

4802

BERICHTE  
aus dem  
INSTITUT FÜR MEERESKUNDE  
an der  
CHRISTIAN - ALBRECHTS - UNIVERSITÄT KIEL

Nr. 205

1991

Zum Bestand und Stoffumsatz des Ultra-, Mikro-  
und Mesoplanktons im Roten Meer und im Golf von Aden

von

Gerald Schneider, Jürgen Lenz und Manfred Rolke

DOI 10.3289/JFM-BER-205

Institut für Meereskunde  
Abt. Marine Planktologie  
Düsternbrooker Weg 20  
D - 2300 Kiel, FRG

ISSN 0341-8561

## Zum Bestand und Stoffumsatz des Ultra-, Mikro- und Mesoplanktons im Roten Meer und im Golf von Aden.

### Zusammenfassung

Dieser Bericht legt Ergebnisse vor, die während der "Meteor" - Expedition in das zentrale Rote Meer und den Golf von Aden im Frühjahr 1987 erzielt wurden. Insgesamt wurden im zentralen Roten Meer (Sudanesische Gewässer) 14 Stationen, im Golf von Aden 4 Stationen bearbeitet. Der Bericht gliedert sich in die folgenden drei Themen:

- 1) Erfassung des Bestandes und der Respiration des Ultra- (0.45 - 20  $\mu\text{m}$ ) und Mikroplanktons (20 - 200  $\mu\text{m}$ ) in der euphotischen Zone (0 m - 1 % Lichttiefe) beider Regionen.
- 2) Bestandsanalyse, Größenstruktur und vertikale Verteilung des Metazooplanktons  $>100 \mu\text{m}$  in den oberen 500 m, mit Unterteilung in die folgenden Wasserschichten: 0 - 25 m, 25 - 50 m, 50 - 100 m, 100 - 200 m, 200 - 500 m.
- 3) Respiration und Kohlenstoffumsatz des Metazooplanktons  $>100 \mu\text{m}$  in den oberen 200 m der Wassersäule mit Unterscheidung zwischen der euphotischen Zone (0 m - 1% Lichttiefe) und dem oberen Mesopelagial (1 % Lichttiefe - 200 m).

Zu 1) : Die Biomasse des Ultra- und Mikroplanktons variierte in der euphotischen Zone des Roten Meeres zwischen 56 und 112  $\text{mg C m}^{-3}$ , in der des Golfes von Aden zwischen 89 und 127  $\text{mg C m}^{-3}$ . Der über die euphotische Zone integrierte Bestand betrug im Roten Meer im Mittel  $5.6 \pm 1.7 \text{ g C m}^{-2}$ , im Golf von Aden  $6.3 \pm 0.5 \text{ g C m}^{-2}$ . Lediglich rund 13 % dieser Werte entfielen in beiden Gebieten auf die Fraktion des Ultraplanktons, so daß die Bestände durch das Mikroplankton dominiert wurden. Die Ergebnisse der Sauerstoff - Verbrauchsmessungen ergaben in beiden Regionen nahezu identische Raten von etwas über  $70 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ , wobei knapp 40 % auf das Ultraplankton entfielen. Der abgeschätzte respirative Kohlenstoffverbrauch lag im Roten Meer bei  $1.5 \text{ g C m}^{-2}$ , wohingegen er im Golf von Aden mit  $1.3 \text{ g C m}^{-2}$  etwas niedriger war.

Zu 2) : Die Biomasse des Metazooplanktons  $>100 \mu\text{m}$  war in den oberen 500 m des Golfes von Aden mit 3.0 - 4.5 g Trockengewicht  $\text{m}^{-2}$  deutlich höher als

im Roten Meer ( $1.3 - 2.5 \text{ g TG m}^{-2}$ ). Die Abundanzen und das Aschefreie Trockengewicht verhielten sich dementsprechend. Die größten Bestände traten in Oberflächennähe auf und nahmen dann exponentiell mit zunehmender Tiefe ab. In der Schicht 200 - 500 m betrug die Zooplanktonkonzentrationen lediglich nur noch 1/10 der Oberflächenwerte, lagen aber - vor allem im Roten Meer - auch häufig noch darunter.

Die Zooplanktongemeinschaft wurde in der Regel durch kleine Tiere im Größenbereich 100 - 300  $\mu\text{m}$  dominiert. 50 - 80 % der gefangenen Individuen entfielen in den jeweiligen Tiefenstufen auf diese Größenklasse. Anders lagen die Verhältnisse jedoch für die Biomasse, da in den oberen 200 m die Gesamtbiomasse zu 50 - 70 % von Organismen  $> 500 \mu\text{m}$  gebildet wurde. In der tiefsten Schicht (200 - 500 m) lag der Anteil dieser Größenklasse sogar bei 80 %.

Eine grobe taxonomische Analyse ergab, daß in beiden Regionen das Zooplankton vor allem aus Copepoden und ihren Jugendstadien (rund 80 % aller Organismen) bestand. Dabei machten die Calaniden in Oberflächennähe etwa 50 % aller Copepoden und Copepodite aus, doch sank dieser Anteil mit zunehmender Wassertiefe, so daß in der Schicht 200 - 500 m rund 80 % aller Copepoden den Cyclopoiden und Harpacticiden angehörten.

Zu 3) : In den oberen 200 m des Roten Meeres und des Golfes von Aden variierte die Respiration des Zooplanktons  $> 100 \mu\text{m}$  zwischen 130 und 530  $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , die Kohlenstoffbiomasse schwankte zwischen 290 und 1300  $\text{mg C m}^{-2}$ . Dabei entfielen allerdings rund 2/3 des Bestandes und etwas über 80 % der gesamten Respiration auf die euphotische Zone mit entsprechend niedrigen Werten für die darunterliegende Wasserschicht. Der Kohlenstoffumsatz betrug in der euphotischen Zone des Roten Meeres  $17 \pm 4 \text{ \% C d}^{-1}$  und in der Schicht darunter  $7.5 \pm 2.8 \text{ \% C d}^{-1}$ . Im Golf von Aden waren in beiden Schichten die Umsatzraten deutlich niedriger als im Roten Meer:  $11.4 \pm 2.8$  und  $3.7 \pm 2.0 \text{ \% C d}^{-1}$ . In beiden Regionen trug die Respiration des Mesozooplanktons ( $> 100 \mu\text{m}$ ) im Vergleich zum Ultra- und Mikroplankton nur einen sehr geringen Anteil zur Gesamtrespiration bei.

On standing stock and metabolism of ultra-, micro- and mesoplankton in the Red Sea and the Gulf of Aden.

Summary

This volume reports the results of RV "Meteor" cruise No. 5 leg 2 to the central Red Sea and the Gulf of Aden in spring 1987.

A total of 14 stations were investigated in the central Red Sea (Sudanese waters) whereas only 4 stations were occupied in the Gulf of Aden.

The results focus on the following three subjects:

1) Standing stock and oxygen consumption of ultra- (0.45 - 20  $\mu\text{m}$ ) and microplankton (20 - 200  $\mu\text{m}$ ) within the euphotic zone (0 m to 1 % light level) of both regions.

2) Biomass, size structure, and vertical distribution of zooplankton  $>100$   $\mu\text{m}$  in the upper 500 m with the following depth strata: 0 - 25 m, 25 - 50 m, 50 - 100 m, 100 - 200 m, 200 - 500 m.

3) Respiration and carbon turnover of zooplankton  $>100$   $\mu\text{m}$  within the upper 200 m of the water column, the euphotic zone (0 m - 1 % light level) being distinguished from the upper mesopelagic zone (1 % light level - 200 m).

1) : Standing stock of ultra- and microplankton within the euphotic zone of the Red Sea accounted for 56 to 112  $\text{mg C m}^{-3}$ , whereas 89 - 127  $\text{mg C m}^{-3}$  were determined in the Gulf of Aden. The average integrated stocks were  $5.6 \pm 1.7 \text{ g C m}^{-2}$  in the Red Sea and  $6.3 \pm 0.5 \text{ g C m}^{-2}$  in the Gulf of Aden. Ultra-plankton made up only 13 % of these values in both areas, indicating that the standing stock was dominated by microplankton. Measurements of oxygen consumption revealed nearly identical rates of slightly more than 70  $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  in both regions, and ultraplankton made up about 40 % of these values. The carbon demand associated with oxygen consumption was estimated to average 1.5  $\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  in the Red Sea and, slightly lower, 1.3  $\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  in the Gulf of Aden.

2) : Biomass of zooplankton  $>100$   $\mu\text{m}$  in the upper 500 m of the water column was significantly higher in the Gulf of Aden (3.0 - 4.5  $\text{g dry weight m}^{-2}$ ) as compared with the Red Sea (1.3 - 2.5  $\text{g dw m}^{-2}$ ). This difference also held

true for animal abundance as well as for ash-free dry weight. The highest values for biomass as well as for individual numbers were recorded in the uppermost layers. With increasing depth both parameters decreased exponentially. In the deepest water layer (200 - 500 m) 1/10 or less of the surface values were recorded, especially in the Red Sea.

Zooplankton communities in both regions were dominated by small individuals 100 - 300  $\mu\text{m}$  in size which contributed between 50 and 80 % to the total. By contrast, individuals  $>500$   $\mu\text{m}$  in size predominated in the total biomass, and made up 50 to 70 % of total dry weight. In the 200 - 500 m layer the latter contributed 80 % of total standing stock.

A rough taxonomic analysis revealed that in the Red Sea as well as in the Gulf of Aden copepods and their offspring were the most important zooplankton group (80 % of all individuals). Among the copepods 50 % were calanoids in the upper layers, but decreased with depth. In the deepest layers 20 % of all copepods were calanoids and 80 % were cyclopoids and harpacticoids, respectively.

3) : Respiration of zooplankton  $>100$   $\mu\text{m}$  in the upper 200 m of the Red Sea and the Gulf of Aden ranged from 130 to 530  $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , and carbon stock varied between 290 and 1300  $\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Two thirds of the carbon stock and 80 % of respiration were associated with the euphotic zone. Carbon turnover was highest in the euphotic zone of the Red Sea, averaging  $17 \pm 4$  %  $\text{C d}^{-1}$ , whereas in the upper mesopelagic zone the turnover amounted to only  $7.5 \pm 2.8$  %  $\text{C d}^{-1}$ . By contrast, in the Gulf of Aden turnover rates were significantly lower for both layers when compared with the Red Sea:  $11.4 \pm 2.8$  and  $3.7 \pm 2.0$  %  $\text{C d}^{-1}$ , respectively. Respiration rates of zooplankton  $>100$   $\mu\text{m}$  were insignificant in comparison with those of ultra- and microplankton.

INHALT

<u>Vorwort</u>	9
<u>Kurze Einführung in das Untersuchungsgebiet</u>	11
<u>Fragestellung der Expedition, Untersuchungsgebiet und Stationen</u>	30
 <u>ERGEBNISSE DER EXPEDITION INS ROTE MEER UND IN DEN GOLF VON ADEN</u>	
1. Bestand und Sauerstoffverbrauch suspendierten partikulären Materials im Größenbereich 0.45 - 20 und 20 - 200 µm in der euphotischen Zone	37
Material und Methoden	37
Ergebnisse	41
Diskussion	52
2. Die Bestände und die Zusammensetzung des Zooplanktons >100 µm in den oberen 500 m des Roten Meeres und des Golfes von Aden.	66
Material und Methoden	66
Ergebnisse	68
Diskussion	91
3. Respiration und Biomasse des Zooplanktons >100 µm in den oberen 200 m des Roten Meeres und des Golfes von Aden.	108
Material und Methoden	108
Ergebnisse	109
Diskussion	115

Zusammenfassende Abschlußdiskussion: Ein Vergleich zwischen dem respirativen Verbrauch der Planktongemeinschaften und der Primärproduktion und die sich daraus ergebenden Konsequenzen. 126

Literaturverzeichnis 151

## Vorwort

Der hier vorgelegte Bericht stellt einen Teil der Ergebnisse der Planktonuntersuchungen im Roten Meer und im Golf von Aden dar, die während der "Meteor" - Expedition 5/2 im Frühjahr 1987 gewonnen wurden.

Die Arbeiten standen unter dem Motto "PRODROM - Winter", was "Produktion Rotes Meer - Wintersituation" bedeutet, und sich verschiedenen strukturellen und funktionalen Aspekten im Untersuchungsgebiet widmete. Es war dabei unser Bemühen, das breite Spektrum der im Pelagial auftretenden Prozesse so vollständig wie möglich abzudecken, und so eine Lücke in unseren Kenntnissen über die Dynamik des Roten Meeres und des Golfes von Aden zu schließen. Dementsprechend spannte der Größenbereich der untersuchten Organismen über mehr als drei Zehnerpotenzen (Bakterien bis Mesozooplankton), und berücksichtigte Generationszeiten von einigen Stunden bis zu solchen im Wochenbereich.

Der vorliegende Band teilt sich in mehrere Abschnitte. Da von einem potentiellen Leser nicht erwartet werden darf, die äußeren Rahmenbedingungen des Roten Meeres und des Golfes von Aden sofort präsent zu haben, folgt diesem Vorwort eine "Kurze Einführung in das Untersuchungsgebiet". Dabei werden bereits Ergebnisse der Expedition (die aber nicht in diesem Bericht enthalten sind) als Beispiele für bestimmte Sachverhalte aufgeführt. Dies hat den Vorteil, daß neben der allgemeinen Einführung gleich die Bedingungen während der Untersuchung vorgestellt werden können.

Nach diesem Kapitel wird noch einmal die Fragestellung der Expedition aufgerollt und das spezielle Untersuchungsgebiet vorgestellt. Dann folgt der eigentliche Ergebnisteil. Jedem der drei Ergebnispunkte sind eigene Diskussionen zugeordnet, die sich recht eng mit dem jeweiligen Aspekt auseinandersetzen, weitergehende Interpretationen aber im wesentlichen vermeiden. Einer weitergehenden Betrachtungsweise widmet sich die übergreifende Abschlußdiskussion am Ende des Berichtes. Hier sollen unsere Ergebnisse in einen größeren Rahmen gestellt und - soweit dies möglich ist - die Konsequenzen aus unseren Beobachtungen gezogen werden.

An dieser Stelle sei nun allen gedankt, die dazu beigetragen haben die Expedition und die anschließenden Arbeiten zu einem erfolgreichen Ende zu bringen. An erster Stelle sei die **Deutsche Forschungsgemeinschaft** genannt, ohne deren Unterstützung keine Untersuchung im genannten Gebiet stattgefunden hätte, und die auch die anschließende Auswertung im Rahmen der Sachbeihilfe Le 232/16 möglich gemacht hat. Unser Dank gilt des weiteren Herrn Prof. W. Nellen, dem Koordinator der Expedition, und Herrn Prof. H. Thiel, dem Fahrtleiter während des 2. Fahrtabschnittes. Dank gebührt auch dem Kapitän, Herrn **H. Papenhagen**, und der Mannschaft der "Meteor" für die stete Hilfsbereitschaft auf See, sowie unseren Technikern Frau **U. Junghans**, und den Herrn **P. Fritsche**, **W. Roock** und **R. Werner**, die vor, während und nach der Expedition wichtige Helfer waren.

## Kurze Einführung in das Untersuchungsgebiet

Gemessen an geologischen Zeiträumen, sind das Rote Meer und der Golf von Aden junge Meeresregionen: Beide Gebiete zeigen erst seit dem Miozän, also seit etwa 5 Millionen Jahren eine ähnliche Gestalt wie heute. Die Bildung des Roten Meeres und des Golfes von Aden ist das Ergebnis einer starken Erdkrustenbewegung, die Afrika von der arabischen Halbinsel trennte.

Insgesamt sind die beiden Meere Teile eines riesigen Grabensystems, das sich vom Jordantal (dem auch das Tote Meer seine Entstehung verdankt) über das Rote Meer bis tief nach Ostafrika erstreckt (siehe Abb. E.1).

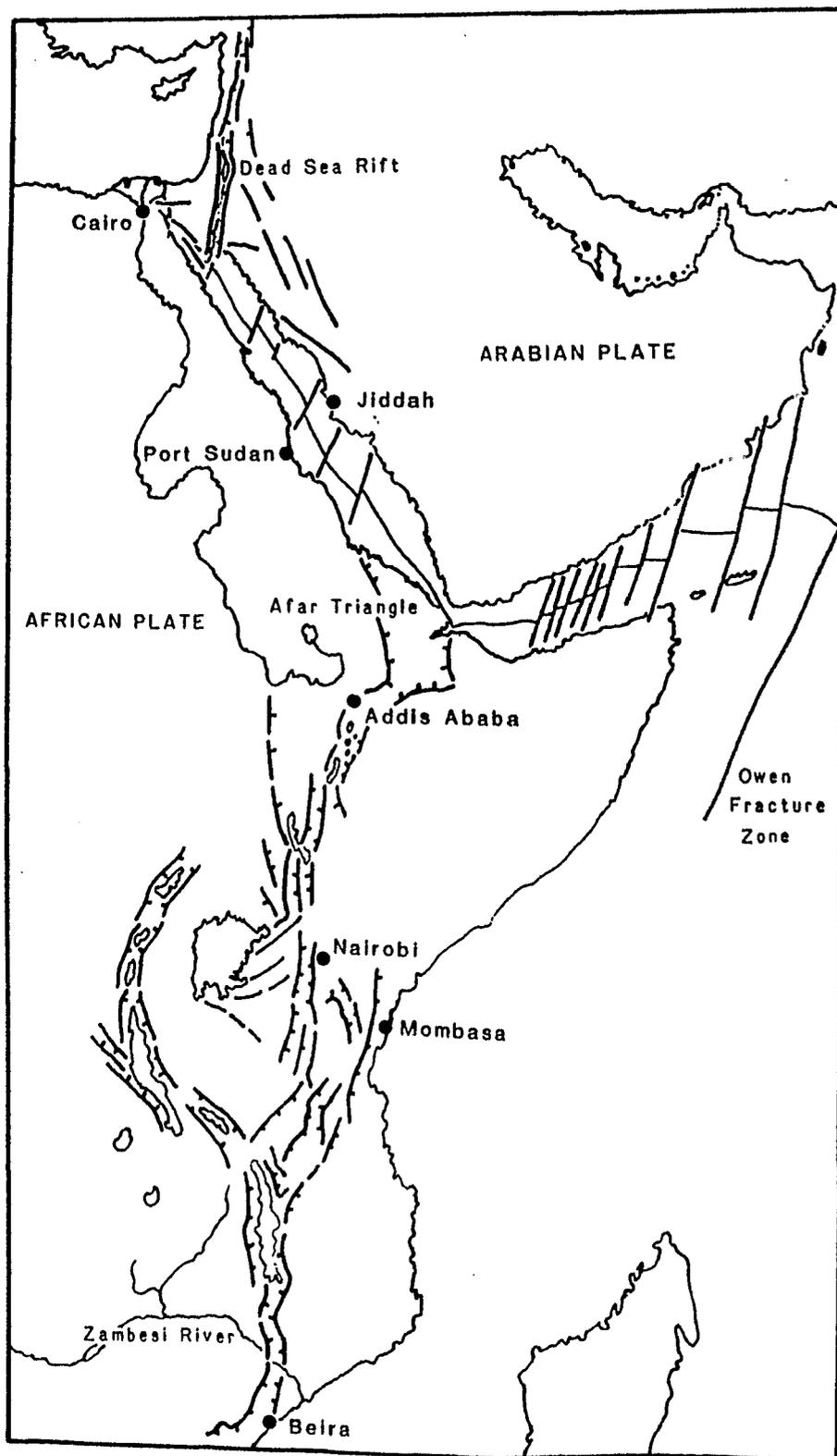
Während die Grundzüge der geologischen Bildung für beide Regionen ähnlich sind, so verläuft doch ihre jüngere Geschichte sehr unterschiedlich. Der Golf von Aden erlangte sehr bald Anschluß an den Indischen Ozean, während das Rote Meer zeitweise austrocknete oder aber über mehr oder weniger lange Zeiträume vom Indischen Ozean isoliert war.

Nach Braithwaite (1987) kann die Entwicklung hier kurz zusammengefasst wiedergegeben werden. Ausgangspunkt für die Entwicklung der beiden Meeresgebiete war eine Krustenabsenkung vor etwa 180 Millionen Jahren, doch begann die eigentliche Grabenbildung erst im Oligozän (vor ca. 38 Mill. Jahren). Während dieser Periode ist das "Rote Meer" wechselweise überflutet oder trockenes Land.

Als besonders einschneidendes Ereignis findet im Miozän die als "great evaporation" bekannte völlige Austrocknung des Roten Meeres statt, die mächtige Lager an Salzen und Evaporiten hinterließ. Zeitweise bestand aber auch eine Verbindung zum Vorläufer des Mittelmeeres, während eine Landbarriere den Weg zum Indischen Ozean verschloß.

Vor 5 Mill. Jahren begann die Vertiefung des Zentralgrabens, die Verbindung zum Mittelmeer schloß sich, wohingegen es aber zu einem Anschluß an den Indischen Ozean kam, so daß das erste Mal eine indo-pazifische Fauna den Raum des Roten Meeres besiedelte. In den Glaziationsperioden der Eiszeiten sank der Meeres-

Abb. E.1: Die Lage des Roten Meeres und des Golfes von Aden im großen afrikanisch - asiatischen Grabensystem (aus Braithwaite 1987).



spiegel derart, daß das Rote Meere vom Indik isoliert wurde. Man nimmt an, daß zu diesen Zeiten hypersaline Bedingungen wie im Toten Meer herrschten. In den Interglazialen hingegen bestanden erneute Verbindungen zum Golf von Aden und somit zum Indischen Ozean. Durch diesen Wechsel kam es mehrmals zu Einwanderungen indo-pazifischer Faunen und deren Extinktion. Nach Ende der letzten Vereisung vor 20 - 15 000 Jahren füllte der ansteigende Indische Ozean das Rote Meer mit warmem Wasser normaler Salinität, und seit lediglich etwa 5000 Jahren besteht das Rote Meer in den uns heute bekannten Erscheinungsformen.

Diese geologische Geschichte, der daraus resultierende enge Zugang zum Golf von Aden und die Lage des Roten Meeres in einer der heißesten und aridesten Zonen der Erde bestimmen maßgeblich die Hydrographie dieses Gewässers. Die genannten äußeren Bedingungen sind der Grund für die extrem hohe Evaporation im Roten Meer, die bei etwa  $2 \text{ m a}^{-1}$  liegt (Osman 1985). Die resultierenden Wasserverluste können weder durch Regenfälle ( $< 180 \text{ mm pro Jahr}$ , Edwards 1987) noch durch zuführende Flüsse ausgeglichen werden, da letztere in dem ariden Gebiet nicht oder nur äußerst sporadisch vorhanden sind. Dementsprechend findet der einzige Wasseraustausch - gekoppelt mit einem Nettoeinfluß in das Rote Meer - mit dem Golf von Aden durch die Enge des Bab el Mandeb statt, die eine Schwellentiefe von lediglich 175 m aufweist (Dietrich et al. 1975).

Das Volumen des einströmenden Wassers liegt im Jahresmittel zwischen  $3.6$  und  $3.8 \times 10^5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , wohingegen lediglich  $3.3 - 3.5 \times 10^5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  das Rote Meer verlassen (Osman 1985), so daß der Einstrom aus dem Indischen Ozean in das Rote Meer pro Sekunde im Mittel  $30\,000 \text{ m}^3$  beträgt. Das Strömungsmuster ist jahreszeitenabhängig, wobei im Winter in Oberflächennähe Wasser aus dem Indischen Ozean in das Rote Meer fließt, während in der Tiefe der Ausfluß stattfindet. Im Sommer dagegen existiert eine Dreifachschichtung mit Ausfluß an der Oberfläche und in der Tiefe und Einstrom zwischen diesen beiden Schichten (Maillard und Soliman 1986, Edwards 1987).

Das einfließende Wasser entstammt den oberflächennahen Schichten

des Indischen Ozeans und ist daher warm und nährstoffarm mit einem Salzgehalt von rund  $36.5 \text{ }^{\circ}/\text{oo}$ . Diese Wassermassen beeinflussen den südlichen Teil des Roten Meeres, verlieren auf ihrem Weg nach Norden aber bald an Einfluß.

Entsprechend der starken Verdunstungsrate zeigt das Rote Meer hohe Oberflächensalzgehalte, wobei die höchsten Werte (mehr als  $40 \text{ }^{\circ}/\text{oo}$ ) im Norden, die niedrigsten im Süden auftreten (etwa  $37 \text{ }^{\circ}/\text{oo}$ , siehe Abb. E.2). Dieser Nord - Süd - Gradient entsteht einerseits durch die hohe Evaporation im Norden, andererseits durch den Einstrom der Wassermassen geringerer Salinität aus dem Golf von Aden. Allgemein kann an dieser Stelle festgestellt werden, daß fast alle Parameter im Roten Meer einem derartigen geographischen Gradienten unterliegen. So auch die Temperatur (Abb. E.3), die im Norden deutlich niedriger als im Süden ist, dabei aber den üblichen jahreszeitlichen Schwankungen unterliegt.

Unterhalb der variablen Deckschicht liegt im Roten Meer ein ausgesprochen homogener Wasserkörper mit Salinitäten bei  $40.5 \text{ }^{\circ}/\text{oo}$  und Temperaturen von  $21.5 - 22^{\circ} \text{ C}$ . Diese hohen Temperaturen herrschen bis in die größten Tiefen vor, und das Fehlen jeglichen Temperaturgradientes unterhalb der Oberflächenschicht ist ein einzigartiges Phänomen im Weltmeer. Die Abb. E.4 stellt am Beispiel zweier Stationen unserer Expedition die Tiefenverteilung der Temperatur im Roten Meer und im Golf von Aden dar. Die Abb. E.5 gibt sämtliche Salzgehaltswerte unserer Expedition wieder (aus Verch et al. 1989). Die Unterschiede zwischen den beiden Meeresgebieten sind auch für die Salzverteilung offensichtlich.

Diese homogene Temperatur- und Salzgehaltsverteilung begründet sich aus dem Vorhandensein lediglich eines einzigen Gebietes mit winterlicher Vertikalkonvektion. Im nördlichen Roten Meer bzw. im Golf von Suez wird während dieser Jahreszeit durch Abkühlung und windbedingte Verdunstung ein schwerer, salzreicher Wasserkörper mit einer Temperatur von etwas über  $21^{\circ} \text{ C}$  gebildet. Auf Grund seiner hohen Dichte sinkt dieser Wasserkörper in größere Tiefen ab, und prägt mit seinen hydrographischen Charakteristika den Tiefen-Wasserkörper des Roten Meeres (Dietrich et al. 1975). Der Austausch mit dem Golf von Aden trägt

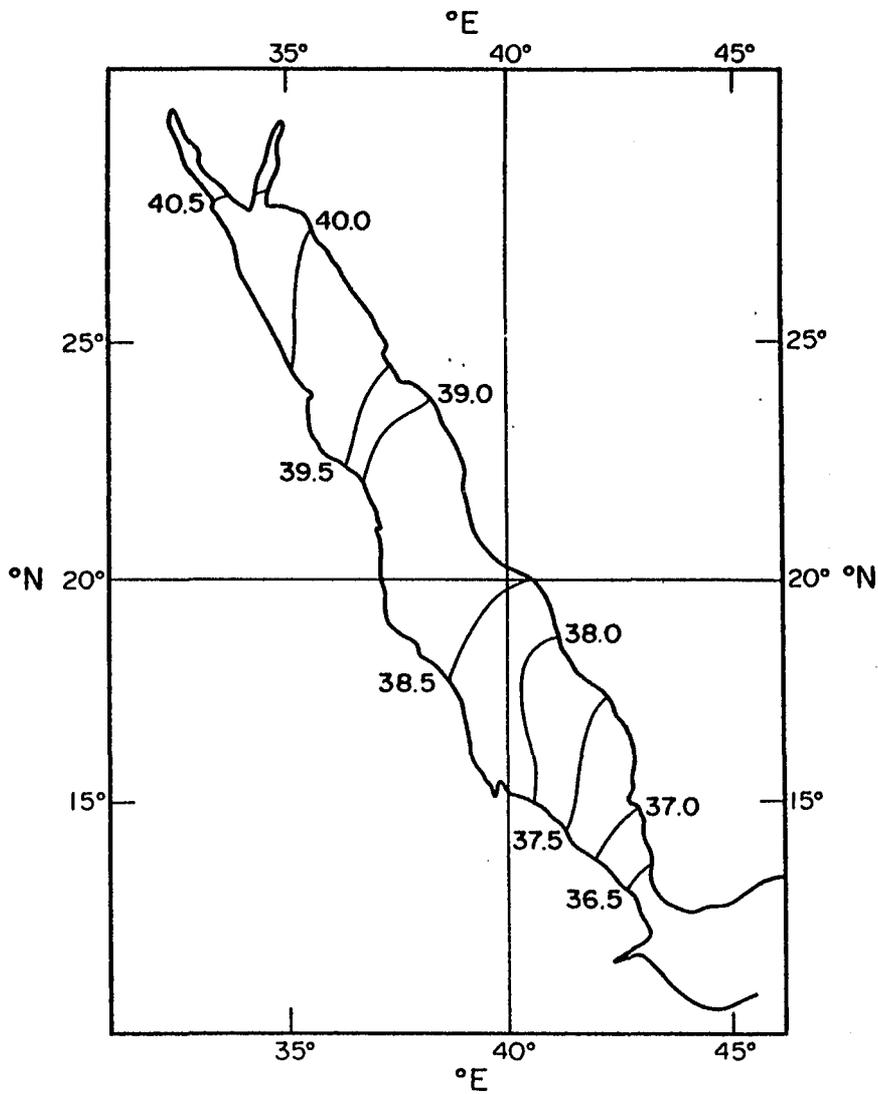


Abb. E.2: Die horizontale Verteilung des Oberflächensalzgehaltes im Roten Meer (Jahresmittel, aus Edwards 1987).

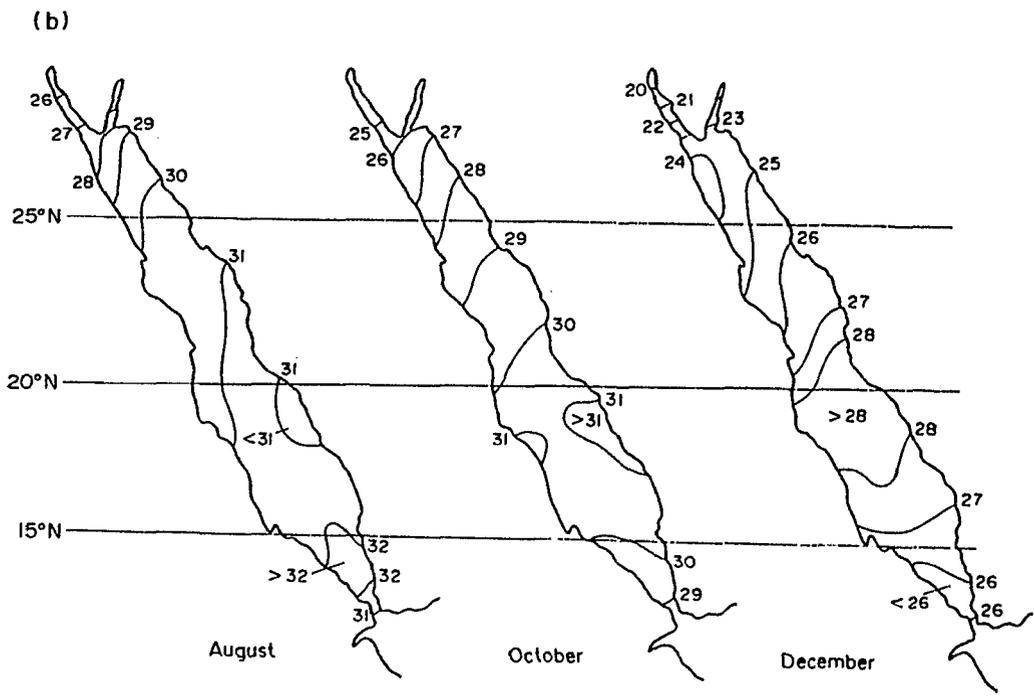
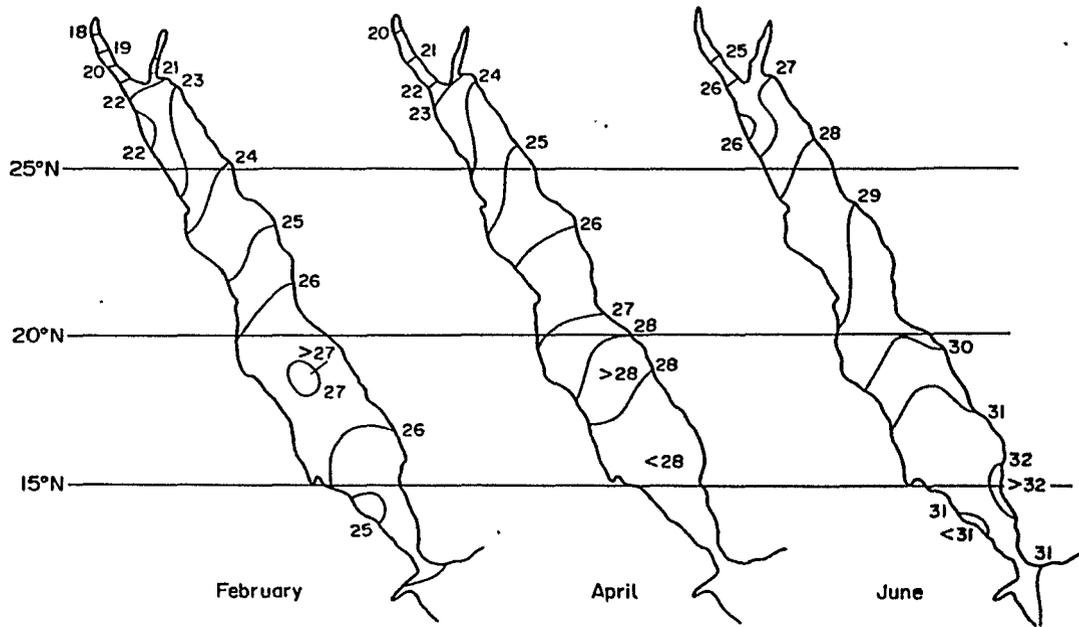


Abb. E.3: Die horizontale Verteilung der Oberflächentemperatur im Roten Meer und ihr Jahresgang (aus Edwards 1987)

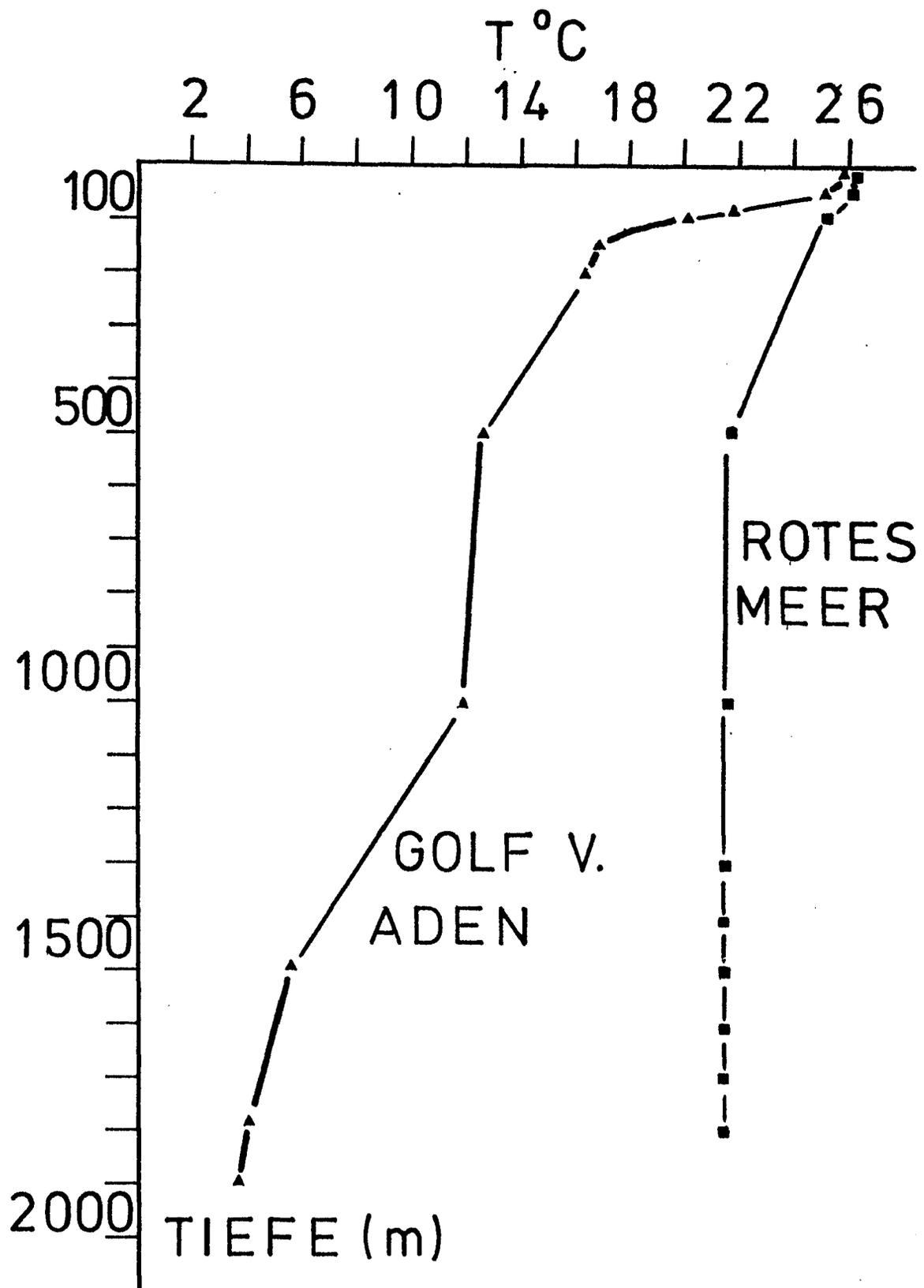


Abb. E.4: Die vertikale Verteilung der Wassertemperatur im Roten Meer und im Golf von Aden nach Daten unserer Expedition (Daten aus Verch et al. 1989).

# SALINITY

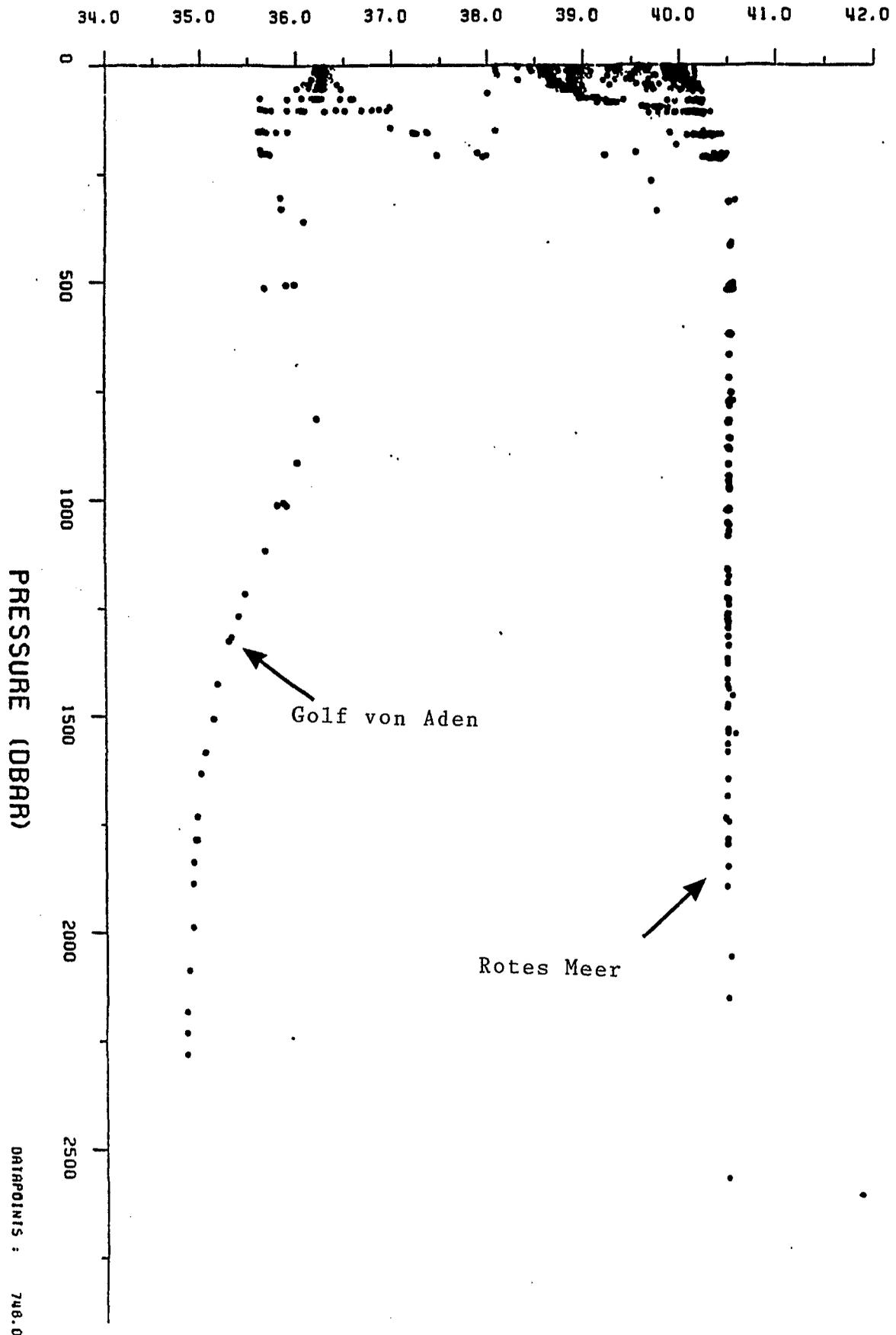


Abb. E.5: Die vertikale Salzverteilung im Roten Meer und im Golf von Aden (aus Verch et al. 1989).

nicht zu einer Erneuerung des Tiefenwassers bei, da lediglich Wassermassen geringer Dichte in das Rote Meer strömen.

Ein gemeinsames Charakteristikum des Tiefenwassers beider Meeresgebiete ist eine Abnahme des Sauerstoffgehaltes mit zunehmender Wassertiefe, wobei ein intermediäres Minimum im Mesopelagial gefunden wird. Dabei ist der Sauerstoffgradient im Golf von Aden stärker ausgeprägt als im Roten Meer (Abb. E.6), was auf den Abbau einer großen Menge abgesunkenen organischen Materials zurückzuführen sein dürfte.

Innerhalb des Roten Meeres wiederum ist das Sauerstoffdefizit im nördlichen Bereich schwächer ausgeprägt als im Südteil (Abb. E.7), wobei in der letztgenannten Region das aus dem Golf von Aden eingetragene, dann abgestorbene und abgesunkene organische Material ein Grund für das verstärkte  $O_2$  - Defizit ist. Als zweiter Faktor kommt hinzu, daß lediglich die winterliche Vertikalkonvektion im Nordteil des Roten Meeres einen Sauerstoffeintrag in das Tiefenwasser bewirkt (Grasshoff 1969), der aber - während die abgesunkenen Wassermassen langsam nach Süden vordringen - zu einem großen Teil wieder aufgebraucht wird.

Nun finden sich mesopelagische Sauerstoffminima in weiten Bereichen aller Ozeane (Dietrich et al. 1975), doch ist für die mesopelagische Lebenswelt des Roten Meeres die Kombination von hohen Temperaturen und niedrigen  $O_2$ - Gehalten mit großer Wahrscheinlichkeit ein besonderer Streßfaktor, der - zumindest im marinen Bereich - einzigartig ist.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Roten Meer und dem Golf von Aden besteht hingegen bezüglich der Nährstoffe. Zwar zeigen die oberflächennahen Schichten beider Gebiete minimale Konzentrationen an Nitrat, Phosphat und Silikat, aber die Tiefe dieser nährsalzverarmten Schicht ist in beiden Gebieten völlig verschieden. Die Abb. E.8 zeigt einige Nährstoffprofile, die sich aus den Messungen während unserer Expedition in den beiden Meeresgebieten ergaben. Es ist deutlich die nährstoffverarmte Oberschicht zu erkennen, wobei allerdings sowohl die Werte für Nitrat als auch für Phosphat im Golf von Aden höher als im Roten Meer waren. Die Nitratwerte lagen nach Verch et al. (1989) im Golf von Aden zwischen  $0.2$  und  $0.4 \mu\text{mol dm}^{-3}$ , wohingegen an den meisten Stationen im Roten Meer mit  $0.05 \mu\text{mol dm}^{-3}$  die Nach-

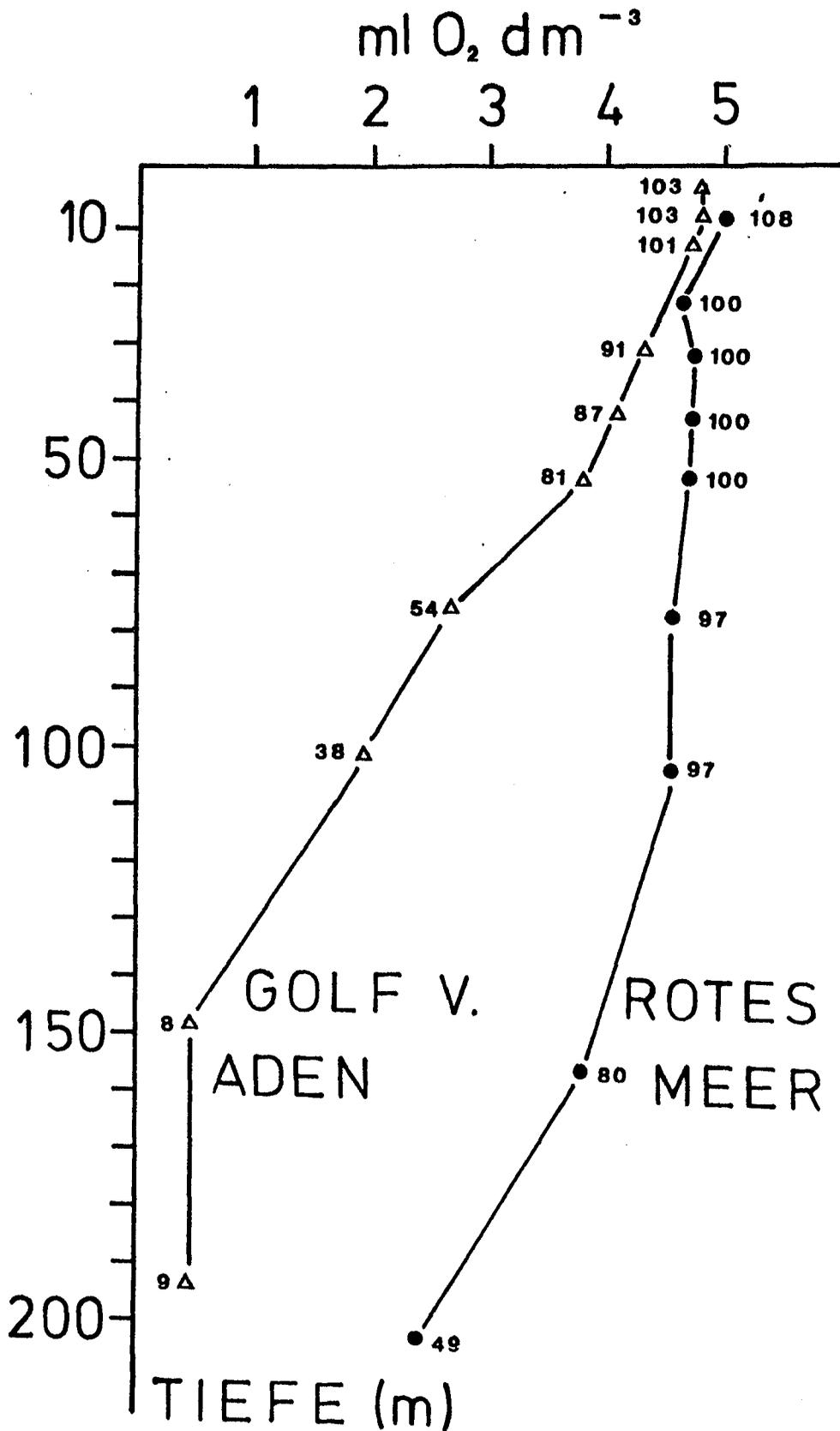


Abb. E.6: Die vertikale Verteilung des Sauerstoffs im Roten Meer und im Golf von Aden nach Daten unserer Expedition. Die Zahlen in der Graphik geben die O<sub>2</sub> - Sättigungen in % an (Daten aus Verch et al. 1989).

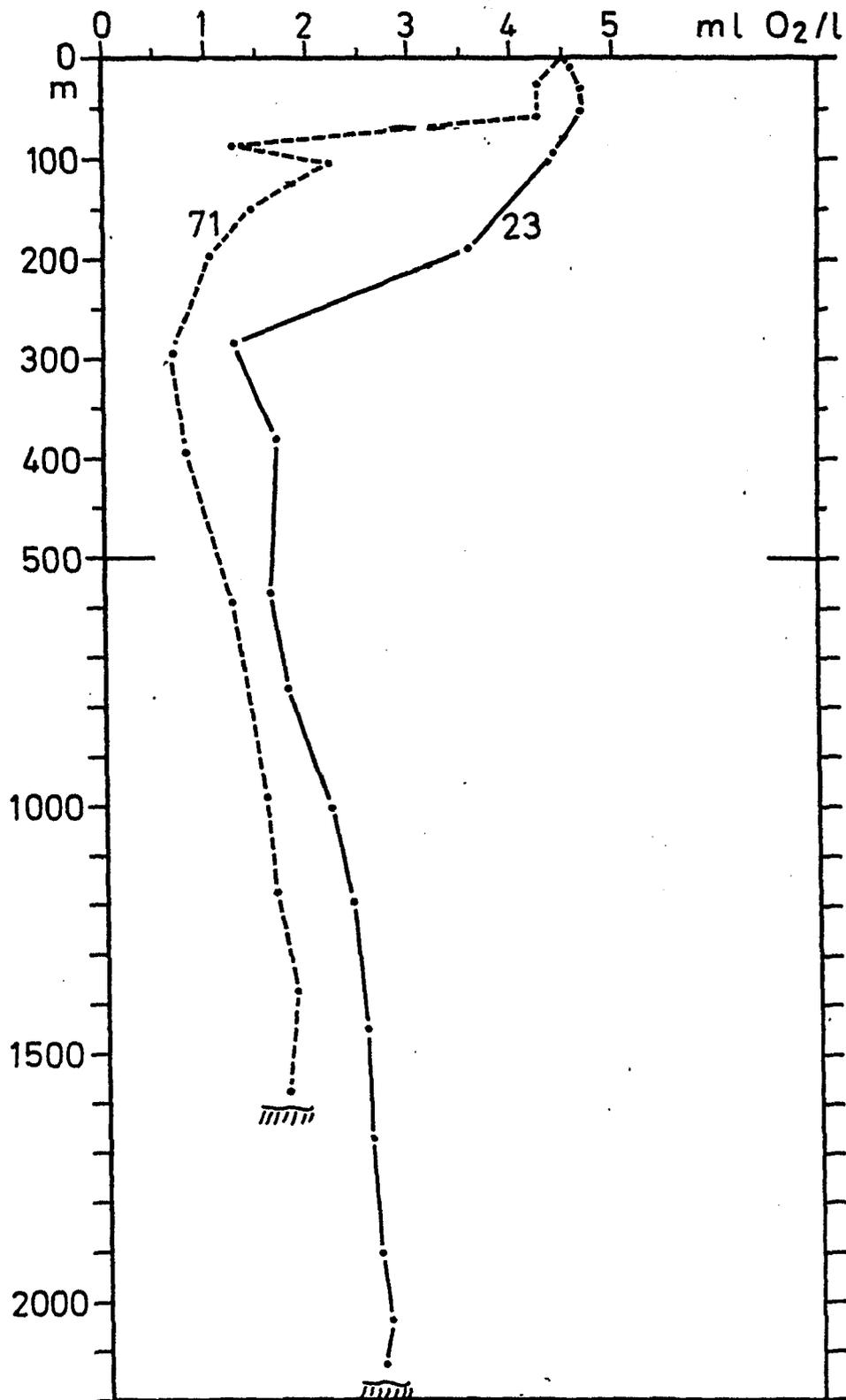


Abb. E.7: Die vertikale Sauerstoffverteilung im nördlichen (23) und im südlichen (71) Roten Meer. Station 23 auf etwas über 23° N, Station 71 auf 16° N. Aus Grasshoff 1969.

