalts- und Temperaturpräferenzen der Tiere zurückführte. Signifikante (im Vergleich zum Fehlerbereich) vertikale Patchiness von Phytoplankton und dessen Umweltfaktoren fand Owen (1989) im Zentimeter- bis Meterbereich. Die Variabilität eines Parameters war im Zentimeterbereich häufig höher als im entsprechenden Meterbereich. Die Chl.a Konzentration war immer weniger variabel als die der einzelnen Arten. Die Patchiness der einzelnen Arten war unabhängig voneinander. Owen (1989) interpretiert die Variabilität des Phytoplanktons als eine Folge der Umweltbedingungen in Kombination mit den Eigenarten der Algen selbst.

Variabilität der Vertikalverteilung des Phytoplanktons im

Bereich von Metern und Stunden wird z.B. durch die Mobilität mancher Arten oder auch durch die zirkadiane Rhythmik der Photosynthese (Legendre et al. 1988) verursacht. Die tagesrythmischen Wanderungen zweier Dinoflagellaten und von Mesodinium rubrum (diese Arbeit) ergaben ein starkes, gut sichtbares Signal. Auf Skalen \leq Tag war die tagesrythmische Wanderung ein dominierender biologischer Prozeß, der stärker als die physikalischen Prozesse die Verteilung beeinflusste. Folgende Zusammenhänge werden postuliert: Der grundlegende Wanderungsrythmus sei endogenen Ursprungs, die aktuelle Wanderungsdistanz, -geschwindigkeit und die durchschnittliche Aufenthaltstiefe dagegen würden innerhalb der endogen vorgegebenen Spanne durch die Umweltbedingungen (Temperatur, Lichtintensität, Turbulenz) modifiziert werden. Die Anpassungen an die fluktuierenden Umweltbedingungen, vor allem an wechselnde Lichtintensitäten, würde für diese Arten auf der Skala von Stunden überwiegend durch die tagesrythmische Wanderung erreicht werden. Die Fähigkeit die bevorzugte Aufenthaltstiefe, mit der für sie optimalen Lichtintensität, aktiv aufzusuchen, macht diese Organismen weitgehend unabhängig von den physikalischen Prozessen in ihrer Umgebung.

Bei den Diatomeen wurde auf dieser Zeitskala (\leq Tag) kein so ausgeprägter, alles überlagernder Rhythmus sichtbar. Die artspezifischen Verteilungsmuster konnten auf dieser Skala weder durch physikalische Prozesse noch durch biologische, weder durch direkte Beweglichkeit noch durch physiologische Adaptation allein erklärt werden. Die Mechanismen die auf dieser Skala die Verteilung der Diatomeen kontrollieren, sind meines Erachtens so sehr miteinander verwoben, daß keiner einzeln erkannt und hervorgehoben werden kann. Für Diatomeen, die nicht in dem Maße mobil sind wie z.B. Dinoflagellaten, scheinen die hochfrequenten physiologischen Adaptationen an die fluktuierende Umwelt eine große Rolle beim Ausgleich dieser Fluktuationen zu spielen. Die hierarchische Gliederung der adaptiven Reaktionen nicht wandernder Arten auf das gesamte Spektrum der Fluktuationen würde demnach eine optimal hohe Teilungsrate der einzelnen Zellen ermöglichen. So würden die durch Turbulenzen verursachten Fluktuationen der Lichtintensi-

tät zu entsprechenden Fluktuationen in der Effizienz der Lichtnutzung und damit zu einer konstanteren Photosynthese- oder Teilungsrate führen (Marra 1980, Lewis et al. 1984a, b).

Die oben aufgezeigten Szenarien postulieren also zwei grundsätzlich verschiedene Strategien der Anpassungen der Phytoplanktonzellen an ihre fluktuierende Umwelt: Entweder werden die Änderungen, denen die Zellen ausgesetzt werden durch aktive Veränderungen der Aufenthaltstiefe gering gehalten. Oder Anpassungen an die unterschiedlichen Frequenzen der Fluktuationen der Umweltparameter durch ein ganzes Spektrum physiologischer Adaptationen dämpfen deren Auswirkungen. Die erste Strategie würde vor allem von den mobilen Arten, die zweite eher von den Diatomeen verfolgt werden.

Als Mobilität im weiteren Sinne, auf einer anderen Zeitskala kann die Fähigkeit der Diatomeen ihre Sinkgeschwindigkeit zu ändern gesehen werden. Die Sedimentationsrate der Diatomeen variierte auf Skalen < 1 Tag. Dieser Schwankung konnte jedoch keine entsprechende Änderung in der Vertikalverteilung zugeordnet werden, und es muß offen bleiben, ob es sich um periodische Änderungen handelte. Zudem kann aus der Messung der Sedimentationsraten nicht hergeleitet werden, ob diesen Schwankungen eine veränderte Sinkgeschwindigkeit zugrunde liegt oder ob der Anteil der sinkenden Zellen variiert. Da die mittlere Sinkgeschwindigkeit so hoch war (im Bereich von 50m/d), daß sie nicht allein durch physiologische Änderungen der Dichte sondern durch Aggregatbildung erklärbar ist, ist eine Änderung der Sinkgeschwindigkeit im Stundenbereich unwahrscheinlich. Auf der Zeitskala von Stunden wäre eine Änderung des Auftriebs- bzw. des Sinkverhaltens mit Sinkgeschwindigkeiten um 1m/d durch physiologische Dichteänderungen denkbar. Dieser Regulationsmechanismus würde dann in Kraft treten, wenn die Fluktuationen der Umweltbedingungen, denen die Zelle ausgesetzt ist, außerhalb der Spanne, die durch Adaptationen gepuffert werden kann, läge, und die Zelle ihre Aufenthaltstiefe verändern müßte.

Auf einer Zeitskala von mehreren Tagen ändern sich die

Wachstumsrate, der Fraß und somit die Biomasse (Harris 1980). Während der vorliegenden Untersuchung nahm auf dieser Zeitskala die Sedimentationsrate sowohl von T.levanderi als auch von Chaetoceros zu. Die Primärproduktion und der Prozentsatz an teilenden Zellen von T.levanderi nahm dagegen ab. Die Konzentration dieser Organismen nahm folglich ab, während z.B. die Biomasse von Gymnodinium A zunahm. Dementsprechend begann sich die Zusammensetzung der Artengemeinschaft zu verschieben. Dies ist, wie auch die Bildung von Dauerstadien, Teil der saisonalen Änderungen. Die Änderungen auf diesen Skalen müßten von den integrierten Signalen der Prozesse, die auf geringeren Zeitskalen ablaufen, und vom endogenen Stadium der Zelle abhängen. Über die Auswirkungen der Änderungen von Teilungs-, Sedimentations-, Sporenbildungs- und Fraßraten auf die Vertikalverteilungsmuster ist sehr wenig bekannt. Ob die Sedimentations- und Fraßrate sich innerhalb der trophogenen Schicht mit der Tiefe ändert, ist ebenfalls kaum untersucht. Eine Änderung der Vertikalverteilung der Chl.a Konzentration auf saisonaler Basis aufgrund der Änderung der Produktionsrate wird bei der Entstehung und dem Absinken von Tiefen-Chl.a Maxima beobachtet.

Auf Zeitskalen von Wochen bis Monaten ändert sich die gesamte Struktur des pelagischen Systems. Die Frühjahrsblüte selbst wird durch die sehr hohe neue Produktion (sensu Dugdale und Goering 1967) und die sehr geringe Diversität des Phytoplanktons charakterisiert. Die autotrophe Biomasse der Blüte wird typischerweise durch nur 1 oder 2 Arten dominiert. Dies gilt offenbar jedoch nur für ein kleines Gebiet. Durch die sehr große horizontale Patchiness physikalischer Phänomene vor der endgültigen Etablierung der saisonalen Thermokline (Kap.1) können verschiedene Subblüten (Kap.4) mit unterschiedlicher Artenzusammensetzung nebeneinander ablaufen. Dies gilt ganz besonders unter Bedingungen (sehr ruhig, keine tiefe Durchmischung) (Smetacek und Passow im Druck), unter denen das Blütenwachstum vor der endgültigen Ausbildung der Temperatursprungschicht beginnt. Die zu dieser Zeit überall hohen Konzentrationen der Nährsalze haben wenig Einfluß auf die Phytoplanktonpatchiness. Umgekehrt dagegen erzeugt die große

Heterogenität der Primärproduktion Patchiness in der Nährsalzverteilung.

Der Beginn der Sedimentation der dominierenden Arten und die Abnahme der Biomasse derselben Arten charakterisiert die Abbauphase der Blüte. Ab diesem Zeitpunkt nimmt die autotrophe Biomasse stark ab, die Artendiversität wächst jedoch, die Systemstruktur nähert sich langsam einem Sommersystem. In diesem Zeitraum fand die Untersuchung, welche dieser Arbeit zugrunde liegt, statt. Die Sedimentation der beiden dominierenden Arten begann gleichzeitig, die jeweiligen Sedimentationsraten unterschieden sich jedoch. Als Auslöser für den Beginn der Sedimentation der Frühjahrsblüte wird häufig Nitratlimitierung angegeben. Nitratkonzentrationen waren bei Beginn der Sedimentation sehr gering, zum Teil unterhalb der Nachweisgrenze, aber (auch im Bereich weniger Meter) sehr patchy. Zudem waren zumindest die T.levanderi Zellen weiterhin zu Teilungen, gerade in den oberen Metern, fähig, aufnehmbaren Stickstoff muß folglich zur Verfügung gestanden haben. Andere Arten vermehrten sich zu dieser Zeit. Es kann angenommen werden, daß ein gewisser Anteil der Primärproduktion bereits über den regenerierenden Zyklus verlief. Das hieße, daß zu dieser Zeit die Patchiness bezüglich aller Stickstoffnährsalze sehr hoch gewesen ist, und so maßgeblich zu der großen Variabilität des Phytoplanktons auch innerhalb einer Art beigetragen hat. Unterschiedliche Umgebungsbedingungen bezüglich der Nährsalzsituation würden zu verschiedenen Reaktionen der Zellen führen, sodaß ein Teil z.B. sedimentiert und ein anderer sich teilt. Jede Zelle würde auf die Situation ihrer unmittelbaren Umgebung, die noch genug Nitrat, oder schon Ammonium oder vielleicht auch DON zur Verfügung stellt, reagieren. Die Aussage, daß während der Abbauphase einer Frühjahrsblüte (während der gleichzeitig das regenerierende System entsteht) die Nitratkonzentration limitierend ist, hat somit wenig Bedeutung für die einzelnen Zellen. Diese Feststellung besagt eher, daß von dem Augenblick an die Patchiness der Nährsalzkonzentrationen zur Variabilität des Phytoplanktons maßgeblich beiträgt, und insofern die Sedimentation auslösen kann.