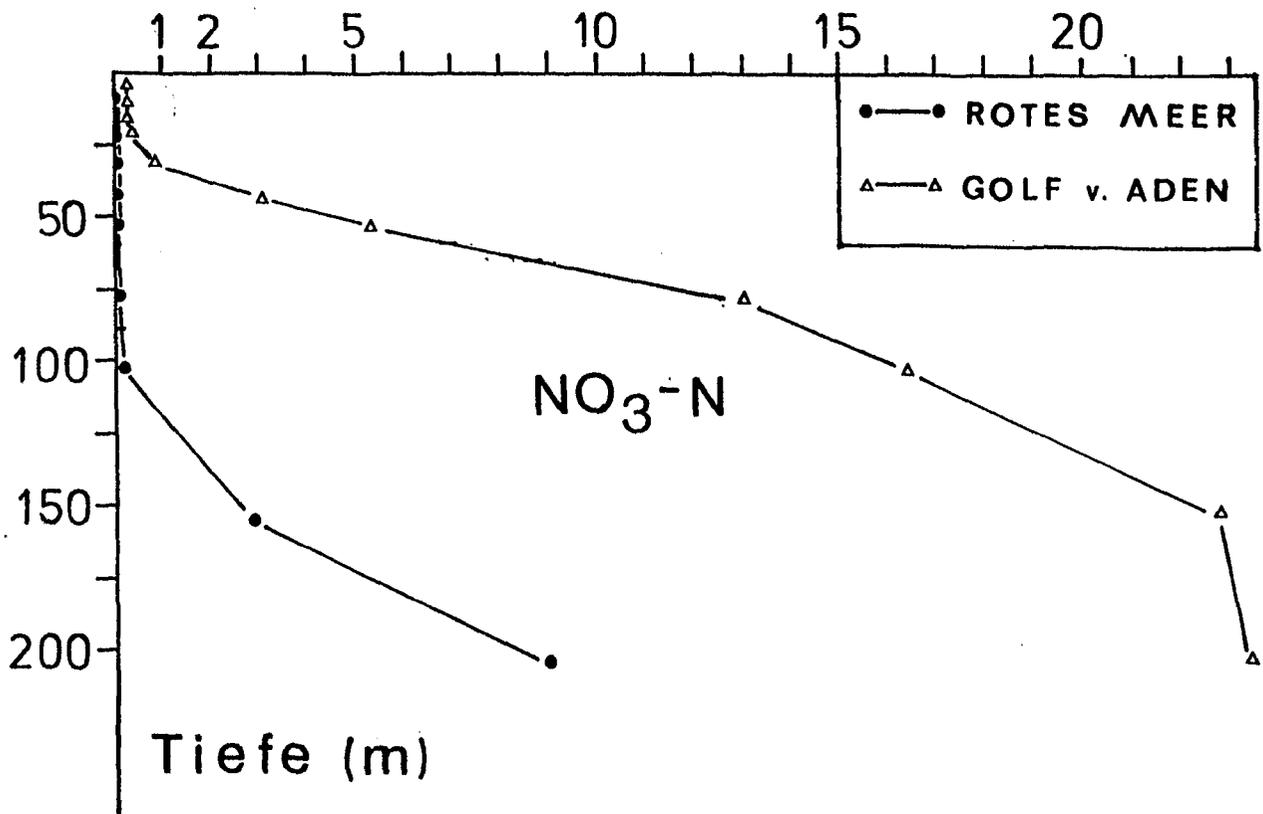
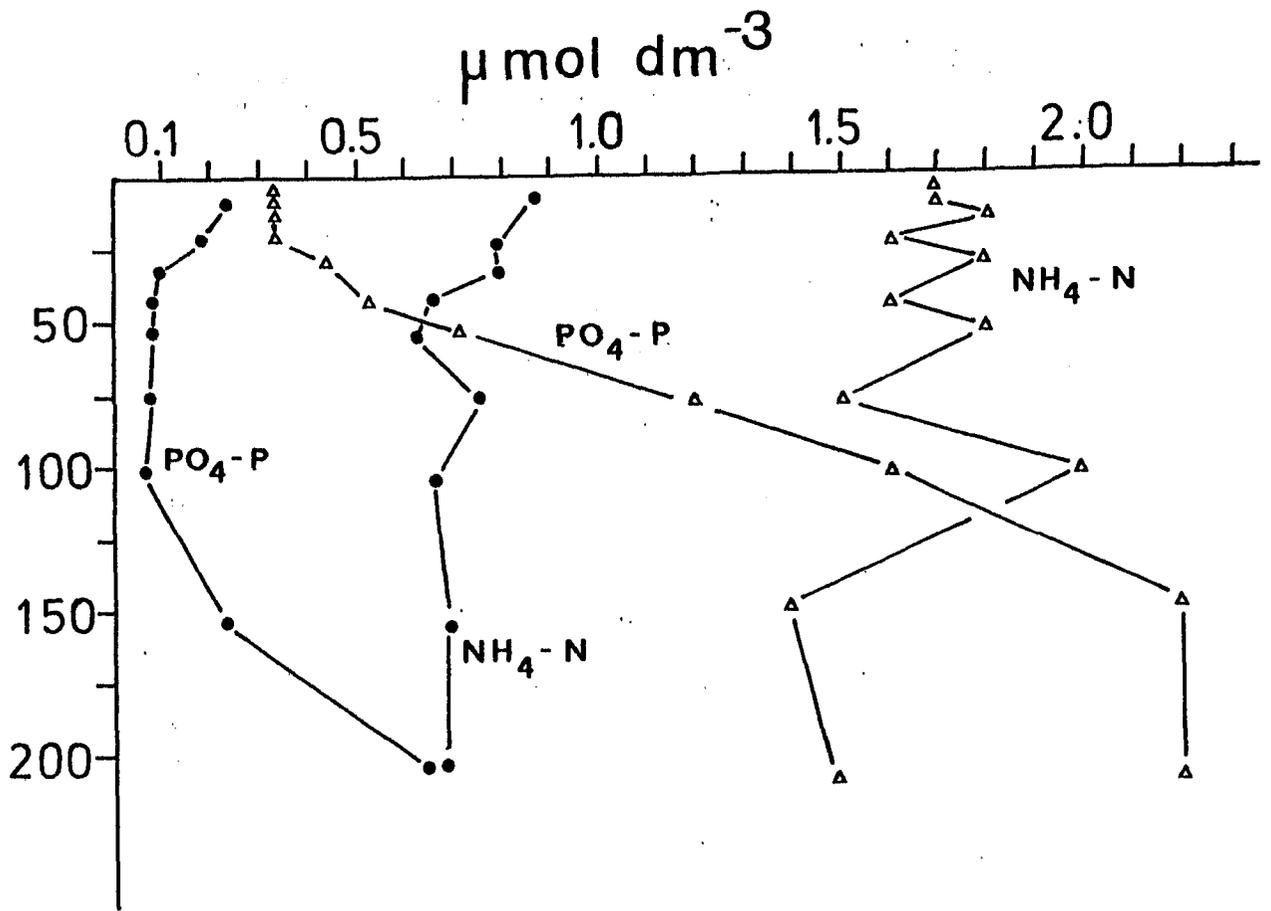


Abb. E.8: Nährstoffprofile im Roten Meer und im Golf von Aden während unserer Expedition (Daten aus Verch et al. 1989).

weisgrenze erreicht war. Beim Phosphat variierte der Gehalt im Golf von Aden zwischen  $0.4$  und  $0.5 \mu\text{mol dm}^{-3}$ , während im Roten Meer  $0.01 - 0.2 \mu\text{mol dm}^{-3}$  bestimmt wurden. Das Silikat zeigte allerdings keine Unterschiede zwischen den beiden Gebieten.

Als einzige Stickstoffkomponente war das Ammonium in vergleichsweise hohen Konzentrationen in den Oberflächenschichten vorhanden, welches aber wiederum im Golf von Aden höhere Werte als im Roten Meer aufwies, und so auf eine insgesamt höhere Regeneration durch die Heterotrophengemeinschaft hinweist.

Als wichtigeres Kriterium für die Nährstoffsituation in den beiden Meeresgebieten ist die unterschiedliche Tiefenlage der Nutriklinen zu werten. Die nährstoffverarmte Zone reichte an den meisten Stationen im Roten Meer bis in eine Tiefe von mindestens  $60 - 70$  m, in einer Reihe von Fällen aber bis in  $150$  m Tiefe (Verch et al. 1989). Erst darunter stieg der Gehalt der Nährstoffe sprunghaft an (daher auch der Name Nutrikline in Anlehnung an die Begriffe Thermo-, Halo- und Pycnokline). Diese "Sprungschicht" erschien aber im Golf von Aden in deutlich geringeren Wassertiefen ( $30 - 50$  m). Dieser Unterschied in den Tiefenlagen der Nutriklinen in den beiden Gebieten geht auch aus der Abb. E.9 (aus Grasshoff, 1969) hervor. Man vergleiche z. B. die Tiefenlagen der  $1 \mu\text{mol PO}_4\text{-P}$  und der  $20 \mu\text{mol NO}_3\text{-N}$  Isolinien.

Der Wasseraustausch zwischen dem Roten Meer und dem Golf von Aden führt selbstverständlich auch zu Nährstofftransporten zwischen den beiden Regionen. Allerdings ist die Jahresbilanz für das Rote Meer umstritten. Diese Bilanz ist jedoch besonders interessant, da es sich ja um ein nahezu von der ozeanischen Zirkulation abgeschlossenes Gebiet handelt, bei dem darüberhinaus andersgeartete Zuflüsse praktisch keine Rolle spielen. Die Messungen Grasshoffs (1969) zeigten, daß während des Winters die aus dem Roten Meer ausströmenden Wassermassen nährstoffreicher als die hereinströmenden sind, und Morcos (1970) berechnet aus diesen Daten für den Stickstoff einen Nettoverlust von  $1.3 \times 10^6$  Tonnen. Dieses Ergebnis entsteht aber lediglich aus Grasshoffs Winterdaten, und Poisson et al. (1984) postulieren

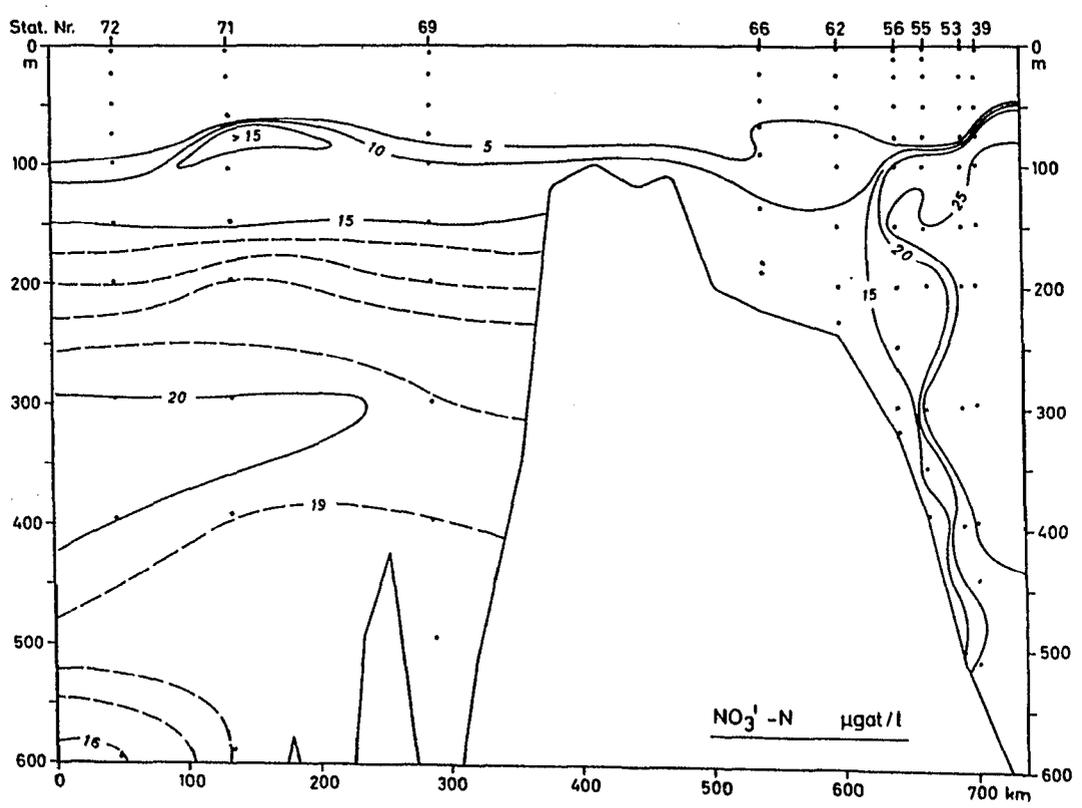
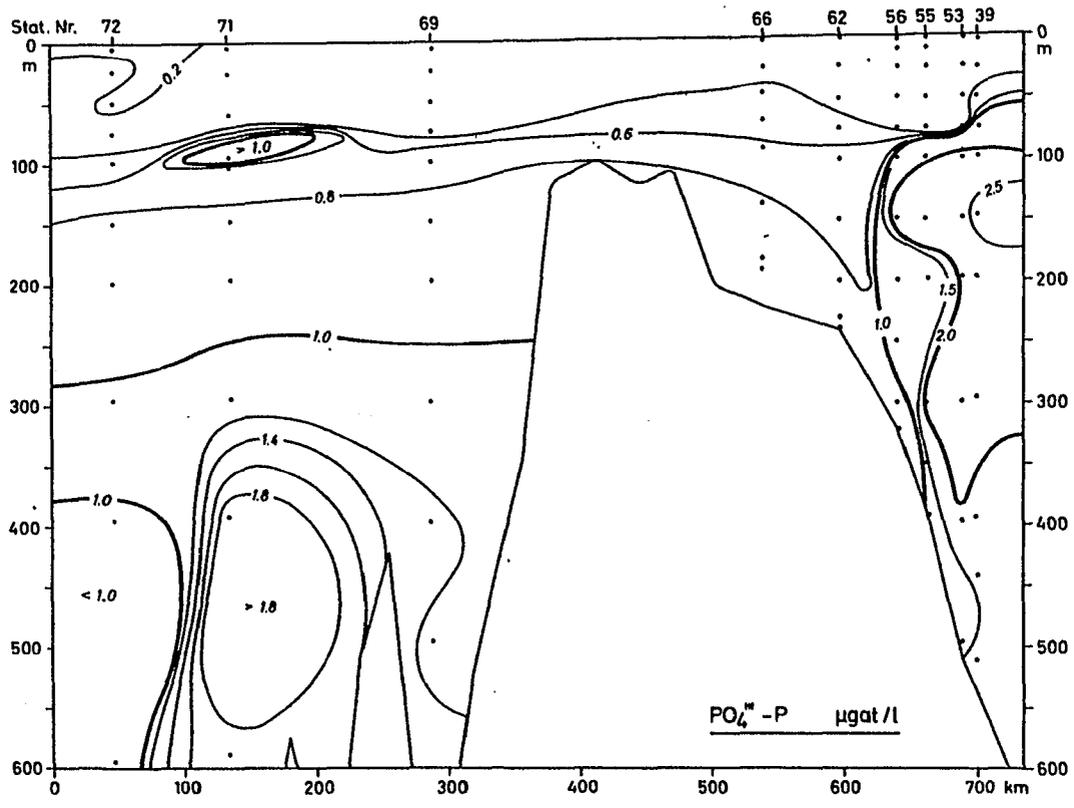


Abb. E.9: Tiefenverteilung von Phosphat (oben) und Nitrat (unten) im südlichen Roten Meer und im Golf von Aden (aus Grasshoff 1969).

eine ausgeglichene Jahresbilanz, da im Spätsommer sowohl phosphat- (Khimitsa und Bibik 1979) als auch nitratreiche (Poisson et al. 1984) Wassermassen aus dem Golf von Aden in das Rote Meer fließen. Demhingegen kommt die Studie von Naqvi et al. (1986) zu dem Schluß, daß hinsichtlich des Stickstoffs doch ein jährlicher Netto-Ausfluß von  $0.7 \times 10^6$  Tonnen stattfindet. Bei diesen N-Mengen soll es sich aber um einen "Überschuß" handeln, der aus der  $N_2$  - Fixierung der Cyanobakterien (Trichodesmium spp. = Oscillatoria spp.) resultiert, so daß der Stickstoffgehalt des Roten Meeres konstant bleibt.

Wie diese Flüsse nun auch im einzelnen aussehen mögen, sie müssen so beschaffen sein, daß das Rote Meer insgesamt weniger Nährstoffe enthält als der Golf von Aden. Abb. E.10 stellt die Nitratkonzentrationen in Abhängigkeit von der Tiefe dar, und es wird deutlich, daß auch der Tiefenwasserkörper des Roten Meeres deutlich niedrigere Gehalte als der Golf von Aden aufweist.

Die generell niedrigen Nährstoffgehalte in den lichtdurchfluteten Zonen beider Meeresregionen, die darüberhinaus noch für die meiste Zeit des Jahres typisch sind, implizieren eine niedrige Primärproduktion seitens des Phytoplanktons.

In der Tat scheinen die meisten der bisher ausgeführten  $^{14}C$  - Aufnahmemessungen dies zu bestätigen. Für das Rote Meer geben Neumann und McGill (1962) als Mittelwert rund  $200 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  für den Juni an, wobei sie im Gebiet nördlich von Bab el Mandeb rund  $400 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  fanden, was auf den Einfluß des Golfes von Aden zurückzuführen ist.

Nach Thiel und Weikert (1984) liegt für die euphotische Zone des zentralen Roten Meeres die Obergrenze der Produktion bei  $100 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Die während unserer Expedition gewonnenen integrierten  $^{14}C$ -Daten (Moigis in Lenz et al. 1988, in-situ-Methode) variieren an den meisten Stationen im zentralen Roten Meer zwischen  $60$  und  $330 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , allerdings wurden an zwei Stationen deutlich höhere Werte gefunden ( $600 - 1100 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ).

Eine tabellarische Zusammenstellung von Primärproduktionsraten,

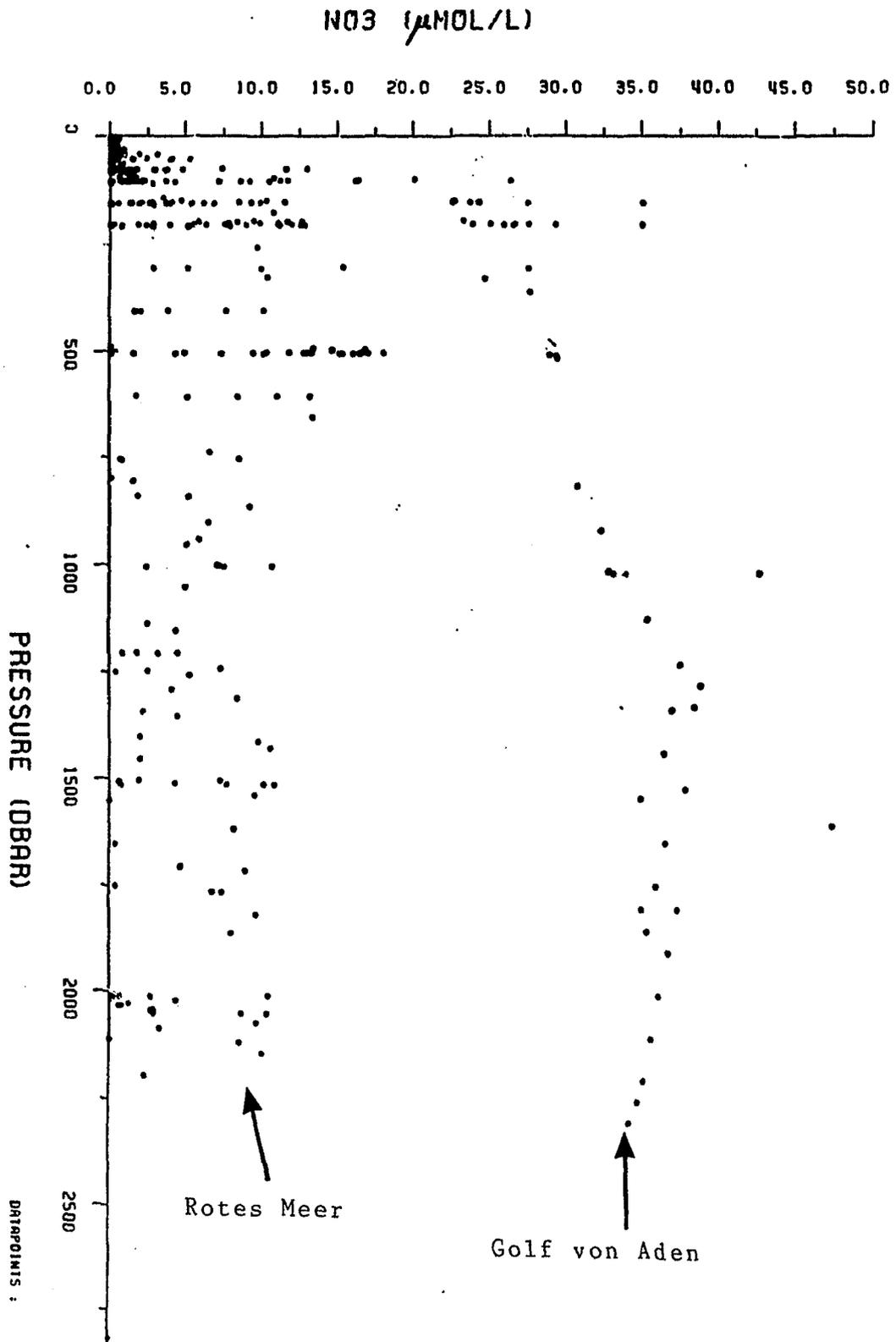


Abb. E.10: Tiefenverteilung des Nitrats im Roten Meer und im Golf von Aden während unserer Expedition (aus Verch et al. 1989).

die verschiedene Jahreszeiten und Gebiete innerhalb des Roten Meeres berücksichtigt, gibt Weikert (1988). Sie ist hier in veränderter Form wiedergegeben (Tab. E.1).

Tab. E.1: Primärproduktionsraten ( $\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) für die euphotische Zone des Roten Meeres während verschiedener Jahreszeiten und Regionen (aus Weikert 1988, verändert)

	Region			
	27° N	25° N	21° N	15 - 17° N
Februar 1881	-	-	441	-
Februar 1984	621	77	132	751
März 1979	-	-	47	90
Juni 1979	-	77	134	-
Juli 1987	-	-	80	330
Oktober 1980	-	86	108	-

Trotz der vorhandenen Lücken in dieser Tabelle scheinen zwei Trends offensichtlich: 1) Die Primärproduktion im Süden des Roten Meeres ist gegenüber dem Zentralteil erhöht, 2) die Produktion zeigt saisonale Variationen mit Maxima im Spätwinter, im Sommer und vielleicht im Herbst.

Der Nord - Süd - Gradient der Primärproduktion ergibt sich auch aus der ausführlichen Literaturzusammenstellung von Petzold (1986). Die dort aufgeführten Werte sind für die einzelnen Regionen in Abb. E.11 aufgeführt, wobei auch im Norden des Roten Meeres möglicherweise höhere Produktionsleistungen als im Zentralteil erwartet werden können.

Das Problem all dieser Daten liegt nun aber darin, daß sie während verschiedener Expeditionen und z. T. zu unterschiedlichen Jahreszeiten gewonnen wurden, so daß eine gewisse "Zufälligkeit" nicht auszuschließen ist. Eine größere Konsistenz ist hingegen von zeitlich engen Probennahmen zu erwarten, die den Jahresverlauf der Primärproduktion an einer Station verfolgen.

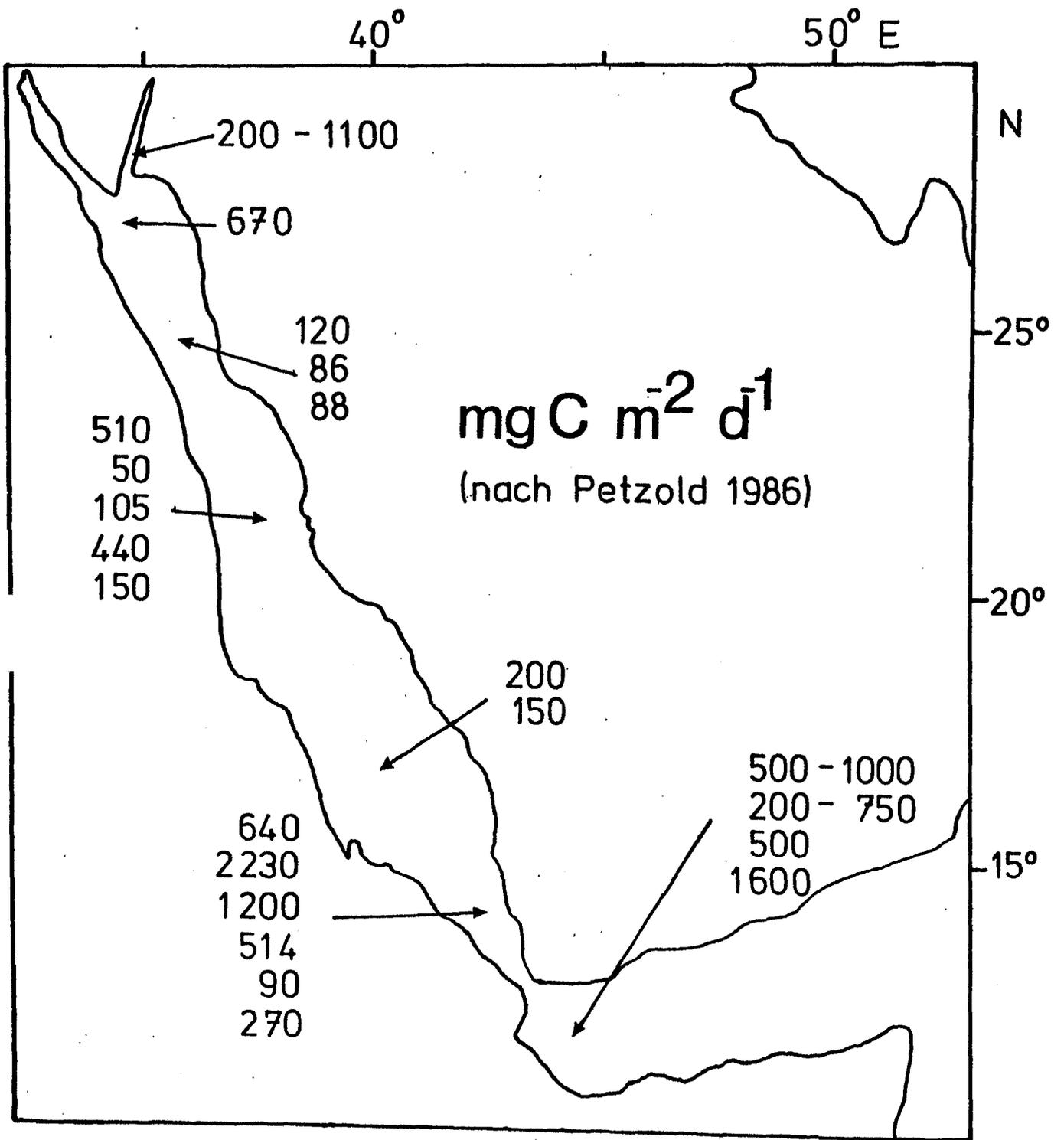


Abb. E.11: Die horizontale Verteilung der Primärproduktion in unserem Untersuchungsgebiet (nach der Zusammenstellung von Petzold 1986).

Solche Messungen wurden von Shaikh et al. (1986) vor Saudi - Arabien ausgeführt. Die Ergebnisse zeigen, daß im Januar bzw. Februar und im Juli - August hohe Primärproduktionsraten auftraten, wobei die Spitzenwerte bei rund  $200 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  lagen, was einer Tagesproduktion von  $2 \text{ g C m}^{-2}$  entsprechen könnte. Diese jahreszeitliche Variation deckt sich mit jener, die sich aus der obigen Tabelle erschließen lässt. Das Problem bei den Angaben von Shaikh et al. besteht in diesem Fall aber darin, daß nur eine einzige küstenferne Station bearbeitet wurde, so daß sich überregionale Aussagen verbieten.

Die Abschätzung für die jährliche Produktion erreicht den sehr hohen Wert von  $390 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ . Dies ist sowohl deutlich höher als die  $160 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  die Levanon-Spanier et al. (1979) für den Golf von Akaba angeben als auch die  $50 - 100 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , die sich aus den anfangs genannten Daten abschätzen lassen. Eine jährliche Primärproduktion von rund  $400 \text{ g C m}^{-2}$  mit täglichen Spitzenraten von rund  $2 \text{ g C m}^{-2}$  ist eher für ein eutrophes Auftriebsgebiet als für einen oligotrophen tropischen Meeresteil typisch. Auf jeden Fall stehen die Ergebnisse von Shaikh et al. (1986) in krassem Gegensatz zu den Werten anderer Autoren, und dieses unerwartete Ergebnis, aber auch die zuvor zitierten Arbeiten zeigen, daß unsere Kenntnisse über die Primärproduktion im Roten Meer zwar nicht rudimentär, aber doch immer noch als insgesamt unbefriedigend gelten müssen.

Für den Golf von Aden sieht die Datenlage nicht wesentlich besser aus als für das Rote Meer, doch herrscht Übereinstimmung, daß der Golf generell eine höhere Produktivität aufweist (siehe Abb. E.11). Dies liegt an der allgemein günstigeren Nährstofflage und spiegelt sich in erhöhten Phytoplankton- und Schwebstoffgehalten wider (z. B. Shimkus & Trimonis 1983, Petzold 1986).

## Fragestellung der Expedition, Untersuchungsgebiet und Stationen

Wie im vorigen Kapitel dargelegt wurde, ist das Rote Meer durch eine Reihe von weltweit einzigartigen Aspekten ausgezeichnet, deren Einfluß auf die Biologie des Pelagials von grundlegender Bedeutung sein dürften. Im Gegensatz dazu war bei der Planung der Expedition unser Kenntnisstand über die biologischen Prozesse der Planktongemeinschaften aus vielerlei Gründen vergleichsweise gering. Eine gute Übersicht bezüglich unseres Wissens zur Biologie des Planktons zum Zeitpunkt der Untersuchung gibt der Artikel von Weikert (1987). Er zeigt, daß eine Reihe von Fragen mehr oder weniger gut beantwortet sind, er zeigt aber indirekt auch, was wir nicht wissen. Um einige der wesentlichsten Punkte zu nennen:

- Die Daten zur Primärproduktion, aber auch zu den Phytoplanktonbeständen sind widersprüchlich.
- Zooplanktonbestände sind lediglich als Individuenzahlen, Verdrängungsvolumina oder Naßgewichtswerte vorhanden. Es fehlen direkte Messungen des Trockengewichtes oder des Kohlenstoffes. Fast keine Beachtung hatte zu diesem Zeitpunkt die Bedeutung verschiedener Größenkategorien gefunden.
- Respirations- und somit potentielle Verbrauchsdaten sind weder für das Mesozooplankton, noch für kleinere Fraktionen des Planktons bekannt. Für letztere gibt es noch nicht einmal summarische Bestandsdaten.
- Angaben zur Bedeutung des "microbial loop" fehlen - schon wegen der Neuheit dieses Forschungszweiges - völlig.

Diese kurze (und nicht vollständige) Liste entspricht im wesentlichen den Arbeitsgebieten der Planktologengruppe (Arbeitsgruppe Lenz) während der "Meteor"- Expedition "Mindik 5/2" in das Rote Meer und den Golf von Aden zwischen dem 31. 1. und 17. 3. 1987. Das insgesamt zehnköpfige Team, zeitweise noch ergänzt durch Dr. A. G. D. Al Hag (Port Sudan / Sudan), widmete sich während der Fahrt den folgenden Themenschwerpunkten:

- Messung der Nährstoffverteilung ( $\text{PO}_4$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NH}_4$ ,  $\text{SiO}_4$ , Petzold, Burchert)
- Erfassung der Primärproduktion mittels der  $^{14}\text{C}$  - Methode: Bestimmung der Gesamtwerte, Vergleich des Einflusses verschiedener Inkubationsmethoden auf die Ergebnisse, Bedeutung des Größenspektrums der Primärproduzenten, Aufnahme sogenannter PI - Kurven (Lenz, Moigis, Fritsche).
- Charakterisierung der Phytoplanktonbestände, Bedeutung des Pico-, Nano- und Mikrophytoplanktons (Pillen)<sup>a</sup>, Artenspektrum (AL Hag).
- Untersuchungen zum "microbial loop", Bestandserhebungen an Bakterien, Cyanobakterien und heterotrophen Nanoflagellaten, Experimente zur Dynamik von Wachstum und Wegfraß (Weisse<sup>b</sup>, Gradinger).
- Bestimmung des Bestandes und der assoziierten Sauerstoffzehrung suspendierten partikulären Materials im Größenbereich 0.45 - 20 und 20 - 200  $\mu\text{m}$  in der euphotischen Zone (Schneider).
- Größenanalyse des Mesozooplanktons in den oberen 500 m. Biomasse, Abundanz und taxonomische Zusammensetzung nach dominanten Gruppen (Rolke, Schneider, Lenz).
- Experimente zur Respiration und zum Umsatz des Kohlenstoffs des Mesozooplanktons in den oberen 200 m der Wassersäule (Schneider).

---

<sup>a</sup> Ergebnisse dargestellt in: Pillen, T., 1989: Zur Phytoplanktonverteilung im Roten Meer und Golf von Aden während der "Meteor"- Expedition (Mindik 5/2) im Frühjahr 1987. Diplomarbeit Universität Kiel, 158 pp.

<sup>b</sup> Ergebnisse veröffentlicht in: Weisse, T., 1989: The microbial loop in the Red Sea: Dynamics of pelagic bacteria and heterotrophic nanoflagellates. Mar. Ecol. Prog. Ser. 55, 241 - 250.

Die Ergebnisse zu den drei letztgenannten Punkten, also zu den Untersuchungen am partikulären Material im Ultra- und Mikroplanktonbereich, bzw. zum Bestand und zur Respiration des Mesozooplanktons sind Gegenstand dieses Berichtes.

Alle Daten zu den oben aufgeführten Themen sind in einem Datenband niedergelegt:

Lenz, J., G. Schneider, A. G. D. Al Hag, R. Gradinger, P. Fritsche, A. Moigis, T. Pillen, M. Rolke, T. Weisse, 1988: Planktological data from the central Red Sea and the Gulf of Aden - R. V. "Meteor", cruise no. 5/2, January - March 1987. Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian - Albrechts - Universität Kiel. Nr. 180, 200 pp.

In der obigen Aufstellung sind die chemischen Analysen durch S. Burchert nicht enthalten. Die Ergebnisse zu den Nährstoff- und Sauerstoffanalysen finden sich in dem Datenband von Verch et al. (1989).

Ursprünglich sollten die Untersuchungen das nördliche, zentrale und südliche Rote Meer umfassen, doch verhinderte die Verweigerung von Forschungsgenehmigungen oder die Auflage unakzeptabler Bedingungen seitens einiger Anrainerländer dieses Vorhaben. Dementsprechend konnten die Forschungsarbeiten nur in den Hoheitsgewässern des Sudan, von Djibouti und der damaligen Volksrepublik Jemen durchgeführt werden. Somit waren die eigentlichen Untersuchungsgebiete das zentrale Rote Meer, die Gegend des Bab el Mandeb und der Golf von Aden (Abb. F.1).

Für die Arbeiten, deren Ergebnisse hier vorgestellt werden, wurden insgesamt 18 Stationen aufgesucht: Dreizehn im zentralen Roten Meer, eine in der Nähe des Bab el Mandeb und vier im Golf von Aden (Abb. F.1). Allerdings wurden nicht alle Arbeiten an allen Stationen ausgeführt. Um nicht jedem der folgenden Ergebnispunkte erneut eine - kaum modifizierte - Stationskarte bzw. Stationsliste voranzustellen, gibt die Tab. F.1 einen Überblick, welchen Ergebnispunkten Erhebungen an welchen Stationen zu Grunde liegen. Der Leser mag bei der Lektüre dieses Bandes freundlicherweise auf diese Tabelle zurückgreifen.

In Anbetracht der Bedeutung, die die euphotische Zone für die

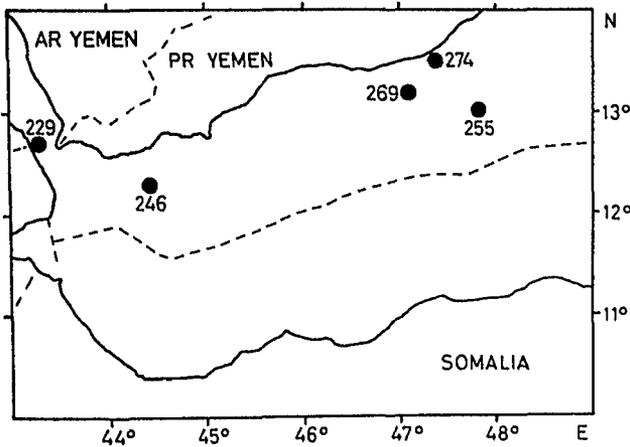
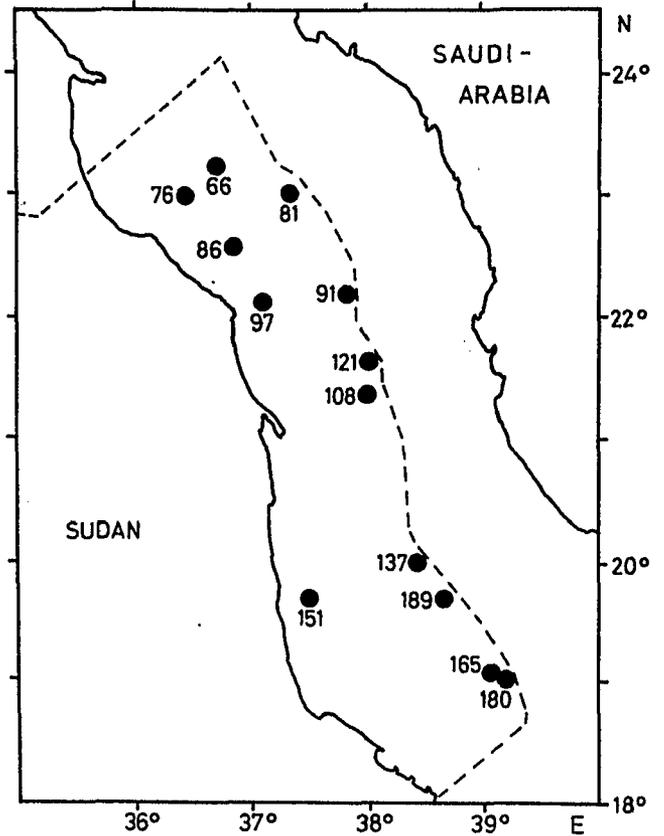
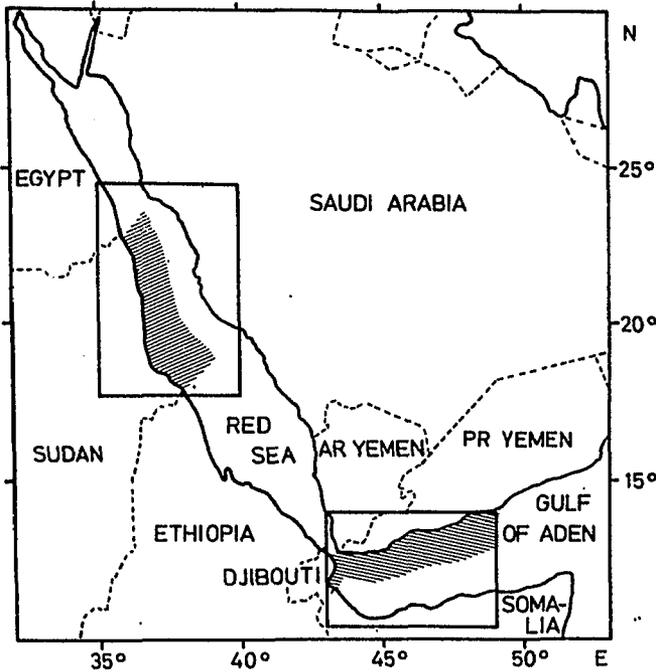


Abb. F.1: Links oben: Das Rote Meer und der Golf von Aden mit den Untersuchungsgebieten (schraffiert).  
 Rechts oben: Die Stationen im zentralen Roten Meer.  
 Links unten: Station 229 im südlichen Roten Meer und die vier Stationen im Golf von Aden.

meisten der Untersuchungen hatte, sind in der Tab. F.2 einige Charakteristika hydrographisch - chemischer Natur dieser Schicht aufgelistet. Sie mögen als Ergänzung zu der Darstellung im vorigen Kapitel und zur Tab. F.1 verstanden werden.

Tab. F.1: Auflistung der Stationen, die den einzelnen Ergebnissen zu Grunde liegen. 1 = Ergebnispunkt 1: Bestand und Sauerstoffzehrung partikulären Materials im Größenbereich 0.45 - 20 und 20 - 200 µm. 2 = Ergebnispunkt 2: Bestand und Zusammensetzung des Mesozooplanktons in den oberen 500 m. 3 = Ergebnispunkt 3: Respiration des Mesozooplanktons in den oberen 200 m.

Stationen	Ergebnispunkt		
	1	2	3
Rotes Meer			
66	x	x	x
76	x		
81	x	x	(x) <sup>a</sup>
86	x	x	x
91	x	x	x
97	x	x	(x) <sup>b</sup>
108	(x) <sup>a</sup>	x	(x) <sup>b</sup>
121	x	x	x
137	x	x	x
151	x	x	x
165	x	x	x
180	x	x	x
189	x	x	x
229	(x) <sup>b</sup>		
Golf von Aden			
246	x	x	x
255	x	x	x
269	x <sup>c</sup>	x	x
274	x <sup>c</sup>	x	x

<sup>a</sup> keine O<sub>2</sub> - Verbrauchsmessungen

<sup>b</sup> keine Bestandsbestimmungen

<sup>c</sup> Proteinwerte fehlen

Tab. F.2: Wichtige hydrographisch - chemische Charakteristika der euphotischen Zone (0 m bis 1 % Lichttiefe) im Roten Meer und im Golf von Aden: 1 % Lichttiefe, Temperatur (T° C) und Salzgehalt (S). Tiefe der 1 % Lichttiefe nach eigenen Messungen (siehe Ergebnispunkt 1), Temperatur und Salzgehalt nach Verch et al. 1989. Bei den Bereichen definiert die linke Angabe den Wert bei 0 m Wassertiefe, die rechte in der 1% Lichttiefe.

Station	1 % Lichttiefe (m)	T° C	S
<hr/>			
Rotes Meer			
66	80	23.6 - 22.8	39.9 - 40.2
76	80	22.9 - 22.7	40.0 - 40.1
81	80	24.3 - 22.8	39.3 - 40.1
86	85	23.3 - 22.7	39.9 - 40.1
91	60	24.9 - 23.4	39.2 - 40.1
97	60	24.8 - 23.2	39.3 - 39.9
108	60	25.2 - 23.6	38.7 - 39.8
121	70	24.8 - 23.4	39.3 - 40.1
137	75	26.1 - 26.0	38.8 - 39.1
151	48	25.5 - 24.9	38.9 - 39.6
165	68	26.3 - 25.7	38.4 - 39.2
180	65	26.5 - 26.1	38.6 - 39.0
189	65	26.3 - 26.0	38.9 - 39.2
229	60	25.7 - 25.5	36.3 - 36.5
Golf von Aden			
246	60	25.9 - 25.4	36.2 - 36.2
255	57	25.7 - 24.3	36.2 - 36.0
269	63	26.5 - 25.0	36.2 - 36.2
274	55	27.1 - 24.9	36.2 - 36.2

---

Tab. F.2: Fortsetzung der wichtigen hydrographisch - chemischen Charakteristika der euphotischen Zone des Roten Meeres und des Golfes von Aden: Nährstoffgehalte und Sauerstoff (Daten aus Verch et al. 1989). Linke Zahl = Wert bei 0 m, rechte Zahl = Wert in der 1 % Lichttiefe. Nährstoffe in  $\mu\text{mol} / \text{l}$  und Sauerstoff in  $\text{ml} / \text{l}$ .

Station	Nitrat	Ammonium	Phosphat	Sauerstoff
Rotes Meer				
66	0.05 - 1.50	-	-	-
76	0.05 - 0.05	-	-	-
81	0.05 - 0.79	-	-	4.73 - 4.42
86	0.10 - 0.89	-	0.09 - 0.04	4.77 - 4.63
91	0.05 - 0.35	-	0.14 - 0.10	4.69 - 4.18
97	0.05 - 0.05	-	0.11 - 0.04	4.68 - 4.69
108	0.05 - 0.05	0.87 - 0.63	0.24 - 0.08	4.99 - 4.70
121	0.05 - 0.05	0.70 - 0.70	0.07 - 0.06	4.75 - 4.24
137	0.05 - 0.05	0.94 - 1.00	0.08 - 0.02	4.59 - 4.42
151	0.05 - 0.95	0.97 - 1.20	0.17 - 0.18	4.61 - 3.96
165	0.05 - 0.05	1.40 - 1.40	0.19 - 0.02	4.59 - 4.27
180	0.05 - 0.15	1.60 - 0.27	0.19 - 0.14	4.56 - 4.40
189	0.05 - 0.05	0.36 - 0.36	0.02 - 0.01	4.57 - 4.40
229	0.05 - 0.50	1.30 - 1.40	0.35 - 0.40	4.66 - 4.52
Golf von Aden				
246	0.34 - 0.14	1.40 - 1.60	0.47 - 0.45	4.75 - 4.72
255	0.24 - 5.30	1.70 - 1.80	0.33 - 0.71	4.79 - 3.87
269	0.43 - 4.00	3.70 - 3.80	0.36 - 0.46	4.70 - 4.38
274	0.36 - 4.10	3.00 - 2.50	0.26 - 0.53	4.78 - 4.23

ERGEBNISSE DER EXPEDITION INS ROTE MEER UND IN DEN GOLF VON ADEN

1. Bestand und Sauerstoffverbrauch suspendierten partikulären Materials im Größenbereich 0.45 - 20 und 20 - 200 µm in der euphotischen Zone

Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden an 14 Stationen im Roten Meer und an vier Stationen im Golf von Aden durchgeführt (siehe Tab. F.1 und Abb. F.1):

Vor der Probennahme ermittelten wir mit einem Li-COR LI-193 SD Quantameter (400 - 700 nm,  $\mu\text{E s}^{-1} \text{m}^{-2}$ ) die 1 % Lichttiefe, die als Untergrenze der euphotischen Zone festgelegt wurde. Danach entnahmen wir mit einem Kranzwasserschöpfer (6 x 30 Liter Niskin - Flaschen) Proben aus sechs Tiefen innerhalb der euphotischen Zone. In den meisten Fällen wurden die Proben in 1 m Tiefe und in den 64-, 30-, 9-, 3- und 1 % Lichttiefen genommen. Diese sechs Proben wurden als repräsentativ für die euphotische Zone angesehen und nach der Probennahme durch eine 200 µm Gaze gegeben, um größeres Zooplankton zu entfernen.

Der Fang aus diesen sechs diskreten Tiefen wurde nun in einem großen Behälter gemischt. Da aus den einzelnen Schöpfern bereits Proben zur Bestimmung des Chlorophyll a - Gehaltes, zur Bestimmung von POC und PON etc. von anderen Arbeitsgruppen abgezogen worden waren, entfiel auf die Mischprobe ein Volumen von insgesamt 132 l, die von uns weiterbearbeitet wurden.

Der grundsätzlichen Schwierigkeit, Bestände und Raten an planktonarmen Proben zu quantifizieren, versuchten wir durch Aufkonzentrierung des partikulären Materials zu umgehen. Es wurde dazu ein Millipore Pellikon<sup>R</sup> Tangentialfiltrations-System genutzt. Dieses System wurde im Rahmen der medizinischen Forschung entwickelt und für die Aberntung von Zellen, Zellmembranen und Viren erfolgreich angewendet (z. B. Howlett et al. 1979, Shibley et al. 1980, Iida und Nussenzweig 1981). Das Prinzip der Tangen-

tialfiltration besteht darin, daß die zu konzentrierenden Partikel während des Konzentrationsprozesses durch einen tangential zur Filteroberfläche erzeugten Wasserstrom in Suspension verbleiben, sich also nicht auf dem Filter anreichern, was als ein besonders schonendes Verfahren angesehen werden kann. Mittels einer Pumpe wird die Probe durch das die Filter enthaltende Kassetten-System gesaugt, eine geringe Menge des Seewassers abfiltriert, und die leicht angereicherte Probe in den Probenbehälter zurückgegeben, oder - wie teilweise in unserem Falle - in einem Extrabehälter gesammelt. Die Aufkonzentrierung des Materials zur gewünschten Dichte erfolgt durch mehrmaliges Durchlaufen dieses Zyklusses. Das Gerät und das Prinzip der Filtration ist auch von Barthel et al. (1989) beschrieben.

Für die hier bearbeiteten Proben wurde eine Durapore Filterkassette HVLP 000 C5 mit einer Porenweite von  $0.45 \mu\text{m}$  und einer Filtrationsfläche von  $4600 \text{ cm}^2$  verwendet. Der Wasserzirkulation diente eine Almatec Membranpumpe JMGE 21361; Der Pumpdruck betrug 1.0 Bar.

Um das Mikroplankton ( $20 - 200 \mu\text{m}$ ) vom Ultraplankton ( $< 20 \mu\text{m}$ , zur Terminologie siehe weiter unten) zu trennen, wurde über die Zuleitung zur Filtrationskassette eine mit "Fenstern" versehene Plastikflasche gestülpt, wobei die Öffnungen mit  $20 \mu\text{m}$  Gaze überspannt waren. Dadurch konnte das Ultraplankton passieren, wohingegen das Material im Mikroplankton-Größenbereich im Probenbehälter zurückgehalten wurde. Weiter Informationen zum Betrieb des Systems finden sich auf der nächsten Seite im Zusammenhang mit einer Zeichnung des Systems.

Nach der Konzentrierung wurden Unterproben der beiden Größenfraktionen auf Whatman Glasfaserfilter filtriert, wobei für das Mikroplankton GF/C-, für das Ultraplankton GF/F - Filter Verwendung fanden (Durchmesser  $2.5 \text{ cm}$ ). Die Volumina der Unterproben lagen zwischen 500 und 1000 ml, was 6.6 - 13.2 Litern der in-situ Konzentration beim Mikroplankton bzw. 13.2 - 26.4 Litern beim Ultraplankton entsprach.

Als Bestandsparameter bestimmten wir die Proteine, den Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt sowie - als Maß für den autotrophen Anteil in den Fraktionen - das Chlorophyll a.

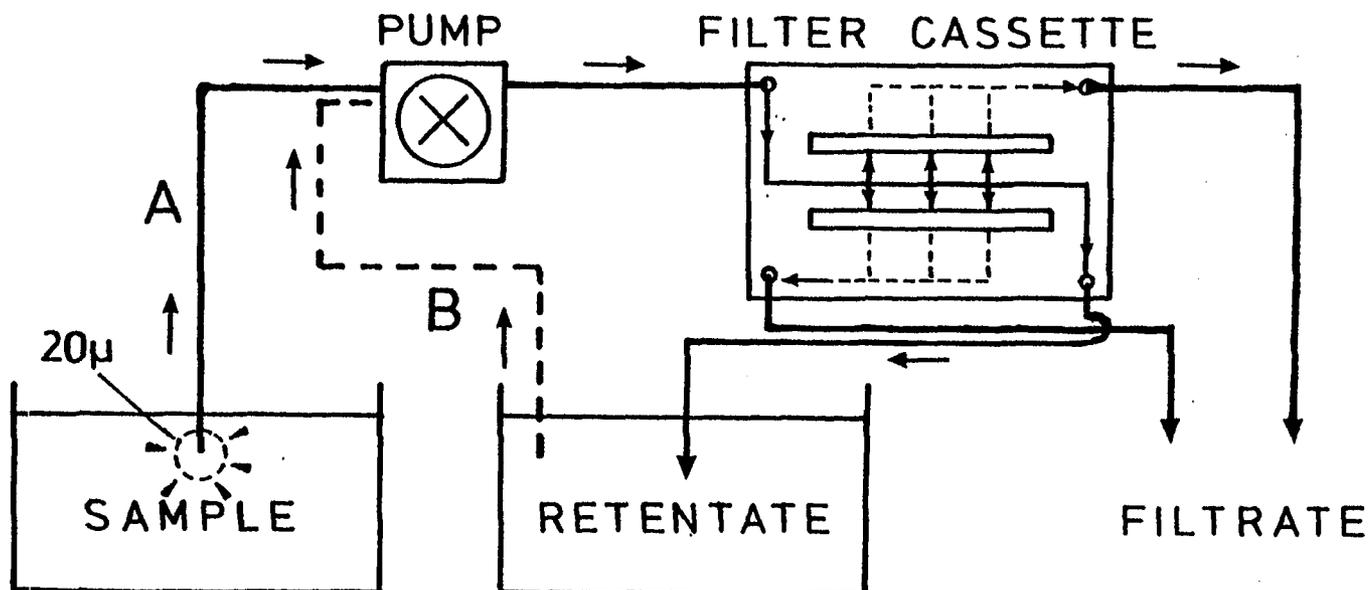


Abb. 1.1: Darstellung des Konzentrierungsprozesses mit Hilfe der Millipore Tangentialfiltrations-Kassette.

Betriebsart A: Die Probe wurde durch die Pumpe in das Filtrationssystem geleitet und ein Teil des Seewassers durch die  $0.45 \mu\text{m}$  - Filter abgesaugt. Das Filtrat wurde entweder verworfen oder für andere Zwecke aufgefangen, das Retentat (= leicht angereichertes Ultraplankton) im Retentatbehälter gesammelt. Pro Liter wurden 250 ml filtriert und 750 ml Retentat zurückgehalten, so daß das Ultraplankton nach einem Zyklus 1.33 fach konzentriert war. Dieses Verfahren wurde so lange durchgeführt, bis im Probenbehälter lediglich 10 Liter übrig waren. Dieses Volumen enthielt das durch die  $20 \mu\text{m}$  Gaze zurückgehaltene Mikroplankton ( $20 - 200 \mu\text{m}$ ), und wurde für die vorgesehenen Messungen benutzt. Bei einem Ausgangsvolumen von 132 l und einem Endvolumen von 10 l betrug der Konzentrierungsfaktor für das Mikroplankton 13.2.

Betriebsart B: Der Ansaugstutzen des Filtrationssystems wurde in den Retentatbehälter geführt, und mit Hilfe des Systems das Retentat (= Ultraplankton) weiter angereichert. Das Verhältnis Filtrat- zu Retentatmenge war das gleiche wie in Betriebsart A. Das Filtrat wurde verworfen. Dieser Prozess wurde so lange durchgeführt bis im Retentatbehälter nur noch 5 l vorhanden waren, die das nun 26.4 fach angereicherte Ultraplankton enthielten.

Direkt an Bord quantifizierten wir die Proteine und das Chlorophyll a, wobei für die erste Stoffklasse die Methode nach Lowry et al. (1951) mit einem Bovin - Albumin Standard angewendet wurde. Die Reproduzierbarkeit der Bestimmungen lag bei  $\pm 4 \%$ . Das Chlorophyll a wurde nach der Trichromatischen Methode (UNESCO 1966) mit der Modifikation durch Derenbach (1969) gemessen. Die Berechnung der Ergebnisse folgte den Gleichungen von Jeffrey und Humphrey (1975). Für eine grobe Abschätzung des Autotrophen - Kohlenstoffs wurde eine C : Chl. a Konversionsfaktor von 100 : 1 angenommen.

Die Filter für die Kohlenstoff- und Stickstoffbestimmungen wurden zunächst tiefgefroren, und nach der Expedition in einem Perkin - Elmer 240 C CHN-Analyzer weiterverarbeitet. Als Eichsubstanz diente Acetanilid. Die Reproduzierbarkeit lag für beide Elemente bei  $\pm 0.5 \%$ .

Die Sauerstoff-Verbrauchsmessungen wurden im Dunkeln bei der mittleren in-situ Temperatur ( $\pm 0.5 \text{ C}^\circ$ ) durchgeführt. Die in-situ Temperaturen schwankten zwar zwischen den einzelnen Stationen, waren hingegen innerhalb der euphotischen Zone der jeweiligen Stationen ziemlich konstant (siehe Tab. F.2). Wir inkubierten für beide Größenklassen je drei Parallelproben in jeweils 1.2 Liter fassenden Glasflaschen, die auf das drehbare Rad eines Inkubators geklemmt wurden. Während des 6 - 7 stündigen Versuches drehte sich das Rad drei mal pro Minute. Zwei Flaschen mit  $0.45 \mu\text{m}$  filtriertem Seewasser (= Filtrat aus der Konzentrierung bei Betriebsart A) dienten als Blindproben. Der Sauerstoffgehalt wurde mittels der Winkler-Titration ermittelt, und die Ergebnisse unter Berücksichtigung des Kontrollverbrauchs berechnet.

Zusätzlich zu diesen Experimenten führten wir an vier Stationen (Nr. 137, 151, 165 und 229) Verbrauchsmessungen an unkonzentrierten Wasserproben aus verschiedenen Tiefen der euphotischen Schicht durch. Die Inkubation geschah wieder in den 1.2 Litern fassenden Glasflaschen, allerdings über einen Zeitraum von 24 Stunden. Diese lange Inkubation war notwendig, um in den unkonzentrierten Proben eine meßbare Sauerstoffzehrung zu erzeugen. Die niedrigste gemessene Differenz betrug  $0.03 \text{ mg O}_2$

pro Flasche und 24 Stunden, was einem Winkler-Thiosulfatverbrauch von 0.01 ml entspricht. Die meisten Veränderungen lagen jedoch deutlich höher.

Zum Abschluß einige Bemerkungen zur Terminologie der Größenklassen: Sieburth et al. (1978) legten eine auf Größenbereichen basierende Planktonterminologie vor, die heute meist allgemeine Anwendung findet. Dieser Terminologie entspricht der hier verwendete Begriff "Mikroplankton" für den Größenbereich 20 - 200  $\mu\text{m}$ . Die Kategorie "Ultraplankton" kommt in dem genannten Klassifikationssystem jedoch nicht vor, wird aber in solchen Fällen verwendet, wenn eine Größenklasse im Bereich  $< 20 \mu\text{m}$  mehrere Kategorien des oben genannten Systems ganz oder auch nur teilweise abdeckt (z. B. Ellis und Stanford 1982, Murphy und Haugen 1985). Wir verwenden diesen Begriff hier für die Größenklasse 0.45 - 20  $\mu\text{m}$ , die das ganze Nanoplankton (2 - 20  $\mu\text{m}$ ), aber nur einen Teil des Picoplanktons (0.2 - 2  $\mu\text{m}$ ) beinhaltet.

## Ergebnisse

Die Tiefe der euphotischen Zone (1 % Lichttiefe) variierte im Roten Meer zwischen 48 und 85 m mit einem Stationsmittel von 69 m. Im Gegensatz dazu zeigte diese Schicht im Golf von Aden eine Mächtigkeit von 55 - 63 m mit einem Mittel von 59 m.

Die Bestände des partikulären Materials sind in den Tabellen 1.1 und 1.2 aufgeführt. Insgesamt schwankte der Bestand an Kohlenstoff (als Hauptelement für die organische Substanz) zwischen 56 und 112  $\text{mg m}^{-3}$ , wobei im Mittel lediglich 13 % dieses Elementes in der Ultraplanktonfraktion gefunden wurden, der Rest hingegen dem Größenbereich des Mikroplanktons angehörte. Beim Stickstoff und den Proteinen lag der Anteil des Ultraplanktons bei 13 bzw. 12 % der Gesamtwerte, so daß bezüglich der Bestände eine große Diskrepanz zwischen den beiden Größenfraktionen herrschte. Diese war allerdings beim Chlorophyll a kaum vorhanden, da für diesen Parameter das Ultraplankton 42 % zum

Tab. 1.1: Die Bestände des partikulären Materials im zentralen Roten Meer ( $\text{mg m}^{-3}$  bzw.  $\mu\text{g m}^{-3}$  für Chlorophyll a).

Parameter	Fraktion	Bereich	$\bar{x} \pm \text{SD}$	Stationen (n)
Kohlenst.	0.45 - 20	3.9 - 21.5	$11.0 \pm 4.8$	12
	20 - 200	38.9 - 99.2	$71.7 \pm 19.6$	13
	total	55.6 - 112.3	$82.4 \pm 21.5$	12
Stickst.	0.45 - 20	0.5 - 3.8	$1.4 \pm 0.9$	12
	20 - 200	6.0 - 19.2	$11.2 \pm 4.1$	13
	total	6.4 - 20.4	$12.6 \pm 4.7$	12
Proteine	0.45 - 20	1.8 - 12.1	$6.5 \pm 2.8$	12
	20 - 200	32.4 - 94.3	$55.0 \pm 19.7$	13
	total	34.2 - 103.1	$62.8 \pm 21.6$	12
Chl. a	0.45 - 20	9.5 - 67.8	$27.9 \pm 17.3$	10
	20 - 200	17.4 - 78.8	$38.9 \pm 18.7$	10
	total	28.4 - 146.6	$66.7 \pm 31.3$	10

mittleren Gesamtwert beitrug. Anders ausgedrückt, die Größenklasse zwischen 0.45 und 20  $\mu\text{m}$  enthielt - bezogen auf den Gesamtbestand - die meisten chlorophyllhaltigen Organismen. Die Abschätzung des Autotrophen-Kohlenstoffs zeigte, daß in der genannten Fraktion rund 25 % des Gesamtkohlenstoffs an chlorophyllhaltige Organismen gebunden waren. Im Mikroplanktonbereich dagegen betrug der entsprechende Anteil nur 5 %.

Tab. 1.2: Die Bestände des partikulären Materials im Golf von Aden ( $\text{mg m}^{-3}$  bzw.  $\mu\text{g m}^{-3}$  für Chlorophyll a).

Parameter	Fraktion	Bereich	$\bar{x} \pm \text{SD}$	Stationen (n)
Kohlenst.	0.45 - 20	14.6 - 20.8	$17.8 \pm 3.0$	4
	20 - 200	68.5 - 111.0	$92.3 \pm 18.0$	4
	total	89.3 - 127.0	$110.1 \pm 16.6$	4
Stickst.	0.45 - 20	1.7 - 3.3	$2.5 \pm 0.6$	4
	20 - 200	17.1 - 22.0	$17.9 \pm 3.9$	4
	total	15.6 - 24.5	$20.5 \pm 4.0$	4
Proteine	0.45 - 20	13.3, 13.4	13.3	2
	20 - 200	73.2, 96.5	84.9	2
	total	86.5, 109.9	98.2	2
Chl. <u>a</u>	0.45 - 20	22.0 - 93.2	$46.3 \pm 32.1$	4
	20 - 200	25.0 - 72.0	$50.3 \pm 23.7$	3
	total	64.8 - 165.2	$101.9 \pm 55.1$	3

Zwischen den einzelnen Stationen im Roten Meer bestanden z. T. erhebliche Unterschiede, und ein regionaler Trend war nicht festzustellen. Unter Berücksichtigung der an den einzelnen Stationen unterschiedlichen Tiefen der euphotischen Schicht variierte der Kohlenstoffbestand im Roten Meer zwischen  $3.7$  und  $9.3 \text{ g C m}^{-2}$  mit einem Mittel von  $5.6 \pm 1.7 \text{ g C m}^{-2}$  (n = 12).

Wie die beiden Tabellen erkennen lassen, waren die Konzentrationen aller Parameter im Golf von Aden höher als im Roten Meer, wobei der Faktor zwischen 1.3 und 1.6 lag. Der Anteil des Ultraplanktons schwankte für den Kohlen- und Stickstoff, sowie für die Proteine zwischen 12 und 16 % der Gesamtwerte, und zeigte so eine große Ähnlichkeit zum Roten Meer, was außerdem auch aus den 45 % hervorgeht, die das Ultraplankton zum Gesamtchlorophyll beitrug. Auch der geschätzte Anteil des Autotrophen-C zeigte mit 26 % (Ultraplankton) und 5 % (Mikroplankton) nahezu identische Werte wie im Roten Meer. Diese Angaben lassen darauf schließen, daß es mit den hier verwendeten Methoden keine nachweisbaren Unterschiede zwischen den beiden Gebieten gibt. Lediglich die Konzentrationen sind im Golf von Aden höher.

Die integrierten Werte für die euphotische Zone des Golfes von Aden schwankten zwischen 5.6 und 6.7 g C m<sup>-2</sup> mit einem Stationsmittel von 6.3 ± 0.5 g C m<sup>-2</sup> (n = 4). Bedingt durch die geringere Ausdehnung dieser Schicht liegen diese Werte im Bereich derer des Roten Meeres, und können von diesen statistisch signifikant nicht unterschieden werden.

Die Abb. 1.2 stellt den linearen Zusammenhang zwischen dem Stickstoff- und dem Kohlenstoffgehalt der beiden Größenfraktionen dar. Tab. 1.3 gibt die entsprechenden Koeffizienten:

Tab. 1.3: Lineare Koeffizienten zwischen dem Stickstoff- und dem Kohlenstoffgehalt der beiden untersuchten Größenklassen.  $\text{mg N m}^{-3} = a \times \text{mg C m}^{-3} + b$

Koeffizient	0.45 - 20 $\mu\text{m}$	20 - 200 $\mu\text{m}$
a	0.175	0.206
b	- 0.56	- 3.05
r	0.941	0.870
n	16	17
p	< 0.001	< 0.001

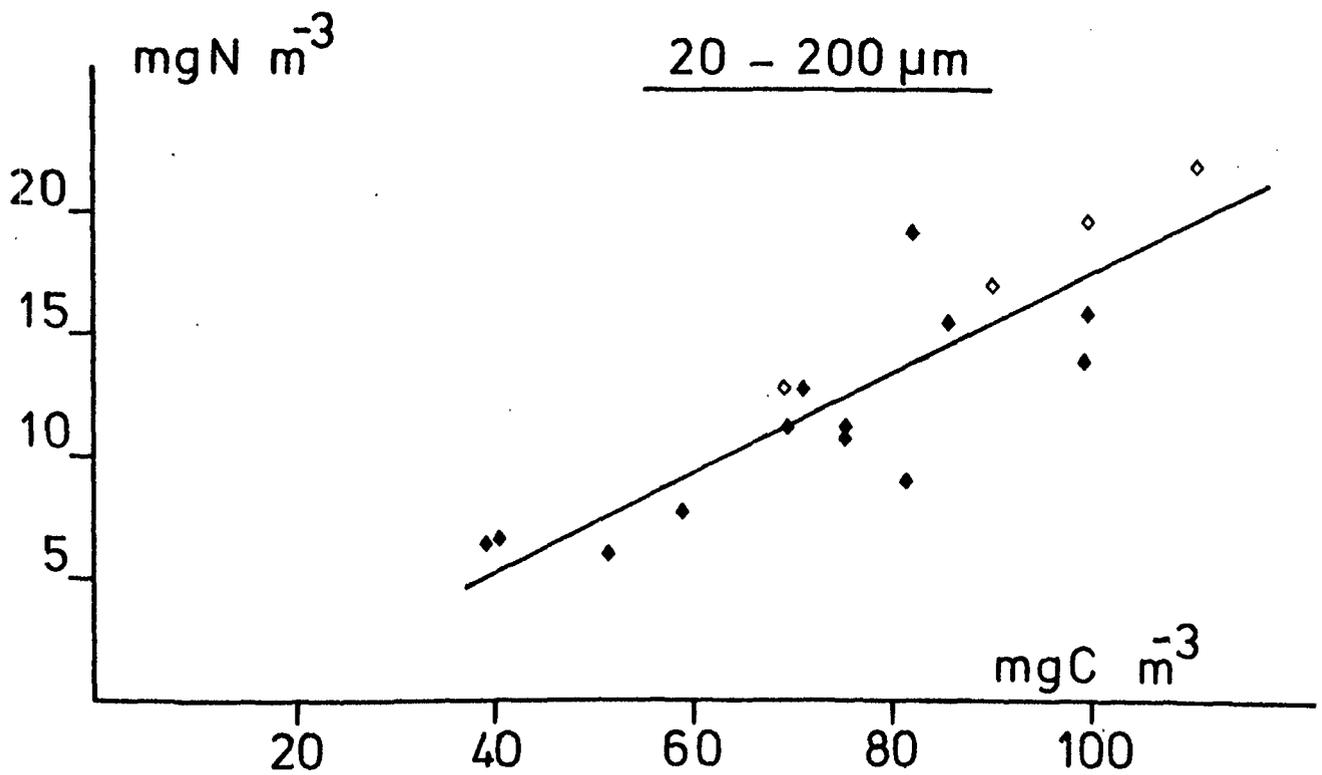
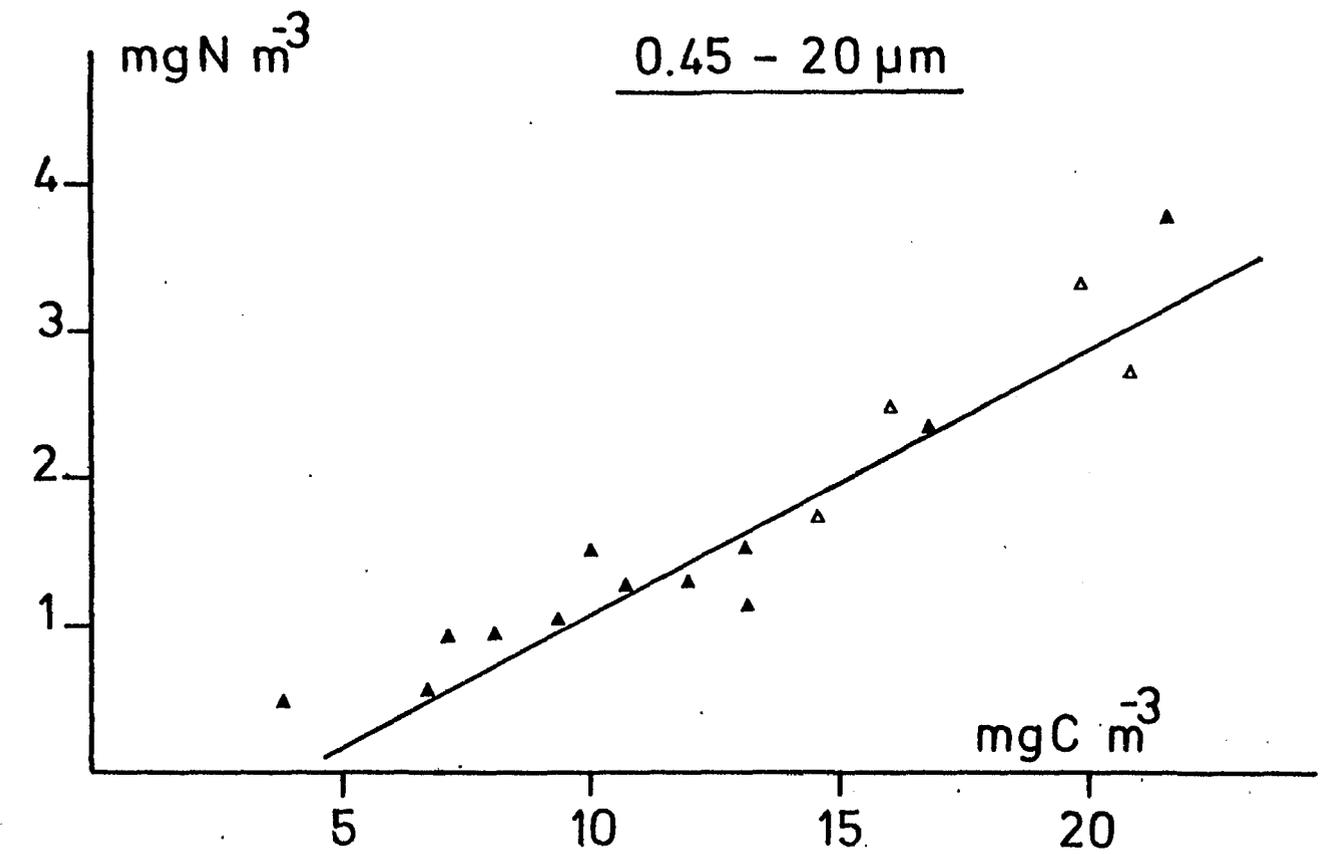


Abb. 1.2: Die Regressionen zwischen dem Kohlenstoff- und dem Stickstoffgehalt des partikulären Materials im Ultra- und Mikroplankton - Größenbereich. Geschlossene Symbole: Rotes Meer, offene Symbole: Golf von Aden.

Zweierlei wird deutlich: 1) Für beide Fraktionen sind die Steigungen der beiden Geraden nahezu identisch, so daß mit geringen Unterschieden die Relation von N zu C die gleiche ist. Der Kehrwert der Steigung a der Geraden kann als ein Maß für den C : N Wert gelten. Für das Ultraplankton ergibt sich ein Wert von 5.7 : 1, für das Mikroplankton von 4.9 : 1. Diese Relationen sind recht niedrig, und lassen auf geringe Detritusmengen in den Proben schließen. 2) Die Daten aus dem Golf von Aden passen sehr gut zu jenen des Roten Meeres, so daß auch in dieser Beziehung keine Unterschiede zwischen den beiden Gewässern nachweisbar sind.

Unterschiedliche Ergebnisse liefert hingegen ein Vergleich zwischen dem gemessenen Gesamtstickstoff und dem in den Proteinen gebundenen N (Abb. 1.3, Tab. 1.4). Die in den Proteinen gebundene Stickstoffmenge lässt sich relativ leicht mittels Division des Proteingehaltes durch den sogenannten Kjeldahlfaktor 6.25 abschätzen. Würde aller gemessener Stickstoff der Eiweißklasse entstammen, müßten beide Werte identisch sein (gestrichelte Linie in Abb. 1.3). Die Darstellung zeigt, daß dies für die Größenfraktionen 0.45 - 20 µm angenähert der Fall ist. Bei Protein - N = Gesamt - N hat die Gerade die Steigung 1. Für

Tab. 1.4: Lineare Koeffizienten zwischen dem Protein-N und dem Gesamtstickstoff. Gleichungstyp wie in Tab. 1.3.

<u>Koeffizient</u>	<u>0.45 - 20 µm</u>	<u>20 - 200 µm</u>
a	0.824	0.529
b	0.145	2.21
r	0.772	0.883
n	13	14
p	< 0.01	< 0.001

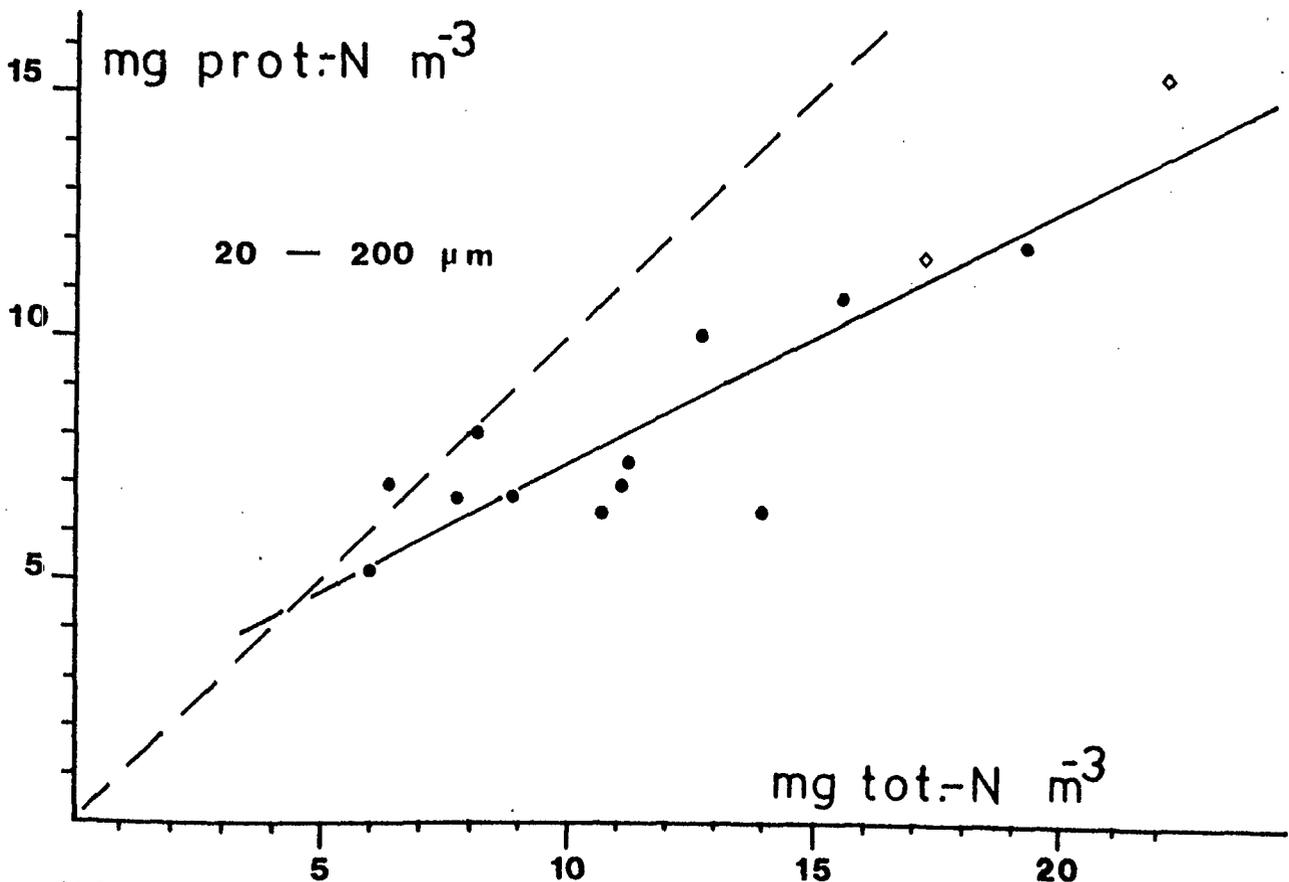
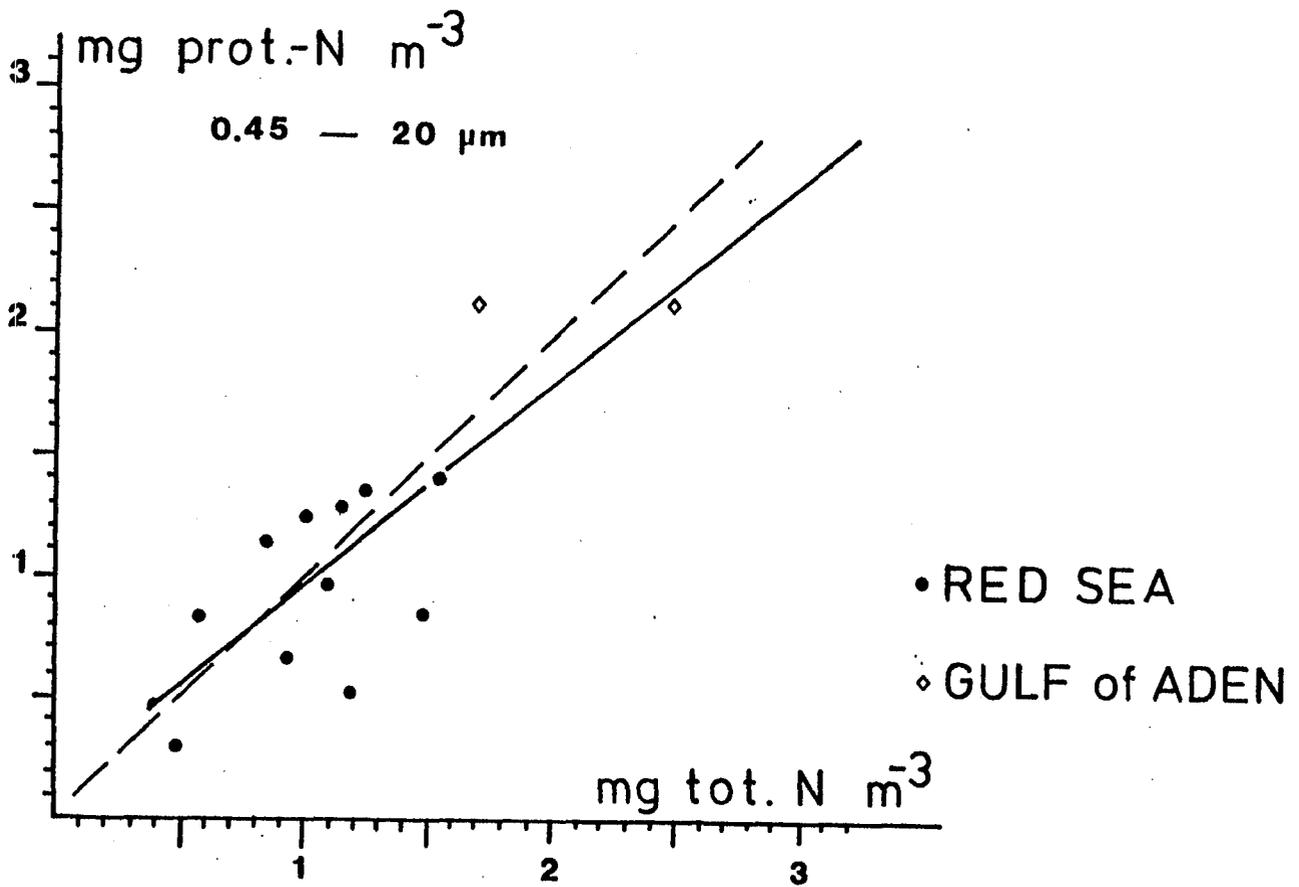


Abb. 1.3: Regression zwischen dem gemessenen Gesamtstickstoff (tot.- N) und dem berechneten Proteinstickstoff (prot.- N) des partikulären Materials.

das Ultraplankton ergab die Datenanalyse einen Steigungswert von 0.824, der statistisch nicht signifikant von dem theoretischen Wert 1 abweicht ( $f_{\text{test}} = 0.863$ ,  $t_{\text{tabelle}} = 2.201$ ). Es kann daher für diese Größenklasse gefolgert werden, daß sämtlicher Stickstoff den Proteinen entstammt, bzw. daß andere N-Quellen so gering zum Gesamtstickstoff beitragen, daß sie durch die auftretende Variabilität nicht in Erscheinung treten.

Anders ist es hingegen bei der Mikroplankton-Fraktion, wo sich eine erhebliche Abweichung von der theoretischen Geraden ergab. Die Steigung von 0.529 ist in diesem Falle signifikant von dem theoretischen Wert 1 verschieden ( $f_{\text{test}} = 2.243$ ,  $t_{\text{tabelle}} = 2.170$ ,  $p < 0.05$ ). Für diese Größenklasse treten also neben den Proteinen noch andere Stickstoffquellen in Erscheinung, wobei ein größerer Anteil freier Aminosäuren sowie der Stickstoff aus dem Chitin der Mikrocrustaceen in Frage kommen. Allerdings ließen sich dieser Vermutungen nur durch spezielle Untersuchungen untermauern.

Die Ergebnisse der Versuche zur Sauerstoffzehrung der konzentrierten Proben sind in Tab. 1.5 aufgelistet. Die Summenwerte liegen für das Rote Meer zwischen 49 und 125  $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ , wobei das Stationsmittel 73.7  $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  beträgt. Nahezu gleiche Werte wurden im Golf von Aden gemessen (48 - 92  $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ , Mittel 71.7  $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ ), so daß keine Unterschiede zwischen den beiden Gebieten feststellbar waren.

Der Anteil des Ultraplanktons am Gesamtverbrauch lag in beiden Regionen bei 36 % ( $\pm 13$  % im Roten Meer,  $\pm 3$  % im Golf von Aden), wobei diese Relation im Vergleich zu denjenigen der Biomasseparameter auf eine höhere metabolische Aktivität in dieser Größenklasse hindeutet. Eine theoretische Berechnung gewichtsspezifischer Raten (etwa  $\text{mg O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) verbietet sich aber, da der Anteil des toten Materials in den Proben nicht bekannt ist.

Die Integration der  $\text{O}_2$  - Verbrauchsraten über die euphotische Zone führt zu sehr hohen Werten von 2.9 - 6.7  $\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  im Roten Meer und 2.9 - 5.1  $\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  im Golf von Aden. Die

Tab. 1.5: Sauerstoffverbrauch ( $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ ) der konzentrierten Planktonproben der Ultra- und Mikroplankton - Größenklasse.

Station	Größenklasse		Summe
	0.45 - 20 $\mu\text{m}$	20 - 200 $\mu\text{m}$	
<b>Rotes Meer</b>			
66	27.2	56.2	83.4
76	18.5	40.0	58.5
81	12.6	54.6	67.2
86	26.6	49.1	75.7
91	18.6	30.0	48.6
97	-	51.5	-
121	17.3	47.3	64.6
137	52.3	19.9	72.2
151	32.1	92.6	124.7
165	29.5	23.6	53.1
180	23.9	47.3	71.2
189	27.2	64.8	92.0
$\bar{x} \pm \text{SD}$	$26.0 \pm 10.6$	$48.1 \pm 19.5$	$73.7 \pm 21.1$
<b>Golf von Aden</b>			
246	19.1	29.1	48.2
255	23.6	50.9	74.5
269	26.7	45.4	72.1
274	31.2	60.9	92.1
$\bar{x} \pm \text{SD}$	$25.2 \pm 5.1$	$46.6 \pm 13.3$	$71.7 \pm 18.0$

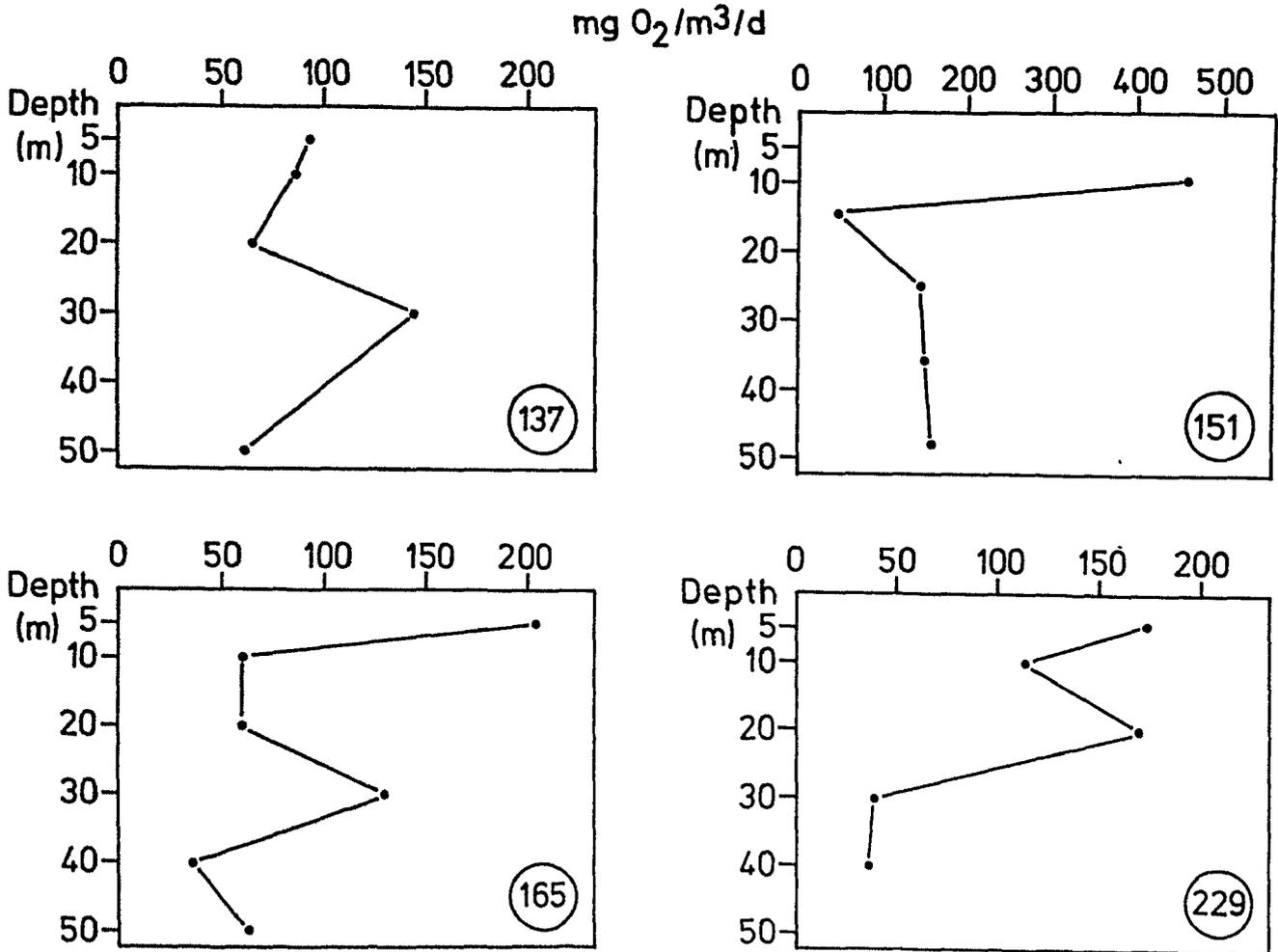
Stationsmittel sind  $5.2 \pm 1.2$  ( $n = 11$ ) und  $4.2 \pm 0.9$  ( $n = 4$ )  $\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ .

Unter der Voraussetzung, daß der gesamte Sauerstoff für den aeroben Abbau organischen Materials verwendet wird, läßt sich nach dem Verhältnis von O : C von 276 : 106 nach Atomen (Redfield et al. 1963) die Menge des abgebauten Kohlenstoffs überschlägig berechnen. Verwandelt man die angegebenen atomaren Verhältnisse in Gewichtseinheiten, so gilt:  $1 \text{ g POC} = 3.47 \text{ g O}_2$  bzw.  $1 \text{ g O}_2 = 0.288 \text{ g POC}$ .

Die Kalkulation ergibt, daß mit diesem Sauerstoffverbrauch im Roten Meer ein Abbau von  $14 - 36 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  und im Golf von Aden von  $14 - 26 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  verbunden sein könnte, so daß - würde lediglich das partikuläre Material als Substrat dienen - im Roten Meer im Mittel  $27 \pm 8 \% \text{ d}^{-1}$  und im Golf von Aden  $19 \pm 5 \% \text{ d}^{-1}$  des gesamten partikulären Materials abgebaut würden. Dabei sind diese Werte für die Ultraplankton-Fraktion wesentlich höher:  $53 \pm 11 \% \text{ d}^{-1}$  im Roten Meer (zwei Extreme mit über  $200 \% \text{ d}^{-1}$  weggelassen) und  $41 \pm 4 \% \text{ d}^{-1}$  im Golf von Aden. Integriert man die abgeschätzten Abbauraten über die euphotische Zone, so errechnet sich für das Rote Meer ein täglicher Wert von  $1.5 \pm 0.4 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  und für den Golf von Aden eine Rate von  $1.2 \pm 0.3 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ .

Bereits bei der ersten groben Auswertung der  $\text{O}_2$ -Zehrungsmessungen während der Expedition fiel die außergewöhnliche Höhe dieser Raten auf. Wir unternahmen daher an vier Stationen Verbrauchsmessungen an unkonzentrierten und unfraktionierten Proben aus diskreten Tiefen der euphotischen Schicht, um zu kontrollieren, ob vielleicht die Aufkonzentrierung und Größenfraktionierung zu diesen hohen Raten führte. Das Ergebnis dieser Messungen ist in Abb. 1.4 dargestellt: Man erkennt deutliche Maxima und Minima innerhalb der euphotischen Zone, die mit großer Wahrscheinlichkeit auf unterschiedliche Verteilungen des partikulären Materials zurückzuführen sind. Die Zehrungsraten liegen zwischen rund 50 und über  $400 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ , und decken sich in dem Bereich mit den Werten aus den konzentrierten Proben. Dies geht auch aus Tab. 1.6 hervor, die die Resultate der unkonzentrierten Proben jenen der konzentrierten gegenüberstellt, wobei der Extremwert von Stat. 151 in 10 m Tiefe vernachlässigt wurde.

Abb. 1.4: Die Sauerstoff - Zehrungsraten in verschiedenen Tiefen der euphotischen Schicht nach Messungen an unkonzentrierten und nicht fraktionierten Proben.



Tab. 1.6: Vergleich der Sauerstoffzehrungen unkonzentrierter und konzentrierter Proben aus der euphotischen Schicht des Roten Meeres ( $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ ).

	Unkonzentriert Unfraktioniert	Konzentriert Fraktioniert
Spanne	31 - 206	51 - 131
Mittel $\pm$ SD	101 $\pm$ 54	74 $\pm$ 21
n	20	11

Die Zahlen zeigen, daß es keine signifikanten Unterschiede zwischen den nach beiden Methoden ermittelten Raten gibt. Die kleineren Schwankungen bei den konzentrierten Proben dürften sich darauf zurückführen lassen, daß die Proben aus den verschiedenen Tiefen vor der Inkubation zusammengetan und vermischt wurden (siehe Material und Methoden). Die Werte aus den unkonzentrierten Proben ergeben nahezu ähnliche Abbauraten wie jene, die weiter oben wiedergegeben sind. Der Einfluß des Konzentrierungs und Fraktionierungsverfahrens scheint daher auf die Höhe der Raten keinen Einfluß zu haben.

### Diskussion

Die Diskussion zu diesem Ergebnisteil soll sich in erster Linie mit zwei - hier in Frageform wiedergegebenen - Komplexen auseinandersetzen, die für die Interpretation des pelagischen Systems während unserer Expedition von grundsätzlicher Bedeutung sind:

- 1) Leistet das Ultraplankton wirklich nur rund ein Drittel des Gesamtmetabolismus der untersuchten Gemeinschaft?
- 2) Sind die ermittelten Sauerstoffzehrungen bzw. die abgeschätzten Abbauraten von  $1 - 1.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  realistisch?

Die aktuellen Konzepte zur Größenstruktur und zum Metabolismus pelagischer Gemeinschaften betonen die herausragende Rolle kleiner Organismen im Pico- und Nanoplanktonbereich für den Stoffhaushalt und die Energieumwandlung in aquatischen Systemen (z. B. Williams 1981 a, 1984 a, Azam 1984, Fenchel 1987). Ungefähr 50 % der gesamten Planktonrespiration sollen von Organismen unter  $5 \mu\text{m}$  und etwa 80 % von Organismen  $< 10 - 20 \mu\text{m}$  geleistet werden (Williams 1981 b, 1984 b, siehe auch Abb. 1.5). Insofern stehen unsere Ergebnisse im Widerspruch zu diesen Befunden, und der Verdacht von Verlusten innerhalb der Ultraplankton - Größenklasse liegt nahe. Solche Verluste

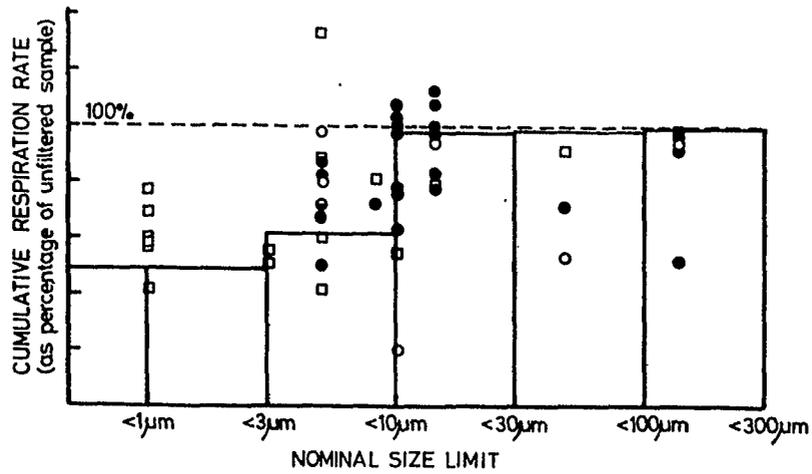


Abb. 1.5: Relative Anteile verschiedener Plankton - Größenklassen an der Gesamtrespiration (nach Williams 1981 b).

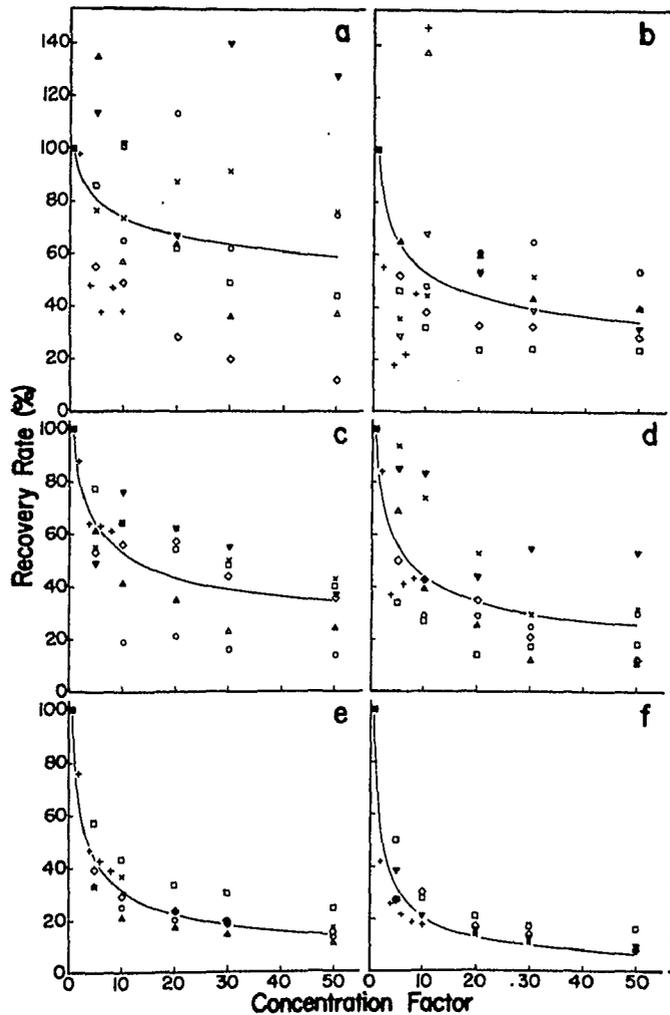


Abb. 1.6: Wiederfundraten verschiedener Planktonkomponenten bei Verwendung der Tangentialfiltrations - Anlage (aus Barthel et al. 1989). a: Autotrophe Nanoflagellaten, b: Cyanobakterien, c: Chlorophyll a, d: Heterotrophe Nanoflagellaten, e: POC, f: Respiration.

dürften mit der größten Wahrscheinlichkeit während des Konzentrierungsprozesses in der Tangentialfiltrations - Anlage aufgetreten sein, und tatsächlich zeigte die Untersuchung von Barthel et al. 1989, daß es bei der Verwendung des Systems zu starken Verlusten verschiedener Planktonkompartimente kommen kann (Abb. 1.6). Dabei hängt die Verlustrate von dem Konzentrierungsfaktor und der Art des zu konzentrierenden Materials ab. So sind z. B. die Verluste für autotrophe Nanoflagellaten oder das Chlorophyll a deutlich geringer als für den partikulären organischen Kohlenstoff oder die Respiration (Abb. 1.6). Bei einem Konzentrierungsfaktor von 26 (wie in unseren Ultraplankton - Proben) wurden nach der oben genannten Arbeit lediglich 40 % des Chlorophyll a, 20 % des POC und 11 % der Respiration im Vergleich zu unkonzentrierten Proben wiedergefunden. Dieses Muster würde einerseits die niedrigen POC-, PON- und Proteinbestände, sowie den geringen Anteil des Ultraplanktons an der Gesamtrespiration erklären.

Allerdings dürfen die hier aufgeführten Verlustraten nicht auf das Plankton des Roten Meeres und des Golfes von Aden übertragen werden, da die Untersuchung von Barthel et al. (1989) mit Material aus der Kieler Bucht durchgeführt wurde. Das Maß der Zerstörung von Organismen bzw. des "Durchfiltrierens" hängt aber von der Beschaffenheit (Zellform, Zellwand-Flexibilität, eventuell Armierung etc.) dieser Organismen ab, so daß sich eine Überahme der Ergebnisse aus der Kieler Bucht verbietet. Darüberhinaus hätte die Annahme einer starken Verlustrate im Ultraplanktonbereich deutliche Konsequenzen auf die Höhe der Gesamtrespiration. Eine Unterschätzung der Ultraplankton - Respiration in dem Bereich, der in Barthel et al. (1989) für den Konzentrierungsfaktor von 26 angegeben ist (Verlust etwa 80 - 90 % der Aktivität), würde konsequenterweise eine gesamte Sauerstoffzehrung implizieren, die weit über der gemessenen liegt, und den Abau von einigen Gramm Kohlenstoff pro  $m^2$  und Tag bedeuten. Gegeben sprechen aber offensichtlich die Messungen an den unkonzentrierten Proben.

Das Problem scheint in unserem Falle darüberhinaus komplizierter zu sein, und sich nicht auf die Zerstörung von Organismen oder das "Durchfiltrieren" des Materials zwischen 0.45 und 20  $\mu\text{m}$  zu beschränken. Dies wird durch einen Vergleich der absoluten Chlorophyll a - Mengen im Mikroplankton (20 - 200  $\mu\text{m}$ ) zwischen unseren Proben und jenen von Pillen (in Lenz et al. 1988 bzw. Pillen 1989) nahe gelegt. Pillen untersuchte den Chlorophyll a - Gehalt in Wasserproben aus verschiedenen diskreten Tiefen der Wassersäule, und fraktionierte seine Proben in die Größenklassen  $< 2 \mu\text{m}$ ,  $2 - 20 \mu\text{m}$  und  $> 20 \mu\text{m}$  (Näheres siehe Pillen 1989). Die Tab. 1.7 zeigt nun den Vergleich der Chlorophyllgehalte im Größenbereich  $> 20 \mu\text{m}$  nach unseren Messungen und jenen von Pillen (Daten aus Lenz et al. 1989):

Tab. 1.7: Chlorophyll a - Mengen ( $\text{ng l}^{-1}$ ) im Mikroplankton (20 - 200  $\mu\text{m}$ ) nach unseren Messungen und denen von Pillen. Bereich = Minimum und Maximum innerhalb der euphotischen Zone.