Die Etablierung und Zerstörung der saisonalen Thermoklinen, sowie die großräumige Zufuhr neuer Stickstoffnährsalze sind Prozesse, die auf der Zeitskala eines Jahres ablaufen. Deren Verlauf wird durch klimatische längerfristige Schwankungen beeinflusst, und die resultierenden Änderungen wirken wiederum auf die pelagische Systemstruktur (Harris 1980) und auch auf die Phytoplanktonverteilung, -biomasse und -zusammensetzung.

Die Verteilung des Phytoplanktons auf unterschiedlichen Skalen wird also von den artspezifischen Verhaltensmustern, die vielleicht als Reaktionsmöglichkeiten auf ihre Umwelt gesehen werden sollten, und von dieser Umwelt kontrolliert. Die Wirkung der Umwelt und des Verhaltens sind eng miteinander verflochten und können nur im Ausnahmefall getrennt erkannt werden. Zudem erzeugen sogar kleine Änderungen von Umweltbedingungen oft indirekt Änderungen in den Verteilungsmustern, die auf völlig anderen Skalen (größeren oder geringeren) als die erzeugenden Phänomene mit einem viel stärkerem Signal sichtbar werden.

- Alcaraz, M.; Saiz, E.; Marrase, C.; Vague, D.; 1988: Effects of turbulence on the development of phytoplankton biomass and copepod population in marine microcosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 49: 117-125.
- Alldredge, A.L.; 1987: Mass flocculation and settlement of diatoms: Significant source of marine snow (Abstr.). *EOS, Trans. Ame. Geophys. Union* 68: 1759.
- Alldredge, A.L.; Gotschalk, C.C.; 1988: In situ settling behaviour of marine snow. *Limnol. Oceanogr.* 33: 339-351.
- Alldredge, A.L.; Gotschalk, C.C.; 1989: Direct observation of the mass flocculation of diatom blooms: characteristics, settling velocity and formation of diatom aggregates. *Deep-Sea Res.* 36: 159-171.
- Alldredge, A.L.; Silver, M.; 1988: Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Prog. Oceanogr.* 20: 41-82.
- Allen, T.F.H.; 1977: Scale in microscopic algal ecology: a neglected dimension. *Phycologia* 16: 235-257.
- Anderson, D.M.; Kaefer, B.A.; 1987: An endogenous annual clock in the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *Nature* 325: 616-617.
- Anderson, D.M.; Lively, J.J.; Reardon, E.M.; Price, C.A.; 1985: Sinking characteristics of dinoflagellate cysts. *Limnol. Oceanogr.* 30, 5: 1000-1009.
- Anderson, L.W.J.; Sweeney, B.; 1978: Role of inorganic ions in controlling a marine centric diatom *Ditylum brightwellii*. *J. Phycol.* 14: 204-214.
- Anderson, L.W.J.; Sweeney, B.M.; 1977: Diel changes in sedimentation characteristics of *Ditylum brightwellii*: Changes in cellular lipid and effects of respiratory inhibitors and ion-transport modifiers. *Limnol. Oceanogr.* 22, 3: 539-552.
- Angel, M.V.; 1984: Detrital organic fluxes through pelagic ecosystems. In: Fasham, M.J.R. (ed.): *Flows of energy and materials in marine ecosystems*, Nato Conference Series IV. *Marine Science* 13: 475-516.
- Asper, L.V.; 1987: Measuring the flux and sinking speed of marine snow aggregates. *Deep-Sea Res.* 34: 1-17.
- Bainbridge, R.; 1957: The size, shape and density of marine phytoplankton concentrations. In: Fox, M., (ed.): *In biological reviews of the Cambridge philosophical society*. Cambridge: pp. 91-115.
- Barnes, H.; Marshall, S.M.; 1951: On the variability of replicate plankton samples and some application of contagious series to the statistical distribution of catches over restricted periods. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 30: 233-263.
- Bathmann, U.; 1984: Struktur und Bedeutung des Zooplanktons beim Übergang von der Frühjahrs- zur Sommerphase in der zentralen Ostsee. *Dipl. Arb. Univ. Kiel*: 76 pp.

- Bienfang, P.K.; 1980: Phytoplankton sinking rates in oligotrophic waters off Hawaii, USA. *Mar. Biol.* 61: 69-77.
- Bienfang, P.K.; 1981a: Sinking rates dynamics of *Cricosphaera carterae*. II. Scence response to various limiting substrates in non-steady state populations. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 49: 235-244.
- Bienfang, P.K.; 1981b: Sinking rates dynamics of *Cricosphaera carterae*. I. Effects of growth rate, limiting substrate, and diurnal variation in steady-state populations. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 49: 217-233.
- Bienfang, P.K.; Harrison, P.J.; Quarmby, L.M.; 1982: Sinking rate response to depletion of nitrate, phosphate, and silicate in four marine diatoms. *Mar. Biol.* 67: 295-302.
- Bienfang, P.K.; Szyper, J.P.; Laws, E.; 1983: Sinking rate and pigment responses to light-limitation of a marine diatom: implications to dynamics of chlorophyll maximum layers. *Oceanologica Acta* 6: 55-62.
- Blasco, D.; 1978: Observations on the diel migration of marine dinoflagellates off the Baja California Coast. *Mar. Biol.* 46: 41-47.
- Bodungen, B.v.; Bröckel, K.v.; Smetacek, V.; Zeitzschel, B.; 1981: Growth and sedimentation of the phytoplankton spring bloom in the Bornholm Sea (Baltic Sea). *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* 5: 49-60.
- Bodungen, B.v.; Nöthig, E.-M.; Sui, Q.; 1988: New production of phytoplankton and sedimentation during summer 1985 in the southeastern Weddell-Sea. *J. Compar. Biochem. Physiol.* 90B: 475-487.
- Bodungen von, B.; 1989: Pelagische Primärproduktion und vertikaler Partikelfluss im Ozean. *Habil. Arb. Uni. Kiel*: 156 pp.
- Brandt, K.; Apstein, C.; 1964: Nordisches Plankton. Botanischer Teil. Asher & Co. Amsterdam: 200 pp.
- Breeman, A.M.; Bos, S.; Essen, S.van; Mulekom, L.L.van; 1984: Light-dark regimes in the intertidal zone and tetrasporangial periodicity in the red alga *Rhodochorton purpureum*. *Helgol. Meeresunters.* 38: 365-387.
- Brunk, C.F.; James, T.W.; 1977: Intracellular and in vivo fluorescence of DNA specific probe: 4'6-diamidino 2-phenylindole (DAPI). *J. Cell. Biol.* 75: 136a.
- Brzezinski, M.A.; Nelson, D.M.; 1988: Differential cell sinking as a factor influencing diatom species competition for limiting nutrients. *J. Exp. Mar. Ecol.* 119: 179-200.
- Buesseler, K.O.; Livingston, H.D.; Honjo, S.; Hay, B.J.; Manganini, S.J.; Degens, E.; Ittekkot, V.; Izdar, E.; Konuk, T.; 1987: Chernobyl radionuclides in a Black Sea sediment trap. *Nature* 329: 825-828.
- Cassie, R.M.; 1959: Mikro-distribution of plankton. *New Zealand J. Sci.* 2:398-409.

- Cassie, R.M.; 1962: Frequency distribution models in the ecology of plankton and other organisms. *J. Anim. Ecol.* 31: 65-92.
- Cassie, R.M.; 1971: Sampling and statistics. In: W.T. Edmondson & G.G. Winberg (eds.): A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh water. London: 174-209 pp.
- Conley, D.J.; Kilham, S.S.; Theriot, E.; 1989: Differences in silica content between marine and freshwater diatoms. *Limnol. Oceanogr.* 34: 205-213.
- Conover, R.J.; Durvasula, R.; Royand, S.; Wang, R.; 1986: Probable loss of chlorophyll-derived pigments during passage through the gut of zooplankton and some of the consequences. *Limnol. Oceanogr.* 31: 878-887.
- Corliss, J.O.; Snyder, R.A.; 1986: A preliminary description of several new ciliates from the Antarctica, including *Cohnilemubus grassei* n. sp.. *Protistologica*, 22: 39-46.
- Cullen, J.J.; 1982: The deep chlorophyll maximum: Comparing vertical profiles of chlorophyll a. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 791-803.
- Cullen, J.J.; Lewis, M.R.; 1988: The kinetics of algal photoadaptation in the context of vertical mixing. *J. Plank. Res.* 10: 1039-1063.
- Culver, M.E.; Smith Jr., W.O.; 1989: Effects of environmental variation in sinking rates of marine phytoplankton. *J. Phycol.* 25: 262-270.
- Cushing, D.H.; 1962: Patchiness. *Rapp. Proc.-Verb. Cons. int. Explor. Mer.* 153: 152-164.
- Cushing, D.H.; Walsh, J.J.; 1976: *The ecology of the sea.* Blackwell Scientific Publications, Oxford, London: 467 pp.
- Dale, T.; 1987: Diel vertical distribution of planktonic ciliates in Lindaspollene, Western Norway. *Mar. Mikro. Food Webs* 2: 15-28.
- Deason, E.E.; 1980: Potential effect of phytoplankton colony breakage on the calculation of zooplankton filtration rates. *Mar. Biol.* 57: 279-286.
- Denman, K.L.; Gargett, A.E.; 1983: Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. *Limnol. Oceanogr.* 28: 801-815.
- Denman, K.L.; Platt, T.; 1976: The variance spectrum of phytoplankton in a turbulent ocean. *J. Mar. Res.* 34: 593-601.
- Denman, K.L.; Powell, T.M.; 1984: Effects of physical processes on planktonic ecosystems in the coastal ocean. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 22: 125-168.
- Derenbach, J.; 1969: Zur Homogenisation des Phytoplanktons für die Chlorophyllbestimmung. *Kieler Meeresforsch.* 25: 166-171.