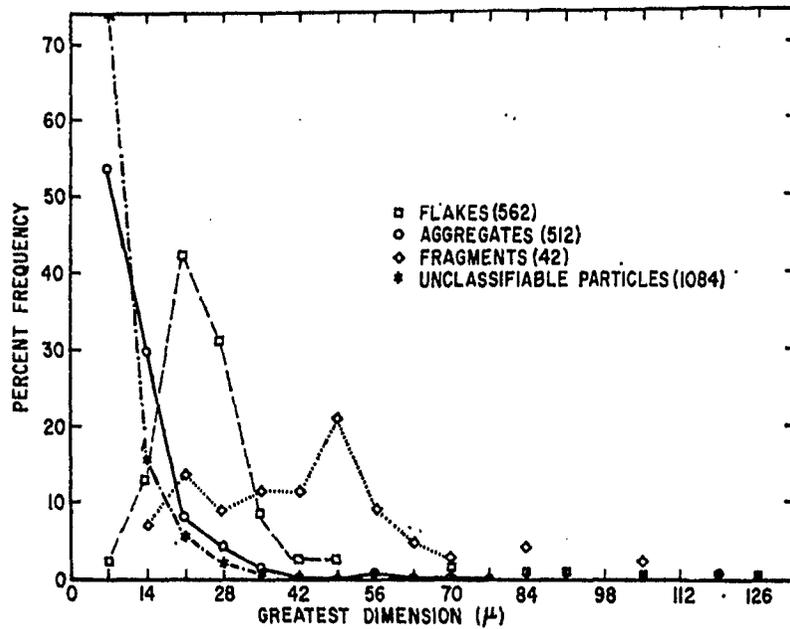
Station	unsere Daten	Daten von Pillen	
		Mittel	Bereich
86	31.0	6.5	0 - 11
91	50.8	33.0	6 - 101
97	28.0	8.7	0 - 21
108	38.6	6.0	1 - 17
121	43.9	12.2	0 - 29
137	17.4	7.8	0 - 23
151	78.8	11.7	0 - 30
165	53.8	10.8	3 - 15
180	27.3	14.6	0 - 52
189	18.9	2.2	0 - 7
246	25.0	21.2	2 - 63
255	53.8	26.0	14 - 46
274	72.0	26.5	8 - 60

Aus der Tabelle geht hervor, daß die von uns gemessenen Werte deutlich (im Mittel rund vier mal) höher waren als jene, die Pillen gemessen hat, und an neun der 13 Stationen überstiegen unsere Werte sogar die in der euphotischen Zone bestimmten Maximalmengen. Bezüglich der Größenverteilung des Chlorophyll-a gibt Pillen (1989) an, daß je 70 - 90 % und 5 - 40 % dem Pico- und Nanoplankton angehören. Lediglich 0 - 10 % der Gesamtwerte wurden im Mikroplankton gefunden. Nach unseren Daten gehörten aber nur  $43 \pm 14$  % der Ultraplankton - Fraktion an, während die übrigen gemittelten 57 % in der Mikroplankton - Klasse bestimmt wurden.

Dieser Widerspruch zwischen unseren Daten und den in der genannten Arbeit gegebenen lässt sich nur sinnvoll auflösen, wenn wir annehmen, daß in unserer Mikroplankton - Fraktion ein nicht unerheblicher Teil an Ultraplankton - Organismen gelangt bzw. verblieben ist. Es scheint, daß während der Größenfraktionierung ein Teil der Ultraplankter nicht in die Tangentialfiltration gelangt ist. Dies gilt zunächst nur für die Autotrophen, für die wir durch die Chlorophyll - Daten direkte Hinweise auf diesen Umstand haben. Es ist aber anzunehmen, daß auch ein gewisser Teil der chlorophyllfreien Partikel diesem Muster folgte. Die Annahme, daß die "Heterotrophen" das gleiche Fraktionierungsverhalten wie die autotrophen Organismen zeigen, ist stichhaltig, wenn beide Organismen in etwa das gleiche Größenspektrum aufweisen. Hiervon kann aber in grober Näherung ausgegangen werden, da der Hauptteil des Chlorophylls im Größenbereich  $< 2 \mu\text{m}$  gefunden wurde, also in jener Klasse, die die Bakterien und kleineren heterotrophen Flagellaten beherbergt. Das gleiche dürfte auch für weite Teile des Nanoplanktons zutreffen. Dies würde die inverse Bedeutung der beiden von uns untersuchten Größenklassen zur Gesamtrespiration erklären, da - vereinfacht ausgedrückt - die Ultraplankton-Fraktion nur Ultraplankter, die Mikroplankton-Größenklasse hingegen Mikro- und metabolisch sehr aktive Ultraplankter enthielt. Es erhebt sich nun aber die Frage, weshalb es zu dieser Fehlfraktionierung kam, bei der kleinere Partikel in die nächstgrößere Fraktion gelangten, wobei der umgekehrte Fall eigent-

lich typisch ist. Zunächst kann man das Verstopfen der 20 µm Gaze, die die Trennung der Ultra- und Mikroplanktonfraktionen bewirken sollte und vor dem Ansaugstutzen der Tangentialfiltrations - Anlage angebracht war, dafür verantwortlich machen. Während des Konzentrierungsprozesses sank nach gewisser Zeit die Filtrationsleistung der Gaze deutlich, so daß der Vorgang immer wieder unterbrochen, und die Gaze gereinigt werden mußte. Da das "Verstopfen" durch die Ansammlung größerer Partikel an der Gaze und der damit einhergehenden Verkleinerung der effektiven Porengröße verursacht wird, könnten durchaus Ultraplanktoner im Probenbehälter zurückgehalten worden sein, die dann als Teil der Mikroplankton - Größenklasse den verschiedenen Bestimmungen zugeleitet wurden.

Die ungenügende Größenfraktionierung kann aber möglicherweise auch zusätzlich durch die Struktur des Probenmaterials hervorgerufen worden sein. Die Forschungen der letzten 20 Jahre haben gezeigt, daß die Organismen nicht nur frei verteilt vorliegen, sondern auch in aggregierter Form im Wasser treiben. Es sei an dieser Stelle auf den umfangreichen Übersichtsartikel von Alldredge und Silver (1988) verwiesen. Diese Aggregate - von denen die größeren als "marine snow" bekannt sind - stellen Anreicherungscentren von Organismen dar, die dort z. T. einige Zehnerpotenzen höhere Konzentrationen erreichen als im freien Wasser. Die mit solchen Aggregaten assoziierten Organismen reichen von Bakterien, Flagellaten und anderen Protozoen bis hinauf zu Copepoden, wobei die Größe und Natur des Aggregates eine Rolle spielt. Die meisten Forschungen zu diesem Komplex wurden aus praktischen Gründen an größeren Aggregaten durchgeführt, aber z. B. Gordon (1970) zeigte, daß es sowohl im Nanoals auch im Mikroplankton - Größenbereich organische Partikel gibt (Abb. 1.7), die als Anreicherungscentren für eine Gemeinschaft kleiner Organismen (Bakterien, Flagellaten) fungieren dürften (siehe auch Wangersky 1984). Das Vorhandensein solcher Partikel bzw. Aggregate, deren Größe sie der Mikroplankton - Fraktion zuordnet, die aber mit einer Gemeinschaft sehr viel kleinerer, aber metabolisch hochaktiver Organismen assoziiert sind, mögen in unseren Proben zu der Fehlfractionierung geführt haben.



Ab. 1.7: Häufigkeitsverteilung verschiedener organischer Partikel im Nano- und Mikroplankton - Größenbereich, die als Anreicherungszentren für Bakterien und Protozoen fungieren können (aus Gordon 1970).

Geein hin gelten solche Assoziationen als äußerst fragil, die bei mechanischem Streß - etwa bei der Filtration durch eine Gae - sofort zerfallen. Allerdings kann mechanischer Streß auch das Gegenteil bewirken, nämlich die Neubildung solcher Strukturen, wobei recht schnell ziemlich große Aggregate entstehen. Selbst das vorsichtige Rühren einer Wasserprobe über einen längeren Zeitraum hat diesen Effekt (zu diesem Thema siehe Kekay et al. 1990 und die darin zitierte Literatur). So ist es also theoretisch auch möglich, daß während der Probenbearbeitung und der Fraktionierung solche Aggregate im Probenbehälter künstlich erzeugt wurden, die letztendlich zu einer unzufriedenstellenden Größenaufteilung des partikulären Materials führen.

Abschließend darf aber nicht unerwähnt bleiben, daß das Problem des inversen Musters der Respiration der beiden Größenklassen (Mikroplankton dominiert über Ultraplankton) teilweise als Scheinproblem aufgefasst werden muß. Grundlage des allgemein anerkannten Musters wonach etwa 80 % der Gesamtrespiration vom Pico- und Nanoplankton geleistet werden, fußen auf Versuchen, wie sie z. B. von Williams (1981 b) durchgeführt wurden. Dabei wird aber leicht übersehen, daß die kleinsten Fraktionen dieser Versuche keine untere Größenbegrenzung aufweisen, so daß alle Organismen von den kleinsten auftretenden Zellen bis z. B. 3  $\mu\text{m}$  Größe den Respirationswert bestimmen (in den beschriebenen Versuchen wurden z. B. alle Organismen die eine 3  $\mu\text{m}$  Gaze passierten den Inkubationen zugeführt).

In unseren Versuchen hingegen gibt es eine untere Größengrenze, nämlich 0.45  $\mu\text{m}$ , so daß ein nicht unerheblicher Teil der kleinen Organismen ( $<$  0.45  $\mu\text{m}$ , die ja als metabolisch hochaktiv angesehen werden) in den Versuchen nicht berücksichtigt wurden.

Schon aus diesen Unterschieden im Versuchsaufbau wird klar, daß unsere Befunde nicht das Bild geben können, welches nach den oben genannten Experimenten erwartet wird. Wie weiter unten dargelegt wird, muß davon ausgegangen werden, daß etwa nur die Hälfte aller Bakterien in unseren Inkubationen berücksichtigt werden konnte. Die Konsequenzen ergeben sich nach den obigen Ausführungen von selbst.

Allerdings können die hier aufgeführten Argumente nicht das Problem an sich lösen, da ja die hohen Chlorophyll-Mengen im Mikroplankton nur als Ergebnis der bereits angesprochenen Fehlfraktionierung interpretiert werden können. Möglicherweise ist aber das Ausmaß der Fehlfraktionierung kleiner, als es nach den Daten erscheint.

Der zweite Hauptpunkt dieser Diskussion betrifft die Höhe der Sauerstoffzehrung. Wie in den Ergebnissen dargelegt wurde, schwankte der  $O_2$ -Verbrauch zwischen rund 50 und 120  $mg O_2 m^{-3} d^{-1}$ , was für die gesamte euphotische Zone etwa einem Kohlenstoffäquivalent von etwa 1.2 - 1.5  $g C m^{-2} d^{-1}$  entspricht. Diese Werte erscheinen auf den ersten Blick sehr hoch für ein Gebiet, dessen partikuläre Primärproduktion im Bereich von 0.1 - 0.3  $g C m^{-2} d^{-1}$  liegt.

Es mag daer zunächst an eine Überbestimmung der Zehrungsraten gedacht werden, also an ein experimentelles Artefakt. Dabei können zwei Fehlerquellen theoretisch ins Kalkül gezogen werden, nämlich a) der Prozess der Fraktionierung und der Konzentrierung, und b) das Verfahren der Inkubation.

Salonen und Kononen (1984) beobachteten, daß durch den Prozess einer Filtration die respirative Leistung der untersuchten Bakterien im Filtrat wesentlich höher war als in den unfraktionierten Proben. Dies mag mit einer Erhöhung der gelösten organischen Komponente durch Beschädigung anderer Planktonorganismen verbunden sein. Venrick et al. (1977) fanden, daß die Primärproduktionsrate bei Vorfiltration der Proben durch verschiedene Gaze beeinflusst wurden, wobei aber Höhe und Richtung (d. h. Zu- oder Abnahme) der Veränderungen nicht vorhersagbar waren.

Demgegenüber zeigte sich in unseren Versuchen kein signifikanter Unterschied in den Sauerstoffzehrungen zwischen den fraktionierten und unfraktionierten Proben. So daß diese Fehlerquelle in unserem Falle nicht in Frage zu kommen scheint. Im Gegenteil, ein genauerer Blick auf die Abb. 1.5 zeigt, daß die Raten in den meisten Tiefen der Stationen 137, 151 und 165 deutlich über den Werten dieser Stationen in Tab. 1.5 liegen. Insofern dürfte es sich bei den fraktionierten Proben eher um eine Unterschätzung der Gesamtzehrung handeln, die sich allerdings zwangsläufig aus dem Versuchsansatz ergibt. Bei den konzentrierten Proben wurden ja nur Organismen  $< 0.45 \mu m$  inkubiert, während in der anderen Versuchsserie das volle Größenspektrum des partikulären Materials zur Verfügung stand.

Die zweite potentielle Fehlerquelle resultiert aus der Inkubation, und dreht sich letztendlich um die Frage, ob sich die Prozesse in einer eingeschlossenen Planktongemeinschaft mit jenen im freien Wasser decken. Dieses Problem ist fast genau so alt wie die Methode der Flascheninkubation selbst und bezieht sich in gleicher Weise auf autotrophe und heterotrophe Vorgänge. Mit Bezug auf Respirationsmessungen hat Steeman - Nielsen (1952) vermutet, daß Langzeitinkubationen zu überhöhten Sauerstoffzehrungen durch gesteigerte mikrobielle Aktivität und den Abbau von gelösten organischen Substanzen führen. Dabei kommt der Fähigkeit von Bakterien, sich reversibel an Partikel, also auch an Glaswände, zu binden, eine gewisse Bedeutung zu, da angeheftete Bakterien mit großer Wahrscheinlichkeit einen höheren Metabolismus aufweisen als freilebende (Kirchman und Ducklow 1987).

Eine gegenteilige Position nimmt Williams (1984 b) ein, der annimmt, daß die Atmungswerte unterschätzt werden, da es - besonders bei metabolisch aktiven Organismen - zu einem Mangel an verfügbaren Substraten kommt.

In der interessanten Arbeit von Venrick et al. (1977) berichten die Autoren, daß es durch 24-stündige Inkubationen zu einer drastischen Erhöhung der Variabilität der Parallelproben kommt. Hiervon sind Bestandsparameter genauso betroffen wie Produktionswerte. Der Grund liegt in den Veränderungen der eingeschlossenen Gemeinschaften während des Versuches, wobei einige Gruppen sich vermehren, andere ganz ausfallen. Darüberhinaus kann sich diese Entwicklung in jeder einzelnen "Parallel"flasche unterschiedlich gestalten, so daß am Ende des Versuches in den einzelnen Flaschen unterschiedliche Planktongemeinschaften als zu Beginn vorliegen können. So gesehen, hängt der Ausgang eines Experimentes offenbar in einem gewissen Grade vom "Zufall" ab. Hierbei verbirgt sich hinter dem Wort "Zufall" selbstverständlich ein kausaler Zusammenhang, den wir aber nicht durchschauen, da wir die Gründe für die eintretenden Veränderungen nicht kennen. Im übrigen spielt die Inkubationszeit dabei nur eine untergeordnete Rolle, da sich der Hauptteil dieser Verschiebungen genauso in 8<sup>h</sup>- wie in 24<sup>h</sup> - Inkubationen ereignete.

Die hier dargestellten Befunde zeigen, daß diesem Problem größte Aufmerksamkeit gewidmet werden muß, wenn Ergebnisse solcher Experimente auf das Ökosystem übertragen werden sollen, denn sicherlich ist eine eingeschlossene Planktongemeinschaft keine Dublette des Ökosystems. Die Befunde zeigen aber auch, daß aktuelle Messungen - z. B. die hier vorgelegten - mit den Ergebnissen solcher Studien weder verifiziert noch falsifiziert werden können, da Veränderungen "zufälliger" bzw. unvorhersagbarer Natur kein logisches Instrument darstellen.

Es soll nun versucht werden mit Hilfe eines anderen Datensatzes, nämlich mit den Daten zum "microbial loop",  $O_2$  - Verbrauchsraten abzuschätzen, um so den hier gegebenen Werten zumindest teilweise ein Fundament zu geben.

Zunächst geht aber aus einem Vergleich unserer Zehrungsraten mit solchen aus der Literatur hervor, daß unsere Daten offensichtlich gar nicht ungewöhnlich hoch sind (Tab. 1.8). Dies ist an sich kein Kriterium für ihre Richtigkeit, zeigt aber, daß unsere Daten im Rahmen der Beobachtungen anderer Autoren liegen.

Obwohl keine mikroskopischen Analysen vorliegen, kann davon ausgegangen werden, daß die Organismen in unseren Proben von den Bakterien über autotrophe und heterotrophe Flagellaten, anderen Protozoen bis hin zu den Mikrocrustaceen reichen. Dementsprechend sind die Quellen des Sauerstoffverbrauchs vielfältig und beinhalten sowohl die Dunkelrespiration der Autotrophen als auch die Atmungsaktivität der verschiedenen Konsumenten. Daß die Bakterien zu einem guten Teil an dem Verbrauch beteiligt sind, ist für die unkonzentrierten und unfraktionierten Proben selbstverständlich, trifft aber wohl auch auf die konzentrierten Proben zu. Da Bakterien "ozeanischer Gebiete" eine Länge zwischen 0.3 und 1.9  $\mu\text{m}$  und eine Breite von 0.2 - 1.0  $\mu\text{m}$  haben (Carr et al. 1988), so dürfte ein nicht unerheblicher Teil der Bakterien durch die 0.45  $\mu\text{m}$  Filterkassette der Tangentialfiltrations - Anlage zurückgehalten worden sein. Nach Daten in Nagata (1986) wird rund die Hälfte aller Bakterien, die ein 25  $\mu\text{m}$  Sieb passierten, von einem GF/F - Glasfaserfilter (nominelle Porengröße: 0.7  $\mu\text{m}$ ) aufgefangen, so daß der Retentionsgrad eines 0.45  $\mu\text{m}$  Filters mindestens bei 1/2 liegt.

Tab. 1.8: Sauerstoff - Verbrauchsraten in tropischen epipelagischen Systemen ( $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ ). n = Anzahl der Messungen

Bereich	$\bar{x} \pm \text{SD}$	n	Quelle
Sargasso See			
30 - 230	$127 \pm 58$	13	Riley (1939)
56 - 230	$100 \pm 88$	4	Williams und Jenkinson (1982)
Karibik			
136 - 337	$194 \pm 83$	5	Johnson et al. (1981)
Rotes Meer, unkonzentriert			
31 - 206	$101 \pm 54$	20	dieser Bericht
Rotes Meer und Golf von Aden, konzentriert			
48 - 125	$73 \pm 20$	15	dieser Bericht

Die bakterielle Produktion während unserer Expedition betrug im Roten Meer nach der Untersuchung von Weisse (1989) rund  $1.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Unter der Annahme, daß lediglich die Hälfte der natürlich vorkommenden Bakterien in den konzentrierten Proben vorhanden waren, und unter der weiteren Annahme, daß sie die Hälfte des assimilierten Kohlenstoffs respirierten (ein nicht zu hoch gegriffener Wert, Williams 1984 a) dürfte die bakterielle Respiration in den konzentrierten Proben rund  $0.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  betragen haben. Das sind rund 40 % des ermittelten Kohlenstoff-

verbrauchs in diesem Gebiet. Für den Golf von Aden ergibt sich eine ähnliche Relation.

Eine andere - allerdings vereinfachte - Abschätzung deutet in die gleiche Richtung. Die Differenz der Zehrungs-Mittelwerte der unkonzentrierten und konzentrierten Proben im Roten Meer beträgt  $27 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  (siehe Tab. 1.6). Wird angenommen, daß diese Differenz den Verlust der Hälfte der Bakterienpopulation in den konzentrierten Proben widerspiegelt, so können  $27 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  der gemittelten  $74 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  dieser Proben den Bakterien zugeordnet werden. Das wären 36 % des ermittelten Gesamtverbrauchs, entsprechend einem Kohlenstoff - Umsatz von etwas mehr als  $0.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ .

Es wird hieraus klar, daß die bakterielle Respiration mit großer Wahrscheinlichkeit einen nicht unerheblichen Teil der gesamten Sauerstoffzehrung ausmacht und allein diese Gruppe für einen respirativen C - Verbrauch von mindestens einem halben Gramm Kohlenstoff pro  $\text{m}^2$  und Tag in den konzentrierten Proben verantwortlich ist.

Nun können wir nicht für jede heterotrophe Komponente eine solche Abschätzung durchführen, doch wenn berücksichtigt wird, daß die Verluste der Bakterienpopulation durch heterotrophe Flagellaten im Roten Meer und im Golf von Aden zu  $0.8$  bzw.  $1.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  bestimmt wurden (Weisse 1989), so mögen ungefähr  $0.4 - 0.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  wieder respiriert worden sein. Somit ergibt sich ein respirativer C - Verbrauch von  $0.8 - 1.0 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  für beide Meeresgebiete allein aus den Interaktionen des "microbial loop".

Im Lichte dieser Abschätzungen machen unsere  $\text{O}_2$  - Zehrungsraten nicht den Eindruck von artifiziellen Überbestimmungen, und der Größenbereich des Sauerstoffverbrauches der Gemeinschaften muß als akzeptabel angesehen werden. Außerdem ist der scheinbare, anfangs erwähnte Widerspruch zwischen diesen Raten und den Primärproduktionswerten im Grunde wenig aussagekräftig. Beide Prozesse können zeitlich entkoppelt ablaufen, und darüberhinaus unterstellt dieser Vergleich, daß nur partikuläres Material als Substrat in Frage kommt. Gerade für die Bakterien sind aber

vor allem die gelösten organischen Substanzen von Bedeutung, die viel höhere Konzentrationen als das partikuläre Material aufweisen, und so in Zeiten geringer Primärproduktion als Speicher für heterotrophe Bedürfnisse dienen können. Hierauf wird in der Abschlußdiskussion noch einmal eingegangen werden.

## 2. Die Bestände und die Zusammensetzung des Zooplanktons > 100 µm in den oberen 500 m des Roten Meeres und des Golfes von Aden

### Material und Methoden

Die hier zur Auswertung gekommenen Fänge wurden mit einem Hydro-Bios-Multischließnetz an 12 Stationen im Roten Meer und 4 Stationen im Golf von Aden durchgeführt (siehe Tab. F.1). Das Netz ist von Weikert und John (1981) genau beschrieben. Der Öffnungsquerschnitt betrug  $0.25 \text{ m}^2$ , die Maschenweite  $100 \text{ µm}$ . Die folgenden fünf Tiefenhorizonte wurden mit einem Hol befischt (Hievgeschwindigkeit  $0.5 \text{ m s}^{-1}$ ): 0 - 25 m, 25 - 50 m, 50 - 100 m, 100 - 200 m, 200 - 500 m. An zwei Stationen im Golf von Aden war die Wassertiefe allerdings geringer als 500 m, so daß die unterste Fangstufe an der Station 246 den Bereich 200 - 260 m und an der Station 274 die Schicht von 200 - 300 m umfasste.

Das Öffnen bzw. Schließen der Netze erfolgte entweder automatisch (druckgesteuert), oder manuell von Deck aus entsprechend den Meterangaben am Windenzählwerk.

Der frische Fang wurde mittels eines Folsomiteilers in verschiedenen große Unterproben geteilt. In der Regel diente im Roten Meer ein Viertel des Fanges der Biomassebestimmung, eine Hälfte wurde mit boraxgepuffertem Formalin konserviert (Endkonzentration 4 %), und das verbleibende Viertel wurde für Lebendbeobachtungen und Videoaufzeichnungen genutzt. Im Golf von Aden konnte wegen höherer Zooplanktondichten nur 1/8 des Fanges für die Biomassebestimmung verwendet werden. Die Anteile für die übrigen Untersuchungen erhöhten sich dementsprechend.

Die Unterproben für die Biomassebestimmung wurden kurz nach der Teilung auf vorgewogene und vorgeglühte Whatman GF/C Glasfaserfilter (5.5 cm Durchmesser) filtriert, mit destilliertem Wasser gespült, anschließend bei  $60^\circ \text{ C}$  getrocknet und danach unter Luftabschluß aufbewahrt.

Nach der Expedition erfolgte eine erneute Trocknung bei  $60^\circ \text{ C}$

und die Bestimmung des Trockengewichtes. Zur Ermittlung des aschefreien Trockengewichtes als Maß für die organische Substanz wurde das Material in einem Muffelofen bei 550° C verbrannt, und durch anschließende Rückwägung der Glühverlust bestimmt.

Da nach diesen Arbeitsschritten eine Kohlenstoffmessung nicht mehr möglich war, berechneten wir die C - Gehalte durch Multiplikation des Trockengewichtes mit dem Faktor 0.4. Nach verschiedenen Zusammenstellungen der Kohlenstoffgehalte von Zooplankton (z. B. Beers 1966, Omori 1969, Hårdstedt-Romeo 1982, Schneider 1989) macht dieses Element rund 40 % der Trockenmasse aus. Gravierende Abweichungen von diesem Wert treten nur auf, wenn gelatinöse und semi-gelatinöse Organismen die Zooplanktonzusammensetzung dominieren. Dies war in unseren Proben nicht der Fall.

Die fixierten Proben wurden vor den Analysen mittels verschiedener Gazesiebe in drei Größenklassen unterteilt (100 - 300 µm, 300 - 500 µm und > 500 µm), anschließend gezählt und auf die grobe taxonomische Zusammensetzung durchgesehen. Insgesamt wurden 240 Proben bearbeitet: 16 Stationen x 5 Tiefenstufen x 3 Größenklassen. Die Größenfraktionierung in die drei eben genannten Klassen begründete sich aus vorhergehenden Untersuchungen. Böttger (1987) untersuchte die folgenden Fraktionen: < 400 µm, 400 - 1200 µm und > 1200 µm. Bei der aus dieser Arbeit hervorgehenden Bedeutung der kleinen Organismen erschien es wünschenswert, die kleinste Kategorie noch einmal zu zerlegen. Andererseits wurden in früheren Arbeiten 300 µm-Netze für den Zooplanktonfang benutzt (z. B. Weikert 1982). Die von uns untersuchten Größenklassen 100 - 300 µm und 300 - 500 µm tragen daher sowohl Böttgers kleinster Fraktion als auch den 300 µm Netzen anderer Untersuchungen Rechnung (die ebenfalls mögliche Aufteilung in 100 - 300 und 300 - 400 µm erschien wegen der unterschiedlichen Klassenbreiten nicht sinnvoll).

Ein weiteres Ziel der Auswertung bestand darin, den Anteil jeder dieser Größenfraktionen an der Gesamtbiomasse festzustellen. Hierzu filterten wir nach den Zählungen das Plankton jeder Größenklasse auf vorgewogene GF/C Glasfaserfilter (2.5 cm Durchmesser), trockneten sie bei 60° C und ermittelten das Trocken-

gewicht. Rein theoretisch wäre zu erwarten, daß die Summe der Trockengewichte der drei Fraktionen mehr oder minder mit der nach dem oben erläuterten Verfahren ermittelten Biomasse übereinstimmt. Die Erfahrung hat jedoch gezeigt, daß das Zooplankton durch die Fixierung an Gewicht verliert (z. B. Lasker 1966, Grandperrin und Caboche 1968, Williams und Robins 1982, Giguère et al. 1989). Die Trockengewichtssummen der drei untersuchten Größenklassen erreichten im Mittel  $60 \pm 12 \%$  ( $n = 72$ ) der Werte, die an unfixiertem Material gewonnen wurden. Dieser Verlust von ungefähr 40 % entspricht dem, was z. B. Giguère et al. (1989) angeben. Trotz dieser Verluste können die relativen Anteile der Größenklassen an der Gesamtbiomasse angegeben werden, wenn man annimmt, daß die relative Verlustrate in jeder der drei Fraktionen in etwa gleich war. Dies wird durch die Ergebnisse von Giguère et al. (1989) vertretbar: Die Autoren fanden nach 66 Wochen Fixierungszeit einen Trockengewichtsverlust von 37 % bei 200  $\mu\text{m}$  und 43 % bei 500  $\mu\text{m}$  großem Zooplankton.

## Ergebnisse

### A) Bestände und Größenzusammensetzung

Die Bestandserhebungen ergaben für die gesamte Wassersäule 0 - 500 m deutliche Unterschiede im Zooplanktongehalt innerhalb des Roten Meeres, sowie zwischen dem Roten Meer und dem Golf von Aden. Bei den nördlich des 22. Breitengrades gelegenen Stationen 66 - 97 (siehe Abb. 2.1) im Roten Meer wurden Individuenzahlen zwischen rund 340 000 und 400 000 Tieren pro  $\text{m}^2$  ermittelt, wohingegen an den anderen Stationen mit 520 000 - 624 000 Tieren  $\text{m}^{-2}$  signifikant höhere Bestände vorhanden waren. Diese Diskrepanz zwischen den beiden Stationsgruppen innerhalb des Roten Meeres fand sich auch bei allen Biomasseparametern (Tab. 2.1 und 2.2). Ein Vergleich der Stationsmittel zeigt, daß der Zooplanktongehalt in den oberen 500 m der südlicheren

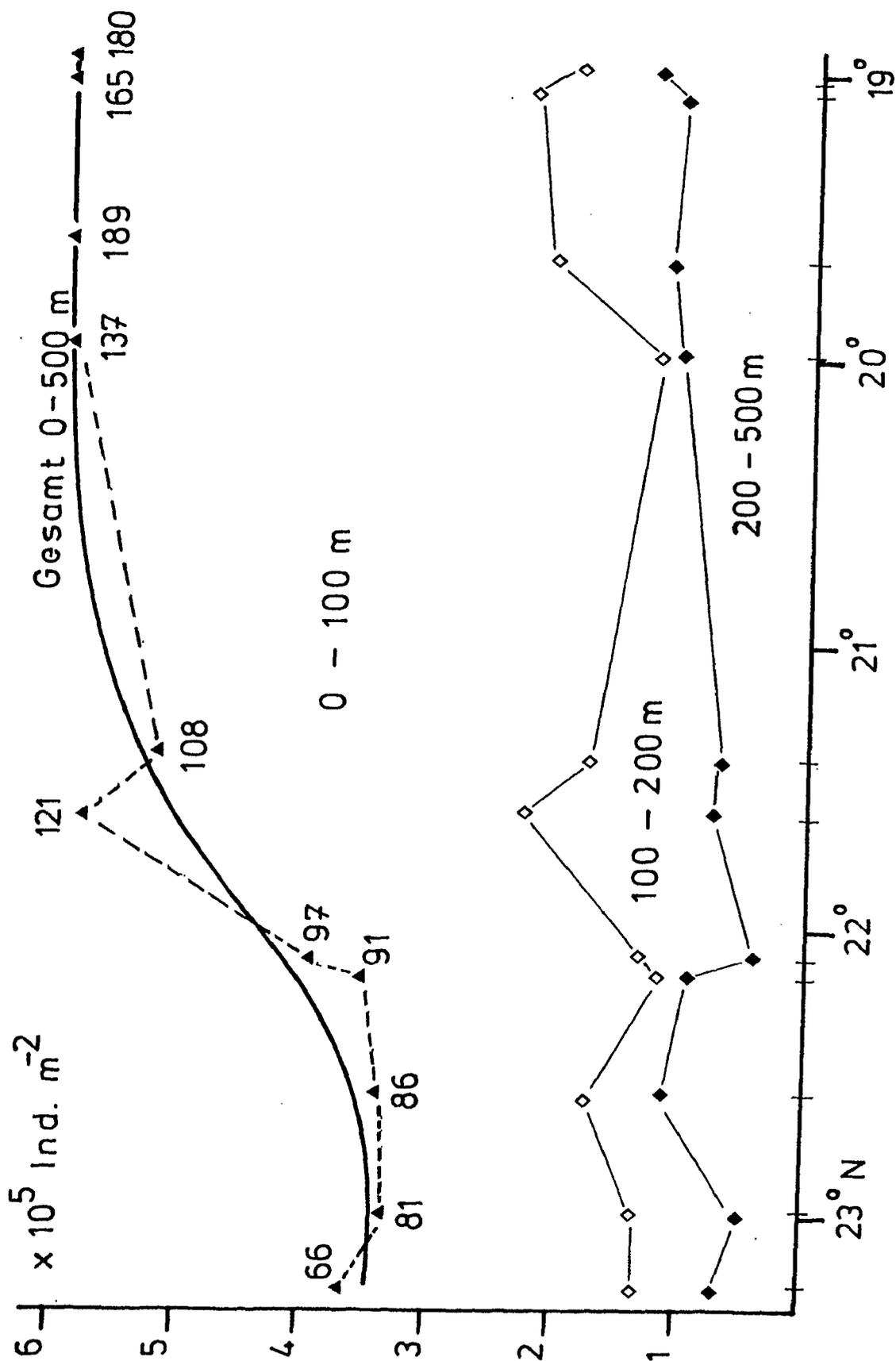


Abb. 2.1: Abundanzen des Zooplanktons  $>100 \mu\text{m}$  in den oberen 500 m des Roten Meeres dargestellt als idealisierter Schnitt. Gesamtwerte mit geglätteter Kurve. Man beachte die Dominanz der Schicht 0 - 100 m.

Tab. 2.1: Gesamtbestände des Zooplanktons  $\gt 100 \mu\text{m}$  in den oberen 500 m des Roten Meeres und des Golfes von Aden.  
 I. Individuenzahlen und Trockengewichte

	Individuenzahlen ( $\text{n m}^{-2}$ )		Trockengewicht ( $\text{mg m}^{-2}$ )	
	Bereich	$\bar{x} \pm \text{SD}$	Bereich	$\bar{x} \pm \text{SD}$
<u>Rotes Meer</u>				
Station	66 - 97	335 000 - 398 000	360 500 $\pm$ 25 000	1260 - 1830
Station	108 - 189	521 000 - 624 000	586 000 $\pm$ 30 000	1640 - 2460
<u>Golf von Aden</u>				
		1 234 000 - 1 624 000	1 395 000 $\pm$ 168 000	2970 - 4460
				3840 $\pm$ 724

Tab. 2.2: Gesamtbestände des Zooplanktons  $\rightarrow$  100  $\mu\text{m}$  in den oberen 500 m des Roten Meeres und des Golfes von Aden.  
 II. Organische Substanz (Aschefreies Trockengewicht, AFDW) und Kohlenstoff (Berechnet aus Trockengewicht x 0.4).

	AFDW ( $\text{mg m}^{-2}$ )		Kohlenstoff ( $\text{mg m}^{-2}$ )	
	Bereich	$\bar{x} \pm \text{SD}$	Bereich	$\bar{x} \pm \text{SD}$
<u>Rotes Meer</u>				
Station	66 - 97	890 - 1180	500 - 730	592 $\pm$ 87
Station	108 - 189	1260 - 1920	660 - 990	879 $\pm$ 111
<u>Golf von Aden</u>				
		2160 - 3570	1190 - 1790	1535 $\pm$ 289

Stationen ziemlich konstant 1.5 mal so hoch war wie an den Stationen 66 - 97.

Im Golf von Aden waren wiederum erheblich höhere Bestände als im Roten Meer vorhanden (Tab. 2.1 und 2.2). Vergleicht man lediglich die Stationsmittel, so war der Zooplanktongehalt zum Zeitpunkt der Expedition im Golf von Aden 1.7 - 2.4 mal höher als in dem südlicheren Teil der Sudanesischen Gewässer, und 2.6 - 3.9 mal höher als an den Stationen nördlich des 22. Breitengrades.

Der jeweilige Anteil der einzelnen Wasserschichten am Gesamtbestand ist in Abb. 2.2 dargestellt. Es ist erkennbar, daß im Roten Meer jede der fünf untersuchten Schichten einen etwa gleich großen Anteil zur Gesamtindividuenzahl beiträgt, so daß rund 60 % aller Individuen in den oberen 100 gefunden wurden, was auch aus Abb. 2.1 hervorgeht. Im Golf von Aden dagegen ist der Gehalt in der Schicht 200 - 500 m am größten. Mit Bezug auf das Trockengewicht ist festzuhalten, daß die Hälfte bzw. mehr als die Hälfte der Gesamtbiomasse 0 - 500 m in beiden Meeresgebieten auf die Schichten 0 - 25 m und 200 - 500 m entfällt. In der relativen Bedeutung der untersuchten Tiefenstufen fanden sich keine Unterschiede zwischen den beiden Stationsgruppen des Roten Meeres.

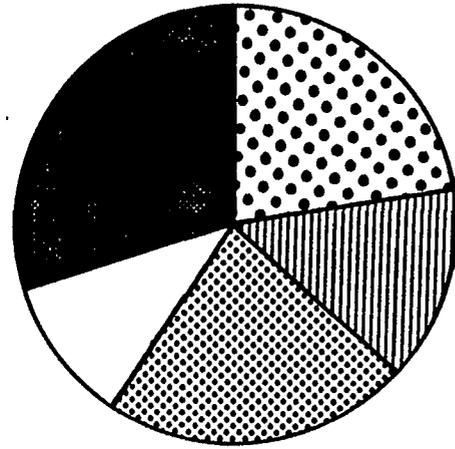
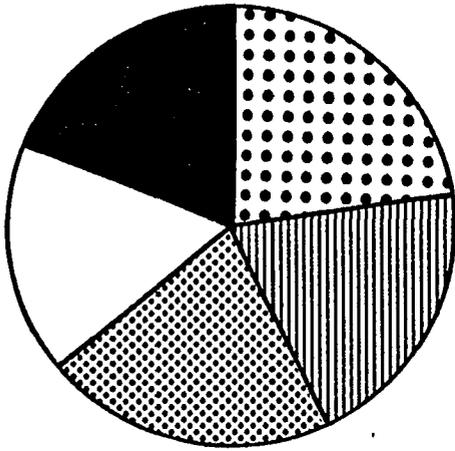
Ein sehr ähnliches Verteilungsbild wie für das Trockengewicht ergibt sich für die organische Substanz (aschefreies Trockengewicht), da sie mit  $72 \pm 9$  % einen ziemlich konstanten Anteil am Trockengewicht hat. Es wurde daher auf eine eigene graphische Darstellung verzichtet. Das gleiche gilt für den Kohlenstoff, da die C-Biomasse lediglich aus dem Trockengewicht unter Verwendung eines konstanten Faktors berechnet wurde.

Die hier vorgelegten relativen Anteile pro Wasserschicht lassen keine Aussage über die tatsächliche Zooplanktonabundanz bzw. Biomassekonzentration pro Tiefenstufe zu, da verschiedene Integrationstiefen vorliegen.

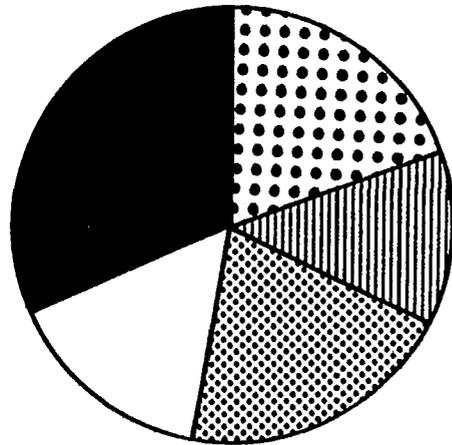
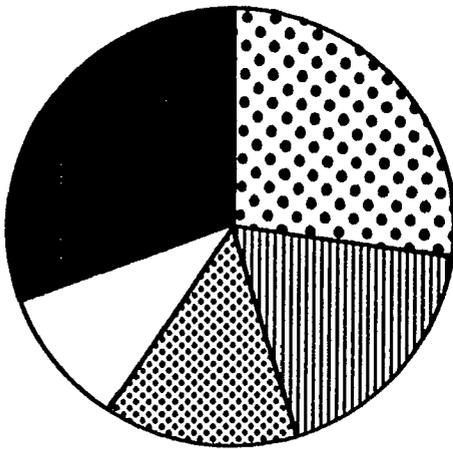
Abb. 2.3 stellt daher die Abundanzen in den einzelnen Wasserschichten aller Stationen dar. Es ist eindeutig, daß im Golf von Aden deutlich höhere Individuenzahlen vorgefunden wurden.

RED SEA

GULF of ADEN



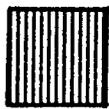
NUMBERS



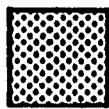
DRY WEIGHT



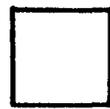
0 -  
25



25 -  
50



50 -  
100



100 -  
200



200 -  
500

m

Abb. 2.2: Beitrag der einzelnen Wasserschichten zur Gesamtindividuenzahl und zur Gesamtbiomasse im Roten Meer und im Golf von Aden (Stationsmittel).

Abb. 2.3: Die Tiefenverteilung der Abundanzen im Roten Meer und im Golf von Aden (alle Daten). Die Kurven verbinden die Stationsmittel (nicht eingetragen).

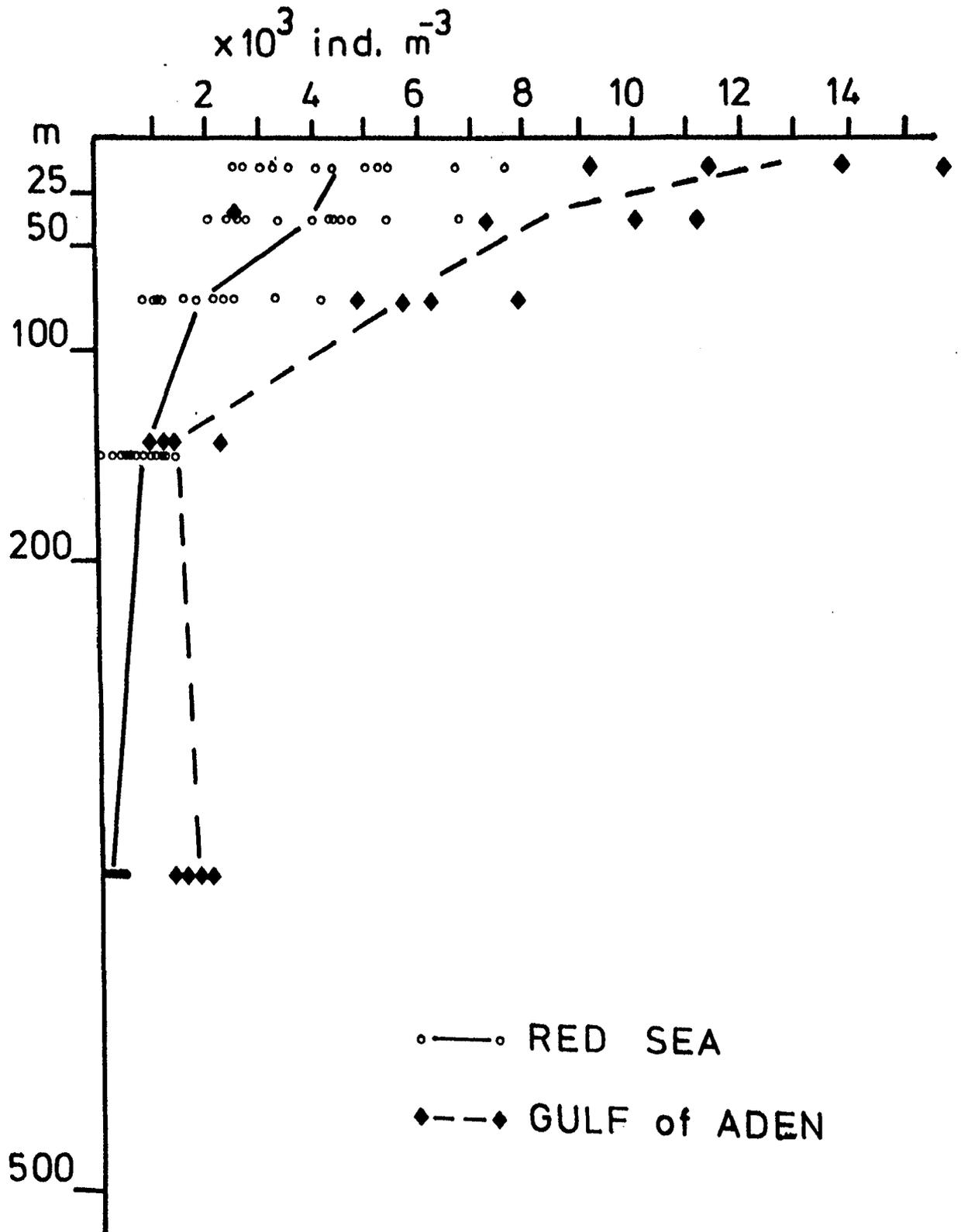
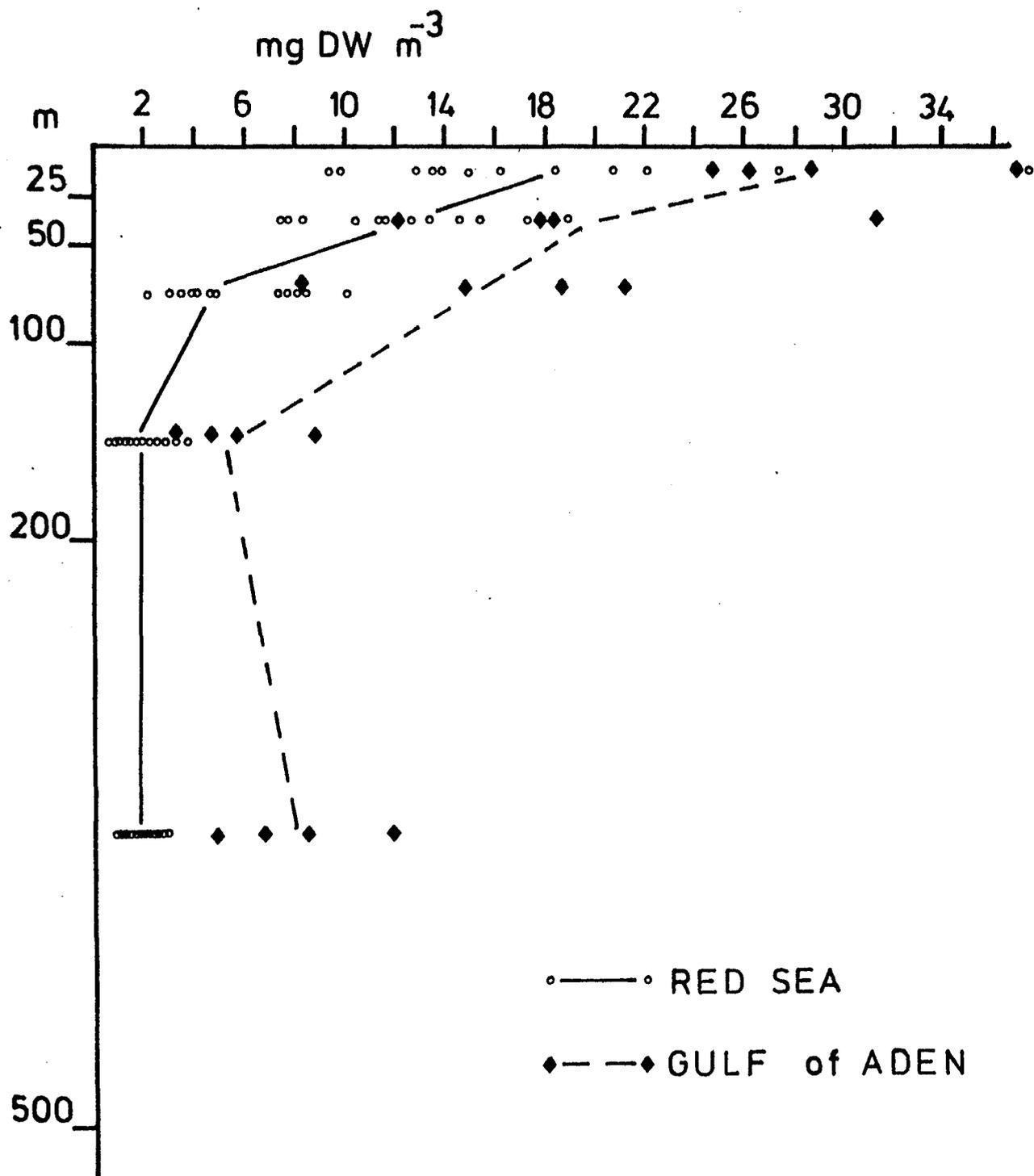


Abb. 2.4: Tiefenverteilung der Biomassen im Roten Meer und im Golf von Aden (alle Daten). Die Kurven verbinden die Stationsmittel (nicht eingetragen).



So schwankte die Abundanz in der Schicht 0 - 25 m im Roten Meer zwischen 2500 und 7250 Tieren  $m^{-3}$ , während es im Golf von Aden 9300 - 15700 Tiere  $m^{-3}$  waren. Mit zunehmender Tiefe gehen die Abundanzen stark zurück, wobei der Gradient unterhalb der oberflächennahen Schichten im Golf von Aden stärker ausgeprägt ist als im Roten Meer. Während aber im Roten Meer die Zahlen kontinuierlich mit der Tiefe abnahmen, so daß in der Schicht 200 - 500 m nur noch zwischen 140 und 450 Individuen  $m^{-3}$  vorhanden waren, stiegen die Abundanzen im Golf von Aden nach einem Minimum zwischen 100 und 200 m in der darunterliegenden Schicht wieder auf Werte zwischen 1400 - 2100 Ind.  $m^{-3}$  an.

Die Biomasseverteilung (Abb. 2.4) zeigt ein sehr ähnliches Bild wie die Abundanzen.

Die beiden eben vorgestellten Tiefenverteilungen aller Daten geben nur ein gemittelttes Bild. Es zeigte sich aber, daß die Muster der Tiefenabhängigkeit nicht an allen Stationen gleich waren. Es sind daher in den Abb. 2.5 und 2.6 einige ausgewählte Stationen dargestellt, die als Repräsentanten für verschiedene Verteilungsmuster angesehen werden können.

Der häufigste Verteilungstyp der Abundanzen ist durch die Station 66 im Roten Meer bzw. Station 255 im Golf von Aden charakterisiert. Die höchsten Abundanzen wurden in der Oberflächenschicht 0 - 25 m festgestellt, darunter nahmen die Individuenzahlen pro  $m^3$  kontinuierlich mit steigender Wassertiefe ab. Dieser Verteilungsmodus wurde an insgesamt 10 Stationen beobachtet, wobei an den drei Stationen im Golf von Aden eine Zunahme der Abundanz in der Schicht  $> 200$  m gegenüber der Tiefenstufe 100 - 200 m als Sondermerkmal hinzukam.

Als Beispiel für den zweiten Verteilungsmodus sei die Station 121 genannt, an der das Abundanzmaximum in der Schicht 25 - 50 m gefunden wurde. Dieser Verteilungstyp wurde an drei Stationen beobachtet. Einzigartig war die Tiefenverteilung der Organismenzahlen an der Station 151 im Roten Meer, an der die höchsten Oberflächenwerte auftraten. Unter der Oberflächenschicht sanken die Abundanzen aber sehr stark ab, doch zeigte sich in der Schicht 100 - 200 m ein sekundäres Maximum. Ein sekundäres Maximum zwischen 50 und 100 m zeigte sich dagegen an den beiden Stationen 189 und 249.

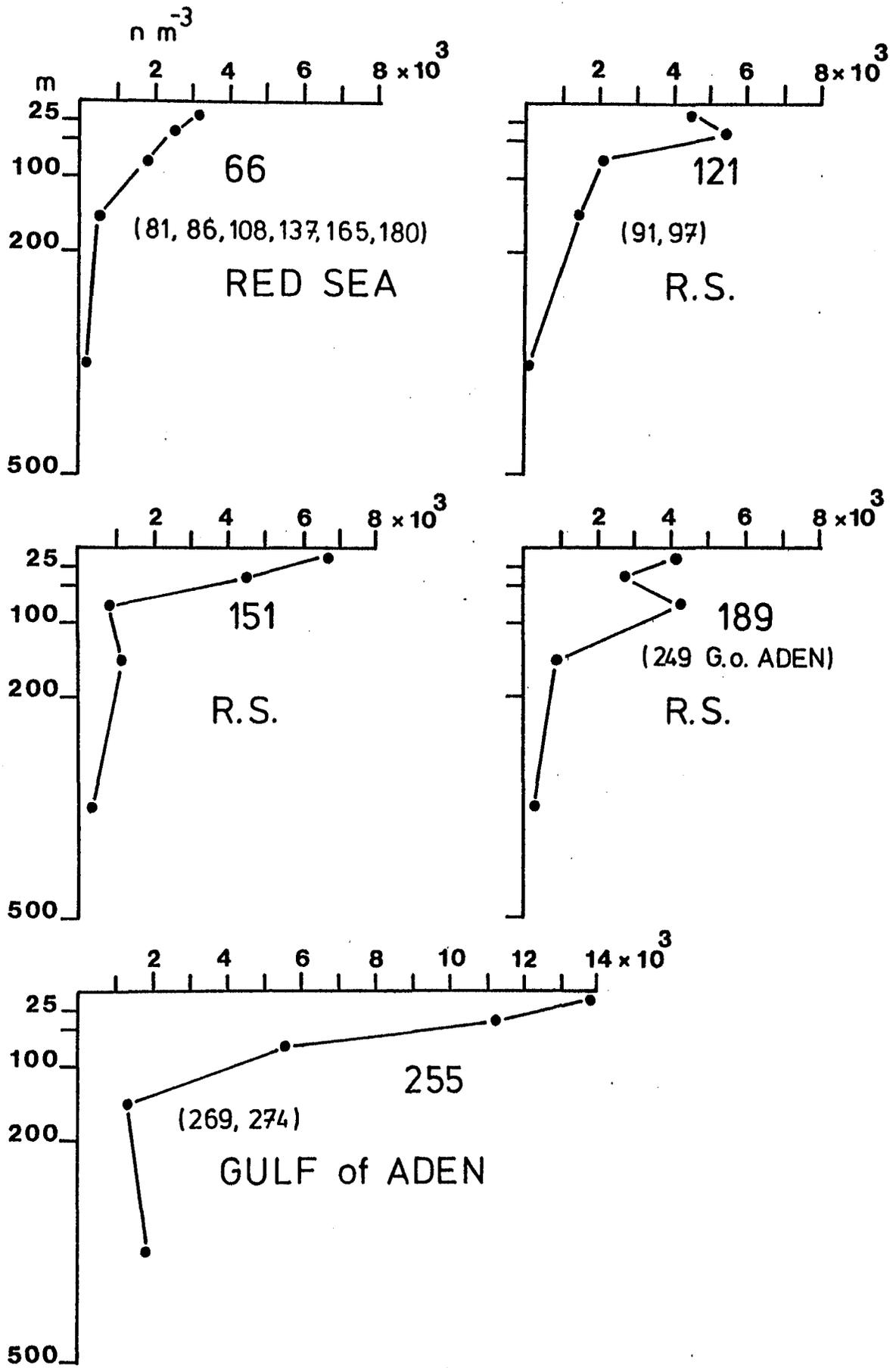


Abb. 2.5: Ausgewählte Stationen, die verschiedene Tiefenverteilungsmuster der Abundanzen demonstrieren.

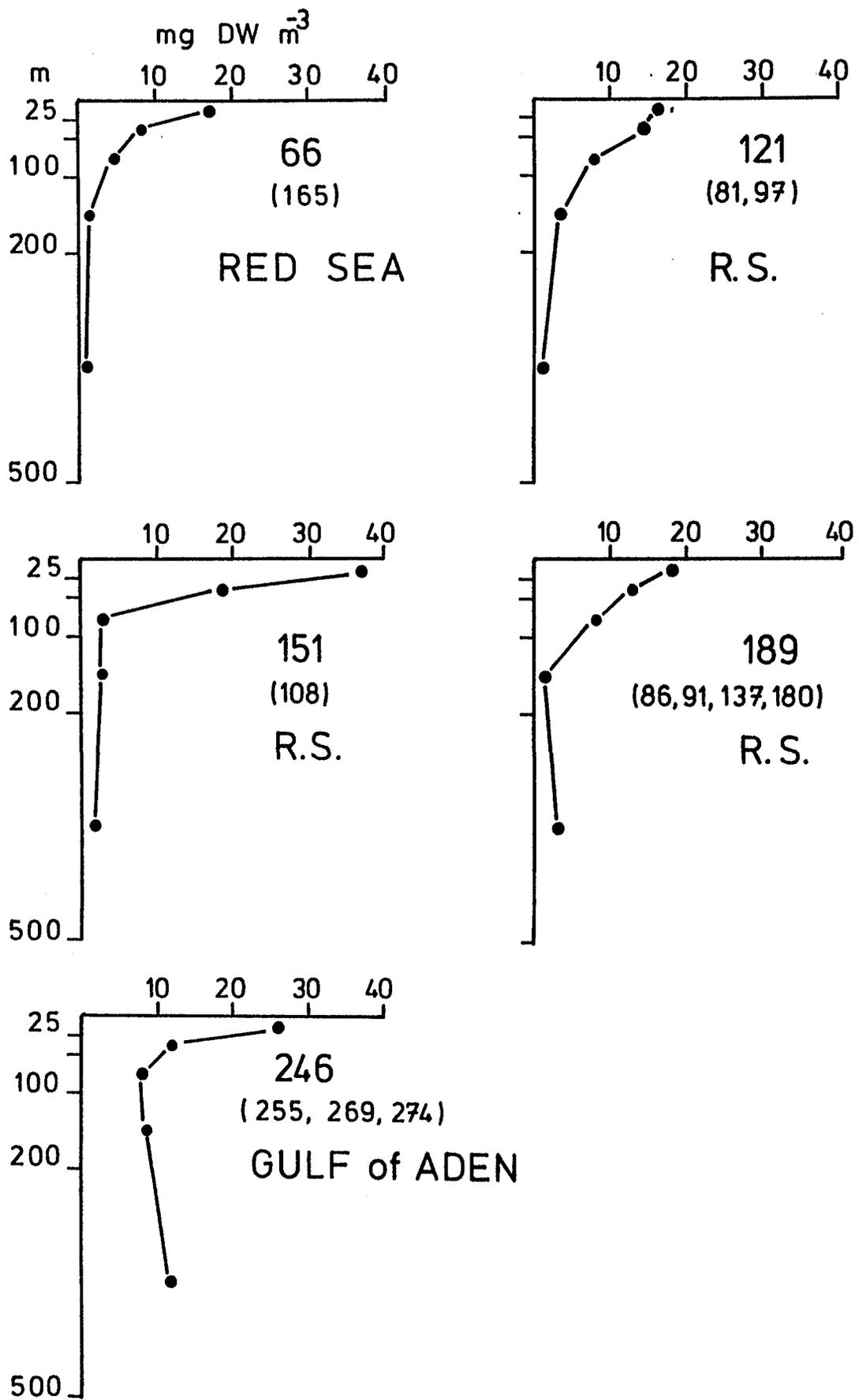


Abb. 2.6: Ausgewählte Stationen, die verschiedene Tiefenverteilungsmuster der Biomassen demonstrieren.

Bezüglich der Biomasse ist der häufigste Verteilungstyp durch die Stationen 189 und 246 repräsentiert: Maximale Werte in Oberflächennähe, darunter kontinuierliche Abnahme, aber erneutes Ansteigen der Biomasse in der Tiefenstufe zwischen 200 und 500 m. Dieses Muster wurde an insgesamt 9 Stationen beobachtet, wohingegen andere Verteilungen nur mit jeweils sehr wenigen Stationen vertreten waren (Abb. 2.6).

Diese Ausführungen machen klar, daß in den beiden Meeresgebieten nicht von vornherein mit einem einheitlichen Tiefen - Verteilungsmuster zu rechnen ist. Allerdings kamen - wie bereits erörtert - jeweils an über der Hälfte der untersuchten Stationen ähnliche Muster vor, die vielleicht als "typisch" angesehen werden können.

Der Beitrag der einzelnen Größenklassen des Zooplanktons an der Gesamtabundanz und der Gesamtbiomasse wird in den Abbildungen 2.7 und 2.8 verdeutlicht. Unzweideutig werden die Individuenzahlen durch die Fraktion 100 - 300  $\mu\text{m}$  dominiert, die in beiden Meeresregionen zwischen 50 und 70 % aller Tiere ausmacht. Dabei steigt dieser Anteil mit zunehmender Wassertiefe. Der Beitrag der Größenklasse 300 - 500  $\mu\text{m}$  ist in den einzelnen Wasserschichten relativ konstant, derjenige der Fraktion  $> 500 \mu\text{m}$  sinkt in der Regel mit zunehmender Wassertiefe. Allerdings hat diese Größenklasse im Golf von Aden deutlich höhere Anteile als im Roten Meer.

Völlig anders sieht die Bedeutung der einzelnen Größenfraktionen bei der Biomasse aus. Hier dominiert die Fraktion  $> 500 \mu\text{m}$ . Im Roten Meer liegt ihr Anteil bei 50 - 80 % der Gesamtbiomasse, während im Golf von Aden rund 70 bis 80 % der Biomasse auf diese Größenklasse entfallen. Besonders hingewiesen sei an dieser Stelle auf die Schicht 200 - 500 m im Roten Meer, wo die Kategorie  $> 500 \mu\text{m}$  den höchsten Biomasseanteil stellt, dabei aber nahezu den niedrigsten Anteil an der Gesamtindividuenzahl aufweist.

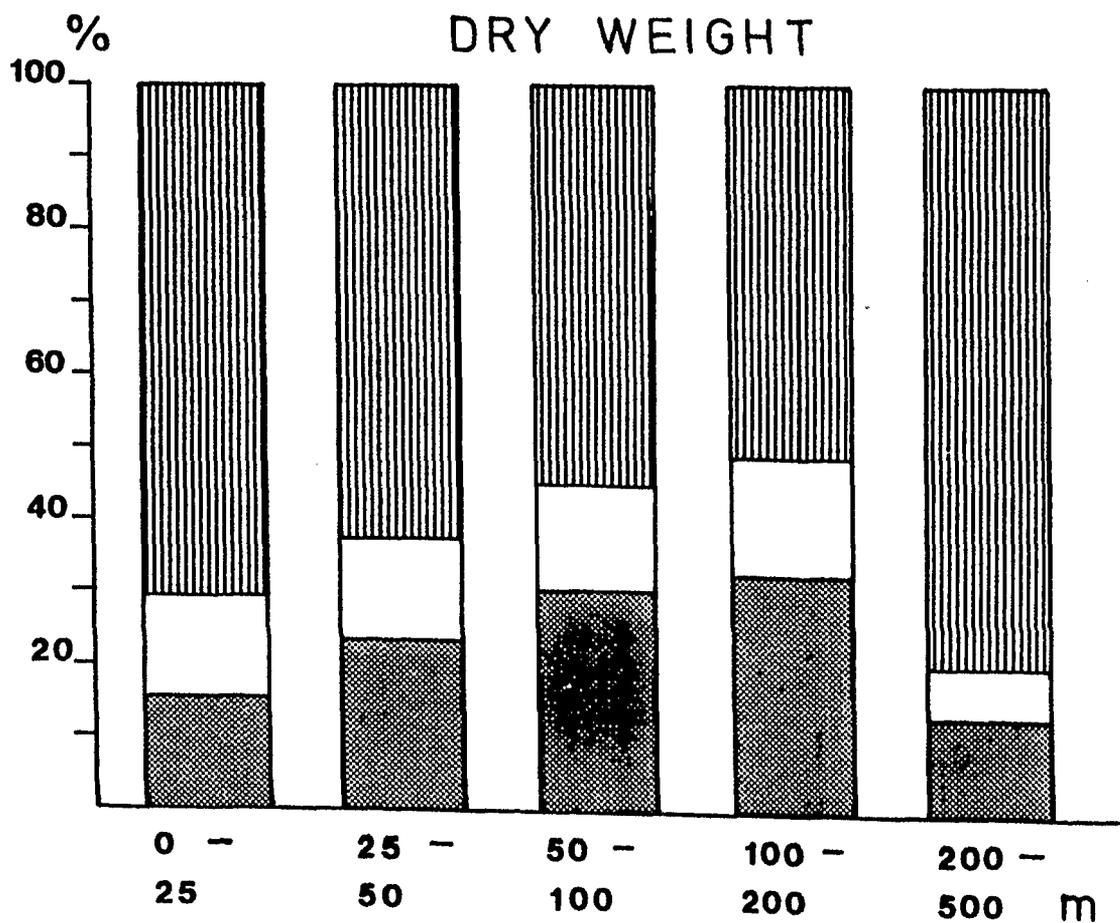
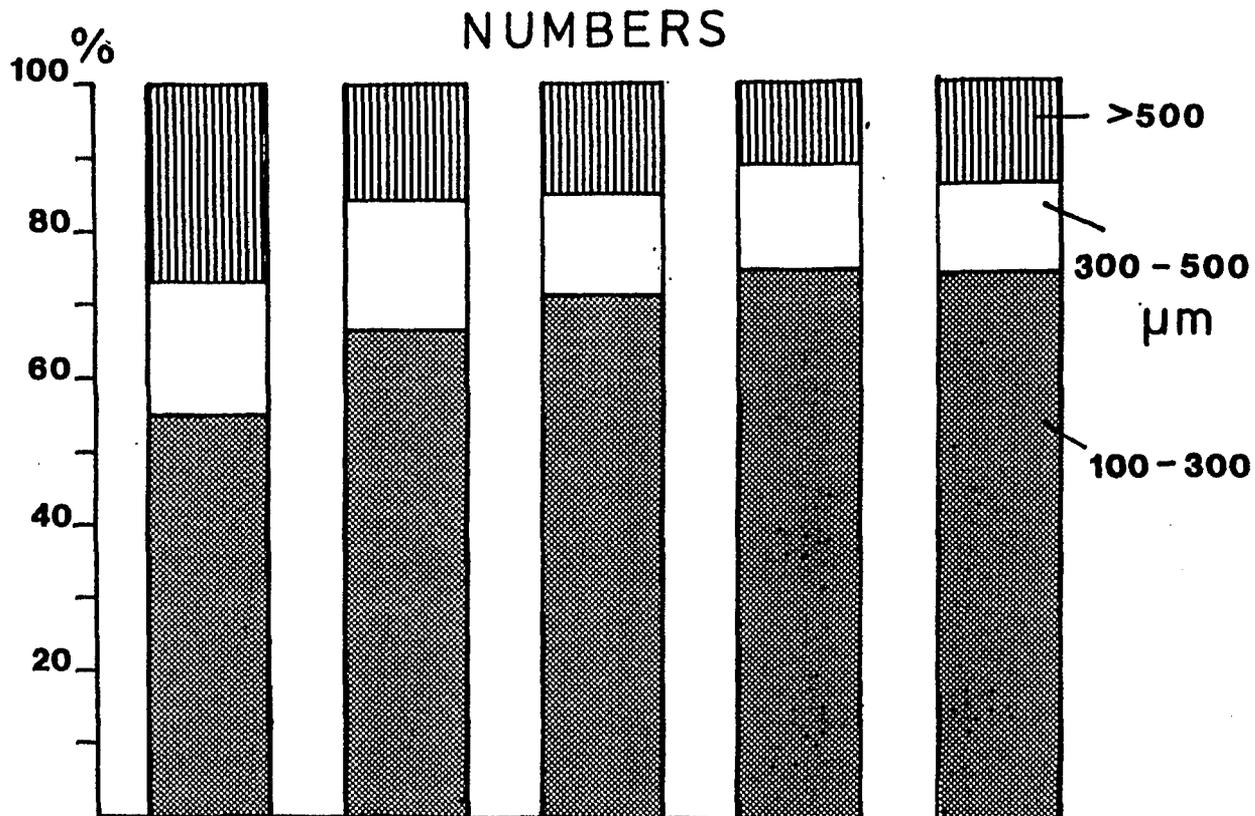


Abb. 2.7: Der Beitrag der einzelnen Größenklassen des Zooplanktons zu den Abundanz und der Biomasse im Roten Meer.

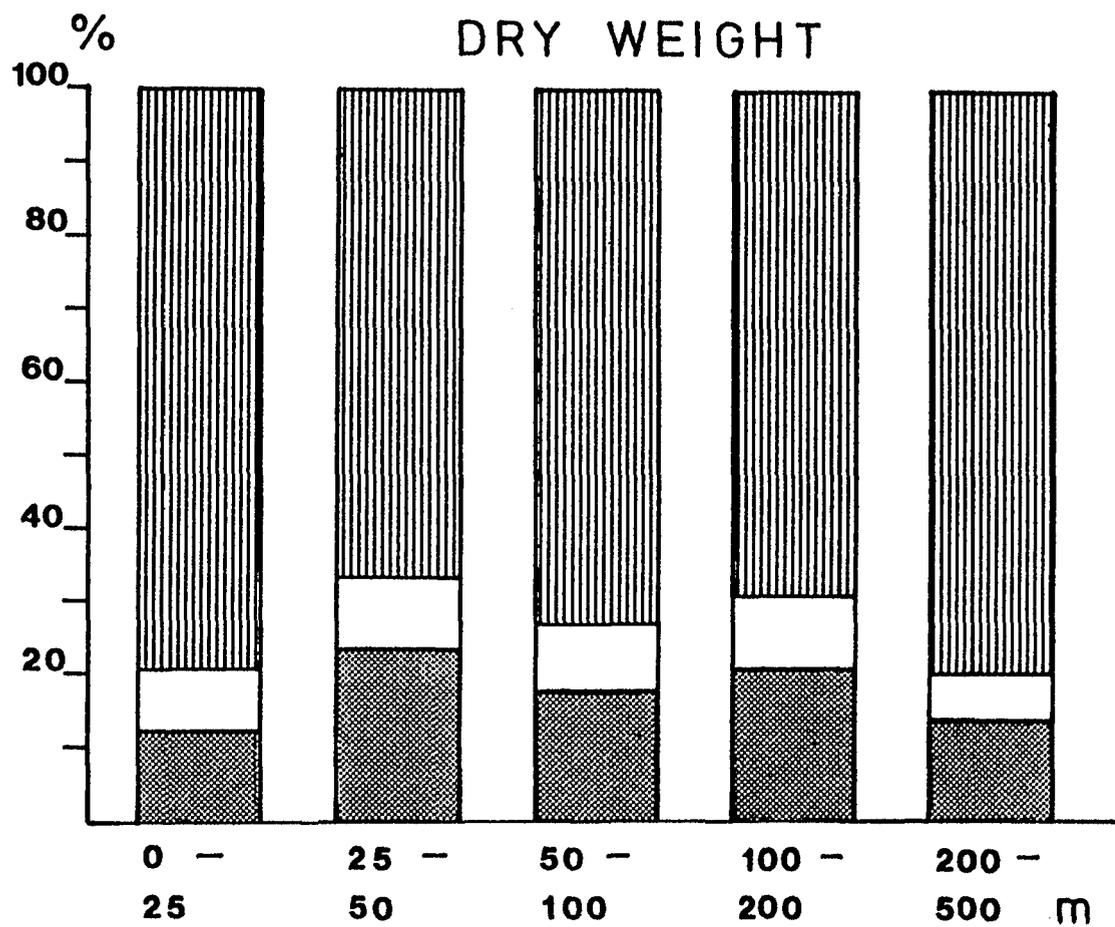
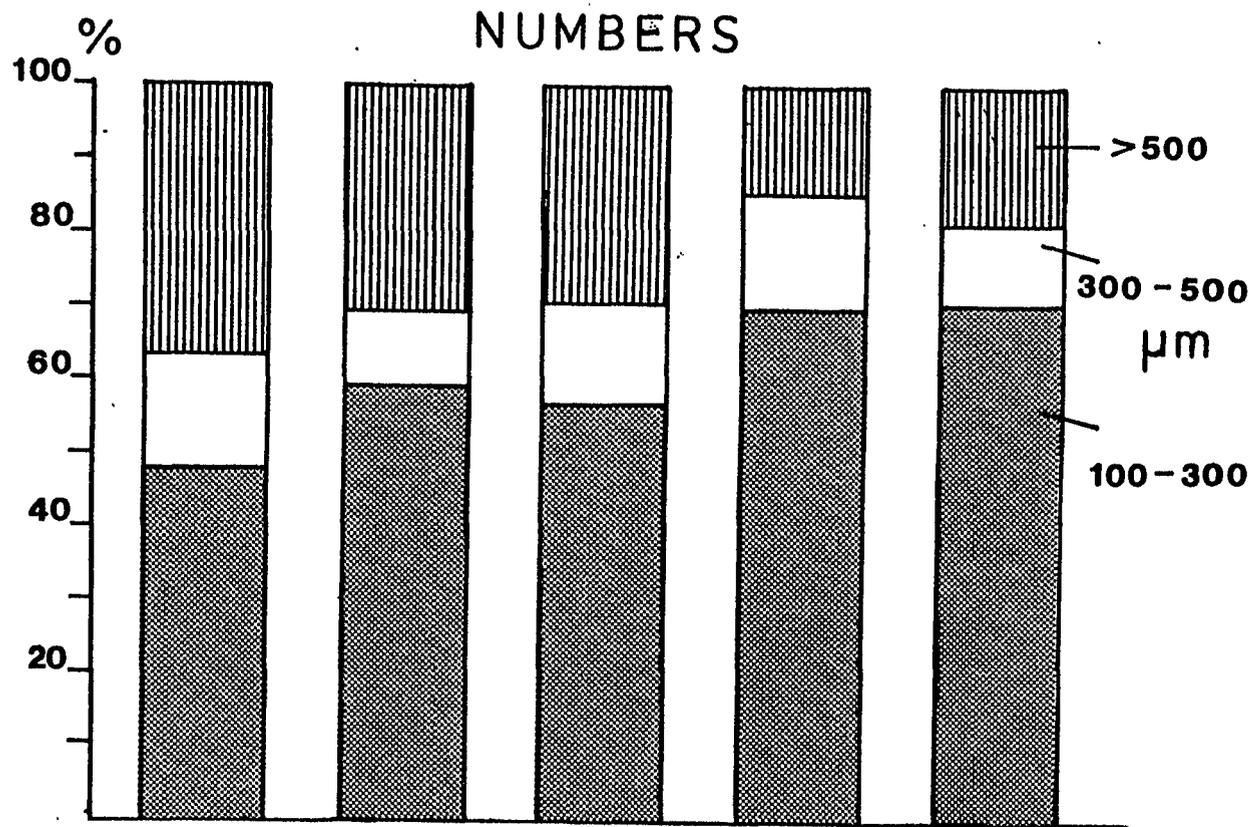


Abb. 2.8: Der Beitrag der einzelnen Größenklassen des Zooplanktons zu den Abundanz und der Biomasse im Golf von Aden.

Um die hier dargestellten Verhältnisse besser analysieren zu können, sei auf die Tab. 2.3 hingewiesen, die die mittleren Individualgewichte in den einzelnen Größenklassen enthält, wie sie sich aus den Biomassedaten (Fixierungsverlust korrigiert) und den Zählergebnissen überschlägig ausrechnen lassen. Für das Rote Meer zeigt sich, daß das Gewicht eines Tieres der Klasse 100 - 300  $\mu\text{m}$  ziemlich konstant bei 1  $\mu\text{g}$  Trockengewicht liegt. Dies ist unabhängig von der untersuchten Tiefenstufe. Das gleiche gilt für die Kategorie 300 - 500  $\mu\text{m}$  (3 - 4  $\mu\text{g}$ ) und in den oberen 200 m auch für die Fraktion  $>$  500  $\mu\text{m}$  (10 - 13  $\mu\text{g}$ ). In der Tiefenstufe 200 - 500 m aber sind die Zooplankter der Größenklasse  $>$  500  $\mu\text{m}$  mit knapp 40  $\mu\text{g}$  Ind.<sup>-1</sup> erheblich schwerer als in den oberen Schichten. Dies erklärt die ausgesprochene Biomasse-dominanz dieser Fraktion in der untersten Wasserschicht. Demhin-gegen bestimmen in den oberen 200 m die Verhältnisse der Indi-viduenzahlen zueinander die Biomassezusammensetzung in den einzelnen Schichten, da die Individualgewichte zwischen den einzelnen Fangstufen ja konstant waren.

Daß in den tieferen Schichten des Roten Meeres prinzipiell größere Tiere als in Oberflächennähe leben, geht auch aus der Abb. 2.9 hervor. Sie stellt die Häufigkeitsverteilung der Thoracallängen calanoider Copepoden in den einzelnen Wasser-schichten der Station 81 dar. In den oberen 100 m haben mehr als 80 % aller Copepoden Thoracallängen  $<$  1000  $\mu\text{m}$ . In der Schicht 100 - 200 m beträgt dieser Anteil nur noch 65 % und in der Fangstufe zwischen 200 und 500 m lediglich nur noch 32 %, während 68 % aller Copepoden Thoracallängen  $>$  1000  $\mu\text{m}$  (und z. T. weit darüber) aufweisen.

Doch zurück zu den gemittelten Individualgewichten. Aus der Tab. 2.3 geht hervor, daß im Golf von Aden die Tiere aller drei Größenklassen leichter zu sein scheinen als im Roten Meer. Durch die hohe Variation sind aber die Unterschiede in den Klassen 100 - 300  $\mu\text{m}$  und 300 - 500  $\mu\text{m}$  nur in einigen Fällen signifikant. Demhingegen sind die Gewichtsunterschiede in der Fraktion  $>$  500  $\mu\text{m}$  augenfällig. In den oberen 100 m sind diese Organismen im Golf von Aden leichter als im Roten Meer. Dies gilt auch für die

Tab. 2.3: Mittlere Individualgewichte ( $\mu\text{g}$  Trockengewicht) der Zooplankter in den verschiedenen Größenklassen.  
 $\bar{x} \pm \text{SD}$ , in Klammern die Anzahl der Stationen

Schicht	Rotes Meer				Golf von Aden		
	100 - 300 $\mu\text{m}$	300 - 500 $\mu\text{m}$	$> 500 \mu\text{m}$	100 - 300 $\mu\text{m}$	300 - 500 $\mu\text{m}$	$> 500 \mu\text{m}$	
0 - 25 m	1.22 $\pm$ 0.33 (12)	3.36 $\pm$ 1.15 (12)	12.6 $\pm$ 4.0 (12)	0.60 $\pm$ 0.09 (4)	1.37 $\pm$ 0.46 (4)	5.27 $\pm$ 1.73 (4)	
25 - 50 m	1.05 $\pm$ 0.26 (12)	3.23 $\pm$ 1.29 (12)	11.4 $\pm$ 4.2 (12)	1.19 $\pm$ 0.63 (4)	3.02 $\pm$ 2.03 (4)	6.74 $\pm$ 3.17 (4)	
50 - 100 m	1.19 $\pm$ 0.37 (10)	2.84 $\pm$ 0.92 (10)	9.7 $\pm$ 2.9 (10)	0.82 $\pm$ 0.16 (2)	1.67 $\pm$ 0.01 (2)	7.57 $\pm$ 0.69 (2)	
100 - 200 m	1.07 $\pm$ 0.27 (10)	3.13 $\pm$ 1.66 (10)	10.9 $\pm$ 5.6 (10)	1.07 $\pm$ 0.08 (4)	2.56 $\pm$ 0.81 (4)	18.8 $\pm$ 6.6 (4)	
200 - 500 m	1.15 $\pm$ 0.33 (11)	4.38 $\pm$ 1.44 (11)	38.7 $\pm$ 10.6 (11)	0.94 $\pm$ 0.43 (4)	2.74 $\pm$ 1.08 (4)	19.6 $\pm$ 3.2 (4)	

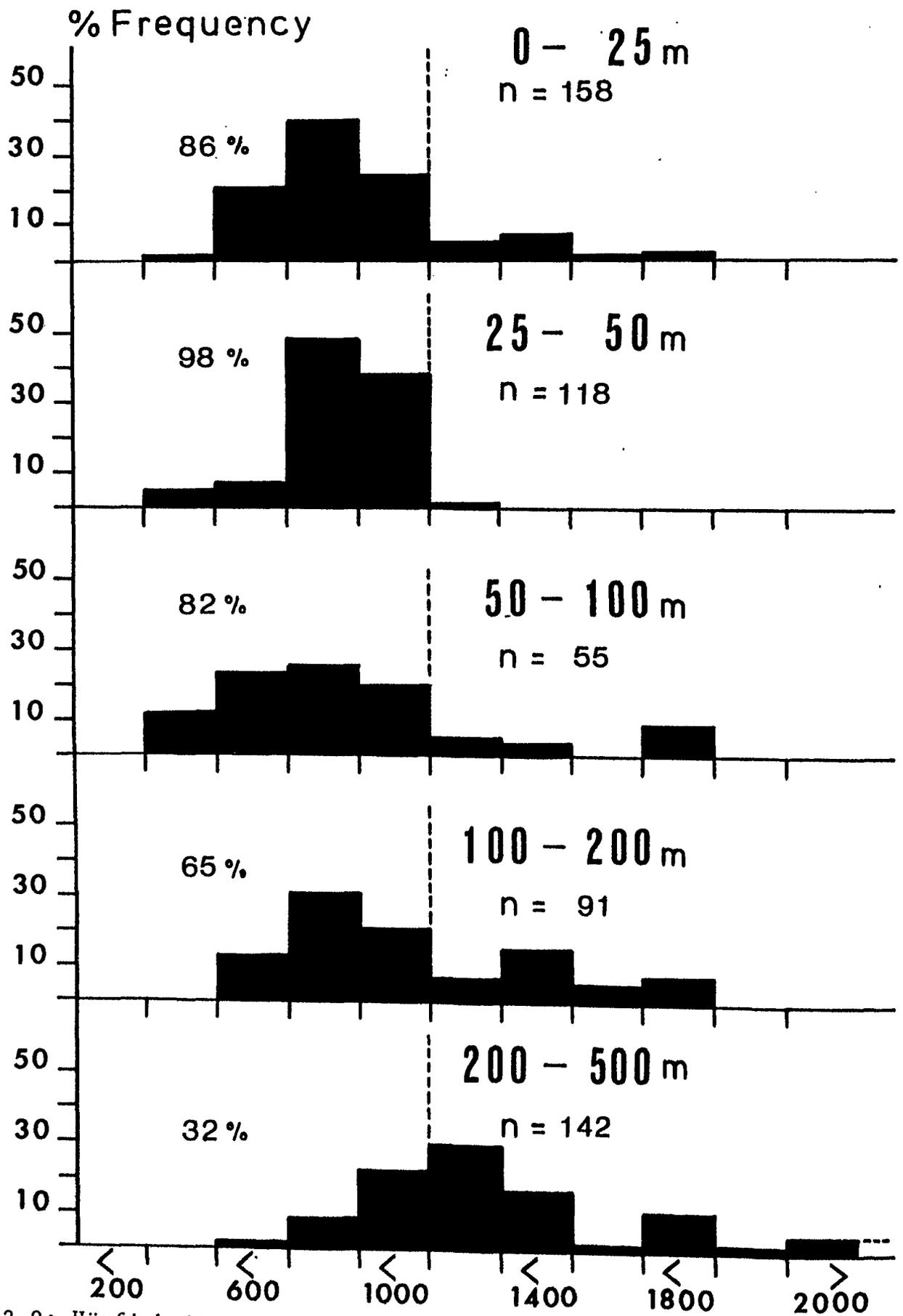


Abb. 2.9: Häufigkeitsverteilung der Thoracallängen calanider Copepoden in den einzelnen Wasserschichten.

Tiefenstufe 200 - 500 m, aber zwischen 100 und 200 m sind die Zooplankter schwerer als im Roten Meer, allerdings von ähnlichem Gewicht wie in der Tiefenstufe darunter. Daß nun die Gesamtbiomasse im Golf von Aden stärker durch die Fraktion  $> 500 \mu\text{m}$  dominiert wird als im Roten Meer (siehe Abb. 2.7 und 2.8), liegt an dem schon erwähnten höheren Individuenanteil dieser Fraktion im Golf von Aden: Im Roten Meer liegt der Anteil der Individuen bis  $500 \mu\text{m}$  bei 74 - 85 %, während die restlichen 15 - 26 % auf die Fraktion  $> 500 \mu\text{m}$  entfallen. Im Golf von Aden dagegen machten die großen Organismen 30 - 37 % aller Zooplankter aus.

### B) Taxonomische Zusammensetzung

Das Zooplankton der untersuchten Stationen setzte sich in beiden Meeresgebieten in erster Linie aus Copepoden und Copepoditen zusammen. Ihr Anteil war erstaunlich konstant und variierte sowohl zwischen den Stationen als auch den Wasserschichten der oberen 200 m nur geringfügig. In beiden Regionen betrug der Anteil dieser Gruppe in den oberen 200 m rund 60 % aller Individuen ( $62 \pm 9 \%$ ,  $n = 48$  im Roten Meer und  $60 \pm 7 \%$ ,  $n = 15$  im Golf von Aden). In der Tiefenstufe 200 - 500 m lag der Prozentsatz deutlich höher (72 bzw. 78 %, siehe Tab. 2.4).

Innerhalb dieser Zooplanktongruppe verschob sich das Verhältnis zwischen den Calanoiden einerseits und den Cyclopoiden und Harpacticiden andererseits mit zunehmender Tiefe zu Gunsten der letzteren. Machten die Calanoiden in der Oberflächenschicht rund 50 % der Copepoden aus, so sank ihr Anteil mit zunehmender Tiefe bis auf lediglich etwas über 20 % (Abb. 2.10). Dieser Gradient schien im Golf von Aden stärker ausgeprägt als im Roten Meer. Ob dieser Unterschied aber wirklich existent ist, muß wegen der geringen Anzahl an Stationen im Golf von Aden offen bleiben. Auch im Roten Meer wechselten Stationen mit weniger ausgeprägten Unterschieden mit solchen, an denen die Cyclopoiden und Harpacticiden bereits in geringen Wassertiefen stark dominierten.

Tab. 2.4.: Der relative Anteil der Copepoden an der Gesamtindividuenzahl der einzelnen Wasserschichten.  $\bar{x} \pm SD$ ,  
n = Anzahl der Stationen

Schicht	Rotes Meer	Golf von Aden
0 - 25 m	$57.4 \pm 8.9$ % n = 12	$55.5 \pm 4.8$ % n = 4
25 - 50	$66.3 \pm 12.0$ n = 12	$57.5 \pm 7.5$ n = 4
50 - 100	$62.9 \pm 7.8$ n = 11	$62.0 \pm 3.6$ n = 3
100 - 200	$60.5 \pm 6.0$ n = 12	$66.5 \pm 7.5$ n = 4
200 - 500	$78.0 \pm 2.2$ n = 11	$72.3 \pm 6.3$ n = 4

Tab. 2.5.: Der relative Anteil der Nauplien an der Gesamtindividuenzahl.  $\bar{x} \pm SD$ , n = Anzahl der Stationen

Schicht	Rotes Meer	Golf von Aden
0 - 25 m	$25.6 \pm 8.8$ % n = 12	$16.3 \pm 4.0$ % n = 4
25 - 50	$18.7 \pm 6.2$ n = 12	$17.0 \pm 2.5$ n = 4
50 - 100	$26.6 \pm 6.7$ n = 11	$20.7 \pm 2.9$ n = 3
100 - 200	$28.2 \pm 7.7$ n = 12	$25.0 \pm 3.5$ n = 4
200 - 500	$13.1 \pm 3.2$ n = 11	$20.3 \pm 4.9$ n = 4

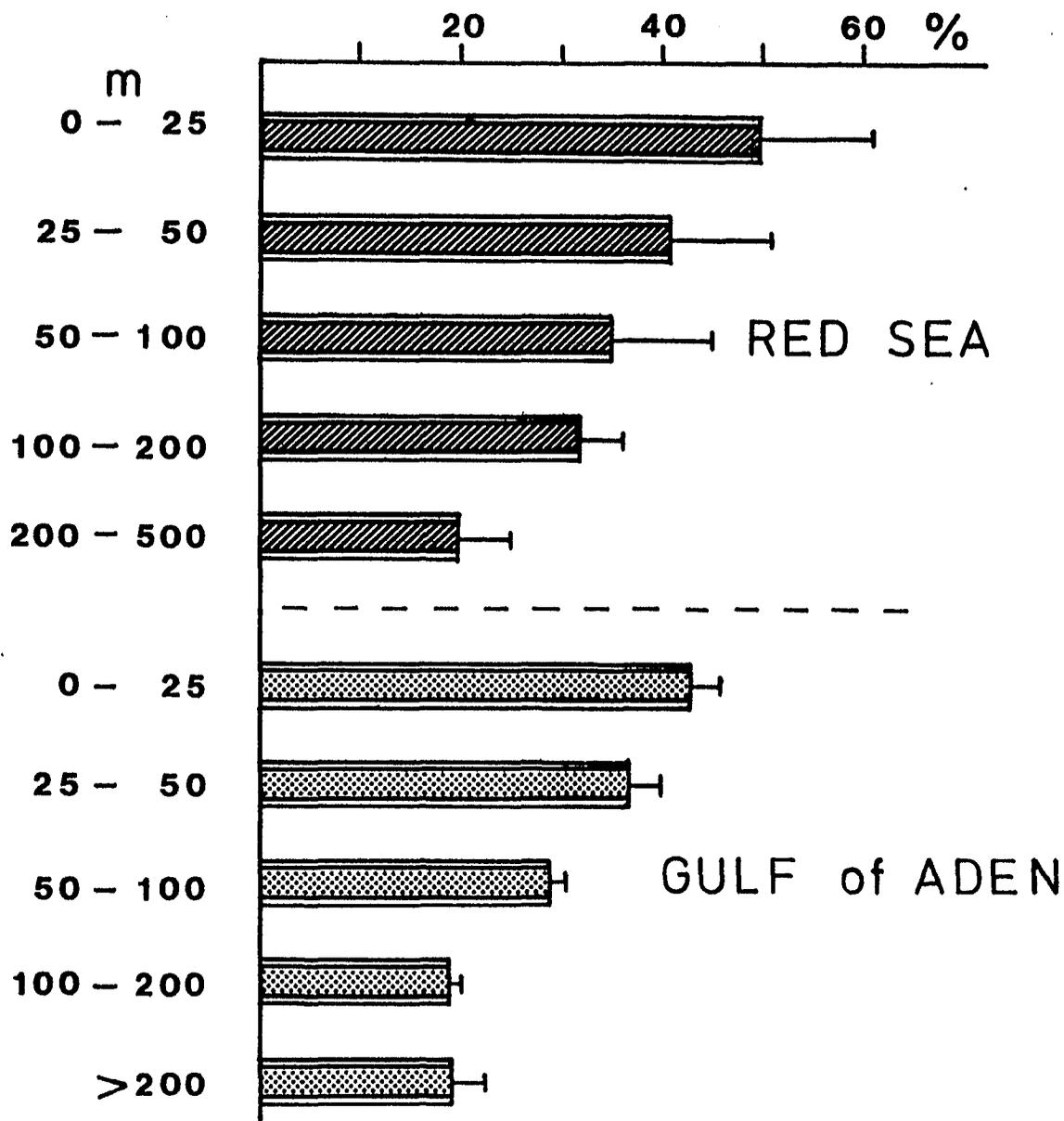


Abb. 2.10: Die relative Bedeutung (%) der calaniden Copepoden in den einzelnen Tiefenstufen des Roten Meeres und des Golfes von Aden (Individuenzahlen). Stationsmittel mit Standardabweichungen.

Unter den Calaniden der oberen 200 m fanden sich in erster Linie Undinula spp., Calocalanus spp., Clausocalanus spp., einige Acartia spp. und Candacia spp., die allerdings sehr selten in den oberen 50 m beobachtet wurden. Demhingegen dominierten in der Tiefe unterhalb 200 m Haloptilus spp. (in geringen Zahlen hin und wieder bereits in der Schicht 100 - 200 m), Rhincalanus nasutus und Pleuromamma cf. indica. Diese großen Arten sind es auch, die in Abb. 2.9 die großen Thoracallängen aufweisen.

Unter den Cyclopoiden traten Oithona spp. bzw. Paroithona spp. besonders in den oberen Schichten auf, es fanden sich aber auch viele Oncaea spp., die mit zunehmender Tiefe an Bedeutung gewannen. Andere Gattungen, wie z. B. Corycaeus spp., Sapphirina spp., Clytemnestra spp. und Lubbockia spp. traten nur in geringen Individuenzahlen auf.

Der Großteil der Harpacticiden wurde von Microsetella spp. gebildet. Macrosetella gracilis wurde konstant gefunden, interessanterweise aber fast nur in der Tiefenstufe 200 - 500 m, und auch nur in kleinen Zahlen ( $1 - 4 \text{ Ind. m}^{-3}$ , Ausnahme: Station 151 mit  $12 \text{ Ind. m}^{-3}$ ).

In den einzelnen Größenfraktionen fanden sich Vertreter aller Copepodengruppen, doch war der relative Anteil der Calaniden in der Klasse  $> 500 \mu\text{m}$  größer als der der Cyclopoiden und Harpacticiden, die dagegen in der Fraktion  $100 - 300 \mu\text{m}$  dominierten.

Die zweitwichtigste Zooplanktongruppe in den Fängen waren die Copepodennauplien, die sich naturgemäß zum überwiegenden Teil auf die Größenkategorie  $100 - 300 \mu\text{m}$  beschränkten. Sie trugen in den oberen 200 m des Roten Meeres mit im Mittel  $25 \pm 8 \%$  ( $n = 47$ ) zur Gesamtindividuenzahl bei. In der Tiefe dagegen lag ihr Anteil aber nur noch bei  $13 \pm 3 \%$  ( $n = 11$ ). Im Golf von Aden wurden keine Unterschiede innerhalb der fünf untersuchten Wasserschichten gefunden, und das Mittel für den Tiefenbereich  $0 - 500 \text{ m}$  betrug  $20 \pm 5 \%$  ( $n = 19$ , siehe Tab. 2.5.). Insgesamt machten also in beiden Meeresregionen die Copepoden und ihre Jugendstadien, Copepodite und Nauplien,  $80 - 90 \%$  aller vorgefundenen Zooplankter aus.

Entsprechend dieser Anteile traten die Vertreter der meisten anderen Zooplankter mehr oder minder vereinzelt auf, wobei die größte Diversität in der Fraktion  $> 500 \mu\text{m}$  herrschte. Als besonders erwähnenswerte Gruppe traten die **Appendicularien** an jeder Station und in jeder Tiefe bis 200 m auf. Ihre Anzahl schwankte im Roten Meer an den Stationen 66 - 97 (nördlich von  $22^\circ \text{N}$ ) zwischen 4 900 und 10 700 Ind.  $\text{m}^{-2}$  (siehe Tab. 2.6), an den übrigen Stationen im Roten Meer fanden sich 11 100 - 43 000 Tiere  $\text{m}^{-2}$ . In der Regel waren knapp 90 % dieser Appendicularien auf die oberen 100 m beschränkt, wobei in einzelnen Schichten sehr hohe Abundanzen auftraten. So wurden z. B. in der Tiefenstufe 0 - 25 m der Station 108 mehr als 520, zwischen 25 und 50 m der Station 121 sogar 645 Appendicularien pro Kubikmeter gezählt.

Tab. 2.6.: Anzahl der gefundenen Appendicularien in den oberen 200 m (= Gesamtzahl) und den oberen 100 m.

Station	0 - 200 m (Ind. $\text{m}^{-2}$ )	0 - 100 m (Ind $\text{m}^{-2}$ )
Rotes Meer		
66	4 925	3425
81	10 675	9525
86	10 650	9350
91	9 075	9075
97	11 100	8800
108	29 025	24 275
121	43 100	34 900
137	16 825	16 825
151	16 400	14 000
165	18 525	15 825
180	32 700	31 000
189	16 800	14 000
Golf von Aden		
246	12 475	12 475
255	64 350	64 150
269	24 175	23 975
274	67 625	65 525

An den fünf Stationen nördlich von 22° N betrug die mittlere Abundanz in den oberen 100 m 80 Ind. m<sup>-3</sup>, an den anderen Stationen dagegen 220 Ind. m<sup>-3</sup>.

Im Golf von Aden wurden bis zu 67 600 Individuen pro m<sup>2</sup> gefunden. Die höchste Abundanz trat mit 1802 Ind. m<sup>-3</sup> in den oberen 25 m der Station 274 auf, so daß die Appendicularien in dieser Schicht 11 % aller Organismen stellten.

In der Wasserschicht unterhalb 200 m wurden demhingegen nie Appendicularien gefunden.

In z. T. großen Zahlen traten daneben auch verschiedene Larvenformen auf. Im Roten Meer beschränkte sich dies auf Molluskenlarven, die aber nur an einigen Stationen hohe Abundanzen erreichten (mehr als 500 Ind. m<sup>-3</sup>). Dagegen fanden sich viele Larven im Golf von Aden (Mollusken-, Echinodermen-, Polychaeten- und ältere Crustaceenlarven), deren Abundanzen teilweise 3000 Ind. m<sup>-3</sup> überschritten.

Die bisherigen Ausführungen über die "anderen Zooplanktongruppen" beschränkten sich auf die oberen 200 m. In der darunterliegenden Tiefenschicht setzte sich das "Nicht-Copepoden-Plankton" z. T. völlig anders zusammen. Zwar wurden in beiden Wasserkörpern z. B. Chaetognathen und Hydromedusen gefunden, doch zeigten sich in der Tiefe zumindest andere Chaetognathenarten. Dazu kamen kleinere Siphonophoren (meist Calyphorida), verschiedene pelagische Mollusken (juvenile Limacina spp., Cavolinia longirostris, Creseis acicula, Creseis virgula f. conica, Peraclis reticulata und kleine Atlanta spp.), und Polychaeten (Tomopteris spp.). Innerhalb der Crustaceenfauna traten Euphausiden, hyperiide Amphipoden und Ostracoden (meist Cypridinidae) auf.

All diese Gruppen wurden nicht bzw. kaum in den oberen 200 m gefunden, wobei aber in der Schicht 100 - 200 m an verschiedenen Stationen schon vereinzelte Vertreter der Tiefenfauna angetroffen wurden. Insgesamt waren die meisten Tiere in der Tiefenschicht wesentlich größer als die der oberen 200 m, was sich ja auch in den mittleren Individualgewichten der Tab. 2.3. widerspiegelt.

## Diskussion

Die Ergebnisse haben gezeigt, daß bezüglich der Zooplanktonbestände in den Sudanesischen Gewässern des Roten Meeres zwei Stationsgruppen unterschieden werden müssen: Nördlich des 22. Breitengrades sind die Abundanzen und Biomassen deutlich niedriger als südlich dieser Grenze.

Dieses Verteilungsmuster spiegelt möglicherweise Differenzen in der räumlich mesoskaligen Hydrographie des Untersuchungsgebietes wider. Stellt z. B. Morcos (1970) das Strömungssystem des Roten Meeres noch als vorwiegend Achsenparallele Nord- bzw. Südströmungen dar, so zeigten neuere Untersuchungen (Baudner 1986, Quadfasel, pers. Mitt.), daß im zentralen Roten Meer eine Reihe von Wirbelstrukturen, sowohl zyklonalen als auch anti-zyklonalen Drehsinns vorhanden sind, die möglicherweise durch Rotationen des Windfeldes erzeugt werden. Ein antizyklonaler Wirbel existierte mit gewisser Wahrscheinlichkeit während unserer Expedition im Gebiet nördlich von 22° N (Pillen 1989).

Es darf als bekannt vorausgesetzt werden, daß es im Zentrum solcher Wirbel zu einer dynamisch erzeugten Tiefenverlagerung der Isopycnen kommt, so daß die nährstoffverarmte Deckschicht besonders tief ausgebildet ist. Weiter folgt aus diesen Bedingungen eine durch Nährstoffarmut verursachte geringere Produktionsleistung der Phytoplankter, die sich letztendlich auch in geringeren Zooplanktonbeständen ausdrückt.

Leider ist der Datensatz für das unter Diskussion stehende Gebiet in dieser Beziehung nicht sehr aussagekräftig. Die Daten aus Verch et al. (1989) zeigen zwar in der Tat an einer Reihe von Stationen dieses Gebietes nährstoffarme Bedingungen in den oberen 100 - 150 m der Wassersäule, doch finden sich solche Verhältnisse auch an manchen Stationen des Gebietes südlich von 22° N, also dort, wo höhere Zooplanktobestände gefunden wurden. Im Gegensatz dazu wurden erhöhte Nährstoffgehalte bereits ab etwa 70 m Wassertiefe an einigen Stationen im vermuteten Wirbelgebiet gefunden. Die Daten zur Primärproduktion (Moigis in Lenz et al. 1988) sind für eine adäquate Interpretation in diesem Gebiet zu lückenhaft, liegen aber im unteren Bereich der im Roten Meer

beobachteten Spannbreite. Die Chlorophyll a - Werte sind dagegen vergleichsweise hoch (Pillen 1989).

Die hier dargestellten Verhältnisse lassen sich also für den Zeitraum der Expedition nur schwer mit dem Bild eines besonders unproduktiven antizyklonalen Wirbels zur Deckung bringen. Andererseits mögen die niedrigen Zooplanktonbestände die zeitlich längerskaligen - gewissermaßen die mittleren - Bedingungen in dieser Region widerspiegeln. Sollte ein antizyklonaler Wirbel in dem betreffenden Gebiet über längere Zeiträume wirklich existieren, oder sollte es häufiger zur Neubildung solcher Strukturen kommen, so ist anzunehmen, daß besonders oligotrophe Bedingungen während der meisten Zeit (des Jahres?) typisch sind. Letztere lassen dann nur den Aufbau und den Unterhalt einer geringen Zooplanktonpopulation zu.

Letztendlich muß diese Frage hier als unbeantwortet bzw. als unbeantwortbar offen gelassen werden, da lediglich längerfristige Bestandsanalysen und hydrographische Aufnahmen ein konsistentes Bild der Zooplanktodynamik und deren Interpretation zulassen.

Die im Vergleich zum Roten Meer höheren Zooplanktonbestände im Golf von Aden lassen sich mit größerer Wahrscheinlichkeit auf eine insgesamt höhere Produktivität in diesem Gebiet zurückführen. Zwar zeigten die aktuellen <sup>14</sup>C Assimilationsraten im Golf von Aden keine höheren Werte als im Roten Meer (Moigis in Lenz et al. 1988), doch läßt die Nährstoffsituation auf längere Sicht bessere Produktionsbedingungen erwarten. Es sei an die Abb. E.8 in der "Einführung in das Untersuchungsgebiet" erinnert, die Nährstoffprofile für die beiden Meeresgebiete darstellt. Im Golf von Aden waren in den oberen Wasserschichten zwar niedrige, jedoch insgesamt höhere Werte als im Roten Meer vorhanden. Als wichtiger ist aber die beobachtete flachere Lage der Nutrikline im Golf von Aden (30 - 50 m gegenüber 80 - 100 m im Roten Meer) zu werten, wodurch im unteren Bereich der euphotischen Zone bereits erhöhte Gehalte an Nitrat und Phosphat vorhanden waren.

Mit diesem Muster steigt die Wahrscheinlichkeit, daß im unteren Bereich der euphotischen Zone - längerfristig gesehen - eine höhere Primärproduktion als im Roten Meer vorhanden ist. Darü-

berhinaus dürfte eine flache Lage der Nutrikline eher und häufiger dazu führen, daß Schübe "neuer" Nährstoffe in die untere euphotische Zone transportiert werden, so daß im Golf von Aden des öfteren mit intermittierenden Phasen "neuer" Produktion gerechnet werden darf. Solche Ereignisse ziehen sehr schnell einen Anstieg der Produktivität sowie der Phyto- und Zooplanktonbiomassen nach sich (Cowles et al. 1987, Hitchcock et al. 1987).

Angaben zur Primärproduktion im Golf von Aden schwanken mit  $0.2 - 1.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  sehr stark, liegen aber allgemein höher als im Roten Meer (Petzold 1986, siehe auch Abb. E.11). Für unsere Expedition ermittelte außerdem Pillen (1989) im Golf von Aden höhere Gehalte an partikulärem organischen Kohlenstoff als im zentralen Roten Meer, wohingegen sich der Chlorophyll a - Gehalt zwischen den beiden Gebieten nicht unterschied. Demhingegen fand Petzold (1986) im Golf von Aden höhere Konzentrationen dieses Pflanzenpigments als im Roten Meer, und Shimkus und Trimonis (1983) maßen höhere Schwebstoffgehalte im Golf von Aden (allerdings unterschieden sie nicht zwischen den anorganischen und organischen Anteilen). All diese Beobachtungen lassen auf häufigere Episoden höherer Produktivität schließen, die sich auch in höheren Zooplanktonbeständen widerspiegelt.

Allerdings dürfen die hier präsentierten Werte nur als punktuelle Bestimmungen angesehen werden, da in beiden Meeresgebieten saisonale Bestandsschwankungen auftreten. So zeigen sich im Golf von Aden nach Gapishko (1971) Bestandsmaxima im März und September, wobei jedoch der Zeitraum Dezember bis Februar nicht erfasst ist. Insgesamt wurden Werte zwischen 200 und 749 mg Naßgewicht  $\text{m}^{-3}$  in den oberen 100 m der Wassersäule festgestellt. Dies entspricht 20 - 74  $\text{g m}^{-2}$ , oder umgerechnet 4 - 15 g Trockenpro  $\text{m}^2$  (unter der Annahme, daß das Trockengewicht 20 % des Naßgewichtes ausmacht: Omori 1969). Im Vergleich dazu erscheinen unsere Werte für die oberen 100 m sehr niedrig ( $1.4 - 2.5 \text{ g m}^{-2}$ ). Dies mag sich aber aus den unterschiedlichen Methoden zur Biomassebestimmung herleiten. Die Abundanzen lagen nämlich nach der zitierten Arbeit zwischen  $0.44$  und  $1.07 \times 10^6$  Individuen  $\text{m}^{-2}$ , unsere Werte dagegen variierten zwischen  $0.53$  und  $0.99 \times 10^6$  Ind.  $\text{m}^{-2}$  mit einem Stationsmittel von  $0.83 \times 10^6$

Ind.  $m^{-2}$ , so daß unsere Daten nun im oberen Bereich der genannten Spanne liegen.