- Derenbach, J.B.; Astheimer, H.; Hansen, H.P.; Leach, H.; 1979: Vertical microscale distribution of phytoplankton in relation to the thermocline. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1: 187-193.
- Deutsches Hydrographisches Institut; 1987. Die Auswirkungen des Kernkraftwerkunfalles von Tschernobyl auf Nord und Ostsee. *Meereskundl. Beobacht. u. Ergeb.* 62, Hamburg.
- Devell, L.; Tovedal, H.; Bergstrom, U.; Appelgren, A.; Chyssler, J.; Andersson, L.; 1986: Initial observations of fallout from the reactor accident at Chernobyl. *Nature* 321: 192-193.
- Dodge, J.D.; 1982: Marine dinoflagellates of the British Isles. Royal Holloway College London: 141pp.
- Drebes, G.; 1974: *Marines Phytoplankton*. Thieme Verlag Stuttgart: 186 pp.
- Dugdale, R.C.; Goering, J.J.; 1967: Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* 12: 196-206.
- Dybern, B.I.; Hansen, H.P.; 1989: Baltic Sea Patchiness Experiment. PEX'86. Part I: General Report. Vol. I 6 II. Cooperative Research Report 163. ICES: 156 pp., 100 pp.
- Edler, L.; 1979: Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. *Phytoplankton and chlorophyll*. BMB Publ. 5: 1-38.
- Edler, L.; Olsson, P.; 1985: Observations on the diel migration of *Ceratium furca* and *Prorocentrum micans* in a stratified bay on the Swedish west coast. In: Anderson, D.M., White, A.W., Baden, D.G. (eds.): *Toxic dinoflagellates*. Elsevier, N.York: pp. 195-200.
- Eilertsen, H.; Schei, B.; Taasen, J.P.; 1981: Investigations on the plankton community of Balsfjorden, northern Norway. The phytoplankton 1976-1978. Abundance, species composition and succession. *Sarsia* 66: 129-141.
- Elbrächter, M.; 1971: Untersuchungen über die Populationsdynamik und Ernährungsbiologie von Dinoflagellaten im Freiland und im Labor. Diss. Uni. Kiel: 91 pp.
- Eppley, R.W.; Holmes, R.W.; Paasche, E.; 1967b: Periodicity in cell division and physiological behaviour of *Ditylum brightwellii*, a marine planktonic diatom, during growth in light-dark cycles. *Arch. Mikrobiol.* 56: 305-323.
- Eppley, R.W.; Holmes, R.W.; Strickland, J.D.H.; 1967a: Sinking rates of marine phytoplankton measured with a fluorometer. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 1: 192-208.
- Eppley, R.W.; Holm-Hansen, O.; Strickland, J.D.H.; 1968: Some observations on the vertical migration of dinoflagellates. *J. Phycol.* 4: 333-340.
- Eppley, R.W.; Koeller, P.; Wallace Jr., G.T.; 1978: Stirring influences the phytoplankton species composition within enclosed columns of coastal sea water. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 32: 219-239.

- Estrada, M.; Alcaraz, M.; Marrasé, C.; 1987: Effects of turbulence on the composition of phytoplankton assemblages in marine microcosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 38: 267-281.
- Evans, G.T.; 1978: Biological effects of vertical-horizontal interactions. In: Steele, J.H. (ed.): *Spatial patterns in plankton communities*. Plenum Press. New York: pp. 157-180.
- Falkowski, P.G.; Wirick, C.D.; 1981: A simulation model of the effects of vertical mixing on primary productivity. *Mar. Biol.* 65: 69-75.
- Fasham, M.J.R.; 1978: The application of some stochastic processes to the study of plankton patchiness. In: Steele, J.H. (ed.): *Spatial patterns in plankton communities*. Plenum Press. New York: pp. 131-156.
- Fasham, M.J.R.; Pugh, P.R.; 1976: Observations on the horizontal coherence of chlorophyll a and temperature. *Deep-Sea Res.* 23: 527-538.
- Fenchel, T.; Finlay, B.J.; 1984: Geotaxis in the ciliated protozoon *Loxodes*. *J. exp. Biol.* 110: 17-33.
- Fenchel, T.; Finlay, B.J.; 1986: The structure and function of Müller vesicles in Loxodid ciliates. *J. Protozool.* 33: 69-76.
- Ferrante, J.G.; Parker, J.I.; 1977: Transport of diatom frustules by copepod fecal pellets to the sediments of Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 22: 92-98.
- Fowler, S.W.; Buat-Menard, P.; Yokoyama, Y.; Ballestra, S.; Holm, E.; Nguyen, H.van; 1987: Rapid removal of Chernobyl fallout from Mediterranean surface waters by biological activity. *Nature* 329: 56-58.
- Garrison, D.L.; 1984: Planktonic diatoms. In: Steidinger, K.A.; Walker, L.M., (eds.): *Marine Plankton life cycle strategies*. CRC Press. Florida: pp. 1-17.
- George, D.G.; Heaney, I.; 1978: Factors influencing the spatial distribution of phytoplankton in a small productive lake. *J. Ecol.* 66: 133-155.
- Gilbert, J.Y.; 1942: The errors of the Sedgwick-Rafter counting chamber in the enumeration of phytoplankton. *Trans. Am. Micros. Soc.* 61: 217-226.
- Graßhoff, K.; 1976: *Methods on seawater analysis*. Verlag. Chemie, Weinheim: 317 pp.
- Haberyan, K.; 1985: The role of copepod fecal pellets in the deposition of diatoms in Lake Tanganyika. *Limnol. Oceanogr.* 30: 1010-1023.
- Hagmeier, E.; 1960: *Untersuchungen über die Menge und die Zusammensetzung von Seston und Plankton*. Diss., Univ., Kiel: 167 pp.
- Hansen, G.; 1986: *Phytoplanktonökologie in der Mittleren Ostsee*. Dipl. Arb. Uni. Kiel: 51 pp.

- Hardy, A.; 1956: The world of plankton. Collins, London: 335 pp.
- Hardy, A.; 1967: Observations on plankton patchiness. Great waters. Collins, London: 542 pp.
- Hargrave, B.T.; Burns, N.M.; 1979: Assessment of sediment trap collection efficiency. *Limnol. Oceanogr.* 24: 1124-1136.
- Hargrave, P.E.; French, F.W.; 1983: Diatom resting spores: significance and strategies. In: Fryxell, G.A. (ed.): *Survival strategies of the algae*. Cambridge University press: pp. 49-68.
- Harris, G.P.; 1980: Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models, and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 877-900.
- Harris, G.P.; Smith, R.E.A.; 1977: Observations of small scale spatial patterns of phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.* 22: 887-899.
- Hasle, G.R.; 1969: An analysis of the phytoplankton of the Pacific Southern Ocean: abundance, composition and distribution during the Bratigg Expedition, 1947-48. *Hvalradets skrifter* 52: 1-168.
- Haury, L.R.; McGowan, J.A.; Wiebe, P.H.; 1978: Patterns and Processes in the time and space scales of plankton distribution. In: Steele, J.H., (ed.). *Spatial patterns in plankton communities*. Plenum Press. New York: pp. 277-328.
- Heaney, S.I.; Eppley, R.W.; 1981: Light, temperature and nitrogen as interacting factors affecting diel vertical migrations of dinoflagellates in culture. *J. Plankt. Res.* 3: 331-345.
- Heiskanen, A.-S.; 1987: Production and sedimentation of organic material and phytoplankton in the coastal sea area off Tvärminne at the entrance to the Gulf of Finland in 1983. Pro gradu-tutkielma. Hydrobiologian laboratorio. Kasvitieteen laitos. Helsingin Yliopisto: 94 pp.
- Hendey, I.N.; 1964: An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Her Majesty's stationary office. London: pp. 318.
- Holligan, P.M.; 1985: Marine dinoflagellate blooms - growth strategies and environmental exploitation. In: Anderson, D.M., White, A.W., Baden, D.G. (eds.): *Toxic dinoflagellates*. Elsevier, N.York: pp. 133-140.
- Holmes, R.W.; Widrig, T.M.; 1956: The enumeration and collection of marine phytoplankton. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 22: 21-32.
- Hulburt, E.M.; 1983: The capacity for change and the unpredictability of the phytoplankton of the east coast of the United States. *J. Plankt. Res.* 5: 35-42.
- Hustedt, F.; 1962: *Die Kieselalgen*. Dr.L. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora, J. Reprint Corporation. N. York: 919 pp.

- Ignatiades, L.; 1979: The Influence of water stability on the vertical structure of the phytoplankton community. *Mar. Biol.* 52: 97-104.
- Johnson, T.O.; Smith, W.O. Jr.; 1986: Sinking rates of phytoplankton assemblages in the Weddell Sea marginal ice zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 33: 131-137.
- Jonsson, P.R.; 1989: Vertical distribution of planktonic ciliates - an experimental analysis of swimming behaviour. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 52: 39-53.
- Kahru, M.; Leppänen, J-M.; Nömmann, S.; Passow, U.; in Vorb: Spatio-Temporal mosaic of phytoplankton spring bloom in the open Baltic Sea during the Patchiness Experiment PEX'86.
- Kahru, M.; Nömmann, S.; in Vorb: The phytoplankton spring bloom in the Baltic Sea in 1985, 1986: multitude of spatio-temporal scales.
- Kamykowski, D.; McCollum, S.A.; 1986: The temperature acclimatized swimming speed of selected marine dinoflagellates. *J. Plankt. Res.* 8: 275-287.
- Kamykowski, D.; Zentara, S-J.; 1976: The diurnal vertical migration of motile phytoplankton through temperature gradients. *Limnol. Oceanogr.* 22: 148-151.
- Kelly, J.C.; 1971: Multivariate oceanographic sampling. *Math. Geol.* 3: 43-50.
- Kelly, J.C.; 1975: Time-varying distribution of biologically significant variables in the ocean. *Deep-Sea Res.* 22: 679-688.
- Kempe, S.; Nies, H.; 1987: Chernobyl nuclide record from a North Sea sediment trap. *Nature* 329: 828-831.
- Kempe, S.; Nies, H.; Ittekkot, V.; Degens, E.T.; Buesseler, K.O.; Livingston, H.; Honjo, S.; Hay, B.J.; Manganini, S.J.; Izdar, E.; Konuk, T.; 1987: Comparison of Chernobyl nuclide deposition in the Black Sea and in the North Sea. In: Degens, E., Izdar, E., Honjo, S., (eds.): Particel flux in the Ocean. *Mitt. Geol.-Paläont. Inst., Univ. Hamburg. SCOPE/UNEP* 62: pp. 165-178.
- Kemp, W.M.; Mitsch, W.J.; 1979: Turbulence and phytoplankton diversity: A general Modell of the "Paradox of Plankton". *Biological Modelling* 7: 201-222.
- Keunecke, K.H.; Kohn, H.; Krauss, W.; Migosga, G.; Schott, F.; Speth, P.; Willebrand, J.; Zenk, W.; 1975: BALTIC 75 - Physikalischer Teil. *Ber. Inst. Meeresk.* 11: 100 pp.
- Kiefer, D.A.; Kremer, J.N.; 1981: Origins of vertical patterns of phytoplankton and nutrients in a temperate open ocean: a stratigraphic hypothesis. *Deep-Sea Res.* 28: 1087-1105.
- Klein, B.; Gieskes, W.; Kraay, G.; 1986: Digestion of chlorophylls and carotinoids by the marine protozoan *Oxyrrhis marina* studied by HPLC analysis of algal pigments. *J. Plankt. Res.* 8: 827-836.

- Knoppers, B.; 1976: Die Vertikalverteilung motiler Protozoen in Abhängigkeit von Umweltfaktoren und der Tageszeit in einer abgeschlossenen Wassersäule. Dipl. Arb. Uni. Kiel: 86 pp.
- Kremling, K.; Wenk, A.; 1986: On the storage of dissolved inorganic phosphate, nitrate and reactive silicate in Atlantic Ocean water samples. Ber. Dt. Wiss. Kom. Meeresf. 31: 69-74.
- Kullenberg, G.E.B.; 1978: Vertical processes and the vertical-horizontal coupling. In: Steele, J.H. (ed.): Spatial patterns in plankton communities. Plenum Press. New York. pp. 43-73.
- Kutkuhn, J.H.; 1958: Notes on the precision of numerical and volumetric plankton estimates from small-sample concentrates. Limnol. Oceanogr. 3: 69-83.
- Lännergren, C.; 1979: Buoyancy of natural populations of marine algae. Mar. Biol. 54: 1-10.
- Legendre, L.; 1981: Hydrodynamic control of marine phytoplankton production: the paradox of stability. In: Nihoul, J.C.J., (ed.): Ecohydrodynamics. Elsevier, Amsterdam: pp. 191-207.
- Legendre, L.; Demers, S.; 1984: Towards dynamic biological oceanography and limnology. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 2-19.
- Legendre, L.; Demers, S.; Garside, C.; Haugen, E.M.; Phinney, D.A.; Shapiro, L.P.; Therriault, J.-C.; Yentsch, C.M.; 1988: Circadian photosynthetic activity of natural marine phytoplankton isolated in a tank. J. Plankt. Res. 10: 1-6.
- Legendre, L.; Demers, S.; Lefaivre, D.; 1986: Biological production at marine ergoclines. In: Nihoul, J.C., (ed.): Marine interfaces ecohydrodynamics. Elsevier, Amsterdam: pp. 1-30.
- Lenz, J.; 1971: Zur Methode der Sestonbestimmung. Kieler Meeresforschung 27: 180-193.
- Leppänen, J.-M.; 1988a: Carbon and nitrogen cycles during the vernal growth period in the open northern Baltic Proper. Diss., Finish Inst. of Mar. Res., Helsinki: 118 pp.
- Leppänen, J.-M.; 1988b: Cycling of organic matter during the vernal growth period in the open northern Baltic Proper VI. Sinking of particulate matter. Finish Mar. Res. 255: 97-118.
- Leppänen, J.-M.; Brunn, J.-E.; 1988: The role of pelagic ciliates including the autotrophic *Mesodinium rubrum* during the spring bloom of 1982 in the open northern Baltic Proper. *Ophelia*, SupSpl. 4: 147-157.
- Levasseur, M.; Therriault, J.C.; Legendre, L.; 1984: Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. Mar. Ecol. Prog. Ser. 19: 211-222.
- Lewis, M.R.; Cullen, J.J.; Platt, T.; 1984a: Relationships between vertical mixing and photoadaptation of phytoplankton: similarity criteria. Mar. Ecol. Prog. Ser. 15: 141-149.

- Lewis, M.R.; Horne, E.P.W.; Cullen, I.J.; Oakey, N.S.; Platt, T.; 1984b: Turbulent motions may control phytoplankton photosynthesis in the upper ocean. *Nature* 311: 49-50.
- Lewis, M.R.; Platt, T.; 1982: Scales of variability in estuarine ecosystems. *Estuarine Comparison*, Academic Press Inc., N.York: pp. 3-20.
- Lindahl, O.; 1977: Studies on the production of phytoplankton and zooplankton in the Baltic in 1975. *Meddelande fran Havsfiskelaboratoriet*. Lysekil: 217.
- Lindahl, O.; 1977: Studies on the production of phytoplankton and zooplankton in the Baltic in 1976, and a summary of results from 1973-1976. *Meddelande fran Havsfiskelaboratoriet*. Lysekil: 220.
- Lindholm, T.; 1985: *Mesodinium rubrum* - a unique photosynthetic ciliate. *Advances in aquatic Mikrobiol.* 3: 2-48.
- Lorenzen, C.J.; Welschmeyer, N.A.; 1983: The in situ sinking rates of herbivore fecal pellets. *J. Plankt. Res.* 5: 929-933.
- Lorenzen, C.J.; Welschmeyer, N.A.; Copping, A.E.; Verret, M.; 1983: Sinking rates of organic particles. *Limnol. Oceanogr.* 28, 4: 766-769.
- Lund, J.W.G.; Kipling, C.; Le Cren, E.D.; 1958: The inverted microscope method of estimating algae numbers, and the statistical basis of estimation by counting. *Hydrobiol.* 11: 143-170.
- Mackas, D.L.; Denman, K.L.; Abbott, M.R.; 1985: Plankton patchiness: biology in the physical vernacular. *Bull. Mar. Sci.* 37: 652-674.
- Margalef, R.; 1978: Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta* 1: 493-509.
- Marra, J.; 1978: Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer. *Mar. Biol.* 46: 203-208.
- Marra, J.; 1980: Vertikal mixing and primary production. In: Falkowski, P.G. (ed.): *Primary productivity in the sea*. Plenum Press. New York: pp. 121-137.
- Montagnes, D.J.S.; Lynn, D.H.; 1989: The annual cycle of *Mesodinium rubrum* in the waters surrounding the Isles of Shoals, Gulf of Maine. *J. Plankt. Res.* 11: 193-201.
- Nöthig, E.-M.; 1984: Experimentelle Untersuchungen an natürlichen Planktonpopulationen unter besonderer Berücksichtigung heterotropher Organismen. *Dipl. Arb. Univ. Kiel*: 1-105.
- Nehring, D.; 1984: The further development of the nutrient situation in the Baltic proper. *Ophelia Supp.* 3: 167-180.
- Nehring, D.; Franke, E.; 1987: Die hydrographisch chemischen Bedingungen in der zentralen Ostsee im Jahre 1987. *Fischerei Forsch.*, Rostock 25: 68-79.

- Noji, T.; Passow, U.; Smetacek, V.; 1986: Interaction between pelagial and benthal during autumn in Kiel Bight. I. Development and sedimentation of phytoplankton blooms. *Ophelia* 26: 333-349.
- Odebrecht, C.; 1981: Der Jahreszyklus des Planktons in Harrington sound, Bermuda. Diss., Univ., Kiel: 135 pp.
- Okubo, A.; 1971: Oceanic diffusion diagrams. *Deep-Sea Res.* 18:789-802.
- Ostenfeld, C.H.; 1910: Marine plankton from the East-Greenland Sea. I. List of diatoms and flagellates. *Meddel. om Gronland.* 43: 259-285.
- Owen, R.W.; 1989: Microscale and finescale variations of small plankton in coastal and pelagic enviromements. *J. Mar. Res.* 47: 197-240.
- Paasche, E.; 1980: Silicon. In: Morris, I., (ed.): *The physiological ecology of phytoplankton.* Blackwell Scientific Publications, Oxford: pp. 259-285.
- Packard, T.T.; Blasco, D.; Barber, R.T.; 1978: *Mesodinium rubrum* in the Baja California upwelling system. In: Boje, R., Tomzak, M., (eds.): *Upwelling ecosystems.* Springer Verlag, Berlin: pp. 73-89.
- Parsons, T.R.; Takahashi, M.; Hargrave, B.; 1979: *Biological oceanographic processes.* Pergamon Press, Oxford: 332 pp.
- Passow, U.; 1985: Wechselwirkungen zwischen Pelagial und Benthal während der Herbstblüte in der Kieler Bucht: Hydrographie, Phytoplankton sukzession und Primärproduktion. *Dipl. Arb. Univ. Kiel:* 95 pp.
- Peinert, R.; 1986: Saisonale und regionale Aspekte der Produktion und Sedimentation von Partikeln im Meer. *Diss. Arb. Uni. Kiel:* 108 pp.
- Pingree, R.D.; Holligan, P.M.; Mardell, G.T.; 1978: The effects of vertical stability on phytoplankton distribution in the summer on the northwest European Shelf. *Deep-Sea Res.* 25: 1011-1028.
- Pingree, R.D.; Pugh, P.R.; Holligan, P.M.; Forster, G.R.; 1975: Summer phytoplankton blooms and red tides along tidal fronts in the approaches of the English Channel. *Nature* 258: 672-677.
- Pitcher, G.C.; 1986: Sedimentary flux and the formation of resting spores of selected *Chaetoceros* species at two sites in the southern Benguela system. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 4: 231-244.
- Platt, T.; 1972: Local phytoplankton abundance and turbulence. *Deep-Sea Res.* 19: 183-197.
- Platt, T.; 1978: Spectral analysis of spatial structures in phytoplankton populations. In: Steele, J.H. (ed.): *Spatial patterns in plankton communities.* Plenum Press. New York: pp. 157-180.

- Platt, T.; Denman, K.L.; 1975: Spectral analysis in ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 6: 189-210.
- Platt, T.; Denman, K.L.; 1978: The structure of pelagic marine ecosystems. *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* 173: 60-63.
- Platt, T.; Subba Rao, D.V.; Smith, J.C.; Li, W.K.; Irwin, B.; Horne, E.P.W.; Sameoto, D.D.; 1983: Photosynthetically-competent phytoplankton from the aphotic zone of the deep ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 105-110.
- Rasmussen, J.; Richardson, K.; 1989: Response of *Gonyaulax tamarensis* to the presence of a pycnocline in an artificial water column. *J. Plankt. Res.* 11: 747-762.
- Reid, P.C.; 1987: Mass encystment of a planktonic oligotrich ciliate. *Mar. Biol.* 95: 221-230.
- Reynold, C.S.; 1976: Sinking movements of phytoplankton indicated by a simple trapping method. II Vertical activity ranges in a stratified lake. *Br. Phycol. J.* 11: 293-303.
- Richardson, P.J.; Armstrong, R.; Goldman, C.R.; 1970: Contemporaneous disequilibrium: a new hypothesis to explain the "paradox of plankton". *Proc. Natl. Acad. Sci.* 67: 1710-1714.
- Riebesell, U.; 1988: Sinking and sedimentation characteristics of a diatom winter/spring bloom. Thesis, Univ. of Rhode Island: 112 pp.
- Riebesell, U.; 1989: Comparison of sinking and sedimentation rate measurements in a diatom winter/spring bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54: 109-119.
- Rines, J.E.B.; Hargraves, P.E.; 1987: The seasonal distribution of the marine diatom genus *Chaetoceros* Ehr. in Narragansett Bay, Rhode Island (1981-1982). *J. Plankt. Res.* 9: 917-933.
- Rines, J.E.; Hargraves, P.E.; 1984: Considerations of the taxonomy and biogeography of *Chaetoceros ceratosporus* Ostf. and *Chaetoceros rigidus* Ostf.. 8 th. Diatom Symposium.
- Ryther, J.H.; Hulburt, E.M.; 1960: On winter mixing and the vertical distribution of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 5: 337-338.
- Sancetta, C.; Calvert, S.E.; 1988: The annual cycle of sedimentation in Saanich Inlet Columbia: implications for the interpretation of diatom fossil assemblages. *Deep-Sea Res.* 35: 71-90.
- Schöne, H.K.; 1970: Untersuchungen zur Ökologischen Bedeutung des Seegangs für das Plankton mit besonderer Berücksichtigung mariner Kieselalgen. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 55: 595-677.
- Schöne, H.K.; 1972: Experimentelle Untersuchungen zur Ökologie der marinen Kieselalge *Thalassiosira rotula*. I. Temperatur und Licht. *Mar. Biol.* 13: 284-291.