Nach der Zusammenstellung in Weikert (1987) ist im Roten Meer das Biomasse - Datenmaterial ausgesprochen lückenhaft. Hinzu kommt, daß eindeutige Aussagen durch die Verwendung verschiedener Netz - Maschenweiten, verschiedener Biomasseparameter sowie durch die geographischen Gradienten erschwert werden. Es liegt auch noch kein voller Jahresgang der Zooplankton - Entwicklung vor, so daß bezüglich der Saisonalität nur gemutmaßt werden kann.

Nimmt man an, daß Zooplanktonmaxima auf Phasen erhöhter Primärproduktion folgen, so wäre mit solchen Maxima nach Weikert (1987) und Dowidar (1983) im zentralen Roten Meer im Winter und im Spätsommer zu rechnen. Nach Shaikh et al. (1986) wurden Maxima der Primärproduktion im Februar und im Juli - August beobachtet, in deren Gefolge höhere Zooplanktonbestände erwartet werden können. Dies passt auch zu den Angaben der oben zitierten Arbeiten. Allerdings sind diese mit einer gewissen Vorsicht zu interpretieren, da die Artzusammensetzung der Primärproduzenten eine Rolle spielen könnte. So wurden die Phytoplanktonbestände im Februar durch Diatomeen, im Sommer aber durch Cyanobakterien (Trichodesmium spp. = Oscillatoria spp.) dominiert. Letztere sind aber für die meisten Zooplankter keine adäquate Nahrung. Eine Ausnahme bildet lediglich der Harpacticide Macrosetella gracilis, der in und von diesen Cyanobakterien lebt (Roman 1978, Björnberg 1965) und hohe Abundanzen aufbauen kann (Böttger - Schnack und Schnack 1989). Insofern darf vermutet werden, daß ein nicht unerheblicher Teil der sommerlichen Primärproduktion nicht direkt, sondern nur über die (hier simplifizierte) Freßkette Oscillatoria - Macrosetella - Räuber, der Zooplanktongemeinschaft zu Gute kommt.

Zum Abschluß der Erörterungen über die Zooplanktonbestände der oberflächennahen Schichten wollen wir in Tab. 2.7 einen Überblick über den Größenbereich der Zooplanktonbiomasse im Roten Meer, im Golf von Aden und in anderen tropischen bzw. subtropischen Meeresregionen geben. Es wird deutlich, daß die Bestände im Roten Meer offenbar nicht grundsätzlich unter jenen der anderen Gebiete liegen, was aber nichts über spezielle Situationen aussagt.

Tab. 2.7: Vergleich der Zooplanktonbiomasse (Trockengewicht) im Epipelagial des Roten Meeres, des Golfes von Aden und anderen tropischen bzw. subtropischen Regionen.

Region	Biomasse (mg m <sup>-3</sup> )	Tiefenbereich (m)	Maschenweite (µm)	Quelle
<u>Rotes Meer</u>				
Nördlich und zentral	8 - 23 <sup>+</sup>	0 - 100	65	1
" "	9 - 12 <sup>+</sup>	0 - 100	330	1
" "	9 - 10 <sup>+</sup>	0 - 100	300	2
Gesamt	10 - 21 <sup>+</sup>	0 - 100	330	3
Zentral und südlich	9 - 18 <sup>+</sup>	0 - 100	300	4
Zentral	5 - 18	0 - 100	100	5
Zentral	3 - 21 <sup>*</sup>	0 - (50 - 80)	100	5
<u>Golf von Aden</u>				
	40 - 148 <sup>+</sup>	0 - 100	?	6
	6 - 18	0 - 200	330	7
	14 - 24	0 - 100	100	5
	22 - 30 <sup>*</sup>	0 - (57 - 63)	100	5
<u>Indischer Ozean (Arabisches Meer)</u>				
Afrikanische Seite	3 - 17	0 - 200	330	7
Zentralregion	2 - 9	0 - 200	330	7
Zentralregion	4 - 20 <sup>#</sup>	0 - 200	330	8
Indische Seite	6 - 23	0 - 200	330	7
NW - Indien	17 - 34	0 - 200	330	7

Atlantik

Sargasso See	1 - 5	0 - 100	366	9
Sargasso See	10 - 20 <sup>+</sup>	0 - 100	170	10
Sargasso See	10 - 60 <sup>*</sup>	0 - 60	64	11
Sargasso See	9 - 42 <sup>*</sup>	0 - 60	333	11
Westafrika	2 - 9 <sup>*</sup>	0 - (37 - 56)	100	12
Bei Teneriffa	6 - 22	0 - 100	200	13

Mittelmeer

Adria	7 - 19	0 - 50	180 - 250	14
Westl. Mittelmeer	2 - 23 <sup>*</sup>	0 - (60 - 200)	160 - 200	15

Konversionen: <sup>+</sup> Trockengewicht = 0.2 x Naßgewicht, <sup>\*</sup> Trockengewicht = 2.5 x C- Gewicht,  
<sup>#</sup> Trockengewicht = 0.2 x Verdrängungsvolumen (spez. Gewicht von 1 angenommen).

Quellen : 1 = Gordeyeva in Weikert (1987), 2 = Weikert in Weikert (1987), 3 = Delalo in Weikert (1987), 4 = Beckmann (1984), 5 = diese Arbeit, 6 = Gapishko (1971), 7= Krey et al. (1971), 8 = Madhupratap (1983), 9 = Menzel und Ryther (1960), 10 = Kanaeva in Bé et al. 1971, 11 = Roman et al. (1981), 12 = Schneider und Lenz (1987), nur Daten außerhalb der Auftriebsregion verwendet, 13 = Santamaria et al. (1989), 14 = Benović et al. (1984), 15 = Estrada et al. (1985).

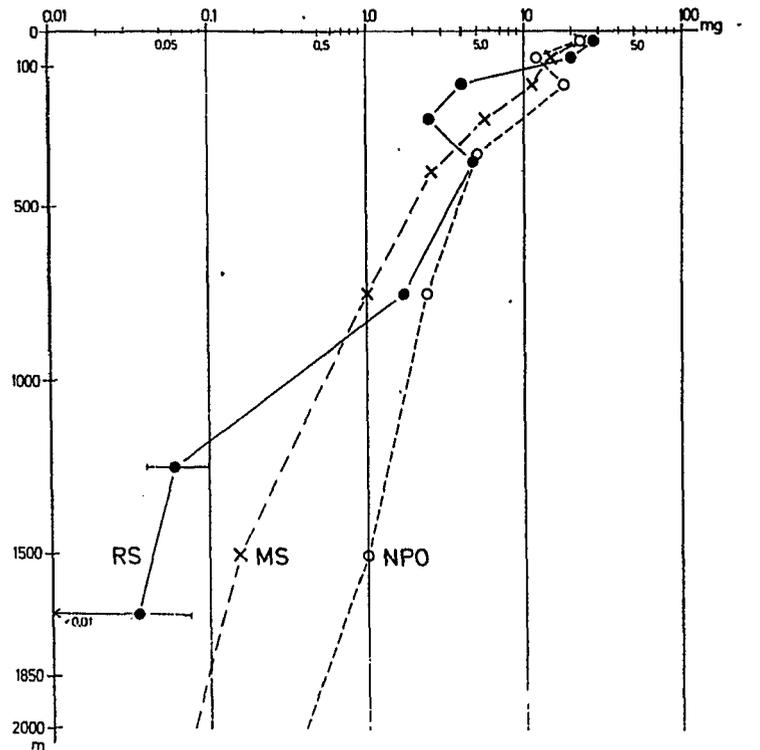
In vertikaler Richtung zeigten unsere Ergebnisse eine sehr starke Abnahme der Individuenzahlen und der Biomasse mit zunehmender Tiefe. Dieses Muster wurde vor unserer Expedition bereits von Weikert (1982) und Böttger (1987) für das Rote Meer beschrieben, und allgemein gilt dieses Faktum für alle Meeresregionen. Die Tiefenabhängigkeit der Biomasse kann als Exponentialfunktion beschrieben werden (Estrada et al. 1985, aber basierend auf Vinogradov 1970):

$$B_z = B_0 \cdot e^{-kz}$$

mit  $B_z$  = Biomasse in der Tiefe  $z$  (m),  $B_0$  = Oberflächenbiomasse,  $k$  = Abnahmekoeffizient.

Der Abnahmekoeffizient entscheidet somit über das Maß der Zooplanktonreduktion mit ansteigender Wassertiefe. Estrada et al. 1985 stellen dar, daß dieser Koeffizient im Mittelmeer höher als im Kanarenstrom ist, so daß in einer bestimmten Tiefe im Mittelmeer die Biomasse relativ niedriger als im Kanarenstrom ist. Dies dürfte nun in verstärktem Maß für das Rote Meer gelten, denn Weikert (1982) kommt zu dem Schluß, daß die tieferen Regionen dieses Meeres deutlich niedrigere Biomassen aufweisen als andere Meere in entsprechender Tiefe. Dies ist in Abb. 2.11, die Weikert (1982) entnommen ist, dargestellt. Man erkennt deutlich, daß die Naßgewichtsbiomasse in Tiefen über 1000 m im Roten Meer deutlich unter denen des Nordpazifischen Ozeans und des Mittelmeeres liegt. Auch der in Tab. 2.8 wiedergegebene Vergleich zwischen der Sargasso-See und dem Roten Meer kann als Indiz für die generelle Planktonarmut der tieferen Wasserschichten des Roten Meeres angeführt werden. Die Tabelle wurde im Prinzip ebenfalls aus Weikert (1982) übernommen, doch haben wir die dort aufgeführten Abundanzen in Prozentzahlen der Abundanz der oberen Schicht angegeben. Dadurch werden die Unterschiede auf den ersten Blick deutlich. Die Kurven der Abb. 2.11, aber auch die Tabelle legen den Schluß nahe, daß im Roten Meer ein besonders hoher Abnahmekoeffizient  $k$  zu finden ist, obwohl explizit keine Angaben über ihn vorliegen.

Abb. 2.11.: Abnahme der Naßgewichtsbiomasse im Roten Meer (RS), im Mittelmeer (MS) und im Nordpazifischen Ozean (NPO). Aus Weikert 1982



Tab. 2.8: Die relativen Anteile der Individuen in den tiefen Schichten des Roten Meeres und der Sargasso See. Nach Weikert (1982), Abundanzen der Schicht 0 - 500 m auf 100 % normiert.

Tiefenstufe	Rotes Meer	Sargasso See
0 - 500 m	100.0 %	100.0 %
500 - 1000	11.3	13.0
1000 - 1500	0.9	5.3
1500 - 2000	0.3	2.6

Den Grund für dieses Phänomen sieht Weikert (1982, 1987) in der vermutlich durch den einzigartig warmen Wasserkörper des Roten Meeres erzeugten hohen Respiration der Zooplankter. Darüberhinaus vermutet er einen schnellen bakteriellen Abbau des aus der euphotischen Zone heraussinkenden Materials, so daß den metabolischen Bedürfnissen nur ein vergleichsweise geringes Nahrungsangebot gegenübersteht. Leider fehlten bisher Respirationmessungen am Zooplankton des Roten Meeres völlig. Dies betrifft sowohl die oberflächennahen als auch die tieferen Schichten. Im Ergebnisteil 3 präsentieren wir Respirationsdaten für das Zooplankton der oberen 200 m, doch wurden keine Messungen an den Organismen aus der Schicht 200 - 500 m durchgeführt. Wir wollen nun aber an dieser Stelle - und im Vorgriff auf die Thematik des nächsten Abschnitts - für diese Organismen eine grobe Abschätzung der gewichtsspezifischen Respirationsraten versuchen.

Grundlage hierfür bilden die an den einzelnen Stationen ermittelten Tiergewichte, deren Stationsmittel in Tab. 2.3 wiedergegeben sind. Für jede Größenklasse wurde die Respiration eines Zooplankters nach folgender Gleichung berechnet:

$$\ln \mu 10_2 \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1} = - 0.2512 + \ln 0.7886 \mu\text{g TG} + 0.049 \text{ T}^\circ\text{C}$$

(Ikeda 1985)

mit:  $\mu\text{g TG}$  = Trockengewicht des Zooplankters

$\text{T}^\circ\text{C}$  = in-situ Temperatur (nach Verch et al. 1989)

Anschließend wurden die jeweiligen Respirationswerte mit der Individuenzahl multipliziert, und die Ergebnisse für die drei Größenklassen addiert. Division der Gesamtrespiration durch die Gesamtbiomasse ergab die mittlere gewichtsspezifische Respiration der Gemeinschaft.

Es muß aber bedacht werden, daß in der Schicht 200 - 500 m deutlich geringere Sauerstoffspannungen als in Oberflächennähe vorhanden sind, die sich mit großer Wahrscheinlichkeit in niedrigeren Respirationen ausdrücken (Ikeda 1977 b, siehe auch Abb. 3.4 im nächsten Kapitel). Da obige Gleichung aus Meßdaten epipelag-

Tab. 2.9: Abgeschätze gewichtsspezifische Respiration und Kohlenstoffumsätze der Zooplanktongemeinschaft in der Schicht 200 - 500 m (näheres siehe Text)

Station	mg O <sub>2</sub> mg TG <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	mg O <sub>2</sub> mg C <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	mg C mg C <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>
<u>Rotes Meer</u>			
66	0.092	0.23	0.069
81	0.084	0.21	0.062
86	0.096	0.24	0.072
91	0.091	0.23	0.069
108	0.094	0.24	0.071
121	0.104	0.26	0.078
137	0.088	0.22	0.067
151	0.101	0.25	0.075
165	0.097	0.24	0.071
180	0.099	0.25	0.074
189	0.090	0.23	0.068
x ± SD	0.094 ± 0.006	0.24 ± 0.01	0.071 ± 0.004
<u>Golf von Aden</u>			
246	0.068	0.17	0.051
255	0.072	0.18	0.055
269	0.066	0.17	0.052
274	0.076	0.19	0.057
x ± SD	0.071 ± 0.004	0.18 ± 0.01	0.054 ± 0.003

gischer Zooplankter gewonnen wurde, verminderten wir die Ergebnisse um 50 %, um so den niedrigeren Sauerstoffkonzentrationen gerecht zu werden. Darüberhinaus wurden die Ergebnisse auch auf Kohlenstoffwerte umgerechnet, wobei ein RQ von 0.8 und der Kohlenstoffanteil an der Biomasse mit 40 % angenommen wurde. Die Ergebnisse der Kalkulationen sind in Tab. 2.9 aufgelistet.

Die Kalkulation ergibt, daß der Kohlenstoffumsatz im Roten Meer bei rund 7 %  $d^{-1}$  lag ( $mgC\ mgC^{-1}\ d^{-1} \times 100$ ), während er im Golf von Aden 5.4 %  $d^{-1}$  erreichte. Dieser Unterschied dürfte in erster Linie aus der Temperaturdifferenz zwischen beiden Meeresgebieten resultieren, da im Golf von Aden die Temperaturen in der Wasserschicht tiefer als 200 m zwischen 14 und 16° C lagen, im Roten Meer aber bei 21 - 22° C.

Die folgende Tabelle 2.10 vergleicht nun diese Werte mit solchen, die sich aus den Respirationsmessungen mesopelagisch lebender Organismen kalifornischer Gewässer ergeben (Umrechnung mit den schon mehrfach angegebenen Faktoren).

Die Messungen in den kalifornischen Gewässern wurden meist bei 4 - 6° C durchgeführt, und das Ergebnis der Umrechnungen zeigt, daß der C-turnover deutlich niedriger als im Roten Meer und im Golf von Aden ist. Interessant ist dabei eine Messung an dem Copepoden Labidocera sp., die bei 17° C durchgeführt wurde. Der Umsatz dieser Copepoden betrug 0.064  $mgC\ mgC^{-1}\ d^{-1}$  (oberer Extremwert bei Childress 1975 in Tab. 2.10) = 6.4 %  $C\ d^{-1}$ . Dieser Werte bei 17° C liegt nun - genau wie die Temperatur - zwischen jenen des Golfes von Aden und des Roten Meeres, und kann als Indiz für die Bedeutung der in-situ Temperatur für den Metabolismus des mesopelagialen Zooplanktons angesehen werden.

Der in der Tabelle durchgeführte Vergleich läßt die von Weikert (1982, 1987) geäußerte Hypothese als stichhaltig erscheinen, was aus theoretischen Erwägungen (warmer Tiefenwasserkörper) ja auch eigentlich zu erwarten ist.

Allerdings muß solch ein Vergleich, wie er in der genannten Tabelle durchgeführt wurde, mit gewisser Vorsicht interpretiert werden. Erstens handelt es sich bei unseren Daten um berechnete Werte, deren Abweichung von gemessenen Raten nicht zu überschauen ist. Zweitens entstammen die Organismen nicht den gleichen

Tab. 2.10: Kohlenstoffumsatz ( $\text{mgC mgC}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) mesopelagisch lebender Zooplankter in kalifornischen Gewässern, im Roten Meer und im Golf von Aden.  $\bar{x}$  = Mittelwert,  $n$  = Anzahl der verwendeten Daten (Mittelwerte), in Klammern die Anzahl der Messungen.

<u>Bereich</u>	<u>x</u>	<u>n</u>	<u>Quelle</u>
<u>Kalifornien</u>			
0.007 - 0.017	0.014 <sup>a</sup>	1 ( 19)	Childress 1971
0.002 - 0.011	0.005 <sup>b</sup>	1 ( 53)	Childress 1971
0.001 - 0.064	0.009	27 (152)	Childress 1975
0.003 - 0.013	0.007	13 ( 70)	Quetin et al. 1980
<u>Rotes Meer</u>			
0.062 - 0.078	0.071	1 ( 11)	diese Arbeit
<u>Golf von Aden</u>			
0.051 - 0.057	0.054	1 ( 4)	diese Arbeit

<sup>a</sup> 0 - 400 m, <sup>b</sup> 400 - 900 m

Tiefenbereichen: Die der kalifornischen Gewässer wurden aus größeren Wassertiefen als in unserem Untersuchungsgebiet gefangen. Drittens sind die Tiere der Untersuchungen von Childress (1971, 1975) und Quetin et al. (1980) meist deutlich größer als die des Roten Meeres und des Golfes von Aden, so daß niedrigere Umsatzraten lediglich aus den Gewichtsunterschieden resultieren könnten. Allerdings ist der Unterschied in den Umsatzraten zwischen den in dem kalten kalifornischen Mesopelagial lebenden

Zooplanktern und denen des Roten Meere so groß, daß selbst eine Verdrei- oder Vervierfachung der Werte aus dem erstgenannten Gebiet noch zu Unterschieden in den Raten führen würde.

Es wäre daher wünschenswert, zu diesem Komplex Meßdaten aus dem Roten Meer, dem Golf von Aden und auch dem Mittelmeer zu erhalten, die eine vergleichende Interpretation zwischen den Bedingungen in verschiedenen Meeresgebieten ermöglichen würden.

Als dritter wesentlicher Aspekt der Zooplanktongemeinschaft stellte sich ihre Größenzusammensetzung dar. Böttger (1987) betont in ihrer Arbeit die Bedeutung der kleinen Organismen, wobei besonders in der von ihr untersuchten Größenklasse unter 400  $\mu\text{m}$  der Hauptbestand der Cyclopiden in Erscheinung trat. Auch die dargelegten Ergebnisse demonstrierten das starke Überwiegen der Fraktion  $\leq 500 \mu\text{m}$  bei den Individuenzahlen, wobei wiederum - in Ergänzung der Ergebnisse von Böttger (1987) - die Klasse 100 - 300  $\mu\text{m}$  dominierte.

Wir haben versucht, die Angaben der relativen Bedeutung der einzelnen untersuchten Größenklassen nach unseren Ergebnissen und jenen von Böttger (1987) zu einem einheitlichen Bild für die oberen 500 m des Roten Meeres zusammenzufügen (Abb. 2.12). Dabei wurden die Kategorien  $\leq 400 \mu\text{m}$  und  $\leq 500 \mu\text{m}$  als einheitliche Größenklasse aufgefasst ( $\leq 500 \mu\text{m}$ ), wobei diese als Untergruppierung die Fraktion 100 - 300  $\mu\text{m}$  enthält. Die Darstellung 2.12 läßt eine Treppenstruktur erkennen, wobei rund 55 % aller Tiere im Bereich 100 - 300  $\mu\text{m}$  vorkommen, und knapp 70 % aller Zooplankter kleiner als 500  $\mu\text{m}$  sind. Mehr als 97 % aller Organismen finden sich im Größenbereich 100 - 1200  $\mu\text{m}$ , und lediglich runde drei Prozent überschreiten diese Größengrenze.

Die dargestellten Verhältnisse geben allerdings nur eine grobe Vorstellung von der Größenzusammensetzung des Zooplanktons im Roten Meer. Die Zerlegung der Klasse 500 - 1200  $\mu\text{m}$  in weitere Fraktionen würde zu einem differenzierteren Bild führen. Außerdem muß die Überlappung des Bereichs zwischen 400 und 500  $\mu\text{m}$  gewisse Ungenauigkeiten beinhalten, die sich auch aus der Zusammenbindung zweier Datensätze ergeben dürften, deren Basismaterial während unterschiedlicher Expeditionen gewonnen wurde.

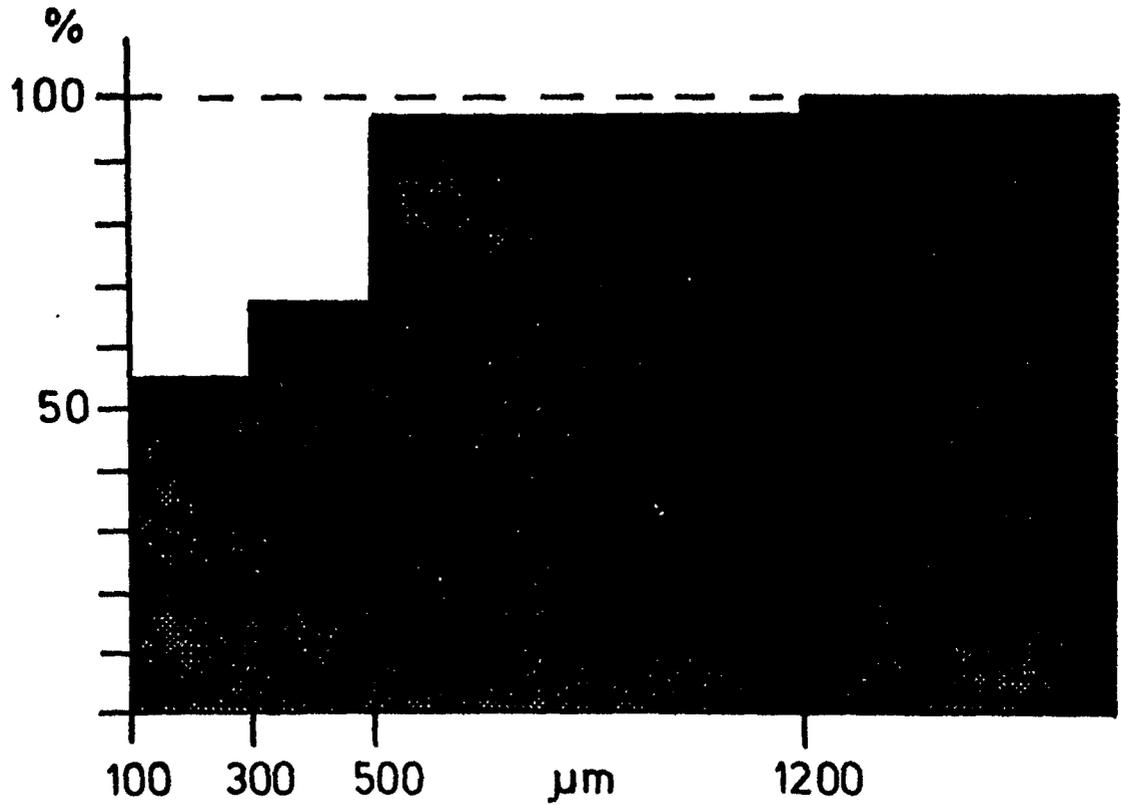


Abb. 2.12: Die relative Bedeutung der einzelnen Größenklassen hinsichtlich der Gesamtabundanz aller Zooplanktonorganismen  $> 100 \mu\text{m}$  in den oberen 500 m des Roten Meeres. Kombiniert nach Daten aus Böttger (1987) und diesem Bericht.

Darüberhinaus gilt die Darstellung für die oberen 500 m des Roten Meeres im Ganzen, so daß die Unterschiede in den einzelnen Wasserschichten keine Berücksichtigung finden (siehe Abb. 2.7). Trotz dieser Nachteile unterstreicht die Darstellung die Bedeutung der sehr kleinen Organismen in diesem Meeresgebiet.

Allerdings sehen die Verhältnisse für die Biomasse anders aus, da hier die Fraktion größer 500  $\mu\text{m}$  den Hauptteil der Gesamtwerte ausmacht. Da Biomassebestimmungen an größenfraktioniertem Zooplankton bisher noch nicht durchgeführt wurden, können weitergehende Aussagen als die im Ergebnisteil präsentierten weder für das Rote Meer noch für den Golf von Aden gemacht werden.

Wie bereits oben kurz angedeutet wurde, erschließt sich bei der Berücksichtigung der kleineren Zooplankton-Größenklassen der Hauptteil der Cyclopoiden- aber auch der Harpacticiden - fauna. Bestandserhebungen mit 300  $\mu\text{m}$ -Netzen (Weikert 1982, Beckmann 1984) ergaben, daß calanoide Copepoden den Hauptteil der gefangenen Organismen ausmachten, wobei die relative Bedeutung dieser Gruppe nach beiden Untersuchungen mit der Tiefe zunahm (48 bis über 60 % aller Zooplankter, Weikert 1982). Die Berücksichtigung der kleineren Zooplanktonkomponenten ändert dieses Bild jedoch grundlegend. Die Verwendung von 100  $\mu\text{m}$ -Netzen läßt die relative Abundanz der Calaniden mit zunehmender Wassertiefe zurückgehen: von 40 - 50 % im Oberflächenbereich bis auf etwas über 20 % in der Schicht 200 - 500 m, bzw. 11 % zwischen 1050 und 1650 m (dieser Bericht, Böttger 1987). Beide Aussagen widersprechen sich jedoch nur scheinbar, da in den Tiefenfängen von Weikert (1982) und Beckmann (1984) die relative Bedeutung der größeren ( $> 300 \mu\text{m}$ ) Cyclopoiden zurückgeht, wohingegen die Zunahme der kleineren Formen diesen Rückgang überkompensiert.

Das Vorherrschen gerade dieser Zooplanktongruppe in der kleinsten Größenfraktion erklärt sich aus der generellen Kleinheit dieser Tiere. Hinzu kommt, daß die meisten Cyclopoiden im Roten Meer kleiner sind als die Individuen derselben Art in anderen Meeresgebieten. Zumindest liegt aber ihre Körperlänge im unteren Bereich der beobachteten Längen-Spannbreiten (Böttger-Schnack et al. 1989). Die Gründe hierfür sind nicht bekannt.

Die cyclopoiden Copepoden spielen in der Biologie des marinen Pelagials eine andere Rolle als die Calaniden. Letztere sind in erster Linie freischwimmende Tiere, die sich filtrierend oder greifend ernähren, wobei das Nahrungsspektrum von Phyto- und Protozooplankton (Sherr et al. 1986 für Protozooplankton) bis zu anderen Zooplanktern reicht. Für die Cyclopoiden hingegen wurde früher eine carnivor-omnivore oder parasitische Lebensweise angenommen (Wickstead 1962), wobei die Ausformung der Mundwerkzeuge ein wichtiges Beurteilungskriterium bildete. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an fecal pellets cyclopoider Copepoden zeigten aber neben Tierteilen auch nicht unerhebliche Mengen an Phytoplanktonüberresten (Turner 1986).

Im Gegensatz zu den Calaniden handelt es sich bei dieser Copepodengruppe nicht um primär freischwimmende Tiere (Ferrari 1975, nach Böttger-Schnack et al. 1988), da sie mit anderen Zooplanktern, vor allem gelatinösen Charakters assoziiert sind. Darüberhinaus zeigen sie eine starke Affinität zu totem, treibenden mucösen Material ("marine snow" im weitesten Sinne). Alldredge (1972) konnte zeigen, daß z. B. Oncaea mediterranea sowohl auf abgeworfenen Appendikularienhäusern anzutreffen ist als auch von ihnen frißt. Nach Hamner et al. (1975) werden häufig Copepoden, allerdings auch andere Zooplankter auf Aggregaten, Freßnetzen von Pteropoden und leeren Appendikularienhäusern angetroffen. Zwar sagen die Autoren nichts über die Natur dieser Copepoden, doch kann es sich nach den persönlichen Mitteilungen von M. Silver nur um Cyclopoide handeln. Silver berichtete anlässlich eines Besuches in Kiel auch, daß die abgeworfenen Häuser der Appendicularien mit cyclopoiden Copepoden geradezu übersät sind (wobei die Absolutmenge natürlich von der Größe der genannten Häuser abhängt). Möglicherweise ernährt sich diese Copepodengruppe weniger dadurch, daß sie das mucöse Material frißt, sondern lediglich das anhaftende bzw. peripher eingebettete Phytoplankton von den Oberflächen "abkratzen" (Fleminger in Hamner et al. 1975). Daneben können sie aber wahrscheinlich auch größere

Phytoplankter und Zooplankter direkt aufnehmen (Turner 1986).

Diese Ausführungen zeigen, daß die Berücksichtigung kleinerer Zooplanktonklassen nicht nur schlicht die Individuenzahl bzw. die Zahl der angetroffenen Arten vermehrt, sondern daß hierdurch eine eigene ökologische Gruppierung in die Betrachtungen eingeführt wird, deren Rolle im Haushalt des marinen Pelagials wir aber noch nicht näher kennen.

### 3. Respiration und Biomasse des Zooplanktons > 100 µm in den oberen 200 m des Roten Meeres und des Golfes von Aden

#### Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden an 11 Stationen im Roten Meer und an 4 Stationen im Golf von Aden durchgeführt (Tab. F.1). Wie bereits im Abschnitt über die "Fragestellung" dargelegt wurde, sind Respirationmessungen an der Zooplanktongemeinschaft des Roten Meeres noch nicht durchgeführt worden. Uns interessierte besonders der Verbrauch in der euphotischen Zone, also derjenigen Schicht, in der der Hauptteil der Primärproduktion geleistet wird. Darüberhinaus sollten Untersuchungen in der darunterliegenden Schicht (bis 200 m Tiefe) Hinweise auf die Verhältnisse im oberen Mesopelagial geben. Neben den Respirationmessungen mussten parallel dazu Bestimmungen der Kohlenstoff - Biomasse durchgeführt werden, damit der Umsatz dieses Elements bestimmt werden konnte.

Aus dieser Fragestellung heraus war vor der Probennahme die Ausdehnung der euphotischen Zone zu ermitteln. Als Untergrenze dieser Schicht diente die 1 % Lichttiefe, die mit einem LI-COR LI-193 SB Quantameter festgestellt wurde.

Die Zooplanktonfänge wurden mit einem Bongo-Netz durchgeführt, das mit einem modifizierten Nansen-Schließmechanismus ausgestattet war. Die Maschenweite betrug 100 µm. Fast an jeder Station wurden zwei Vertikalhols durchgeführt: Einer von der 1 % Lichttiefe bis zur Oberfläche, der andere von 200 m bis zur 1 % Lichttiefe. Die filtrierte Volumina variierten zwischen 12 und 20 m<sup>3</sup> in der euphotischen Zone, bzw. 28 - 37 m<sup>3</sup> im oberen Mesopelagial. Die Hievgeschwindigkeit betrug generell 0.5 m s<sup>-1</sup>. Der Fang des einen Netzbeutels diente der Biomassenbestimmung, der des anderen (mit nicht-filtrierendem Netzbecher) den Respiationsversuchen.

Für die Biomassebestimmung wurden mittels eines Folsom-Teilers

Unterproben zwischen 1/4 und 1/64 des Fanges gewonnen, auf vorgeglühte Whatman GF/C Glasfaserfilter ( $\phi$  2.5 cm) filtriert und anschließend tiefgefroren. Die Kohlenstoff- und Stickstoffanalyse wurde nach der Expedition mit einem Perkin Elmer CHN Analyser, Modell 240 C vorgenommen. Eichungen und Bestimmungen zur Reproduzierbarkeit der Ergebnisse wurden mit Acetanilid ausgeführt. Die Reproduzierbarkeit lag bei  $\pm 0.5$  % (Standardfehler).

Für die Respirationsmessungen wurden für beide Wasserschichten je zwei Unterproben (= Hälfte des Fanges) in  $1.2 \text{ dm}^{-3}$  Glasflaschen überführt, die mit  $0.45 \mu\text{m}$  filtriertem Seewasser gefüllt waren. Als Kontrollen dienten zwei Flaschen ohne Zooplanktonbesatz. Die sechs Flaschen wurden auf die drehbare Scheibe eines Inkubators geklemmt und 3 Stunden im Dunkeln inkubiert. Die Inkubationstemperatur richtete sich nach der gemittelten in-situ Temperatur und wich von dieser höchstens  $\pm 0.5 \text{ C}^\circ$  ab.

Die Bestimmung des Sauerstoffgehaltes erfolgte nach der Winklertitration, wobei am Anfang und am Ende des Versuches je zwei 100 ml Proben analysiert wurden. Die Sauerstoffsättigung lag zu Beginn der Versuche zwischen 96 und 102 % und zwischen 57 und 74 % bei Versuchsende. Die Abweichungen der Versuchsergebnisse zwischen den einzelnen Unterproben betrug im Mittel  $\pm 10$  %.

### Ergebnisse

Die Bestimmungen der Biomasse ergaben, daß der Zooplanktonbestand in der euphotischen Schicht des Roten Meeres zwischen  $1.2$  und  $8.3 \text{ mg C m}^{-3}$  variierte (Tab. 3.1), wobei die niedrigeren Werte im Norden des Untersuchungsgebietes festgestellt wurden. Im Golf von Aden war die Biomasse mit  $9.0 - 12.1 \text{ mg C m}^{-3}$  erheblich höher. Die entsprechenden Stickstoffwerte lagen zwischen  $0.4$  und  $2.1 \text{ mg N m}^{-3}$  bzw.  $2.0 - 2.7 \text{ mg N m}^{-3}$ . Die Bestände im oberen Mesopelagial (1 % Lichttiefe bis 200 m) waren in beiden Meeresgebieten deutlich niedriger als in der jeweiligen euphotischen Zone (Tab. 3.1). Dies gilt in noch

Tab. 3.1: Kohlenstoff- und Stickstoffbiomasse (mg m<sup>-3</sup>) sowie die Respiration (mg O<sub>2</sub> m<sup>-3</sup> d<sup>-1</sup>) des Zooplanktons > 100 µm in der euphotischen Zone (E) und dem oberen Mesopelagial (M) des Roten Meeres und des Golfes von Aden.

Station	Kohlenstoff		Stickstoff		Respiration		Tiefenbereiche (m)		
	E	M	E	M	E	M	E	E	M
<b>Rotes Meer</b>									
66	1.21	-	0.40	-	0.92	-	0 - 80	0 - 80	80 - 200
81	2.20	0.96	0.53	0.23	-	0.17	0 - 80	0 - 80	
86	2.13	-	0.51	-	1.33	-	0 - 85	0 - 85	
91	3.23	0.93	0.95	0.23	2.26	0.25	0 - 60	0 - 60	60 - 200
108	-	1.19	-	0.28	3.84	0.24	0 - 60	0 - 60	60 - 200
121	2.80	1.04	0.79	0.23	1.54	0.17	0 - 70	0 - 70	70 - 200
137	4.07	1.11	0.91	0.24	2.78	0.24	0 - 75	0 - 75	75 - 200
151	8.26	1.41	2.10	0.34	4.65	0.47	0 - 48	0 - 48	48 - 200
165	4.60	1.07	1.10	0.24	2.20	0.22	0 - 68	0 - 68	68 - 200
180	5.55	1.37	1.13	0.29	1.93	0.32	0 - 65	0 - 65	65 - 200
189	4.50	0.63	1.03	0.14	2.08	0.29	0 - 70	0 - 70	70 - 200
<b>Golf von Aden</b>									
246	9.91	-	1.99	-	3.16	-	0 - 60	0 - 60	60 - 200
255	10.20	1.24	2.32	0.24	4.24	0.21	0 - 57	0 - 57	57 - 200
269	12.10	3.93	2.73	0.66	3.56	0.30	0 - 63	0 - 63	63 - 200
274	8.99	-	2.06	-	4.43	-	0 - 55	0 - 55	55 - 200

stärkerem Maße für die Werte der Respiration. Im Mittel aller Stationen aus dem Roten Meer war die Kohlenstoff-Biomasse pro  $m^3$   $4.2 \pm 1.6$  ( $n = 8$ ) mal höher als im oberen Mesopelagial, wohingegen dieses Verhältnis für die Respiration bei  $9.8 \pm 3.0$  lag. Ähnliche Unterschiede fanden sich auch im Golf von Aden. Allerdings waren die Absolutwerte der Respiration im Golf von Aden gegenüber dem Roten Meer nicht derart erhöht, wie dies bei der Biomasse der Fall war. Dies läßt auf niedrigere gewichts-spezifische Atmungswerte im Golf von Aden schließen. Von der Gesamtbio-masse 0 - 200 m (Tab. 3.2) entfielen für beide Elemente rund 2/3 auf die euphotische Zone (Abb. 3.1), wohin-gegen diese Schicht rund 80 % der Gesamtrespiration leistete. In dieser Hinsicht fanden sich keine signifikanten Unterschiede zwischen dem Roten Meer und dem Golf von Aden.

Ebenfalls keine signifikanten Unterschiede bestanden im C : N Verhältnis; weder zwischen den einzelnen Wasserschichten noch zwischen dem Roten Meer und dem Golf von Aden. Für die eupho-tische Zone beider Meeresgebiete betrug das C : N-Verhältnis  $4.2 \pm 0.5 : 1$  ( $n = 14$ ), während für das obere Mesopelagial der Mittelwert bei  $4.6 \pm 0.6 : 1$  ( $n = 11$ ) lag. Dies läßt auf eine einheitliche chemische Zusammensetzung schließen.

Mit Hilfe der Respirationsdaten und der Annahme eines respira-torischen Quotienten von  $RQ = 0.8$  kann der respirative Kohlen-stoffverbrauch der Zooplanktongemeinschaften errechnet werden.. Die Kalkulationen zeigten, daß im Epipelagial des Roten Meeres zwischen 22 und 69  $mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$  respiriert wurden, wobei das Stationsmittel  $45 \pm 16\ mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$  ( $n = 10$ ) betrug (Abb. 3.2). Demgegenüber lag der Verbrauch im Epipelagial des Golfes von Aden mit gemittelten  $68 \pm 8\ mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$  signifikant höher ( $t_{test} = 2.633$ ,  $p < 0.05$ ). Im oberen Mesopelagial beider Regionen war der Verbrauch mit rund  $11\ mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$  aber deutlich niedriger (Abb. 3.2).

Die gewichtsspezifischen Respirationsraten sind im unteren Teil der Abb. 3.2 veranschaulicht. Die Aktivität im Epipelagial des Roten Meeres betrug  $0.57 \pm 0.13\ mgO_2\ mg\ C^{-1}\ d^{-1}$ , was einem Kohlenstoffumsatz von  $17 \pm 4\ \%\ C\ d^{-1}$  entspricht. Im Golf von

Tab. 3.2: Integrierte Werte der Kohlenstoff- und Stickstoffbestände ( $\text{mg m}^{-2}$ ) und der Respiration ( $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) in den oberen 200 m der Untersuchungsgebiete.

<u>Station</u>	<u>Kohlenstoff</u>	<u>Stickstoff</u>	<u>Respiration</u>
Rotes Meer			
81	291	70	-
91	324	89	171
108	-	-	264
121	331	85	130
137	444	98	239
151	610	153	294
165	454	107	179
180	546	112	168
189	397	90	184
Golf von Aden			
255	759	167	271
269	1301	262	265
274	-	-	529

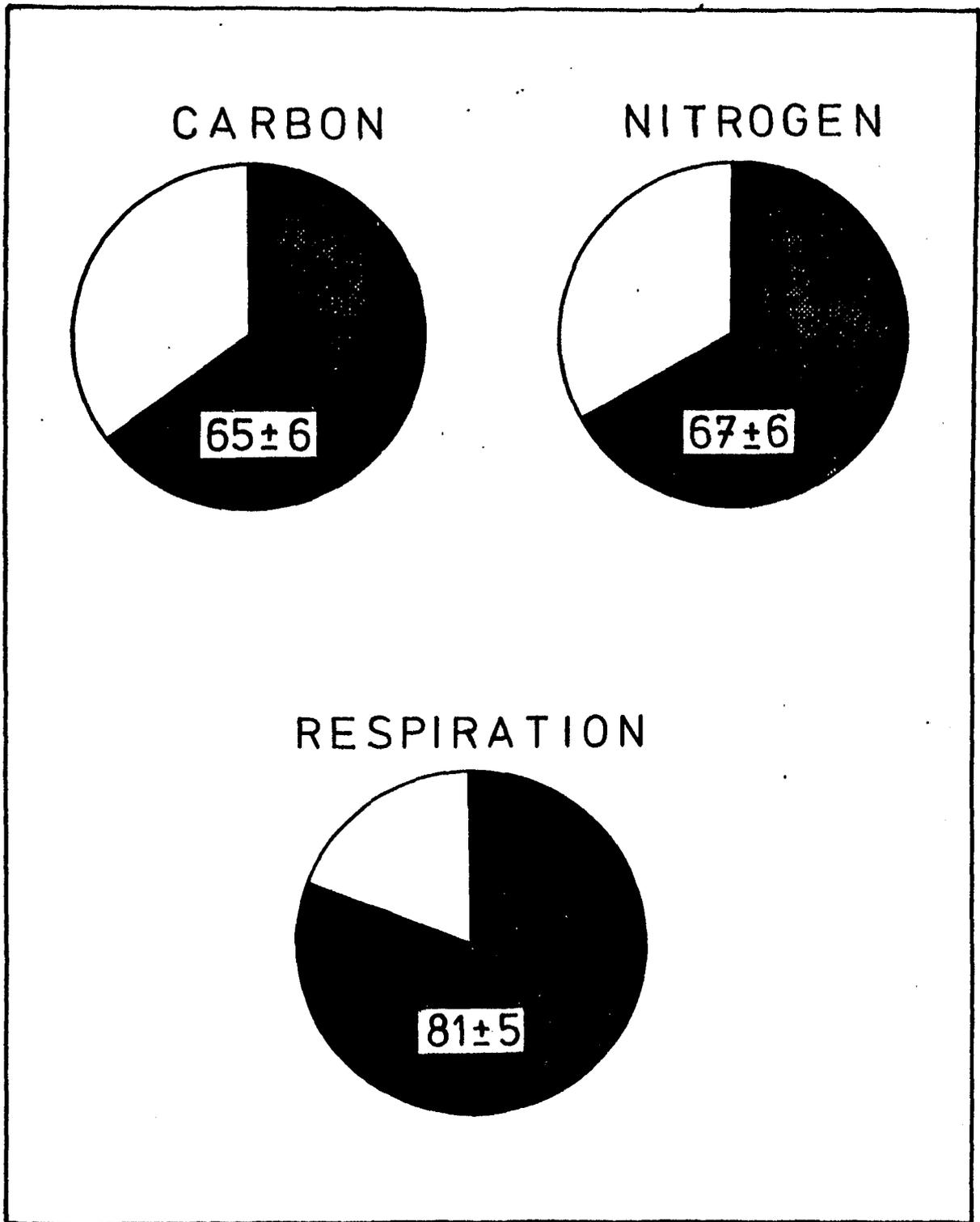


Abb. 3.1: Der Anteil der euphotischen Zone (schattiert) an der Gesamtbiomasse und an der Gesamtrespiration des Zooplanktons  $> 100 \mu\text{m}$  in den oberen 200 m des Roten Meeres und des Golfes von Aden.

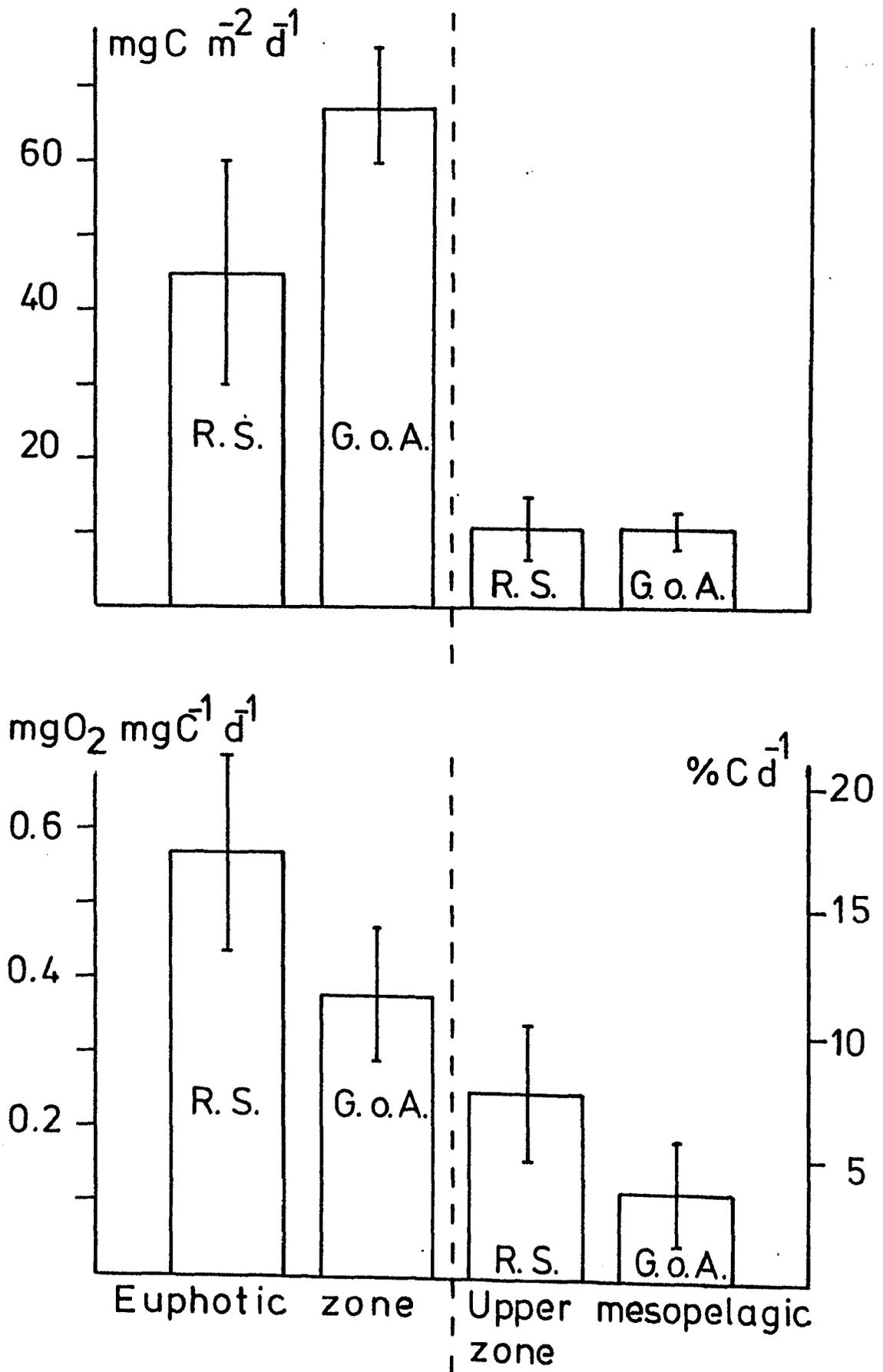


Abb. 3.2: Respirativer Kohlenstoffverbrauch in den beiden untersuchten Wasserschichten (oben), sowie gewichtsspezifische Respirations- und C-turnover Raten (unten). R. S. = Rotes Meer, G. o. A. = Golf von Aden

Aden waren die Umsätze im Epipelagial deutlich niedriger:  $0.38 \pm 0.09 \text{ mg O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ d}^{-1} = 11.4 \pm 2.8 \% \text{ C d}^{-1}$ . Die entsprechenden Werte für das obere Mesopelagial sind  $0.25 \pm 0.09 \text{ mg O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ d}^{-1} = 7.5 \pm 2.8 \% \text{ C d}^{-1}$  im Roten Meer und  $0.12 \pm 0.07 \text{ mg O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ d}^{-1} = 3.7 \pm 2.0 \% \text{ C d}^{-1}$  im Golf von Aden.

Zusammenfassend läßt sich also feststellen, daß in beiden Meeresregionen die euphotische Schicht eine dominierende Rolle in Bezug auf Biomasse und Respiration der untersuchten Zooplanktongemeinschaften spielt. Dabei zeigten die Zooplanktonpopulationen im Epipelagial des Roten Meeres eine deutlich höhere metabolische Aktivität als im gleichen Lebensraum im Golf von Aden. Ähnliche Unterschiede fanden sich auch für die Gemeinschaften des oberen Mesopelagials beider Regionen, wobei in jedem der beiden Gebiete die gewichtsspezifischen Raten deutlich unter denen der jeweiligen Epipelagial - Gemeinschaften lagen.

### Diskussion

Den hier präsentierten Biomassedaten liegt nicht so eine detaillierte Probennahme zu Grunde wie jenen, die im vorigen Abschnitt dargelegt wurden. Gleichwohl zeigt sich für das Rote Meer ein ähnlicher Nord - Süd - Gradient wie er sich aus den Bestandsdaten des vorigen Abschnittes ergab. Das gleiche gilt für die Unterschiede zwischen dem Roten Meer und dem Golf von Aden, sowie zwischen den untersuchten Tiefenstufen. Da die steuernden Prozesse für beide Datensätze selbstverständlich die gleichen sind, erscheint eine weitere Diskussion diesbezüglich redundant.

Da mit diesen Daten aber Direktmessungen der Kohlenstoff-Biomasse vorliegen, bietet sich die Möglichkeit eines Vergleiches mit dem Berechnungsverfahren für die Kohlenstoff-Bestände aus dem vorigen Kapitel. Allerdings kann nur die Schicht 0 - 200 m beurteilt werden. Aus den Trockengewichtswerten wurde daher durch Multiplikation mit dem Faktor 0.4 ( C = 40 % des Trocken-

gewichtetes) die Kohlenstoffbestände für die Stationen berechnet, für die vollständige Datensätze vorhanden waren. Diese werden in der Tabelle 3.3 den gemessenen Werten gegenübergestellt.

Tab. 3.3: Vergleich zwischen berechneter und gemessener Kohlenstoff-Biomasse 0 - 200 m an verschiedenen Stationen.  
B = Berechnet, G = Gemessen.

Station	mg C m <sup>-2</sup> Berechnet	mg C m <sup>-2</sup> Gemessen	B : G
81	298	291	1.02
91	355	324	1.10
121	619	331	1.87
137	491	444	1.11
151	739	610	1.21
165	638	454	1.41
180	407	546	0.75
189	554	397	1.40
255	1164	759	1.53
269	987	1301	0.76

Die Gegenüberstellung der Werte zeigt eine recht gute Übereinstimmung der Biomassen. In keinem Fall übersteigt das Verhältnis B : G den Faktor 2. Der Mittelwert von B : G beträgt  $1.22 \pm 0.35$  (n = 10). Bedenkt man die Unterschiede in der Art der Probennahme, die verwendeten unterschiedlichen Netztypen und die verschiedenen Arten der Biomassebestimmung, so kann diese Übereinstimmung als befriedigend angesehen werden. Auffällig ist aber, daß die berechneten Werte in den meisten Fällen über den gemessenen liegen. Dies mag an der Art der Berechnung liegen, aber auch als ein Indiz dafür gewertet werden, daß die Fangeffizienz des Bongonetzes - bedingt durch die längeren Zugstrecken -

geringer war als die des Multinetzes

Die weitere Diskussion soll sich aus den oben genannten Gründen hauptsächlich auf die Atmungswerte beschränken, wobei zunächst methodische Probleme im Vordergrund stehen.