- Schiller, J.; 1933: Flagellatae. Part I. Dr.L. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora, J. Reprint Corporation. N. York: 617 pp.
- Schiller, J.; 1937: Flagellatae. Part II. Dr.L. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora, J. Reprint Corporation. N. York: 598 pp.
- Schramm, G.; 1983: Der Aufbau der Planktongemeinschaft in der mittleren Ostsee nach der Sedimentation der Frühjahrsblüte. Dipl. Arb. Univ. Kiel: 55 pp.
- Schulz, S.; Breuel, G.; Irmisch, A.; Siegel, H.; Kell, V.; 1984: Results of ecological investigations during the spring bloom in the Arkona Sea. *Ophelia* Supp. 3: 213-219.
- Schulz, S.; Kaiser, W.; Breul, G.; 1978: The annual course of some biological and chemical parameters at two stations in the Arkona and Bornholm Sea in 1975 and 1976. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 4: 154-160.
- Semina, H.J.; 1979: Patterns of the vertical distribution of phytoplankton in typical biotopes of the open ocean. In: Dumar, M.J., (ed.): *Marine production mechanisms*. Cambridge Uni. Press, Cambridge: pp. 173-196.
- Shanks, A.L.; Trent, J.T.; 1980: Marine snow: sinking rates and potential role in vertical flux. *Deep Sea Res.* 27: 137-143.
- Smayda, T.J.; 1970: The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. A. Rev.* 8: 353-414.
- Smayda, T.J.; 1971: Normal and accelerated sinking of phytoplankton in the sea. *Mar. Geol.* 11: 105-122.
- Smayda, T.J.; 1980: Phytoplankton species succession. In: Morris, I., (ed.): *The physiological ecology of phytoplankton*. Blackwell, Oxford, London: 493-570.
- Smayda, T.J.; Boleyn, B.J.; 1965: Experimental observations on the flotation of marine diatoms. I. *Thalassiosira* cf. *nana*, *Thalassiosira rotula*, and *Nitzschia seriata*. *Limnol. Oceanogr.* 10: 449-509.
- Smayda, T.J.; Boleyn, B.J.; 1966a: Experimental observations on the flotation of marine diatoms. II. *Skeletonema costatum* and *Rhizosolenia setigera*. *Limnol. Oceanogr.* 11: 18-34.
- Smayda, T.J.; Boleyn, B.J.; 1966b: Experimental observations on the flotation of marine diatoms. III. *Bacteriastrium hyalinum* and *Caetoceros lauderi*. *Limnol. Oceanogr.* 11: 35-43.
- Smetacek, V.; 1975: Die Sukzession des Phytoplanktons in der westlichen Kieler Bucht. Diss., Univ. Kiel: 151 pp.
- Smetacek, V.; 1985: The role of sinking in diatom life-cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Mar. Biol.* 84: 239-251.
- Smetacek, V.; 1988: Plankton characteristics. In: Postma, H., Zijlstra, J.J., (eds.): *Ecosystems of the world*. Elsevier. pp. 93-130.

- Smetacek, V.; Bröckel, K.v.; Zeitzschel, B.; Zenk, W.; 1978: Sedimentation of particulate matter during a phytoplankton spring bloom in relation to the hydrographical regime. *Mar. Biol.* 47: 211-266.
- Smetacek, V.; Passow, U.; 1989: Spring bloom initiation and sverdrup's critical depth model. *Limnol. Oceanogr.* in Druck.
- Smith, Jr.W.O.; Barber, T.R.; 1979: A carbon budget for the autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum*. *J. Phycol.* 15: 27-33.
- Sommer, U.; 1984: Sedimentation of principal phytoplankton species in Lake Constance. *J. Plank. Res.* 6, 1: 3-14.
- Sommer, U.; Rankin, M.A.; Checkley, D.; Cullen, J.; Kitting, C.; Thomas, P.; 1985: Differential migration of Cryptophyceae in Lake Constance. Migration: Mechanisms and adaptive significance. *Contr. Mar. Sci.* 68: 166-175.
- Sorokin, Y.I.; Kogelschatz, J.; 1979: Analysis of heterotrophic microplankton in an upwelling area. *Hydrobiologia* 66: 195-208.
- Sournia, A.; 1978: *Phytoplankton manual*. UNESCO. Page brothers, Norwich: 337 pp.
- Sournia, A.; 1981: Morphological bases of competition and succession. In: Platt, T., (ed.): *Physiological bases of phytoplankton ecology*. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 210: pp. 339-346.
- Steele, J.H.; 1974: Spatial heterogeneity and population stability. *Nature* 248: 83.
- Steele, J.H.; 1976: Patchiness. In: Cushing, D.H., Walsh, J.J., (eds.): *Ecology of the sea*. Blackwell: pp. 98-115.
- Steele, J.H.; 1978: *Spatial patterns in plankton communities*. Plenum Press. New York: 469 pp.
- Steele, J.H.; Yentsch, C.S.; 1960: The vertical distribution of chlorophyll. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 39: 217-226.
- Stegmann, P.M.; Bathmann, U.; Bodungen, B.von; Peinert, R.; in Vorb: Pelagic system structure in early summer in the central Baltic Sea.
- Steidinger, K.A.; Williams, J.; 1970: *Dinoflagellates*. *Memoirs of the Hourglass Cruises*. Mar. Research Laboratory, St. Petersburg Florida: 215 pp.
- Stoecker, D.k.; Davis, L.H.; Anderson, D.M.; 1984: Fine scale spatial correlations between planktonic ciliates and dinoflagellates. *J. Plankt. Res.* 6: 829-842.
- Stuhr, A.; 1989: *Pigmentuntersuchungen am Phytoplankton des Arabischen Meeres mittels der HPLC-Methode*. *Dipl. Arb. Univ. Kiel*: 63 pp..
- Takahashi, K.; 1986: Seasonal fluxes of pelagic diatoms in the subarctic Pacific, 1982 - 1983. *Deep-Sea Res.* 33, 9: 1225-1251.

- Tett, P.; 1981: Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. A. 302: 605-615.
- Tett, P.; Edwards, A.; 1984: Mixing and plankton: an interdisciplinary theme in oceanography. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 22: 99-123.
- Therriault, J.C.; Lawrence, D.J.; Platt, T.; 1978: Spatial variability of phytoplankton turnover in relation to physical processes in a coastal environment. *Limnol. Oceanogr.* 23: 900-911.
- Therriault, J.C.; Platt, T.; 1978: Spatial heterogeneity of phytoplankton biomass and related factors in the near-surface waters of an exposed coastal embayment. *Limnol. Oceanogr.* 23: 888-899.
- Titman, D.; Kilham, P.; 1976: Sinking in freshwater phytoplankton: some ecological implications of cell nutrient status and physical mixing processes. *Limnol. Oceanogr.* 21: 409-417.
- UNESCO 1980: Determination of Chl.a in sea water. Report of intercalibration tests sponsored by SCOR. UNESCO technical papers in marine science.
- UNESCO, 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea water. *Monogr. oceanogr. Methodol. UNESCO* 1: 66pp.
- Utermöhl, H.; 1931: Über das umgekehrte Mikroskop. *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 5: 567-596.
- Utermöhl, H.; 1958: Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton - Methodik. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 9: 1-38.
- Venrick, E.; 1972: The statistics of subsampling. *Limnol. Oceanogr.* 16: 811-818.
- Venrick, E.L.; 1978: How many cells to count?. In: Sournia, A., (ed.): *Phytoplankton manual. UNESCO monographs on oceanographic methodology.* Paris: pp. 167-181.
- Venrick, E.L.; 1984: Winter mixing and the vertical stratification of phytoplankton - another look. *Limnol. Oceanogr.* 29: 636-640.
- Venrick, E.L.; 1988: The vertical distribution of chlorophyll and phytoplankton species in the North Pacific central environment. *J. Plankt. Res.* 10: 987-998.
- Venrick, E.L.; McGowen, J.A.; Mantyla, A.W.; 1973: Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific Ocean. *Fish. Bull. (U.S.)* 71: 41-52.
- Veth, C.; 1983: Turbulence measurements in the stratified central North Sea with a Laser-Doppler velocimeter system. In: Sündermann, L., (ed.): *North Sea Dynamics.* Springer Verlag, Berlin: pp. 413-428.
- Walsby, A.E.; Reynolds, C.S.; 1980: Sinking and floating. In: Morris, I. (ed.): *The physiological ecology of phytoplankton.* Blackwell, Oxford: pp. 372-409.

Weiler, C.S.; Chisholm, S.W.; 1976: Phased cell division in natural populations of marine dinoflagellates from shipboard cultures. *J. exp. mar. Ecol.* 25: 239-247.

Zeitzschel, B.; Diekmann, P.; Uhlmann, L.; 1978: A new sediment trap. *Mar. Biol.* 45: 285-288.

Tab. AI-AV

Doppelzählungen (St 56) der höchsten Genauigkeitsstufe mit empirischer Genauigkeitsangabe und die Berechnung des theoretischen Vertrauensbereichs. (gilt für die Kategorien: Mesodinium rubrum >30µm; M. rubrum <30µm; Gonyaulax catenata; Achnantes taeniata; Gymnodinium A.)

Probe 1 bzw. 2: Auf ganzen Boden gezählte Individuenzahl x, in 50ml
 avg 1,2 : Mittel aus Probe 1 & 2
 s^2 : Varianz : $(\sum(x_i - avg)^2)/(n-1)$
 s : Standardabweichung
 n : Anzahl der gezählten Proben

Fischer d-Test : Koeffizient zum Testen auf Poisson-Verteilung s^2/avg
 : Danach ist die Abweichung von einer Poisson-Verteilung significant, wenn: ?
 $((s^2/avg)-1) > t(2n/(n-1))^2)^{1/2}$
 nach: Barnes & Marschall (1951); Cassie (1959, 1971)

Chi-test : Nach dem Chi($s^2=avg$)-test, Cassie (1959, 1971) und Kutkuhn (1958), muß
 $(s^2/avg) \leq Chi^2(0,99)/(n-1)$
 damit noch Poisson-Verteilung angenommen werden kann

* : Abweichung significant
 <99,9%: Abw. bei t(95%) significant, bei t(99,9%) nicht, d.h. hier liegt ein Grenzfall vor

c : (nur für Achnantes taeniata); Index für overdispersion, Klumpung, bei nicht poissonverteilten Arten. Es wird von einer negativ binominal Verteilung ausgegangen und c abgeschätzt:
 $c \approx (s^2 - avg)/avg^2$

VB : Vertrauenbereich auf 95%-Niveau, wie im Edler (1979) angegeben. Die Formel setzt Normal- bzw. Poisson-Verteilung mit $x > 50$ voraus, und kann bei nur 1 Zählung verwendet werden:

$\pm((x)^{1/2} * 1.96)$; hier statt x, avg
 %VB/avg : Vertrauensbereich in % von x bzw. avg. Für x bzw. $avg \leq 50$, wurden die Werte einer Tabelle für Vertrauensbereiche (95%) unter Annahme von Poisson entnommen, z.B. Fig. 29 in UNESCO 1978.

CV(c) : (nur für Achnantes taeniata); Vertrauensbereich einer Art mit overdispersion; d.h. in Abhängigkeit von c und x bzw. avg. Aus Tab. 4.3 in Cassie 1971

CV(avg) : Konfidenzintervall des Mittels unter Annahme von Poisson:
 $100\% / (avg)^{1/2}$

CV'Ketten : (nur für Achnantes taeniata und Gonyaulax catenata); Konfidenzintervall des Mittels für kettenbildene Arten. Empirisch bestimmt von Gilbert 1942:
 $130\% / (avg)^{1/2}$

SEM : "Standart Error of the Mean": $s/(n)^{1/2}$

CV'(SEM) : SEM in % vom Mittel; entspricht CV(avg) ohne die Voraussetzung von Poisson

gemes. Abw. : Größte Differenz der Zählungen in % vom Mittel. Entspricht theoretisch $2 * \%Ed/avg$

Tab. AI

Vergleichszählungen St. 56
Mesodinium rubrum >30u (alle confidence intervale auf 95% Niveau)

Tiefe	0m	2m	10m	15m	20m	24m	30m	39m	45m	50m	63m	73m	85m
Probe1	68.0	52.0	61.0	39.0	43.0	26.0	33.0	39.0	53.0	32.0	19.0	1.0	0.0
Probe2	59.0	58.0	61.0	48.0	35.0	23.0	28.0	38.0	49.0	30.0	19.0	4.0	0.0
avg 1,2	63.5	55.0	61.0	43.5	39.0	24.5	30.5	38.5	51.0	31.0	19.0	2.5	0.0
s ²	40.5	18	0	40.5	32	4.5	12.5	0.5	8	2	0	4.5	0
s	6.36	4.24	0.00	6.36	5.66	2.12	3.54	0.71	2.83	1.41	0.00	2.12	0.00
n	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Fischer d-test chi test	0.64	0.33	0.00	0.93	0.82	0.18	0.41	0.01	0.16	0.06	0.00	1.80	
VB	15.6	14.5	15.3						14.0				
%VB/avg	25%	26%	25%	32%	35%	48%	42%	35%	27%	42%	55%	140%	
CV avg	13%	13%	13%	15%	16%	20%	18%	16%	14%	18%	23%	63%	
SEM	4.5	3	0	4.5	4	1.5	2.5	0.5	2	1	0	1.5	0
CV'(SEM)	7%	5%	0%	10%	10%	6%	8%	1%	4%	3%	0%	60%	
genes Abw	14%	11%	0%	21%	21%	12%	16%	3%	8%	6%	8%	120%	

Tab. AII

Vergleichszählungen St. 56
Mesodinium rubrum <30u (alle Konfidenz Intervalle auf 95% Niveau)

Tiefe	0m	2m	10m	15m	20m	24m	30m	39m	45m	50m	63m	73m	85m
Probe1	338.0	351.0	85.0	49.0	26.0	39.0	33.0	36.0	76.0	74.0	17.0	0.0	1.0
Probe2	317.0	320.0	97.0	79.0	36.0	41.0	38.0	37.0	67.0	72.0	19.0	2.0	0.0
avg 1,2	327.5	335.5	91.0	64.0	31.0	40.0	35.5	36.5	71.5	73.0	18.0	1.0	0.5
s ²	220.5	480.5	72	450	50	2	12.5	0.5	40.5	2	2	2	0.5
s	14.85	21.92	8.49	21.21	7.07	1.41	3.54	0.71	6.36	1.41	1.41	1.41	0.71
n	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Fischer nach d nach chi	0.67	1.43	0.79	7.03	1.61	0.05	0.35	0.01	0.57	0.03	0.11	2.00	1.00
VB	35.5	35.9	18.7	15.7					16.6	16.7			
%VB/avg	11%	11%	21%	25%	42%	35%	37%	37%	23%	23%	55%	550%	
CV avg	6%	5%	10%	12%	18%	16%	17%	17%	12%	12%	24%	100%	141%
SEM	10.5	15.5	6	15	5	1	2.5	0.5	4.5	1	1	1	0.5
CV'(SEM)	3%	5%	7%	23%	16%	3%	7%	1%	6%	1%	6%	100%	100%
gen. Abw.	6%	9%	13%	47%	32%	5%	14%	3%	13%	3%	11%	200%	200%

Legende s. vorige Seite

Tab.AIII

Vergleichszählungen St. 56
Gonyaulax catenata (alle Konfidenz Intervalle auf 95% Niveau)

Tiefe	0m	2m	10m	15m	20m	24m
Probel	72.0	51.0	101.0	50.0	21.0	8.0
Probe2	78.0	48.0	99.0	56.0	1.0	16.0
avg 1,2	75.0	49.5	100.0	53.0	11.0	12.0
s ²	18	4.5	2	18	200	32
s	4.24	2.12	1.41	4.24	14.14	5.66
n	2	2	2	2	2	2
Fischer	0.24	0.09	0.02	0.34	18.18	2.67
d-test						
chi-test					> *	
VB	17.0	13.8	19.6	14.3		
%VB/avg	23%	28%	20%	27%	80%	80%
CV avg	12%	14%	10%	14%	30%	29%
CV'Ketten	15%	18%	13%	18%	39%	38%
SEN	3	1.5	1	3	10	4
CV'(SEN)	4%	3%	1%	6%	91%	33%
gen.Abw.	8%	6%	2%	11%	182%	67%

Tab.AIV

Vergleichszählungen St. 56
"Gynno" (alle Konfidenz Intervalle auf 95% Niveau)

Tiefe	0m	2m	10m	15m	20m	24m	30m	39m	45m	50m	63m	73m	85m
Probel	965.0	885.0	331.0	195.0	60.0	30.0	6.0	2.0	6.0	1.0	3.0	2.0	0.0
Probe2	864.0	860.0	324.0	225.0	42.0	28.0	6.0	3.0	7.0	2.0	3.0	3.0	0.0
avg 1,2	914.5	872.5	327.5	210.0	51.0	29.0	6.0	2.5	6.5	1.5	3.0	2.5	0.0
s ²	5100.5	312.5	24.5	450	162	2	0	0.5	0.5	0.5	0	0.5	0
s	71.42	17.68	4.95	21.21	12.73	1.41	0.00	0.71	0.71	0.71	0.00	0.71	0.00
n	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Fischer	5.58	0.36	0.07	2.14	3.18	0.07	0.00	0.20	0.08	0.33	0.00	0.20	
d-test													
chi-test	< 99%												
VB	59.3	57.9	35.5	28.4	14.0								
%VB/avg	6%	7%	11%	14%	27%	42%	140%	140%	140%	140%	140%	140%	
CV avg	3%	3%	6%	7%	14%	19%	41%	63%	39%	82%	58%	63%	
SEN	50.5	12.5	3.5	15	9	1	0	0.5	0.5	0.5	0	0.5	
CV'(SEN)	6%	1%	1%	7%	18%	3%	0%	20%	8%	33%	0%	20%	
gen.Abw.	11%	3%	2%	14%	35%	7%	0%	40%	15%	67%	0%	40%	

Legende s.vorige

Tab. AV

Vergleichsproben St. 56

Achnantes taeniata (alle Konfidenz Intervalle auf 95% Niveau)

Tiefe	0m	2m	10m	15m	20m	24m	30m	39m	45m	50m	63m	73m	85m
Probe1	1179.0	1103.0	1095.0	899.0	850.0	797.0	733.0	438.0	212.0	211.0	0.0	6.0	10.0
Probe2	1517.0	758.0	1148.0	1225.0	888.0	824.0	664.0	506.0	88.0	205.0	0.0	19.0	11.0
avg 1,2	1348.0	930.5	1121.5	1062.0	869.0	810.5	698.5	472.0	150.0	208.0	0.0	12.5	10.5
s ²	57122	59512.	1404.5	53138	722	364.5	2380.5	2312	7688	18	0	84.5	0.5
s	239.00	243.95	37.48	230.52	26.87	19.09	48.79	48.08	87.68	4.24	0.00	9.19	0.71
n		2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Fischer	42.38	63.96	1.25	50.04	0.83	0.45	3.41	4.90	51.25	0.09		6.76	0.05
d-test	*	*		*					*				
chi-test	*	*		*				<99%	*			<99.9%	
c	0.03	0.07	0.00	0.05	-0.00	-0.00	0.00	0.01	0.34	-0.00		0.46	-0.09
VB	72.0	59.8	65.6	63.9	57.8	55.8	51.8	42.6	24.0	28.3	0.0	6.9	6.4
%VB/avg	5%	6%	6%	6%	7%	7%	7%	9%	16%	14%		55%	60%
CV, (c)	<22%	26%		22%					55%			70%	
CV avg	3%	3%	3%	3%	3%	4%	4%	5%	8%	7%		28%	31%
CV'Ketten	4%	4%	4%	4%	4%	5%	5%	6%	11%	9%		37%	40%
SEM	169	172.5	26.5	163	19	13.5	34.5	34	62	3	0	6.5	0.5
CV'(SEM)	13%	19%	2%	15%	2%	2%	5%	7%	41%	1%		52%	5%
gen. Abw.	25%	37%	5%	31%	4%	3%	10%	14%	83%	3%		104%	10%
gewählt. Ber.	25%	25%	25%	25%	25%	25%	25%	50%	50%	50%	50%	50%	50%