Jegliche Art von Ratenmessung an kleinerem Zooplankton hat mit der Schwierigkeit zu kämpfen, einerseits meßbare Veränderungen des betreffenden Parameters während der Inkubation zu erzeugen, andererseits aber den Organismen keine völlig aberranten Verhältnisse zu bieten. Bezüglich der Flascheninkubation besteht generell die Möglichkeit, viele Organismen über einen kurzen Zeitraum zu inkubieren, oder umgekehrt, den Versuchszeitraum zu verlängern, wobei dann relativ wenige Organismen pro Flasche benötigt werden. Beide Ansätze unterscheiden sich grundlegend von der in-situ Situation: Unnatürlich hohe Organismendichten einerseits, unnatürlich langes Verweilen in einem stagnierenden Wasserkörper andererseits. Untersuchungen zu dieser Problematik sind aber vergleichsweise rar, und kommen darüberhinaus teilweise zu verschiedenen Schlußfolgerungen.

Den Einfluß hoher Organismendichten auf die Respiration von Pseudocalanus untersuchte z. B. Pavlova (1975, zitiert in Corkett und Mc Laren 1978), wobei sich eine deutliche Abnahme der Atmungsintensität mit kontinuierlich steigender Copepodenzahl zeigte. Demhingegen geben Marshall und Orr (1958) an, daß diesbezüglich nur ein kleiner Effekt bei Calanus finmarchicus zu beobachten war. Razouls (1972) stellte bei Temora stylifera und Centropages typicus eine maximale Respiration bei mittleren Organismendichten fest, wohingegen sowohl bei niedrigeren als auch bei höheren Konzentrationen die Atmungsintensität geringer war. Eine ähnliche Beobachtung machte Schneider (1990) bei Respirationsuntersuchungen der Zooplanktongemeinschaft der Kieler Bucht. Diese wenigen Hinweise zu diesem Problem deuten darauf hin, daß es bei sehr hohen Organismendichten eher zu einer Unterschätzung denn zu einer Überschätzung der Raten kommt.

Über den Effekt von Langzeitinkubationen ist ebenfalls recht wenig bekannt, doch stimmen verschiedene Bearbeiter darin überein, daß die Atmungswerte unterschätzt werden. Der Grund hierfür liegt darin, daß die Tiere während langer Inkubations-

zeiten Hunger leiden (z. B. Conover und Corner 1968, Omori 1970, Ikeda 1974, 1977 a, 1977 b, Mayzaud 1973, Ikeda und Skjoldal 1980, Kremer 1982). Dieser Effekt ist natürlich bei tropischem Zooplankton besonders stark ausgeprägt, da sich die hohen Umgebungstemperaturen sowie die generelle Kleinheit der meisten Organismen in einem hohen Nahrungsbedarf auswirken. Nach den vorgelegten Kohlenstoff - Umsatzraten aus dem Epipelagial des Roten Meeres z. B. veratmeten die Zooplankter während der dreistündigen Inkubation etwas über 2 % ihres Körperkohlenstoffs. Eine deutliche Verminderung der Organismendichte und eine damit verbundene Verlängerung der Versuchsdauer hätte dazu geführt, daß die Tiere während der Inkubation 5 - 6 oder mehr Prozent ihres Kohlenstoffs veratmet hätten, was (vermutlich) als starker Streßfaktor anzusehen ist.

Darüberhinaus wird durch eine Verlängerung der Versuchsdauer der Effekt des "Overcrowding" nicht ausgeschlossen, sondern lediglich vermindert. Es ist nicht möglich, Ratenmessungen an Zooplanktern in natürlicher Konzentration durchzuführen. Für den vorliegenden Fall würde dies bedeuten, daß 1 - 3 Tiere pro Liter inkubiert werden müßten, was extreme Inkubationszeiten zur Folge hätte. Auch darf nicht vergessen werden, daß bei langen Inkubationszeiten das Bakterienwachstum stimuliert werden könnte (z. B. durch die Abgabe gelöster organischer Stoffwechselprodukte seitens des Zooplanktons), wodurch ein nicht zu unterschätzender Fehler entstehen kann, der durch die Kontrollen nicht zu quantifizieren ist.

Diese Überlegungen haben uns dazu geführt, mit hohen Organismendichten und kurzen Inkubationszeiten zu arbeiten, und die Versuche so schnell als möglich nach der Probennahme anzusetzen, wie dies auch von Omori und Ikeda (1984) empfohlen wird.

Die im Ergebnisteil präsentierten gewichtsspezifischen Respirationsraten der epipelagischen Zooplanktongemeinschaften im Roten Meer und im Golf von Aden entsprechen in etwa denjenigen, die auch in anderen tropischen Meeresgebieten bzw. an tropischem Zooplankton ermittelt wurden (Tab. 3.4). Allerdings treten innerhalb der Datensätze z. T. erhebliche Schwankungen auf, die vor allem auf Unterschiede in der taxonomischen Zusammensetzung bzw. der Größenstruktur der Gemeinschaften zurückzuführen sein dürften.

Auffällig ist, daß die Werte für den Golf von Aden im Vergleich am niedrigsten sind. Wir halten es für unwahrscheinlich, daß es sich dabei um ein Zufallsergebnis handelt, das durch die natürliche Variabilität und die geringe Anzahl an Stationen hervorgerufen wurde. Welche Faktoren könnten aber verantwortlich für diese niedrigen Raten sein? Wie allgemein bekannt ist, wirken sich vor allem die Temperatur und das Gewicht der Organismen modifizierend auf den Metabolismus der Organismen aus. Zwischen den beiden Untersuchungsgebieten gibt es aber keine wesentlichen Temperaturunterschiede im oberen Bereich der Wassersäule (Verch et al. 1989), und die Abschätzung der mittleren Individualgewichte (Tab. 2.3) zeigte, daß die Organismen im Golf von Aden eher leichter als die im Roten Meer waren. Dies trifft besonders auf die Größenklasse  $> 500 \mu\text{m}$  zu. Unter diesen Umständen wäre eher eine höhere metabolische Aktivität im Epipelagial des Golfes von Aden zu erwarten. Die auftretenden Gewichtsunterschiede der Tiere in den oberen 50 m der beiden Meeresgebiete liegen ungefähr bei einem Faktor von zwei. Nun läßt sich aus Abb. 3.3 (aus Omori und Ikeda 1984) leicht herauslesen, daß eine solche Gewichtsdivergenz keinen großen Einfluß auf die gewichtsspezifische Respiration hat. Berechnet man für den vorliegenden Fall die Relation der Raten zueinander nach der in Abb. 3.3 angegebenen Gleichung, so zeigt sich, daß bei  $26^\circ\text{C}$  der jeweils leichtere Organismus einen ungefähr 1.4 fach höheren Stoffwechsel aufweist. Anders ausgedrückt: innerhalb einer Zooplankton - Größenklasse führt die Differenz im Individualgewicht um den Faktor zwei nur zu einer geringen Änderung der gewichtsspe-

Tab. 3.4: Vergleich der gewichtsspezifischen Respiration ( $\text{mg O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) verschiedener tropischer Zooplanktongemeinschaften bzw. Zooplanktongruppen. Alle Daten aus dem Epipelagial.

Bereich	$\bar{x} \pm \text{SD}$	n	Quelle
Sargasso See <sup>a</sup>	0.38 - 1.83	8	Menzel und Ryther 1960
Tropischer Atlantik	0.09 - 0.79	15	Schneider und Lenz 1987
Tropische Copepoden <sup>b</sup>	0.19 - 1.13	28	Ikeda 1974
Tropisches Zooplankton <sup>c</sup>	0.19 - 1.42	32	Shushkina und Pavlova 1973
Rotes Meer	0.35 - 0.76	9	dieser Bericht
Golf von Aden	0.29 - 0.49	4	dieser Bericht

<sup>a</sup> Originaldaten  $\text{mg C mg dw}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , Umrechnung mit  $\text{RQ} = 0.8$  und  $\text{C} = 40\%$  von  $\text{dw}$ .

<sup>b</sup> Originaldaten  $\mu\text{l O}_2 \text{ mg dw}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , Kohlenstoffanteile in Quelle angegeben, Daten aus dem tropischen Pazifik, Indik und Atlantik.

<sup>c</sup> Originaldaten im  $\text{mcal mcal}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , Umrechnung der Respiration mit  $4.86 \text{ mcal} = 1 \mu\text{l O}_2$  (Omori und Ikeda 1974) und Umrechnung der Biomasse mit  $14.6 \text{ mcal} = 1 \mu\text{g C}$  nach Platt et al. 1969 ( $\text{C} = 40\%$  von  $\text{dw}$ ). Daten aus dem äquatorialen Pazifik, verschiedenste Zooplanktongruppen.

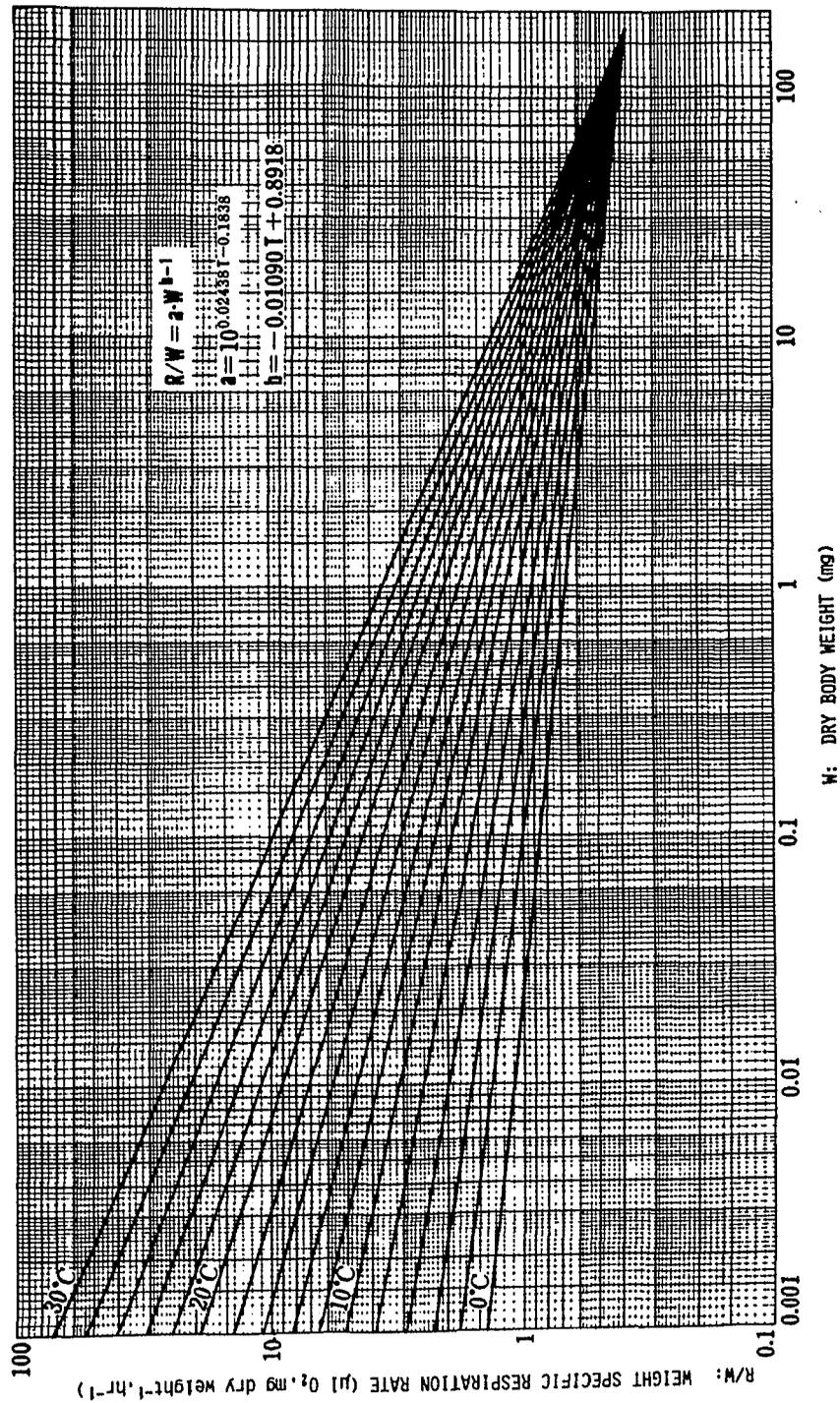


Abb. 3.3: Die Abhängigkeit der gewichtsspezifischen Respirationsraten vom Körpergewicht und der Temperatur (aus Omori und Ikeda 1984).

zifischen Raten. Anders liegt der Fall aber bei den Unterschieden zwischen einzelnen Größenklassen, etwa zwischen der Kategorie 100 - 300  $\mu\text{m}$  und  $> 500 \mu\text{m}$ . Aus Tab. 2.3 ist ersichtlich, daß die Differenzen im Individualgewicht bei ungefähr einer Zehnerpotenz liegen. Bei solchen Gewichtsunterschieden aber zeigt der leichtere Organismus einen 2.3 - 2.5 fach höheren Stoffwechsel. Als Konsequenz aus diesen Erörterungen ergibt sich, daß die Zusammensetzung der Gemeinschaft, d. h. die Anteile der kleinen und leichteren Organismen einerseits und diejenigen der größeren und schwereren Tiere andererseits, von wesentlich größerer Bedeutung für die gemittelten Raten der Gemeinschaft sind als Gewichtsunterschiede innerhalb der Größenklassen. Hierdurch sind wahrscheinlich die niedrigeren gewichtsbezogenen Metabolismusraten im Epipelagial des Golfes von Aden zu erklären, denn der Anteil der Zooplankter  $> 500 \mu\text{m}$  an der Gesamtindividuenzahl ist in fast allen Schichten deutlich höher als im Roten Meer. Dies ist besonders in den oberen 100 m der Wassersäule der Fall (vergleiche Abb. 2.7 und 2.8). In den oberen Schichten des Roten Meeres schwankt der Anteil des Zooplanktons kleiner 500  $\mu\text{m}$  zwischen 74 und 85 % der Gesamtindividuenzahl, während die restlichen 15 - 26 % auf die Kategorie  $> 500 \mu\text{m}$  entfallen. Im Golf von Aden dagegen betrug der Anteil der großen Zooplankter zwischen 30 und 37 %. Die Individuenzahlen der Größenklassen kleiner 500  $\mu\text{m}$  waren im Roten Meer 3 - 5 fach höher als die der Organismen  $> 500 \mu\text{m}$ . Demhingegen schwankt dieses Verhältnis im Golf von Aden zwischen 1.7 und 2.4 : 1, so daß sich die niedrigeren metabolischen Umsatzraten der Plankter  $> 500 \mu\text{m}$  stärker auf die Gesamtumsatzrate der Gemeinschaft bemerkbar machten als im Roten Meer.

Eine deutliche Reduktion gegenüber der epipelagialen Respirationsaktivität zeigte sich im oberen Mesopelagial der beiden Untersuchungsgebiete, wobei die gewichtsspezifischen Atmungswerte nur noch die Hälfte bis ein Drittel derjenigen des Epipelagials ausmachten. Diese Reduktion dürfte auf mehrere Gründe zurückzuführen sein. Im Golf von Aden spielt die Abnahme der Wassertemperatur sicherlich eine entscheidende Rolle, da im Ober-

flächenbereich  $25^{\circ} - 26^{\circ} \text{ C}$  vorherrschten, unterhalb der euphotischen Zone die Temperatur aber schnell bis auf  $15^{\circ} - 16^{\circ} \text{ C}$  abnahm (siehe auch Abb. E.4). Dieser Gradient ist im Roten Meer - wie bereits in der Einführung dargestellt wurde - nur gering ausgeprägt, da selbst in den tiefsten, von den "hot brines" unbeeinflussten Gebieten noch Temperaturen um  $21^{\circ} \text{ C}$  herrschen. Die geringe Temperaturdifferenz von  $3 - 4 \text{ C}^{\circ}$  bedingt daher nur eine leichte Reduktion des Stoffwechsels.

Ein weiterer Grund für die Verringerung der Atmungsaktivität im oberen Mesopelagial ist die Abnahme des Sauerstoffgehaltes im Wasser. Die von uns untersuchte Wasserschicht kann als Zone der Oxykline bezeichnet werden; Die  $\text{O}_2$  - Sättigung sinkt von ungefähr 100 % an der oberen Grenze der Schicht bis auf ungefähr 50 % im Roten Meer bzw. 10 % im Golf von Aden in 200 m Tiefe (Abb. E.6, "Einführung"). Zwar reagieren die verschiedenen Zooplankter durchaus unterschiedlich auf die Abnahme der Sauerstoffsättigung (Abb. 3.4), doch ist eine Verminderung der Respirationsraten eine allgemeine Erscheinung bei niedrigen  $\text{O}_2$  - Konzentrationen. Möglicherweise reagieren dabei tropische Arten sensibler auf Sauerstoffuntersättigungen als boreale und temperierte Arten (Abb. 3.4, Ikeda 1977 c).

Als zusätzlicher die Atmungsaktivität negativ beeinflussender Faktor könnte ein relativ geringes Nahrungsangebot hinzutreten. Auf den Einfluß der Nahrungsverfügbarkeit auf die metabolischen Raten wurde schon oben im Zusammenhang mit den Experimentbedingungen hingewiesen. Nun ist anzunehmen, daß im oberen Mesopelagial eine schlechtere Nahrungssituation besteht als in der produktiven Schicht, da die Organismen in ersterer zu einem großen Teil auf das angewiesen sind, was aus der euphotischen Schicht heraussinkt. Zu diesem Komplex können wir keine Daten vorlegen, doch ist anzunehmen - und das wird in der zusammenfassenden Diskussion näher beleuchtet -, daß der vertikale Materiefluß aus dem Epipelagial in die tieferen Schichten beider Meeresgebiete wahrscheinlich gering ist. Dies würde die Annahme eines erniedrigten Metabolismus durch verminderte Nahrungszufuhr unterstützen.

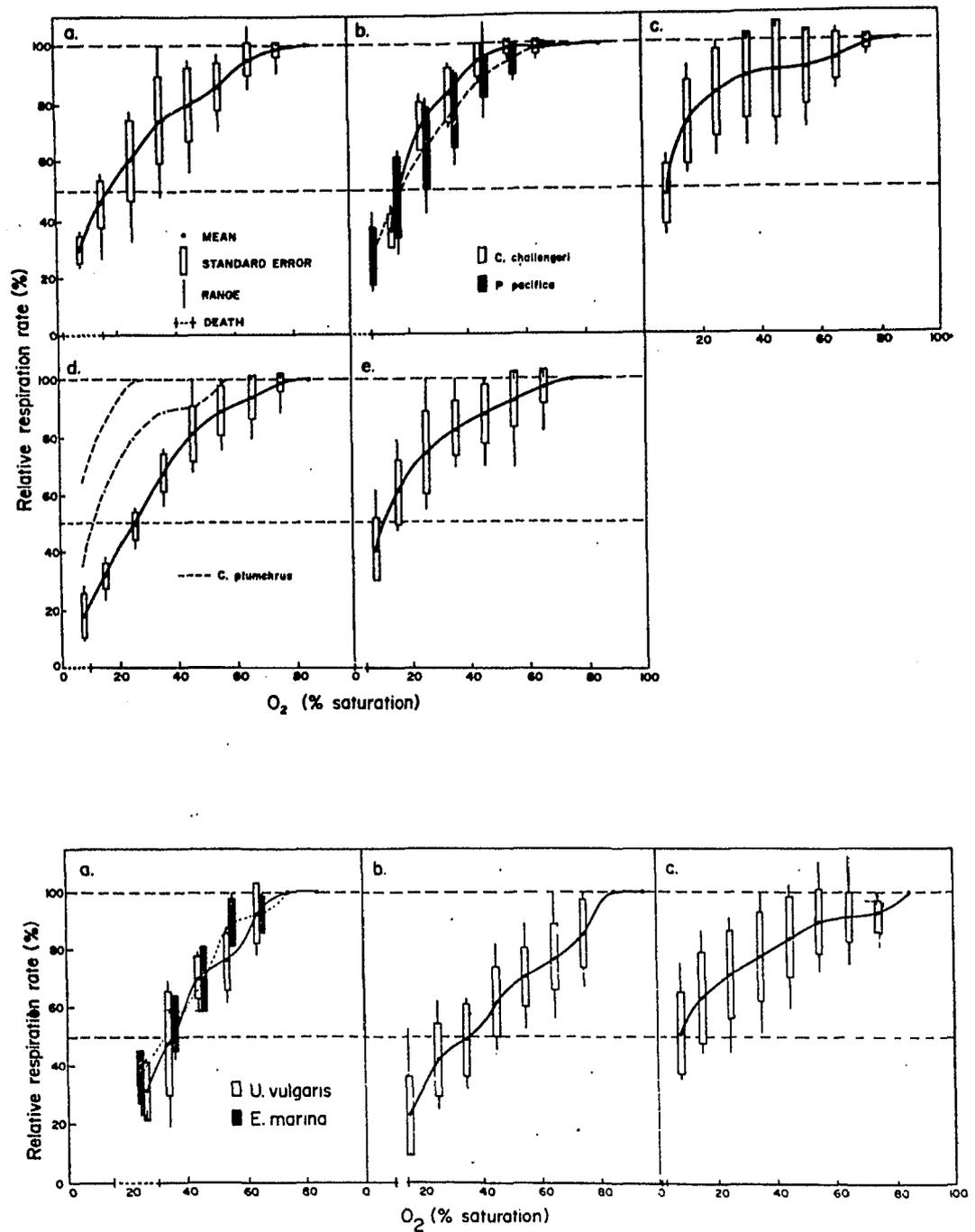


Abb. 3.4: Die Abhängigkeit der relativen Respiration von dem Grad der Sauerstoffsättigung des Meerwassers.  
 Obere Bildreihe: Boreales Zooplankton:  
 a) Euphausia pacifica, b) Cyphocaris challenger und Parathemisto pacifica, c) Holmesiella anomala,  
 d) Calanus pacificus und C. plumchrus, e) Sagitta elegans.  
 Untere Bildreihe: Subtropisches Zooplankton:  
 a) Undinula vulgaris und Euchaeta marina, b) Acartia tonsa, c) Sagitta hispida.  
 Aus Ikeda (1977 c)

Alles in allem müssen in der Kombination der drei genannten Faktoren die Hauptgründe für die niedrigeren Metabolismusraten im oberen Mesopelagial gesehen werden. Unterschiede in den mittleren Individualgewichten dürften nach der Tab. 2.3 und den Ausführungen weiter oben nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Zusammenfassende Abschlußdiskussion: Ein Vergleich zwischen dem respirativen Verbrauch der Planktongemeinschaften und der Primärproduktion und die sich daraus ergebenden Konsequenzen.

Die Daten des ersten Ergebnisabschnittes hatten gezeigt, daß das heterotrophe Potential (dargestellt als Respiration) der Größenfraktionen des Ultra- und Mikroplanktons in der euphotischen Zone beider Meeresgebiete während der Expedition außerordentlich hoch war. Die Sauerstoffzehrung lag bei einigen Gramm Sauerstoff pro  $m^2$  und Tag. Dies entsprach einem Kohlenstoffverbrauch von gemittelten 1.5 bzw. 1.2  $g\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$ . Der respirative Verbrauch des Mesozooplanktons war mit  $< 100\ mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$  in beiden Meeresgebieten erheblich niedriger, und im Vergleich zu den beiden anderen Größenklassen nahezu bedeutungslos.

In der Diskussion zum ersten Ergebnisabschnitt konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß mindestens 2/3 des gemessenen Verbrauchs den Interaktionen des "microbial loop" entstammen. An den meisten Stationen war die Produktion partikulären Materials deutlich niedriger als der abgeschätzte Verbrauch, so daß während unserer Expedition ein krasses Mißverhältnis zwischen Konsumtion und Produktion bestand.

Die während der Expedition von Moigis (in Lenz et al. 1988) durchgeführten  $^{14}C$  in situ Inkubationen erbrachten für die meisten Stationen beider Meeresgebiete Produktionswerte zwischen 61 und 421  $mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$ . Allerdings fanden sich an den beiden Stationen 108 und 151 im Roten Meer deutlich höhere Werte, die später noch gesondert angesprochen werden. Das Stationsmittel für das Rote Meer (ohne die Stationen 108 und 151) lag bei knapp 200  $mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$ , und im Golf von Aden bei 250  $mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$ . Es wurde also kein gravierender Unterschied zwischen beiden Gebieten beobachtet. Die Integrationstiefe betrug 100 m, und es wurde nur die Produktion partikulären Materials  $> 0.2\ \mu m$  gemessen.

Es ergeben sich zwei Möglichkeiten diese beiden widersprüchlichen Befunde zu Produktion und Konsumtion zu vereinen:

- 1) Beide Prozesse laufen zeitlich im wesentlichen entkoppelt ab, wobei während unserer Expedition eine Phase hoher Konsumption angetroffen wurde, die das im Wasser treibende partikuläre Material abbaute, welches in einer früheren Phase hoher Primärproduktion geschaffen worden war. Solch ein Muster ist im marinen Pelagial keine Seltenheit, zeigt doch z. B. jede Auftriebssituation diese zeitliche Reihenfolge der Phänomene (Vinogradov und Shushkina 1984). Für den vorliegenden Fall ist das aber zumindest für das partikuläre Material praktisch ausgeschlossen. Der berechnete Kohlenstoffumsatz ist im Vergleich zum vorhandenen partikulären Material sowie zur Primärproduktion derartig hoch, daß eine Deckung des Bedarfs aus diesen Quellen unmöglich erscheint.
  
- 2) Die heterotrophe Aktivität deckt ihren Substratbedarf in erster Linie aus gelösten organischen Substanzen, also aus DOC (gelöster organischer Kohlenstoff), wobei DON und DOP (gelöster organischer Stickstoff und Phosphor) als Teilmengen des DOC aufzufassen sind. Die Grundlage dieses Arguments ist die dominante Rolle der gelösten Substanzen am Gesamtkohlenstoff im marinen Pelagial. Nach Parsons (1963) steht das DOC zum toten und lebenden POC (partikulärer organischer Kohlenstoff) in der Relation  $DOC : POC_{tot} : POC_{lebend} = 100 : 10 : 2$ . Einige interessante Vergleiche zwischen den Konzentrationen von DOC und POC gibt die Arbeit von Banoub und Williams (1972), die auch die Werte anderer Untersuchungen darstellt (Tab. D1). Die Tabelle zeigt deutlich, daß der Bestand des gelösten organischen Kohlenstoffs die partikuläre Phase bei weitem übertrifft. Diese Differenz dürfte sich noch erhöhen, falls sich die

Tab. D1: Vergleich von ermittelten Konzentrationen an DOC und POC in den Oberflächenschichten verschiedener Meeresgebiete. Nach Daten und der Literaturzusammenstellung in Banoub und Williams (1971).

Gebiet	$\mu\text{g DOC dm}^{-3}$	$\mu\text{g POC dm}^{-3}$
Mittelmeer <sup>a</sup>	300 - 820	20 - 60
Atlantik <sup>a</sup>	340 - 940	58 - 139
Mittelmeer	800 - 1040	
Mittelmeer	1800 - 2200	
Indik	800 - 1800	100 - 200
Pazifik	700 - 800	80 - 120
Atlantik	500 - 1000	10 - 250
Engl. Kanal	600 - 1000	120 - 300

<sup>a</sup> Originalmessungen von Banoub und Williams

neue Methode und die Ergebnisse der Arbeit von Sugimura und Suzuki (1988) reproduzieren lassen. Die Konzentrationen des DOC könnten sich dann in einem Bereich von 3000 - 4000  $\mu\text{g dm}^{-3}$  in Oberflächennähe bewegen.

Da nicht anzunehmen ist, daß sich die Verhältnisse im Roten Meer und im Golf von Aden wesentlich von jenen in den anderen Meeresgebieten unterscheiden, dürfte die gelöste Komponente als Hauptsubstrat für den von Weisse (1989) nachgewiesenen hochaktiven "microbial loop" dienen. Somit basieren letztendlich etwa rund 70 % der gesamten Respiration auf der hauptsächlichsten Nutzung gelöster organischer Substanzen, wobei diese Verbindungen in erster Linie von Bakterien in Biomasse umgewandelt werden, und so (abzüglich der Respirationsverluste) als partikuläres Material phagotrophen Mitgliedern der "microbial

loop" - Gemeinschaft (Flagellaten, Protozoen) als Nahrung zur Verfügung stehen. Die Daten von Weisse (1989) zeigen, daß im Roten Meer rund 68 % der bakteriellen Produktion täglich von heterotrophen Nanoflagellaten weggefressen wurden, so daß der eigentliche Bestand der Bakterien gar nicht angegriffen wurde. Im Golf von Aden sah dies anders aus, da der Wegfraß etwa 1.6 mal über der Produktion lag, so daß die Zahl der im Wasser treibenden Bakterien sich verringern dürfte. Dies waren aber gewissermaßen Momentaufnahmen eines fluktuierenden Geschehens, in dem mal die Produktion der Bakterien über den Wegfraß, mal der Wegfraß über die Produktion dominiert.

Allerdings müssen wir an dieser Stelle noch einen genaueren Blick auf diese Zusammenhänge werfen.

Zunächst muß bedacht werden, daß der Term DOC ein Sammelbegriff ist, der organische Verbindungen verschiedenster Molekulargewichte und Bioverfügbarkeiten beinhaltet. Die Darstellung in Sugimura und Suzuki (1988, Abb. D1) zeigt, daß z. B. nur ein geringer Teil des gesamten gemessenen DOC kleineren Molekulargewichten angehört, während der überwiegende Anteil der gelösten Substanzen hohe bis sehr hohe Molekulargewichte aufweist. Die niedermolekularen Verbindungen sind für Bakterien, aber auch in gewissem Umfang für eukaryote Heterotrophe direkt nutzbar, wohingegen sich die hochmolekularen Stoffe erst nach Abgabe von Exoenzymen und deren katalytische Wirkung den Bakterien erschließen. Daneben gibt es Substanzen refraktären Charakters, die kaum durch Organismen verwertbar sind. Möglicherweise sind aber bestimmte Protozoen in der Lage, gelöste, polymere Substanzen direkt zu nutzen (Sherr 1988). Auf jeden Fall ist die Bioverfügbarkeit der verschiedenen Stoffklassen sehr unterschiedlich, und die niedermolekularen Verbindungen unterliegen einem hohen heterotrophen Umsatz, der im Bereich von Stunden bis zu wenigen Tagen liegt (z. B. Williams und Yentsch 1976, Williams et al. 1976). Dementsprechend ist die aktuell nutzbare Menge an DOC deutlich niedriger als die chemisch bestimmbare.

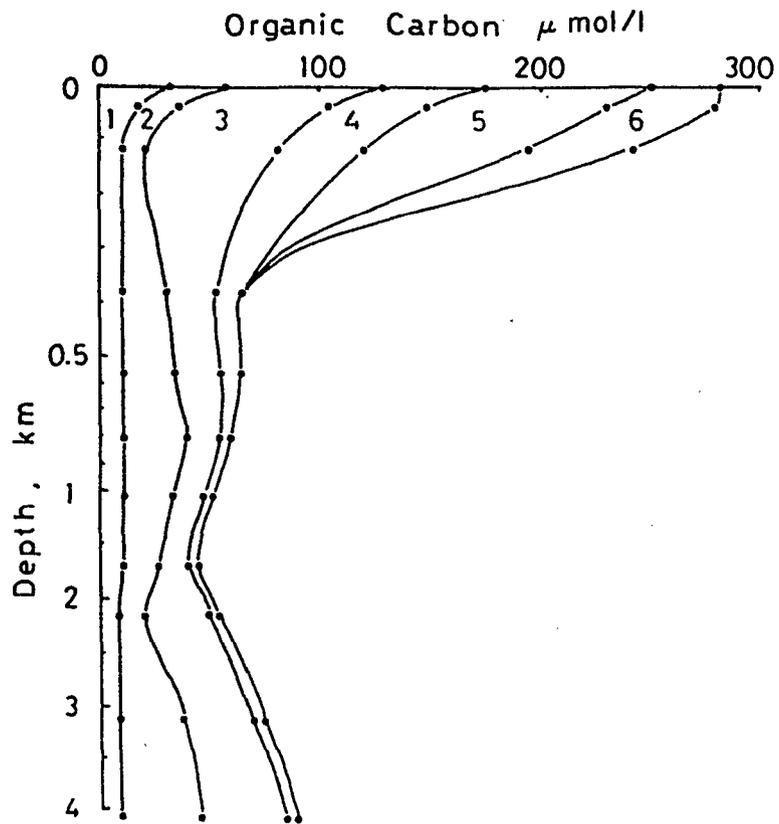


Abb. D1: Tiefenverteilung des gelösten organischen Kohlenstoffs im äquatorialen Nordpazifik mit kumulativer Darstellung verschiedener Molekulargewichtsklassen (in Dalton).  
1 =  $< 1\ 800$ , 2 =  $1\ 800 - 4\ 000$ , 3 =  $4\ 000 - 20\ 000$ ,  
4 =  $20\ 000 - 60\ 000$ , 5 =  $60\ 000 - 100\ 000$ , 6 =  $> 100\ 000$ .  
Aus Sugimura und Suzuki (1988).

Da diese Verbindungen im Betriebsstoffwechsel der Organismen letztendlich in anorganische Bestandteile zerlegt werden, ist es selbstverständlich, daß die bakterielle Produktion nicht bis "in alle Ewigkeit" auf im Wasser vorhandene Mengen an DOC zurückgreifen kann, ohne daß dieser pool durch verschiedene Prozesse wieder aufgefüllt werden muß. Dies betrifft vor allem die niedermolekularen gelösten organischen Substanzen.

Man darf annehmen, daß eine recht hohe Regeneration der gelösten Komponenten im Pelagial stattfindet. Eine Quelle "regenerierten DOC's" ist die Exkretion heterotropher Organismen. Organische Exkrete finden sich bei heterotrophen Populationen (Iturriaga und Zsolnay 1981), heterotrophen Mikroflagellaten (Caron et al. 1985) bzw. Protozoen (Taylor 1982), aber auch beim Mesozooplankton, wo rund 30 % der gesamten Stickstoff- und Phosphorausscheidungen in organischer Form erfolgen (Raymont 1983). Das Mesozooplankton setzt auch noch durch zwei andere Prozesse gelöste organische Substanzen frei, nämlich einerseits durch das Aufbrechen von Phytoplanktonzellen und den damit einhergehenden Verlusten an Zellsaft während des Freßvorganges (z. B. Lampert 1978), andererseits aber auch durch die Abgabe von fecal pellets. Letztere enthalten höhere Konzentrationen an DOC als das umgebende Seewasser, wodurch das DOC aus den Kotballen sehr schnell herausgelöst wird, und bis zum Ausgleich des Konzentrationsgradienten in das umgebende Wasser übertritt (Jumars et al. 1989).

Zu einer potentiellen Regeneration des pools der gelösten Komponenten kommt es auch durch das Absterben von Organismen (die nicht gefressen wurden) auf Grund ansteigender Membranpermeabilität und der Wirkung autokatalytischer Enzyme. Diese Quelle ist aber wahrscheinlich von untergeordneter Bedeutung, da der "natürliche Tod" im Pelagial die Ausnahme sein dürfte. Allerdings könnten Massensterben an hydrographischen Fronten eine lokale Bedeutung besitzen.

Insgesamt gesehen, können aber die Komponenten DOC und POC nur durch die Syntheseleistung der Phytoplankter "neu" in das pelagische System gebracht werden, so daß sich wieder die Frage nach der Höhe der Primärproduktion stellt, und wir wieder an den Anfang dieses Komplexes zurückgekehrt sind.

Wie bereits erwähnt, war die Primärproduktion während der Expedition sehr niedrig. Dies muß auch auf die Produktion gelöster Primärprodukte zutreffen. Die Angaben über die Höhe der Exsudation schwanken extrem (Fogg 1983), aber selbst bei der Annahme eines DOC - Anteils von 50 % an der gesamten Primärproduktion ( $POC : DOC = 1 : 1$ ), muß davon ausgegangen werden, daß die Exsudation während des Zeitraumes der Expedition nicht die respirativen Verluste ausgleichen konnte.

Es soll daher die Frage gestellt werden, ob diese Produktionsbedingungen für die meiste Zeit des Jahres im zentralen Roten Meer und im Golf von Aden typisch sind. Dieselbe Frage wird natürlich auch für die in diesem Bericht vorgestellten Daten zur Respiration gestellt werden. Da die Primärproduktion aber der insgesamt steuernde Prozess ist, soll er im Vordergrund stehen. Darüberhinaus ist über die Primärproduktion in den beiden Meeresgebieten einiges bekannt, wohingegen bezüglich der Respiration hier das erste Mal Daten niedergelegt sind und daher keine weiteren Vergleichsmöglichkeiten bestehen.

Die während unserer Expedition angetroffenen Produktionsbedingungen sind insoweit nicht für das ganze Jahr charakteristisch, da im Spätwinter und im Sommer Phasen erhöhter Produktion vorgefunden wurden. Allerdings ist anzuzweifeln, ob die kurzen Zeiten erhöhter Produktion genügend Material - partikulär oder gelöst - schaffen, daß eine hochaktive heterotrophe Gemeinschaft über einen längeren Zeitraum geringer Produktivität davon leben kann.

Das generelle Problem besteht für die beiden untersuchten Meeresgebiete darin, daß nur wenige Messungen während verschiedener Expeditionen, die ja zeitlich wie räumlich eng begrenzte Ergebnisse liefern, durchgeführt wurden. Diese Messungen ergaben in der Regel sehr niedrige Werte, wie dies ja bereits in der "Kurzen Einführung in das Untersuchungsgebiet" dargelegt wurde. Allerdings finden sich auch Ausnahmen. Die Produktionscharakteristika von Shaikh et al. (1986) widersprechen so ziemlich allen Ergebnissen der erwähnten Expeditionen. Die jährliche Gesamtproduktion ist mit rund  $400 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  der eines typischen Auftriebssystems vergleichbar, und die Produktionsraten in der

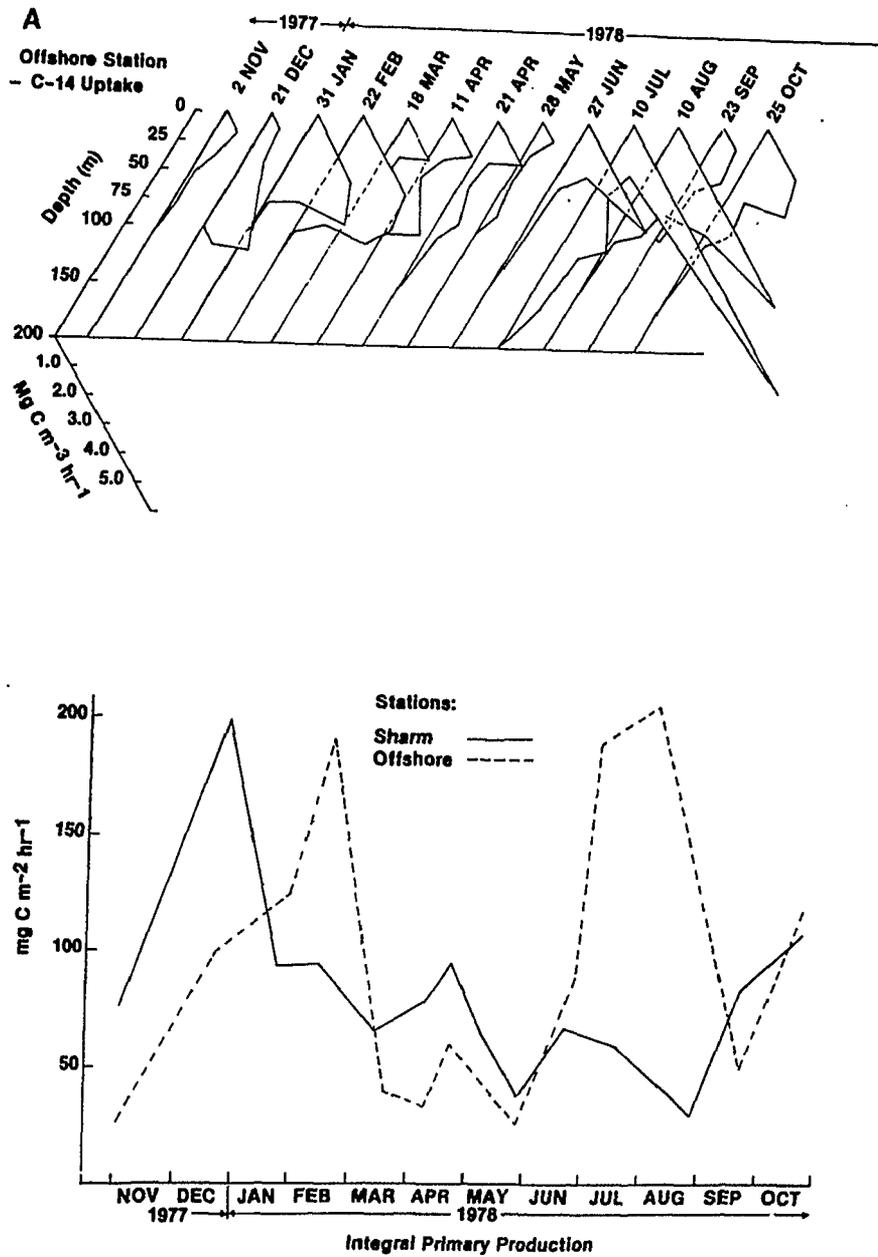


Abb. D2: Primärproduktion an der "offshore"-Station vor Saudi - Arabien. Oben die Tiefenprofile, unten die integrierte Primärproduktion. Die untere Darstellung enthält auch den Jahresgang an der untersuchten Küstenstation ("Sharm"). Der Jahresgang hat an dieser Station eine andere Charakteristik, die gemittelte Jahresproduktion lag mit  $420 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  im gleichen Bereich wie an der "offshore"-Station. Aus Shaikh et al. (1986).

Phase zwischen den Maxima liegen für die "offshore" - Station bei etwa  $50 \text{ mg} \cdot \text{C} \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , was einer täglichen Produktion von rund  $0.5 \text{ g} \text{ C} \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  entsprechen dürfte. Darüberhinaus ist die Phase geringer Produktion mit knapp drei Monaten recht kurz. Die zweite von den Autoren untersuchte Station zeigte zwar nur ein Maximum (Abb. D2), doch herrschten während der meisten Zeit des Jahres tägliche Produktionen von  $0.5 - 1.0 \text{ g} \text{ C} \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  vor.

Obwohl bei der genannten Untersuchung eine gute zeitliche Abdeckung besteht, so darf doch wegen der sehr landnahen Lage der Stationen an dem repräsentativen Charakter der Studie für "das" zentrale Rote Meer gezweifelt werden.

Das Hauptproblem der Quantifizierung bestimmter Prozesse (Primärproduktion wie Respiration) ist die Extrapolation erhaltener Daten auf größere Zeit- und Raumskalen, wobei punktuelle Ausnahmen möglicherweise eine ungenügende Würdigung erfahren. So finden sich hin und wieder in dem Gros niederproduktiver Stationen einzelne Positionen mit einer hohen Produktion, oder mit einer hydrographischen Struktur (z. B. deutliche Nitratmengen in geringer Tiefe), die eine hohe Produktion implizieren (Petzold 1986). Für unsere Expedition sind dies die Stationen 108 und 151, wo deutlich höhere Werte gemessen wurden als an allen anderen Stationen in den beiden Untersuchungsgebieten. Je nach Art der Berechnung der Tagesproduktion lagen die Raten an der Station 108 bei  $0.6$  bzw.  $0.9 \text{ g} \text{ C} \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  und an der Station 151 bei  $0.6$  bzw.  $1.1 \text{ g} \text{ C} \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (Moigis in Lenz et al. 1988).

Möglicherweise sind diese "Ausnahmen" Ausdruck eines mesoskali- gen Raum - Zeit - Mosaiks der Produktivität, in dem einige eng begrenzte Wasserkörper vergleichsweise hochproduktiv sind, während über weite Flächen geringe Aktivitäten vorherrschen. Ein interessantes Beispiel für eine solche Raum - Zeit - Variabilität mag die Abb. D3 demonstrieren, in der Produktionsmessungen an einer nominellen Station in der Sargassosee an verschiedenen Tagen im April 1983 wiedergegeben sind. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Tagen sind augenfällig, und man mag sich vorstellen, welche Schlüsse während einer fiktiven Expedition gezogen würden, die zufällig diese Station am 13. 4.

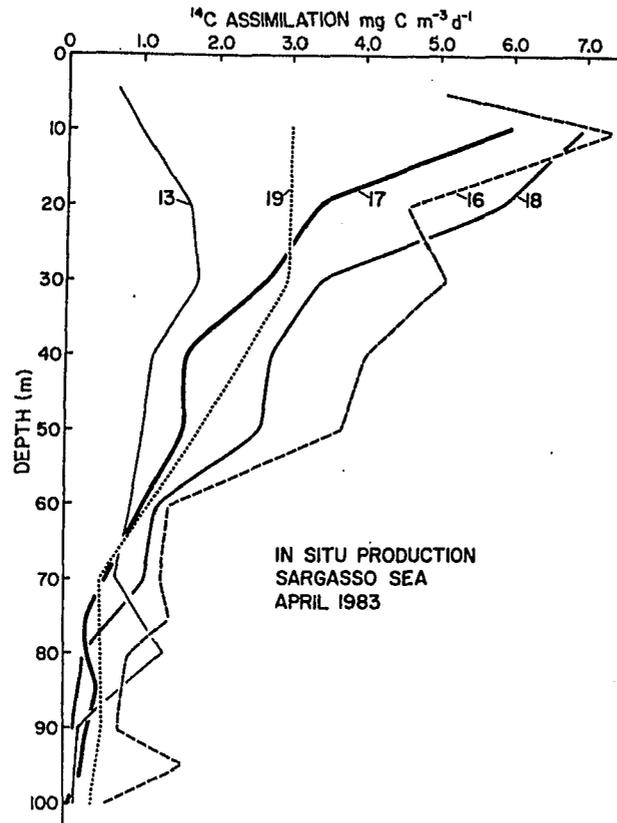


Abb. D3: Variation der Primärproduktion an einer nominellen Station in der Sargasso-See im April 1983. Aus Platt et al. 1989.

oder erst am 16. 4. untersuchen würde. Die räumliche Variabilität ergibt sich aus dem Umstand, daß im Ozean das Wasser in der Regel strömt, so daß mit höchster Wahrscheinlichkeit an den verschiedenen Tagen unterschiedliche Wasserkörper vorhanden waren.

Für das zentrale Rote Meer, und teilweise auch für den Golf von Aden, können die Gründe für eine mosaikartige Verteilung der Produktivität sowohl primär topographischer als auch dynamischer Natur sein. Topographisch bedingte Produktions-erhöhungen können sich z. B. bei Inselumströmungen einstellen (Lafond und Lafond 1971), wobei es im Stromlee zu Auftriebs-erscheinungen kommt. Die Station 151 könnte hierfür ein Beispiel sein, da sie nahe dem Süden des Sanganeb Riff gelegen war. Die hydrographischen Messungen an dieser Station (Verch et al. 1989) ergaben eine deutliche Zunahme des Nitrats in bereits 30 m Wassertiefe, wohingegen im allgemeinen die Obergrenze der Nitrakline erst im Bereich von etwa 70 m beobachtet wurde. Darüberhinaus fanden sich ab 20 m Wassertiefe Salzgehalte über  $S = 39$ , welche an anderen Stationen dieser Region auch erst ab etwa 70 m auftraten. Die Lage der Isopycnen zeigte das gleiche Verhalten. Diese Beobachtungen könnten auf Auftrieb hindeuten, allerdings wären Stromdaten für eine konsistente Interpretation nötig.

Dynamisch erzeugte Zentren erhöhter Produktivität ergeben sich auch aus mesoskaligen zyklonalen Wirbelstrukturen mit Aufdomungen der Isopycnen. Solche Strukturen sind offensichtlich im zentralen Roten Meer vorzufinden (Baudner 1986), wobei diese Wirbel neben solchen antizyklonalen Drehsinns existieren, so daß auf relativ kurze Entfernung produktionsfördernde und -hemmende hydrographische Situationen vorzufinden sind. Allerdings scheinen die antizyklonalen Wirbel häufiger aufzutreten als die zyklonalen, doch dürften letztere als intermittierende Produktionszentren von Bedeutung sein.

Darüberhinaus kann an den Rändern des Roten Meeres monsunbedingter Küstenauftrieb vorkommen (Morcos 1970). Im Sommer - während des SW-Monsuns - finden sich Auftriebserscheinungen an der arabischen Küste, während sie im Winter an der afrikanischen

Seite des Roten Meeres zu erwarten sind. Mit diesen Auftriebser-  
eignissen kann eine Erhöhung der Primärproduktion einhergehen,  
sofern das aufquellende Wasser aus genügend großer Tiefe stammt,  
um Nährsalze in die euphotische Zone zu führen. Das dabei  
geschaffene Material kann dann möglicherweise über Lateraltrans-  
porte in küstenfernere und niederproduktive Gebiete gelangen,  
wo es einen Teil der heterotrophen Aktivität unterstützt.

Diese theoretischen Mechanismen könnten also dazu führen,  
daß die Produktivität der beiden unter Diskussion stehenden  
Meeresgebiete im ganzen um einiges höher ist, als es die meisten  
während unserer Expedition gewonnenen Daten zur Primärproduktion,  
und die sehr ähnlichen Werte anderer Arbeitsgruppen nahelegen.  
Allerdings ist sie mit großer Wahrscheinlichkeit niedriger, als  
sich aus den Spitzenwerten von Produktionszentren ableiten ließe.

Auf der anderen Seite muß natürlich bedacht werden, daß  
die von uns vorgelegten Daten zur Respiration ein erstmaliger  
Versuch zur Quantifizierung dieses Prozesses im Untersuchungs-  
gebiet sind. Wir können deshalb nicht angeben, in welcher Phase  
einer anzunehmenden saisonalen Fluktuation wir uns während der  
Expedition befanden. Die Annahme unserer Werte als "typisch"  
wäre eine voreilige Verallgemeinerung, so daß der Vergleich  
zwischen der Produktion und der Respiration nur sehr vorsichtig  
gedeutet werden darf. Da Maxima der Primärproduktion besonders  
im Spätwinter beobachtet wurden, ist es durchaus möglich, daß  
die beobachtete Respiration eine Folgeerscheinung des Produk-  
tionsmaximums ist. Insofern könnten tatsächlich die Maxima der  
autotrophen und der heterotrophen Aktivität zeitlich versetzt  
auftreten, wie dies ganz am Anfang unter 1) erwähnt wurde.  
Für eine Analyse kommt aber erschwerend hinzu, daß die Exsudation  
nicht mit der partikulären Primärproduktion koinzidieren muß  
(Keller et al. 1982), daß also das Verhältnis DOC : POC saisonal  
unterschiedlich sein kann, und daß nach der genannten Arbeit  
die heterotrophe Aktivität nicht von der Konzentration der  
gelösten Komponenten, sondern von deren aktueller Bildungsrate  
abhang. Dementsprechend müssen Maxima oder Minima des einen  
Prozesses nicht notwendigerweise Maxima oder Minima des anderen  
Prozesses implizieren.

Allerdings könnten die gelösten organischen Substanzen auf Grund ihrer hohen Hintergrundkonzentrationen als eine Art Puffer wirken, der über einen gewissen Zeitraum eine höhere Konsumption zulässt als nach den Produktionsdaten erwartet werden darf. Es kann daher nicht ausgeschlossen werden, daß zu einem anderen Zeitpunkt - vielleicht einen Monat später - die Respiration der kleinen Größenklassen deutlich niedriger und die Diskrepanz zwischen Produktion und Konsumption weniger oder kaum ausgeprägt ist.