Legende s. vorige Seite

Tab. AVI-AVII

Doppelzählungen (St 56) der höchsten Genauigkeitsstufe mit empirischer Genauigkeitsangabe und die Berechnung des theoretischen Vertrauensbereiches. (gilt für die Arten: Thalassiosira levanderi, Chaetoceros spp., s.a.Tab AI-AV)

Probe 1 a, b : 2 Streifen von einer Probe, hier von Probe 1
n-probe : Anzahl der gezählten Proben
n-streifen : Anzahl der gezählten Streifen
avg 1 : Mittel von Probe 1, aus Streifen a & b
 $s^2(1)$: Varianz zwischen den Streifen von Probe 1
s (1) : Standardabweichung zwischen den Streifen von Probe 1

avg (pr) : Mittel zwischen Probe 1 (a+b) und 2 (a+b)
avg (str) : Mittel zwischen den Streifen

Entsprechend für s^2 , s, Fischer, c

CL Stud.(str): Da für einige Zählungen in Streifen $n > 3$, konnten in den Fällen die Konfidenzintervalle nach Student berechnet werden (95% Niveau):

$$t_{(n-1)} * (s^2/n)^{1/2}$$

%CL/avg (str): Der dazugehörige prozentuale Anteil des Mittels

Die Folgenden Berechnungen ("Edler, CV, CV', SEM) beziehen sich alle auf die Probe (nicht auf Streifen).

t-test : Der t-Test prüft die Unterschiedlichkeit von Proben (nur für $n > 3$ sinnvoll), hier für gezählte Streifen
berechnet: $t = |[(avg2-avg1) * n^{1/2}] / (s_1^2 + s_2^2)^{1/2}|$
* : Proben verschieden auf 95% Niveau
** : Proben verschieden auf 99,9% Niveau

Tab.AVI

Vergleichszählungen St. 56

Thalassiosira levanderi (alle Konfidenz Intervalle auf 95% Niveau)

Tiefe	0m	2m	10m	15m	20m	24m	30m	39m	45m	50m	63m	73m	85m
Probe 1a	127	156	250	236	271	290	491	438	350	417	164	128	99
Probe 1b	132	113	167	182	-	317	-	-	-	-	214	109	80
Probe 2a	151	115	196	276	277	316	332	493	339	311	210	140	84
Probe 2b	149	138	221	245	255	-	-	-	-	-	177	161	90
n-proben	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
n-streifen	4	4	4	4	3	3	2	2	2	2	4	4	4
avg (1)	129.5	134.5	208.5	209.0	271.0	303.5					189.0	118.5	89.5
s^2 (1)	12.5	924.5	3444.5	1458.0		364.5					1250.0	180.5	180.5
s (1)	3.5	30.4	58.7	38.2		19.1					35.4	13.4	13.4
avg (2)	150.0	126.5	208.5	260.5	266.0	316.0					193.5	150.5	87.0
s^2 (2)	2.0	264.5	312.5	480.5	242.0						544.5	220.5	18.0
s (2)	1.4	16.3	17.7	21.9	15.6						23.3	14.8	4.2
avg(pr)	279.5	261.0	417.0	469.5	537.0	619.5	411.5	465.5	344.5	364.0	382.5	269.0	176.5
avg(str.)	139.8	130.5	208.5	234.8	267.7	307.7					191.3	134.5	88.3
s^2(pr)	840.5	128.0	0.0	5304.5	50.0	312.5	12640.5	1512.5	60.5	5618.0	40.5	2048.0	12.5
s^2(str.)	144.9	417.7	1252.3	1530.3	129.3	234.3					604.9	475.0	68.3
s (pr)	29.0	11.3	0.0	72.8	7.1	17.7	112.4	38.9	7.8	75.0	6.4	45.3	3.5
s (str.)	12.0	20.4	35.4	39.1	11.4	15.3					24.6	21.8	8.3
Fischer (pr)	3.01	0.49	0.00	11.30	0.09	0.50	30.72	3.25	0.18	15.43	0.11	7.61	0.07
d-test							<<99%						
chi-test				*			*		*			<99.9%	
Fischer (str)	3.11	9.60	18.02	19.56	1.45	2.28					9.49	10.59	2.32
d-test			<99%	<99%									
chi-test		<99%	*	*							<99%	<99%	
c (str.)	0.00	0.02	0.02	0.02	-0.00	-0.00					0.01	0.02	-0.00
Cl Stud(str)	19.2	32.5	56.3	62.2	18.1	24.4					39.1	34.7	13.1
% CL/avg "	14%	25%	27%	27%	7%	8%					20%	26%	15%
VB (pr)	32.8	31.7	40.0	42.5	45.4	48.8	39.8	42.3	36.4	37.4	38.3	32.1	26.0
%VB/avg "	12%	12%	10%	9%	8%	8%	10%	9%	11%	10%	10%	12%	15%
gewählt.Ber.	15%	16%	12%	12%	11%	10%	13%	12%	14%	13%	13%	16%	19%
CV avg (pr)	6%	6%	5%	5%	4%	4%	5%	5%	5%	5%	5%	6%	8%
CV Ketten	8%	8%	6%	6%	6%	5%	6%	6%	7%	7%	7%	8%	10%
SEM (pr)	20.5	8.0	0.0	51.5	5.0	12.5	79.5	27.5	5.5	53.0	4.5	32.0	2.5
CV (SEM)	7%	3%	0%	11%	1%	2%	19%	6%	2%	15%	1%	12%	1%
gen.Abw.(pr)	7%	3%	0%	11%	1%	2%	19%	6%	2%	15%	1%	12%	1%
t-test, t	7.61	-0.33	0.00	1.65	-0.45	0.93					0.15	2.26	-0.25

Legende s.vorige Seite

Tab.AVII

Vergleichszählungen St.56

Chaetoceros spp. 10µm

(alle Konfidenz Intervalle auf 95% Niveau)

Tiefe	0m	2m	10m	15m	20m	24m	30m	39m	45m	50m	63m	73m	95m
Probe 1a	76	64	95	98	145	122	201	285	261	284	140	109	62
Probe 1b	95	65	102	91	-	141	-	-	-	-	127	107	64
Probe 2a	61	75	90	91	191	160	183	286	278	274	132	131	73
Probe 2b	88	77	79	110	117	-	-	-	-	-	130	105	79
n-proben	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
n-streifen	4	4	4	4	3	3	2	2	2	2	4	4	4
avg (1)	85.5	64.5	98.5	94.5	145.0	131.5					133.5	108.0	63.0
s ² (1)	180.5	8.5	24.5	24.5		180.5					84.5	2.0	2.0
s (1)	13.4	0.7	4.9	4.9		13.4					9.2	1.4	1.4
avg (2)	74.5	76.0	84.5	100.5	154.0	160.0					131.0	118.0	76.0
s ² (2)	364.5	2.0	60.5	180.5	2738.0						2.0	338.0	18.0
s (2)	19.1	1.4	7.8	13.4	52.3						1.4	18.4	4.2
avg(pr)	160.0	148.5	183.0	195.0	299.0	291.5	192.0	285.5	269.5	279.0	264.5	226.0	139.0
avg(str.)	80.0	70.3	91.5	97.5	151.0	141.0					132.3	113.0	69.5
s ² (pr)	242.0	264.5	392.0	72.0	162.0	1624.5	162	0.5	144.5	50.0	12.5	200.0	338.0
s ² (str.)	222.0	44.9	93.7	80.3	1396.0	361.0					30.9	146.7	63.0
s (pr)	15.6	16.3	19.8	8.5	12.7	40.3	12.7	0.7	12.0	7.1	3.5	14.1	18.4
s (str.)	14.9	6.7	9.7	9.0	37.4	19.0					5.6	12.1	7.9
Fischer (pr)	1.51	1.88	2.14	0.37	0.54	5.57	0.84	0.00	0.54	0.18	0.05	0.88	2.43
d-test													
chi-test													
Fischer(str)	2.78	0.64	1.02	0.82	9.25	2.56					0.23	1.30	0.91
d-test					<99%								
chi-test	<99%				*								
CL Stud(str)	23.7	10.7	15.4	14.3	59.4	30.2					8.8	19.3	12.6
% CL/avg "	30%	15%	17%	15%	39%	21%					7%	17%	18%
VB(pr)	24.8	23.2	26.5	27.4	33.9	33.5	27.2	33.1	32.2	32.7	31.9	29.5	23.1
%VB/avg "	15%	17%	14%	14%	11%	11%	14%	12%	12%	12%	12%	13%	17%
CV avg (pr)	8%	8%	7%	7%	6%	6%	7%	6%	6%	6%	6%	7%	8%
CV'Ketten	10%	11%	10%	9%	8%	8%	9%	8%	8%	8%	8%	9%	11%
SEN (pr)	11.0	11.5	14.0	6.0	9.0	28.5	9.0	0.5	8.5	5.0	2.5	10.0	13.0
CV'(SEN)	7%	8%	8%	3%	3%	10%	5%	0%	3%	2%	1%	4%	9%
gen.Abw.(pr)	7%	8%	8%	3%	3%	10%	5%	0%	3%	2%	1%	4%	9%
t-test, t	0.67	-10.29	2.15	-0.59	-0.24	-3.00					0.38	-0.77	-4.11

Legende s.vorige Seite

Tab. AVIII
 Vergleich St 50
Mesodinium rubrum /liter

Tiefe (m)	0.0	5.0	10.0	15.0	20.0	25.0	30.0	35.0	42.0	50.0	60.0
St50, A	1900	3100	2200	1850	750	1350		2800	1600	1560	800
St50, E	2360	2080	1540	1560	900	1380	890	1190	1920	1520	620
III gezählt	<50	50	50	<50	10	<50	<50	50	10	75	<50
I gezählt	118	104	77	78	40	69	44	59	91	75	31
avg 1,2	2130	2590	1870	1705	775	1365		1990	1710	1530	710
s ²	105800	520200	217800	42050	1250	450		1E+06	24200	1300	14200
s	325	721	467	205	35	21		1146	156	42	127
n(untpr.)	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2
%VB/avg E	18%	19%	22%	22%	30%	24%	30%	26%	21%	23%	35%
E + VB	2786	2480	1884	1906	1040	1706	1140	1491	2194	1839	938
E - VB	1934	1680	1196	1214	560	1054	620	879	1446	1161	402
gen. Abw.	22%	20%	18%	9%	3%	1%		41%	6%	2%	13%

Tab. AIX
 Vergleich St 50
Achnantes taeniata /liter

Tiefe (m)	0.0	5.0	10.0	15.0	20.0	25.0	30.0	35.0	42.0	50.0	60.0
St50, A	400750	252350	150675	305638	255063	82075	221113	109638	92750	27685	1715
St50, E	230325	234580	249565	258815	127095	78255	108040	92315	52910	30895	5550
A gezählt	1000	500	500	500	500	100	100	100	100	100	100
E gezählt	1000	1000	1000	1000	500	500	500	500	100	100	100
avg 1,2	315538	243465	200120	282226	191079	80165	164576	100976	72830	29290	3633
s ²	1E+10	2E+08	5E+09	1E+09	8E+09	7E+06	6E+09	2E+08	8E+08	5E+06	7E+06
s	120509	12565	69926	33109	90487	2701	79954	12249	28171	2270	2712
n(untpr.)	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
%VB/avg I	25%	25%	25%	25%	25%	25%	25%	25%	50%	50%	50%
E + VB	287906	293225	311956	323519	158869	97819	135050	115394	79365	46343	8325
E - VB	172744	175935	187174	194111	95321	58691	81030	69236	26455	15448	2775
gen. Abw.	54%	4%	25%	8%	33%	2%	34%	9%	27%	5%	53%

Tab. AVIII-X
 Doppelzählungen (St 50) der niedrigsten Genauigkeitsstufe mit empirischer Genauigkeitsangabe und die Berechnung des theoretischen Vertrauensbereiches. (gilt für die Arten: T. levanderi, A. taeniata, M. rubrum (s.a. Tab AI-IV für Erklärungen. "E" bzw. "A" gezählt": Anzahl der Individuen die nach Schema E bzw. Schema A gezählt wurden).

Tab.AX
 Vergleich St 50
 T. levanderi /ml

Tiefe (m)	0.0	5.0	10.0	15.0	20.0	25.0	30.0	35.0	42.0	50.0	60.0
St50, A	242	441	380	392		755	656	846	833	416	251
St50, E	382	437	524	601	764	535	753	972	830	546	415
A gezählt	250	170	150	150		300	340	330	200	410	250
E gezählt	350	400	480	550	*1050	490	690	890	760	500	380
avg 1,2	312	439	452	496		645	705	909	831	481	333
s ²	9828.0	8.82	10391.	21756.		24182.	4751.1	7922.8	4.7432	8450	13441.
s	99	3	102	148		156	69	89	2	92	116
n(untpr.)	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2
%VB/avg E	10%	17%	15%	14%	10%	15%	13%	11%	12%	15%	17%
E + VB	450	509	603	685	842	615	848	1000	930	627	485
E - VB	315	364	445	516	686	455	658	864	730	465	344
gen.Abw.	45%	0%	15%	21%	100%	17%	7%	7%	0%	14%	25%

VB berechnet mit Faktor 1.3 wegen Ketten.
 Legende s. vorige Seite

Primärproduktion

Datum	stündl. Primärprod. mg/m ² /h	tägl. Primärprod. g/m ² /d
25.4.	268	2.4
26.4.	220	2.0
27.4.	233	2.1
28.4.	134	1.2
29.4.	150	1.4
30.4.	140	1.3
1.5.	239	2.1
2.5.	88	0.8
3.5.	127	1.2
4.5.	96	0.9

Tab.AXI

Die Primärproduktion über die Tiefe der euphotischen Zone (1% Lichttiefe: bis 15m im April, 25m im Mai) integriert, jeweils über die Mittagszeit mit der ¹⁴C-Methode (in situ simulated) gemessen. Die Umrechnung der gemessenen Werte auf tägliche Produktion erfolgte unter der Annahme von einem 9-Stunden Lichttag. Die Daten wurden mir freundlicherweise von Dipl.Biol. F. Jochem zur Verfügung gestellt.

Tab.XII b)

2.5. 3.00-24.00 Uhr

Tiefe	Chl a ng/l			Temperatur °C		
	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.
0	4.28	0.75	17%	2.9	0.3	11%
5	4.64	0.77	17%	2.7	0.2	6%
10	4.66	0.78	17%	2.5	0.1	3%
15	4.90	0.69	14%	2.4	0.2	7%
20	4.56	0.63	14%	2.1	0.2	10%
25	4.23	0.84	20%	1.8	0.1	7%
30	4.59	0.71	15%	1.8	0.2	10%
35	4.69	0.69	15%	1.7	0.1	5%
40	4.76	0.68	14%	1.5	0.1	6%
50	3.43	0.64	19%	1.4	0.1	7%
60	2.40	0.35	15%	1.3	0.1	7%

26.4. 6.00-3.00 Uhr

Tiefe	Chl a ng/l			Temperatur °C		
	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.
0	11.09	1.22	11%	2.1	0.18	9%
5	11.70	1.69	14%	2.1	0.18	9%
10	10.81	1.69	16%	2.0	0.18	9%
20	9.95	1.09	11%	1.7	0.11	6%
30	8.33	1.87	22%	1.6	0.10	6%
40	6.16	1.95	32%	1.6	0.05	3%
50	4.44	1.40	31%	1.5	0.10	7%
60	2.10	1.30	62%	1.3	0.08	6%

Tab. AXII

Die mittlere Konzentration (Mittel), die Standardabweichung (Std.Abw.) und C(v) (coefficient of variation, Std./Mit.) für die Temperatur und Chl.a in den verschiedenen Tiefen (in Meter) je über 24h am 26.4. und am 2.5. (Daten von Littorina = Ansatz nach Lagrange).

Tab. AXIII Vergleich des coefficient of variation (Standartabweichung/Mittel in Prozent) der verschiedenen Tiefen

a)

2.5. 3.00-24.00 Uhr

Tiefe	Nesodinium rubrum Zellen/l			Gonyaulax catenata Zellen/l			"Gymno." Zellen/l			Achnantes taeniata Zellen/ml			Thalassiosira levanderi Zellen/ml			Chaetoceros spp. Zellen/ml		
	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.
0	7360	3502	48%	2688	1191	44%	29160	16651	57%	247	44	18%	474	78	16%	137	66	48%
5	6348	2969	47%	2274	1191	52%	21559	13462	62%	230	46	20%	590	104	18%	138	61	44%
10	3615	1773	49%	2095	935	45%	10406	7339	71%	225	54	24%	678	134	20%	155	56	36%
15	2958	1330	45%	1276	716	56%	6037	1887	31%	234	34	15%	748	88	12%	182	58	32%
20	2460	1156	47%	704	620	88%	4059	2808	69%	196	55	28%	796	91	11%	220	72	33%
25	2044	784	38%	312	551	177%	1730	1492	86%	135	27	20%	794	154	19%	276	110	40%
30	1702	593	35%	214	524	245%	274	160	58%	106	32	30%	851	149	18%	366	124	34%
35	1488	268	18%	0	0		140	70	50%	97	39	40%	853	234	27%	374	95	25%
40	1588	182	11%	0	0		71	35	49%	84	35	42%	780	246	32%	413	121	29%
50	1523	511	34%	0	0		46	61	131%	34	5	15%	590	142	24%	392	134	34%
60	780	247	32%	0	0		27	33	123%	10	3	36%	469	53	11%	296	81	27%

26.4. 6.00-3.00 Uhr

Tiefe	Nesodinium rubrum Zellen/l			Gonyaulax catenata Zellen/l			Achnantes taeniata Zellen/ml			Thalassiosira levanderi Zellen/ml			Chaetoceros spp. Zellen/ml		
	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.	Mittel	Std.Abw.	Std/Mit.
0	7888	3418	43%	1813	874	48%	189	80	43%	2935	550	19%	1478	370	25%
5	8445	4253	50%	1251	804	64%	147	45	31%	2483	802	32%	1411	656	47%
10	5825	3273	56%	1550	995	64%	171	82	48%	2532	783	31%	1576	753	48%
20	1975	1319	67%	350	638	182%	123	58	47%	2128	766	36%	1767	597	34%
30	1867	1146	61%	125	331	265%	109	54	50%	1766	397	23%	1469	542	37%
40	911	506	56%	0	0		60	63	105%	1018	553	54%	1100	548	50%
50	530	391	74%	3	7	224%	61	40	65%	689	320	47%	825	510	62%
60	140	40	29%	30	30	100%	-	-	-	158	102	65%	180	100	56%

Tab. AXIII

Die mittlere Konzentration (Mittel), die Standartabweichung (Std.Abw.) und C(v) (coefficient of variation, Std./Mit.) für einige Phytoplanktonarten in den verschiedenen Tiefen (in Meter) je über 24h am 26.4. und am 2.5. (Daten von Littorina = Ansatz nach Lagrange).

Danksagung

Ganz herzlich danken möchte ich meinem Doktorvater Prof.Dr. B.Zeitzschel für seine gute praktische und theoretische Betreuung.

Für die konstruktive Kritik an früheren Versionen dieser Arbeit bedanke ich mich bei Uli Bathmann, Rolf Peinert, Bodo von Bodungen, Evi Nöthig und Gerda Behrends.

Die Pigmentmessungen mit der HPLC wurden von Annegret Stuhr durchgeführt; die Aktivitätskonzentrationen des ^{137}Cs wurden von Uwe Rabsch und Petra Krischker gemessen; die mikroskopischen Zählungen von Gesa Hansen, Regina Hansen, Dirk Schories und Ilka Peeken wurden für die Vergleiche mit Daten anderer Schiffe herangezogen. Ihnen allen danke ich.

Die Diskussionen, die ich mit meinem Kollegen aus der DDR, der Sowjet Union, Finnland, Schweden und Polen im Rahmen der Auswertung der PEX-Studie führte, haben mir viel Spaß gemacht und vielfach für neue Gedanken gesorgt.

Die Proben, die dieser Arbeit zugrunde liegen, wurden während einer zweiwöchigen Fahrt mit dem F.K. Littorina gesammelt. Ohne die große Einsatzbereitschaft und Flexibilität von Kapitän Ohl und seiner Mannschaft wäre eine so intensive Probennahme nicht möglich gewesen.

Ganz herzlich danken möchte ich den Menschen, die mir mit ihrem Angebot, ihr Gehalt mit mir zu teilen, Mut gemacht haben, als ich glaubte die Arbeit aus finanziellen Gründen abbrechen zu müssen.

Auch meine drei Mitbewohnerinnen und die Menschen hier auf dem "SFB-Flur" haben zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. Ihnen danke ich für die vielen kleinen und großen Hilfen.

Meine Arbeit widme ich Willi Wirgenings,
dem während der PEX-Untersuchung verstorbenen
Steuermann von F.K. Littorina.