Nichtsdestoweniger betrifft die Frage nach der Höhe der Primärproduktion natürlich auch die metabolischen Bedürfnisse des Zooplanktons, die wir nun im zweiten Teil dieser abschließenden Diskussion behandeln wollen. Die Versuche des dritten Ergebnisabschnittes hatten ergeben, daß der respirative Verbrauch des Mesozooplanktons im Epipelagial des Roten Meeres zwischen 22 und  $63 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  variierte, wobei das Stationsmittel  $x = 45 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  betrug. Die entsprechenden Zahlen für den Golf von Aden sind 57 - 73 mit  $x = 68 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Wie bereits oben angemerkt, war dieser Verbrauch im Vergleich zum Ultra- und Mikroplankton nahezu bedeutungslos.

Setzen wir gegen die gemessenen Verbrauchszahlen des Mesozooplanktons die gemittelten Raten der Primärproduktion von knapp  $200 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  im Roten Meer und  $250 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  im Golf von Aden, so wird deutlich, daß die tägliche Primärproduktion partikulären organischen Materials rund vier mal über den metabolischen Bedürfnissen des Mesozooplanktons lag. Die Unterhaltung mindestens des Betriebstoffwechsels der Tiere scheint somit vollkommen gesichert. Bevor dieses Problem aber als gelöst empfunden wird, muß bedacht werden, daß lediglich 23 % dieser Primärproduktion einem Größenspektrum von Zellen zukommen, das durch das Mesozooplankton direkt nutzbar ist, wohingegen 77 % der Primärproduktion im Größenbereich des Picoplanktons geleistet wurden (Moigis in Lenz et al. 1988). Diese Größenfraktion - und somit der größte Teil der Primärproduktion - ist aber für die meisten Mesozooplankter nicht mehr abfiltrierbar (Literatur zusammengefasst in Sherr et al. 1986).

Nun wird allerdings ein großer Teil der Picoplanktonproduktion indirekt dem Zooplankton verfügbar, da die autotrophen Zellen durch phagotrophe Protozoen aufgenommen, in Protozoenbiomasse umgewandelt, und anschließend - da diese Gruppe einem besser zu handhabenden Größenspektrum angehört - vom Mesozooplankton gefressen werden. Zu diesem Komplex verweisen wir auf die beiden Artikel von Sherr et al. (1986) und Stoecker und Mc Dowell Capuzzo (1990).

Als weiterer Aspekt tritt hinzu, daß auto- und heterotrophe Zellen im Pico- und Nanoplanktonbereich (einschließlich größerer Bakterien) durch Salpen und Appendicularien effektiv aus dem Wasser herausgefiltert werden können (Alldredge und Madin 1982). Salpen wurden in unseren Proben vergleichsweise selten gefunden, doch waren Appendicularien immer in größeren Zahlen vorhanden. Im Roten Meer fanden sich in den oberen 100 m an den Stationen nördlich des 22. Breitengrades zwischen 3000 und knapp 10 000 Individuen, während südlich davon 14 000 - 35 000 Appendicularien pro  $m^2$  ermittelt wurden. Im Golf von Aden war die Variation zwischen den Stationen erheblich höher als im Roten Meer, und schwankte zwischen 12 000 und 65 000 Ind.  $m^{-2}$  (siehe Tab. 2.6 im Ergebnisteil 2).

Da die Vertreter dieser Tiergruppe in regelmäßigen Abständen ihre Häuser abwerfen, können diese Strukturen von anderen Mitgliedern der Mesozooplankton - Gemeinschaft zum Nahrungserwerb genutzt werden. Dabei steht aber offensichtlich nicht das mucöse Material der Häuser im Vordergrund, sondern die in ihnen enthaltenen Partikel. Etwa 30 % der herausgefilterten Partikel werden von den Appendicularien nicht ingestiert, und verbleiben deshalb in den Häusern, wenn diese abgeworfen werden (Alldredge 1976, Gorsky et al. 1984). Somit stellen diese Häuser starke Konzentrationszentren von Pico- und Nanoplanktonzellen, sowie anderen Partikeln dar, die mit großer Wahrscheinlichkeit durch cyclopoide Copepoden genutzt werden können. Die bereits in der Diskussion zum zweiten Ergebnisabschnitt angesprochene Affinität dieser Copepodengruppe zu treibendem mucösem Material deutet in diese Richtung, obwohl wir diese Zusammenhänge noch nicht vollkommen verstehen.

Es wird aus dem Gesagten deutlich, daß die epipelagische Mesozooplankton - Gemeinschaft - worunter nach der Probenauswertung in erster Linie Copepoden zu verstehen sind - in beiden Meeresgebieten "über Umwege" sehr wohl an der Primärproduktion des Pico- und Nanoplanktons partizipieren und für den Betriebs- und Aufbaustoffwechsel nutzen kann.

Insgesamt gesehen, müssen wir davon ausgehen, daß die während der Expedition festgestellte Primärproduktion ausreicht, den vorgefundenen Bestand des Mesozooplanktons zu unterhalten, und einen ausreichenden Zuwachs an Biomasse zuzulassen. Es lassen sich zumindest keine stichhaltigen Gründe dagegen angeben.

Wie sieht dies aber im oberen Mesopelagial (1 % Lichttiefe bis 200 m) und in der Schicht darunter (200 - 500 m) aus? Die Ergebnisse der Respirationsmessungen implizieren einen täglichen Mindestnahrungsbedarf von  $10 \text{ mg C m}^{-2}$  (Abb. 3.2, 3. Ergebnisteil) im oberen Mesopelagial beider Gebiete. Für die Schicht 200 - 500 m ergab die theoretische Berechnung der mittleren gewichtsspezifischen Respiration einen Wertebereich von  $0.08 - 0.1 \text{ mg O}_2 \text{ mg TG}^{-1} \text{ d}^{-1}$  im Roten Meer und rund  $0.7 \text{ mg O}_2 \text{ mg TG}^{-1} \text{ d}^{-1}$  im Golf von Aden (Tab. 2.9, 2. Ergebnisteil). Unter Berücksichtigung der vorgefundenen Biomassen und einem respiratorischen Quotienten von 0.8 liegt der Nahrungsbedarf in der Schicht 200 - 500 m zwischen  $9 \text{ und } 23 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  im Roten Meer und  $15 - 42 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  im Golf von Aden. Wenn die theoretischen Metabolismusberechnungen für das tiefere Mesopelagial einigermaßen den realen Verhältnissen entsprechen, so liegt der tägliche Nahrungsbedarf der Gemeinschaft unterhalb der euphotischen Zone (1 % Lichttiefe - 500 m) bei rund  $30 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  im Roten Meer und  $40 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  im Golf von Aden. Da unterhalb der euphotischen Zone nur noch mit unbedeutender Primärproduktion zu rechnen ist, so muß gefolgert werden, daß sich dieser Nahrungsbedarf - der lediglich die metabolischen Bedürfnisse befriedigen würde - aus dem Material zu decken hat, welches aus der euphotischen Zone heraussinkt. Das wären 15 - 16 % der täglichen Primärproduktion, so daß nahezu alles Material, das im Größenbereich  $> 2 \mu\text{m}$  produziert wird, exportiert werden müßte. Davon kann natürlich nicht ausgegangen werden.

Ein direktes Heraussinken einer größeren Menge an Phytoplanktern, aber auch anderer Zellen ist aus zwei Gründen ausgeschlossen: Erstens gehört der überwiegende Teil des Bestandes dem sehr kleinen Größenspektrum an. Bezogen auf die Phytoplankter fanden sich 70 - 90 % des gesamten Chlorophyll a in der Fraktion des Picoplanktons, und ein weiterer nicht unerheblicher Teil im Bereich des Nanoplanktons (Pillen 1989). Das Mikroplankton spielte an den meisten Stationen des Untersuchungsgebietes nur eine unwesentliche Rolle. Da aber die kleinsten Zellen, also die Pico- und Nanoplankter praktisch nicht sinken (Takahashi und Bienfang 1983), tragen sie - als Einzelzellen - nichts zum vertikalen Materiefluß bei.

Als zweiter Grund ist anzunehmen, daß der überwiegende Teil des Phytoplanktons innerhalb der euphotischen Zone aufgefressen wird. Die kleineren Zellen von den phagotrophen Protozoen und Appendicularien, die größeren vom Mesozooplankton.

Der zur Ernährung der mesopelagialen Zooplanktongemeinschaft notwendige Massenfluß muß also im wesentlichen anders verlaufen. Zunächst könnten die Kotballen der epipelagisch lebenden Zooplankter in Frage kommen, was bei der Dominanz der Copepoden auf deren Feces hinausliefe. Allerdings wurden in anderen pelagischen Systemen bisher keine wesentlichen Mengen an Copepodenkotballen in Sinkstoff - Fallen gefangen (Peinert 1985), was als Strategie der Materialretention in der Oberflächenschicht verstanden wird. Dabei scheint Koprophagie eine entscheidende Rolle zu spielen, wobei größere Copepoden die fecal pellets der jeweils kleineren Arten auffressen (Paffenhöfer und Knowles 1979). Letztendlich sinken dann nur noch bescheidene Mengen relativ großer Kotballen der größeren Arten aus der Wassersäule. Anders sieht dies z. B. für Euphausidenkot aus, der häufig in Fallen vorgefunden wird, doch traten diese Organismen weder im Roten Meer noch im Golf von Aden im Epipelagial auf. Der vertikale Fluß fecalen Materials muß daher in beiden Meeresgebieten als gering eingeschätzt werden. Dies Annahme deckt sich mit Beobachtungen aus dem tropischen Pazifik und Atlantik (Pilskaln 1986).

Eine andere Komponente potentiell heraussinkenden Materials sind die Aggregate, also Zusammenklumpungen von Organismen oder Detrituspartikeln, sowie mucöse Ballen unterschiedlichster Herkunft und Größe. Der Übersichtsartikel von Alldredge und Silver (1988) behandelt dieses Thema erschöpfend. Er sei deshalb als einzige Quellenangabe zitiert.

Der entscheidende Punkt ist, daß diese Aggregate eine assoziierte Lebensgemeinschaft beherbergen, die sich sowohl aus Bakterien als auch aus Flagellaten, anderen Protozoen und weiteren Organismen zusammensetzt. Die Aggregate stellen somit "Transportvehikel" dar, die zum Absinken von Organismen führen, die für sich allein genommen zu klein sind um hinabzusinken.

Für den vertikalen Fluß ist nun die Menge und die Zusammensetzung dieser Aggregate von Bedeutung. Für den Fall des Roten Meeres und des Golfes von Aden ist jedoch die Bedeutung dieser Komponente schwer zu beurteilen, da in beiden Meeresgebieten bisher keine Untersuchungen zu diesem Fragenkomplex durchgeführt wurden. Allerdings können wir sinnvolle Annahmen über einen Teilaspekt dieser Aggregate machen, nämlich über die Appendikularienhäuser. Diese werden in gewissen Abständen abgeworfen und von den Tieren durch neue ersetzt. Die abgeworfenen Häuser enthalten - wie bereits erwähnt - einen Teil des filtrierte Planktonmaterials, aber auch eine eigenständige mikrobielle Gemeinschaft (Davoll und Silver 1986), so daß ihr potentieller Nahrungswert über dem des mucösen Matrixmaterials liegt. Nach Untersuchungen von Fenaux (1985) werden pro Tier 4 - 16 Häuser pro Tag gebildet, wobei diese Anzahl positiv linear von der Wassertemperatur abhängt, vom Nahrungsangebot allerdings in der Weise beeinflußt wird, daß ein geringes Nahrungsangebot zu einer niedrigeren Austauschrate der Häuser führt.

Wenn wir annehmen, daß die Appendikularien im Untersuchungsgebiet 10 Häuser pro Tag erzeugten (als Mittel zwischen den beiden Extremen, da es sehr warm war, aber möglicherweise kein optimales Nahrungsangebot vorlag), so dürften in den oberen 100 m des Roten Meeres pro  $m^2$  und Tag zwischen 30 000 und 300 000, im Golf von Aden aber 100 000 bis 700 000 Häuser abgeworfen worden sein.

Diese doch erstaunlich hohe Zahl steht somit potentiell für den vertikalen Flux bereit. Wieviel organisches Material nun aber tatsächlich mit dem Absinken der Appendikularienhäuser in größere Tiefen gelangte, kann nicht gesagt werden, da dies selbstverständlich von der Größe der Häuser sowie ihrem organischen Gehalt (einschließlich der enthaltenen Partikel und Organismen) abhängt. Darüberhinaus ist die Verweildauer dieser Strukturen innerhalb der oberen Schichten von Bedeutung. Die Sinkgeschwindigkeit der leeren Häuser steigt nach Untersuchungen von Gorsky et al. (1984) exponentiell mit der Wassertemperatur, und hängt natürlich auch von der Größe der Häuser ab. Bei den Temperaturverhältnissen im Untersuchungsgebiet muß daher mit Sinkgeschwindigkeiten um  $100 \text{ m d}^{-1}$  gerechnet werden, was einen schnellen Transport implizieren würde. Allerdings sind diese Sinkgeschwindigkeiten in der ruhigen Wassersäule eines Laborzylinders ermittelt worden, so daß die im marinen Pelagial vorherrschenden turbulenten Wasserbewegungen die tatsächlich pro Tag zurückgelegte Strecke wesentlich vermindern dürften. Da diese Strukturen sehr fragil sind, können sie auch in bewegteren Regionen der Wassersäule zerrissen werden, so daß ein relativ großes Haus in mehrere kleinere Teile zerlegt wird, die eine deutlich geringere Sinkgeschwindigkeit aufweisen und daher nicht so schnell aus den oberen Schichten heraussinken. Bei längerer Verweildauer der Häuser in den oberen Regionen des Meeres wird aber ein Teil von der dort ansässigen Zooplanktongemeinschaft als Nahrung genutzt. Darüberhinaus wird ein nicht unerheblicher Teil des organischen Materials - falls sich die Prozesse in Appendikularienhäusern ähnlich abspielen wie in Tunicatenfeces - nach gewisser Zeit durch die interne mikrobielle Gemeinschaft aufgebraucht (Pomeroy et al. 1984), so daß der organische Gehalt bzw. der Anteil biologisch wichtiger Elemente wie z. B. Stickstoff sinkt. Letzterer Prozess spielt sich selbstverständlich auch in größeren Tiefen ab, und es sei hier besonders an den warmen Tiefenwasserkörper des Roten Meeres erinnert, der eine mikrobielle Aufarbeitung des Materials in kurzer Zeit begünstigt. Indes zeigen direkte und indirekte Untersuchungen (Davoll und Youngbluth 1990, Gorsky et al. 1984), daß der vertikale Transport

durch Appendikularienhäuser wahrscheinlich nicht unterschätzt werden darf.

Möglicherweise wird aber die Ernährung der Tierwelt des Mesopelagials durch einen sehr viel effizienteren Mechanismus sichergestellt, der sich im unteren Bereich der euphotischen Zone abspielt und auf den als letzten Aspekt in dieser Diskussion eingegangen werden soll. Allerdings müssen wir dafür etwas weiter ausholen.

Ausgehend von dem Konzept der "neuen" und "regenerierten" Nährstoffe (Dugdale und Goering 1967) und den diesen Nährstoffarten zugeordneten Produktionstypen sowie basierend auf Annahmen über die Verteilung dieser Produktionstypen im Ozean, herrschte die Vorstellung, daß in der gesamten Oberflächenschicht die regenerierte Produktion bei weitem überwiegt. Dies wurde ausgedrückt durch die "f-ratio" ( $f = \text{neue Produktion} : \text{gesamte Produktion}$ , Eppley und Peterson 1979), die für die gesamte Oberflächenschicht einen Wert von (sehr) ungefähr 0.1 haben sollte. Die regenerierte Produktion wäre somit etwa eine Größenordnung höher als die neue Produktion. Da die regenerierte Produktion aber im wesentlichen durch sehr kleine Plankter bewirkt wird, an die sich die verschiedensten Protozoen anschließen, wird das meiste des produzierten Materials bereits in der euphotischen Schicht aufgearbeitet, so daß keine wesentlicher Export (= Heraussinken von Material aus den oberen Wasserschichten) stattfindet. Anders ist dies bei der neuen Produktion, die vornehmlich durch große Phytoplankter (= Diatomeen) geleistet wird, und die mit hohen Sedimentationsraten verbunden ist (Smetacek 1985 a). So gesehen, ist besonders in tropischen und subtropischen Regionen von vornherein mit einem geringen vertikalen Transport in größere Wassertiefen zu rechnen. Mittlerweile mehren sich aber die Anzeichen, daß dieses Konzept zu einfach ist. Vielmehr scheint die Oberflächenschicht - immer noch stark vereinfacht - zweigeteilt zu sein. In den obersten Regionen dominiert in der Tat die regenerierte Produktion stark. In den tieferen Schichten der euphotischen Zone hingegen wird heute eine deutlich höhere f-ratio angenommen (Goldmann 1988, Platt et al. 1989). Hierbei wird folgendes Modell diskutiert (siehe Abb. D4):

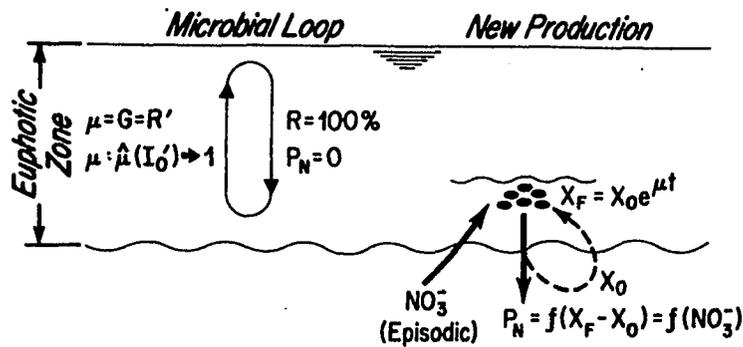


Abb. D4: Schema des im Text vorgestellten Konzepts. Der mikrobielle Loop (links) ist als "spinning wheel" dargestellt, in dem das Phytoplanktonwachstum ( $\mu$ ), das Protozoengrazing ( $G$ ) und die Nährstoffregeneration ( $R'$ ) gleich sind, und die relative Phytoplankton - Wachstumsrate sich als Funktion der Lichtintensität ( $\mu: \hat{\mu}(I_0')$ ) dem Wert 1 nähert. Die Regenerationseffizienz ( $R$ ) ist 100 %. Die neue Produktion ( $P_N$ ) hat den Wert 0. Die neue Produktion (rechts) wird durch episodenhafte Einträge an Nitrat angeregt, wobei eine Grundpopulation ( $X_0$ ) im unteren Bereich der euphotischen Zone eine Blüte großer Phytoplankter ( $X_F$ ) entstehen lässt. Gewisse Anteile der Blüte sinken in die Tiefe ab (Export), wobei die Höhe der neuen Produktion als Funktion der eingetragenen Nitratkonzentration aufgefasst werden kann. Aus Goldman (1988).

Gewissermaßen als Basis - Zyklus herrscht in der gesamten euphotischen Schicht die regenerierte Produktion, wobei phototrophe Ultraplankter mit lichtabhängiger Maximalrate wachsen. Als Herbivore agieren in erster Linie kleine Protozoen, wobei deren Grazingrate so groß wie die Wachstumsrate des Phytoplanktons ist. Die Regeneration der Nährstoffe ist vollständig, und es findet kein vertikaler Export statt. Das System ist zumindest im Modell geschlossen. Goldmann (1984 a, 1984 b) hat dies die "Spinnrad - Hypothese" genannt.

Im unteren Bereich der euphotischen Zone kommt es aber darüber hinaus zu episodenhaften Einträgen neuer Nährstoffe (z. B. Nitrat), die von einer minimalen Grundpopulation an großen Phytoplanktern (Diatomeen) genutzt werden. Es entstehen Blüten, die nicht vollständig dem Fraß anheimfallen, so daß ein nicht unerheblicher Teil dieser durch Diatomeen gebildeten Produktion als frisches Material aus dem unteren Bereich der euphotischen Zone heraussinkt, und tieferen Schichten zu Gute kommt. Es handelt sich um ein Exportsystem, es ist offen.

Auf diese Weise vereinigen sich in einem Wasserkörper beide Systemtypen, wobei der regenerierte Zyklus permanent arbeitet, während das Exportsystem zusätzlich, aber episodenhaft auftritt.

Dieses Konzept würde der Frage nach der Ernährung der mesopelagialen Tierwelt eine besondere Note verleihen, auf die weiter unten eingegangen werden soll, es würde aber darüber hinaus auch erklären, warum Sinkstoff - Fallen innerhalb der euphotischen Zone - wassersäulenkorrigiert - weniger fangen als solche, die unterhalb dieser Schicht aufgehängt sind. Solch ein Muster wurde auch während der "Mindik"- Expedition im Arabischen Meer vorgefunden (Stuhr 1989).

Das Problem bei diesen episodenhaften Tiefenblüten ist aber, daß sie kaum durch Messungen erfasst werden, da man ja gewissermaßen zur rechten Zeit am rechten Ort sein muß und darüber hinaus die Proben der richtigen Tiefe entstammen müssen.

Dennoch haben wie mit großer Wahrscheinlichkeit eine solche Situation im Roten Meer angetroffen. Die Abb. D5 zeigt die Nitratverteilung in den oberen 80 m der Dauerstation 180, die am

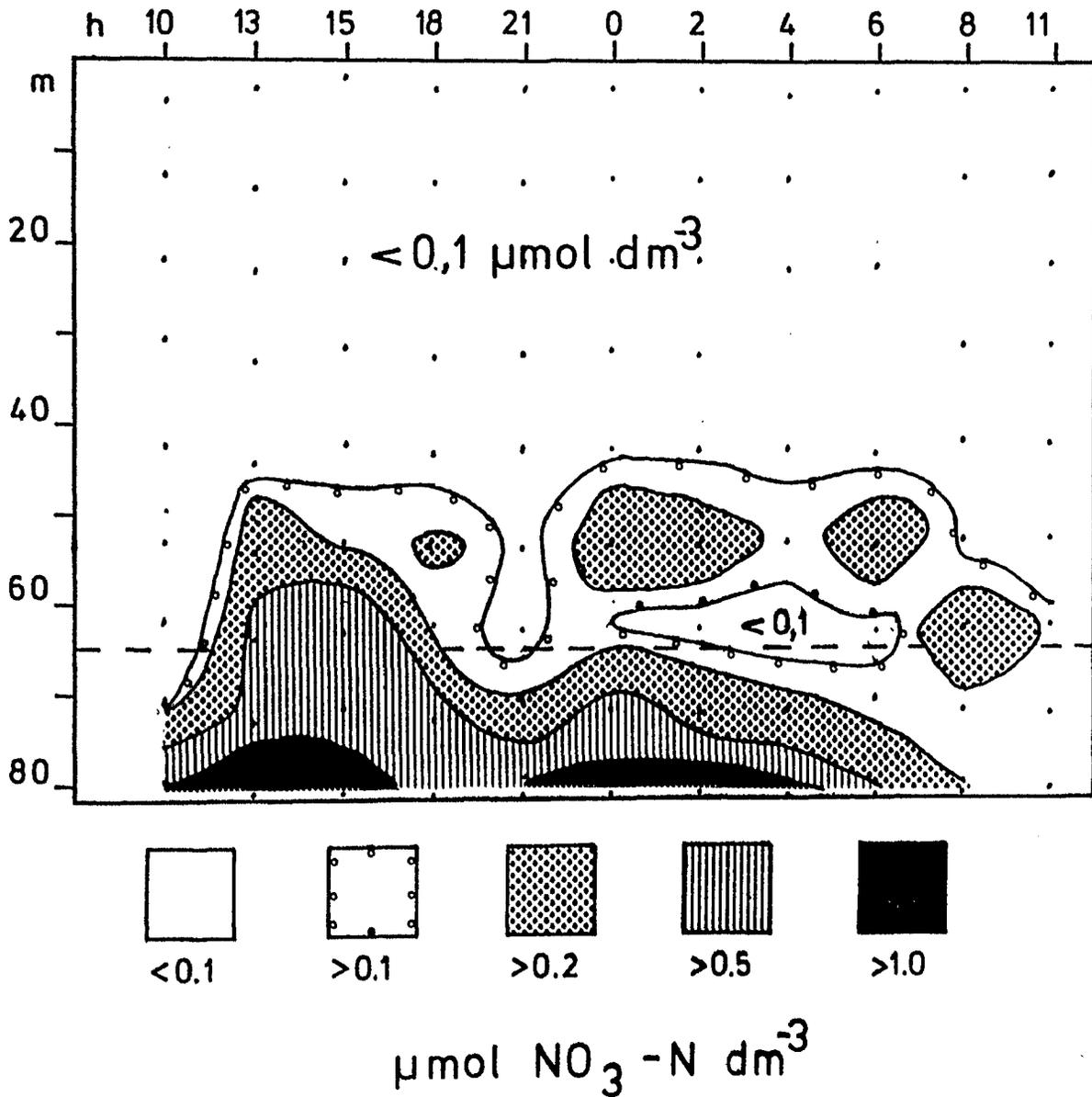


Abb. D5: Darstellung der Nitratverhältnisse in den oberen 80 m der Wassersäule an der Dauerstation 180 im zentralen Roten Meer. An beiden Tagen wurde die 1 % Lichttiefe zu rund 65 m bestimmt. Sie ist als gestrichelte Linie eingetragen, obwohl ihr natürlich in der Nacht keine konkrete Bedeutung zukommt. Nach Daten aus Verch et al. (1989).

24. / 25. Februar 1987 untersucht wurde. Man erkennt um 13 Uhr des 1. Tages ein starkes Aufsteilen der Nitrakline, die sich weit in die euphotische Zone (oberhalb der gestrichelten Linie) erhebt. Zum Nachmittag bzw. zur Nacht sinkt sie wieder in größere Tiefen ab. Interessant sind aber die intermediären Nitratmaxima, die um 18 Uhr, um 0 und 2 Uhr, sowie um 6 und um 8 Uhr beobachtet wurden. Sie lagen in Tiefen zwischen 50 und 60 bzw. etwas über 60 m Wassertiefe, und deckten sich mit der Lage des Tiefen - Chlorophyll - Maximums (Pillen 1989). Ob zwischen dem Aufsteilen der Nitrakline und diesen intermediären Maxima ein Zusammenhang besteht, ist zweifelhaft, da das Schiff während der Nachtstunden auf einer festen Position gehalten werden mußte, und kein Driftkörper verfolgt werden konnte.

Entscheidender ist aber, daß diese Maxima dem entsprechen, was das vorgestellte Konzept fordert, nämlich episodenhafte Injektionen größerer Nitratmengen in den unteren Bereich der euphotischen Zone. Dies geschah bei uns während der Nacht, so daß eine mögliche neue Produktion in diesem Bereich lichtlimitiert war. Doch zeigt unsere Beobachtung, daß solche Prozesse im Roten Meer anzutreffen sind. Allerdings findet sich in den Primärproduktionsmessungen kein Hinweis auf diesen Vorgang. Es wurden an der Station 180 zwei in situ Inkubationen durchgeführt, wobei die Proben am 1. Tag um 10 Uhr, am zweiten Tag um 8 Uhr genommen wurden. Zur Probennahme am ersten Tag bestand das Phänomen aber noch nicht, und am 2. Tag wurden die Proben für die Inkubation über und unter, aber nicht in diesem intermediären Maximum genommen. Dies demonstriert deutlich das Problem der "Unterbeprobung" ("undersampling"), wie es auch in Goldman (1988) und Platt et al. (1989) in diesem Zusammenhang angesprochen wird.

Sollte sich das hier vorgestellte Konzept durch weitere Untersuchungen bestätigen, so muß die Frage der Ernährung des mesopelagischen Zooplanktons unter anderen Gesichtspunkten beantwortet werden. Die auf den vorhergehenden Seiten dargelegten potentiellen Nahrungsquellen führten dem Zooplankton der tieferen Regionen der Wassersäule schon gealtertes Material über indirekte Transportmittel zu. Diatomeendominierte 'Phytoplanktonblüten' im unteren Bereich der euphotischen Zone stellen aber frisches organisches Material zur Verfügung, da das Absinken bei dieser

Pflanzengruppe ein Teil des Lebenszyklusses zu sein scheint (Smetacek 1985 b), wobei sehr schnell - und offensichtlich auch ohne Nährstofflimitierung - größere Aggregate mit hohen Sinkgeschwindigkeiten gebildet werden (Alldredge und Gotschalk 1989). Der entstehende vertikale Flux mag potentiell sowohl dem Plankton als auch dem Benthos zu Gute kommen. Dabei dürfte entscheidend sein, daß die Zooplankter, sofern sie das absinkende Material zu nutzen verstehen, direkt an der Primärproduktion, d. h. ohne Zwischenschaltung effizienzmindernder trophischer Stufen partizipieren. Möglicherweise können auf diese Weise die trophischen Verhältnisse für das Mesopelagial als kurze und effiziente Nahrungskette im Sinne Rythers (Ryther, 1969) interpretiert werden: Der Input anorganischer "neuer" Nährstoffe führt zur Bildung eines Bestandes großer Phytoplanktonzellen, die direkt von großen Zooplanktern genutzt werden können. Die Bildung von Aggregaten erschließt darüberhinaus diese Nahrungsquelle auch sehr großen Planktern, so daß diese Beziehungen ein wenig an die Auftriebssituation des oben genannten Autors erinnern. Man kann das hier beschriebene Konzept in der Tat als eine gewisse Auftriebssituation deuten, da sich - alles natürlich in viel kleinerem Rahmen - die Phänomene sehr ähneln. Beide Systeme sind durch Einträge "neuer" Nährstoffe aus größeren Tiefen gekennzeichnet, beide werden durch Diatomeen dominiert, beide Systeme sind exportorientiert und beide zeigen eine starke räumliche wie zeitliche Variabilität. Allerdings sind die Raum- und Zeitskalen bei dem beschriebenen Modell wesentlich kleiner bzw. kürzer.

Dieses Modell mag zu einem gewissen Teil die Bestandsunterschiede im Mesopelagial des Golfes von Aden und des Roten Meeres erklären. In der Schicht 200 - 500 m war im Mittel die Biomasse pro  $m^3$  im Golf von Aden rund vier mal höher als im Roten Meer. Da im erstgenannten Gebiet die Nutrikline viel flacher lag als im Roten Meer, dürfte sich der hier dargestellt Prozeß im Golf von Aden häufiger als im Roten Meer abspielen, wo teilweise die Nutrikline erst in Tiefen von 100 m oder mehr festgestellt wurde. Die Konsequenz wäre ein vergleichsweise großer und

konstanterer vertikaler Fluß im Golf von Aden, und somit ein größeres potentielles Nahrungsangebot für die mesopelagischen Zooplankter.

Als zweiter bestimmende Faktor für die unterschiedlichen Bestände im Mesopelagial beider Meeresgebiete aber müssen die höheren metabolische Bedürfnisse der Zooplankter im warmen Tiefenwasserkörper des Roten Meeres angesehen werden (siehe Diskussion zum 2. Ergebnisteil). Eine relativ geringe Nahrungszufuhr kann auf Grund des hohen Metabolismus nur einen geringen Bestand tierischer Biomasse unterhalten, und die Kombination der beiden geschilderten Faktoren führt zu der von Weikert (1982) dargestellten Zooplanktonarmut im Tiefenwasserkörper des Roten Meeres. Die gleichen Beobachtungen wie sie hier für das Zooplankton dargelegt sind (hoher Metabolismus, geringer Bestand) sind auch für das Benthos gemacht worden (Thiel et al. 1987), so daß insgesamt die Tiefenfauna des Roten Meeres - ob benthisch oder pelagisch - im Vergleich zu anderen Meeren geringere Bestände aufweist: Ein Ausdruck des weltweit einzigartig warmen Tiefenwasserkörpers.

Literaturverzeichnis

Alldredge, A. L., 1972: Abandoned larvacean houses: A unique food source in the pelagic environment. - Science 177, 885 - 887.

Alldredge, A. L., 1976: Discarded appendicularian houses as sources of food, surface habitats, and particulate organic matter in planktonic environments. - Limnol. Oceanogr. 21, 14 - 23.

Alldredge, A. L. & C. C. Gotschalk, 1989: Direct observations of the mass flocculation of diatom blooms: Characteristics, settling velocities and formation of diatom aggregates. - Deep - Sea Res. 36, 159 - 171.

Alldredge, A. L. & L. R. Madin, 1982: Pelagic tunicates: Unique herbivores in the marine plankton. - Bioscience 32, 655 - 663.

Alldredge, A. L. & M. W. Silver, 1988: Characteristics, dynamics and significance of marine snow. - Prog. Oceanogr. 20, 41 - 82.

Azam, F., 1984: The ecological and biogeochemical roles of the bacterioplankton in coastal marine ecosystems. - In: Haq, B. U. & J. D. Milliman (eds.): Marine geology and oceanography of Arabian Sea and coastal Pakistan. - Van Nostrand Reinhold Company Inc., New York, pp. 317 - 326.

Banoub, M. W., & P. J. LeB. Williams, 1972: Measurements of microbial activity and organic material in the western Mediterranean Sea. - Deep-Sea Res. 19, 433 - 443.

Barthel, K. G., G. Schneider, R. Gradinger & J. Lenz, 1989: Concentration of live pico- and nanoplankton by means of tangential flow filtration. - J. Plankton Res. 11, 1213 - 1221.

Baudner, H., 1986: Über die Bedeutung mesoskaliger Wirbel für die Zirkulation des Roten Meeres. - Dipl. Arbeit, Univ. Hamburg, 86 pp.

Bé, A. W. H., J. M. Furns & O. A. Roels, 1971: Plankton abundance in the North Atlantic Ocean. - In: Costlow, J. D. (ed.): Fertility of the Sea. Gordon & Breach Science Publishers, New York, pp. 17 - 50.

Beckmann, W., 1984: Mesozooplankton distribution on a transect from the Gulf of Aden to the central Red Sea during the winter monsoon. - *Oceanologica acta* 7, 87 - 102.

Beers, J. R., 1966: Studies on the chemical composition of the major zooplankton groups in the Sargasso Sea off Bermuda. - *Limnol Oceanogr.* 11, 520 - 528.

Benović, A., S. Fonda - Umani, A. Malej & M. Specchi, 1984: Net - zooplankton biomass of the Adriatic Sea. - *Mar. Biol.* 79, 209 - 218.

Björnberg, T. K. S., 1965: Observations on the development and the biology of the Miracidae Dana (Copepoda: Crustacea). - *Bull. mar. Sci.* 15, 512 - 520.

Böttger, R., 1987: The vertical distribution of micro- and small mesozooplankton in the central Red Sea. - *Biol. Oceanogr.* 4, 383 - 402.

Böttger - Schnack, R. & D. Schnack, 1989: Vertical distribution and population structure of *Macrosetella gracilis* (Copepoda: Harpacticoida) in the Red Sea in relation to the occurrence of *Oscillatoria* (*Trichodesmium*) spp. (Cyanobacteria). - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 52, 17 - 31.

Böttger - Schnack, R., D. Schnack & H. Weikert, 1989: Biological observations on small cyclopoid copepods in the Red Sea. - *J. Plankton Res.* 11, 1089 - 1101.

- Braithwaite, C. J. R., 1987: Geology and palaeogeography of the Red Sea region. - In: Edwards, A. J. & S. M. Head (eds.): Red Sea - Key Environments Series, Pergamon Press, Oxford, pp. 22 - 44.
- Caron, D. A., J. C. Goldman, O. K. Andersen & H. R. Dennett, 1985: Nutrient cycling in a microflagellate food chain. II. Population dynamics and carbon cycling. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 24, 243 - 254.
- Carr, M., C. M. Turley, H. W. Ducklow & H. L. Quinby, 1988: The international bacterial biovolume determination experiment: Preliminary results and analysis. - EOS 69 (44), A512A - 63, p. 1087 (Abstract).
- Childress, J. J., 1971: Respiratory rate and depth of occurrence of midwater animals. - Limnol. Oceanogr. 16, 104 - 106.
- Childress, J. J., 1975: The respiratory rates of midwater crustaceans as a function of depth of occurrence and relation to the oxygen minimum layer off southern California. - Comp. Biochem. Physiol. 50 A, 787 - 799.
- Conover, R. J. & E. D. S. Corner, 1968: Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. - J. Mar. Biol. Ass. U. K. 48, 49 - 75.
- Corkett, C. J. & I. A. McLaren, 1978: The biology of Pseudo-calanus. - Adv. mar. Biol. 15, 1 - 231.
- Cowles, T. J., M. R. Roman, A. L. Gauzens & N. J. Copley, 1987: Short - term changes in the biology of a warm - core ring: zooplankton and grazing. - Limnol. Oceanogr. 32, 653 - 664.
- Davoll, P. J. & M. W. Silver, 1986: Marine snow aggregates: Life history sequence and microbial community of abandoned larvacean houses from Monterey Bay, California. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 33, 111 - 120.

- Davoll, P. J. & M. J. Youngbluth, 1990: Heterotrophic activity on appendicularian (Tunicata: Appendicularia) houses in mesopelagic regions and their potential contribution to particle flux. - Deep - Sea Res. 37, 285 - 294.
- Derenbach, J., 1969: Zur Homogenisation des Phytoplanktons für die Chlorophyllbestimmung. - Kieler Meeresforsch. 25, 166 - 171.
- Dowidar, N. M., 1983: Primary production in the central Red Sea off Jiddah. - Bull. Inst. Oceanogr. Fish 9, 160 - 170.
- Dietrich, G., Kalle, K., W. Kraus & G. Siedler, 1975: Allgemeine Meereskunde - Eine Einführung in die Ozeanographie. - Gebrüder Bornträger, Berlin, 593 pp.
- Dugdale, R. C. & J. J. Goering, 1967: Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. - Limnol. Oceanogr. 12, 196 - 206.
- Edwards, F. J., 1987: Climate and oceanography. - In: Edwards, A. J. & S. M. Head (eds). Red Sea - Key Environments Series, Pergamon Press, Oxford, pp. 45 - 69.
- Ellis, B. K. & J. A. Stanford, 1982: Comparative photoheterotrophy, chemoheterotrophy, and photolithotrophy in a eutrophic reservoir and an oligotrophic lake. - Limnol. Oceanogr. 27, 440 - 454.
- Eppley, R. W. & B. J. Peterson, 1979: Particulate organic flux and planktonic new production in the deep ocean. - Nature 282, 677 - 680.
- Estrada, M., F. Vives & M. Alcaraz, 1985: Life and the productivity of the open sea. - In: Margalef, R. (ed.): Western Mediterranean - Key Environments Series, Pergamon Press, Oxford, pp. 148 - 197.

Fenaux, R., 1983: Rhythm of secretion of oikopleurid's houses. - Bull. Mar. Sci. 37, 498 - 503.

Fenchel, T., 1987: Ecology - potentials and limitations. - Ecology Institute, Nordbunte, 186 pp. ( Kapitel 20: New ways of looking at plankton, pp. 137 - 145).

Fogg, G. E., 1983: The ecological significance of extracellular products of phytoplankton photosynthesis. - Bot. Mar. 26, 3 - 14.

Gapishko, A. J., 1971: Seasonal changes in Gulf of Aden zooplankton in 1965 - 1966. - Oceanology (Wash.) 10, 399 - 403.

Giguère, L. A., J. F. St. Pierre, B. Bernier, A. Vézina & J.- G. Rondeau, 1989: Can we estimate the true weight of zooplankton samples after chemical preservation. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46, 522 - 527.

Goldman, J. C., 1984 a: Oceanic nutrient cycles. - In: Fasham, M. J. R. (ed.): Flows of energy and materials in marine ecosystems: Theory and practice. Plenum Press, 137 - 170.

Goldman, J. C., 1984 b: Conceptual Role for microaggregates in pelagic waters. - Bull. mar. Sci. 35, 462 - 476.

Goldman, J. C., 1988: Spatial and temporal discontinuities of biological processes in pelagic surface waters. - In: Rothschild, B. J. (ed.): Toward a theory on biological - physical interactions in the world ocean. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 273 - 296.

Gordon, D. C. Jr., 1970: A microscopic study of organic particles in the North Atlantic Ocean. - Deep - Sea Res. 17, 175 - 185.

Gorsky, G., N. S. Fisher & S. W. Fowler, 1984: Biogenic debris from the pelagic tunicate, *Oikopleura dioica*, and its role in the vertical transport of a transuranium element. - Estuarine Coastal Shelf Sci. 18, 13 - 23.

Grandperrin, R. & C. Caboche, 1968: Aperçu sur l'action des procédés de conservation sur la biomasse d'organismes micro-nectoniques et macroplanctoniques. - J. Cons. perm. int. Explor. Mer 32, 209 - 215.

Grasshoff, K., 1969: Zur Chemie des Roten Meeres und des Inneren Golfs von Aden nach Beobachtungen von FS "Meteor" während der Indischen Ozean Expedition 1964/65. - "Meteor" Forsch.- Ergebnisse A (6), 1 - 76.

Hamner, W. M., L. P. Madin, A. L. Alldredge, R. W. Gilmer & P. P. Hamner, 1975: Underwater observations of gelatinous zooplankton: Sampling problems, feeding biology, and behavior. - Limnol. Oceanogr. 20, 907 - 917.

Härdstedt-Roméo, M., 1982: Some aspects of the chemical composition of plankton from the North-Western Mediterranean Sea. - Mar. Biol. 70, 229 - 236.

Hitchcock, G. L., C. Langdon & T. J. Smayda, 1987: Short-term changes in the biology of a Gulf Stream warm-core ring: Phytoplankton biomass and production. - Limnol. Oceanogr. 32, 919 - 928.

Howlett, A. C., P. C. Sternweiss, B. A. Macik, P. M. van Arsdale & A. G. Gilman, 1979: Reconstitution of catecholamine-sensitive adenylate cyclase. Association of a regulatory component of the enzyme with membranes containing the catalytic protein and B - adrenergic receptors. - J. Biol. Chem. 254, 2287 - 2295.

Iida, K. & V. Nussenzweig, 1981: Complement receptor is an inhibitor of the complement cascade. - J. exp. Med. 153, 1138 - 1150.

Ikeda, T., 1974: Nutritional ecology of marine zooplankton. - Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 22, 1 - 97.

Ikeda, T., 1977 a: The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. III. Short-term changes in the respiration rates of two subtropical zooplankton species, *Acartia tonsa* and *Sagitta hispida*. - Bull. Plankton Soc. Japan 24, 29 - 35.

Ikeda, T., 1977 b: The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. IV. Changes in respiration and excretion rates of boreal zooplankton species maintained under fed and starved conditions. - Mar. Biol. 41, 241 - 252.

Ikeda, T., 1977 c: The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton: II. Effect of oxygen saturation on the respiration rate. - Bull. Plankton Soc. Japan 24, 19 - 28.

Ikeda, T., 1985: Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. - Mar. Biol. 85, 1 - 11.

Ikeda, T. & M. R. Skjoldal, 1989: Metabolism and elemental composition of zooplankton from the Barents Sea during early arctic summer. - Mar. Biol. 100, 173 - 183.

Iturriaga, R. & A. Zsolnay, 1981: Transformation of some dissolved organic compounds by a natural heterotrophic population. - Mar. Biol. 62, 125 - 129.

Jeffrey, S. W. & G. F. Humphrey, 1975: New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c<sub>1</sub> and c<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton. - Biochem. Physiol. Pflanzen 167, 191 - 194.

Johnson, K. M., C. M. Burney & J. McN. Sieburth, 1981: Enigmatic marine ecosystems metabolism measured by direct diel  $\Sigma$  CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> flux in conjunction with DOC release and uptake. - Mar. Biol. 65, 49 - 60.

Jumars, P. A., D. L. Penry, J. A. Baross, M. J. Perry & B. W. Frost, 1989: Closing the microbial loop: Dissolved carbon pathway to heterotrophic bacteria from incomplete ingestion, digestion and absorption in animals. - Deep - Sea Res. 36, 483 - 495.

Keller, M. D., T. H. Mague, M. Badenhausen & H. E. Glover, 1982: Seasonal variability in the production and consumption of amino acids by coastal microplankton. - Estuarine Coastal Shelf Sci. 15, 301 - 315.

Kepkay, P. E., D. K. Muschenheim & B. D. Johnson, 1990: Surface coagulation and microbial respiration at a tidal front on Georges Bank. - Continental Shelf Res. 10, 573 - 588.

Khimitsa, V. A. & V. A. Bibik, 1979: Seasonal exchange in dissolved oxygen and phosphates between the Red Sea and the Gulf of Aden. - Oceanology (Wash.) 19, 544 - 546.

Kirchmann, D. L. & H. W. Ducklow, 1987: Trophic dynamics of particle-bound bacteria in pelagic ecosystems: A review. - In: Moriarty, D. J. W & R. S. V. Pullin (eds.): Detritus and microbial ecology in aquaculture. ICLARM Conference proceedings 14, Manila, pp. 54 - 82.

Kremer, P., 1982: Effect of food availability on the metabolism of the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi*. - Mar. Biol. 71, 149 - 156.

Krey, J., R. Boje, M. Gillbricht & J. Lenz, 1971: Planktologisch-chemische Daten der "Meteor" - Expedition in den Indischen Ozean 1964/65. - Meteor Forsch.- Ergebnisse D 9, 1 - 120.

Lafond, E. C. & K. G. Lafond, 1971: Oceanography and its relation to marine organic production. - In: Costlow, J. D. Jr. (ed.): Fertility of the sea, Vol. 1, Gordon & Breach Science Publishers, New York, pp. 241 - 265.

Lampert, W., 1978: Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. - *Limnol. Oceanogr.* 23, 831 - 834.

Lasker, R., 1966: Feeding, growth, respiration and carbon utilization of a euphausiid crustacean. - *J. Fish. Res. Board Can.* 23, 1291 - 1317.

Lenz, J., G. Schneider, A. G. D. El Hag, R. Gradinger, P. Fritsche, A. Moigis, T. Pillen, M. Rolke & T. Weisse, 1988: Planktological data from the central Red Sea and the Gulf of Aden - R. V. "Meteor", cruise No. 5/2, January - March 1987.- *Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Universität Kiel*, Nr. 180, 200 pp.

Levanon-Spanier, I., E. Padan & Z. Reiss, 1979: Primary production in a desert-enclosed sea - the Gulf of Elat (Aqaba), Red Sea. - *Limnol. Oceanogr.* 26 A, 673 - 685.

Lowry, O. H., N. J. Rosebrough, A. L. Farr & R. J. Randall, 1951: Protein measurement with the folinphenol reagent. - *J. Biol. Chem.* 193, 265 - 275.

Madhupratap, M., 1983: Zooplankton standing stock and diversity along an ocean track in the western Indian Ocean. - *Mahasagar - Bulletin of the National Institute of Oceanography* 16, 463 - 467.

Maillard, C. & G. Soliman, 1986: Hydrography of the Red Sea and exchanges with the Indian Ocean in summer. - *Oceanologica acta* 9, 249.

Marshall, S. M., & A. P. Orr, 1958: On the biology of *Calanus finmarchicus*. X. Seasonal changes in oxygen consumption. - *J. mar. biol. Ass. U. K.* 37, 459 - 472.

- Mayzaud, P., 1973: Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. II. Studies of the metabolic characteristics of starved animals. - *Mar. Biol.* 21, 19 - 28.
- Menzel, D. W. & J. H. Ryther, 1960: Zooplankton in the Sargasso Sea and its relation to organic production. - *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* 26, 250 - 258.
- Morcos, S. A., 1970: Physical and chemical oceanography of the Red Sea. - *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 8, 73 - 202.
- Murphy, L. S. & E. M. Haugen, 1985: The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic. - *Limnol. Oceanogr.* 30, 47 - 58.
- Nagata, T., 1986: Carbon and nitrogen content of natural planktonic bacteria. - *Appl. Environ. Microbiol.* 52, 28 - 32.
- Naqvi, S. W. A., H. P. Hansen & T. W. Kureishy, 1986: Nutrient uptake and regeneration ratios in the Red Sea with reference to the nutrient budgets. - *Oceanologica acta* 9, 271 - 275.
- Neumann, A. C. & D. A. McGill, 1962: Circulation in the Red Sea in early summer. - *Deep-Sea Res.* 8, 223 - 235.
- Omori, M., 1969: Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. - *Mar. Biol.* 3, 4 - 10.
- Omori, M., 1970: Variations of length, weight, respiratory rate, and chemical composition of *Calanus cristatus* in relation to its food and feeding. - In: Steele, J. H. (ed). *Marine food chains*. Oliver & Boyd, Edinburgh, pp. 113 - 126.
- Omori, M. & T. Ikeda, 1984: *Methods in marine zooplankton ecology*. - John Wiley & Sons, New York, 332 pp.

Osman, M. M., 1985: Water exchange between the Red Sea and Gulf of Aden. - Int. Symp. Upw. W. Afr., Inst. Inv. Pesq, Barcelona, Vol. 1, pp. 205 - 212.

Paffenhöfer, G. A. & S. C. Knowles, 1979: Ecological implications of fecal pellet size, production and consumption by copepods. - J. Plankton Res. 37, 35 - 49.

Parsons, T. R., 1963: Suspended organic matter in seawater. - Prog. Oceanogr. 1, 205 - 239.

Peinert, T., 1985: Saisonale und regionale Aspekte der Produktion und Sedimentation von Partikeln im Meer. - Diss. Univ. Kiel, 105 pp.

Petzold, M., 1986: Untersuchungen zur Horizontal- und Vertikalverteilung des Phytoplanktons im Roten Meer. - Dipl. Arbeit, Univ. Hamburg, 158 pp.

Pillen, T., 1989: Zur Phytoplanktonverteilung im Roten Meer und Golf von Aden während der "Meteor" - Expedition (Mindik 5/2) im Frühjahr 1987. - Dipl. Arbeit, Univ. Kiel, 158 pp.

Pilskaln, C. H., 1986: The fecal pellet fraction of particulate flux. - Diss. Harvard Univ., 262 pp.

Platt, T., V. Brown & B. Irwin, 1969: Caloric and carbon equivalents of zooplankton biomass. - J. Fish. Res. Bd. Canada, 26, 2345 - 2349.

Platt, T., G. W. Harrison, M. R. Lewis, W. K. W. Li, S. Sathyendranath, R. E. Smith & A. F. Vezina, 1989: Biological production of the oceans: The case for a consensus. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 52, 77 - 88.

Poisson, A., S. Morcos, E. Souvermezoglou, A. Papaud & A. Juanoff, 1984: Some aspects of biogeochemical cycles in the Red Sea with special reference to new observations made in summer 1982. - Deep-Sea Res. 31, 707 - 718.

Pomeroy, L. R., R. B. Hanson, P. A. McGillivray, B. F. Sherr, D. Kirchmann & D. Deibel, 1984: Microbiology and chemistry of fecal products of pelagic tunicates: Rates and fates. - Bull. mar. Sci. 35, 426 - 439.

Quetin, L. B., R. M. Ross & K. Uchio, 1980: Metabolic characteristics of midwater zooplankton: Ammonia excretion, O : N ratios, and the effect of starvation. - Mar. Biol. 59, 201 - 209.

Raymont, J. E. G., 1983: Plankton and productivity in the Oceans. 2. Zooplankton. - Pergamon Press, Oxford, 824 pp.

Razouls, S., 1972: Influence des conditions expérimentales sur la taux respiratoire des copépodes planktoniques. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 9, 145 - 153.

Redfield, A. C., B. H. Ketchum & F. A. Richards, 1963: The influence of organisms to the composition of sea-water. - In: Hill, M. N. (ed.): The Sea, Vol. 2, J. Wiley & Sons, New York, pp. 26 - 77.

Riley, G. A., 1939: Plankton studies. II. The western North Atlantic, May - June 1939. - J. mar. Res. 2, 145 - 162.

Roman, M. R., A. L. Gauzens & T. J. Cowles, 1985: Temporal and spatial changes in epipelagic microzooplankton and mesozooplankton biomass in warm-core Gulf Stream ring 82 - B. - Deep-Sea Res. 32, 1007 - 1022.

Roman, M. R., 1978: Ingestion of the blue-green algae *Trichodesmium* by the harpacticoid copepod, *Macrosetella gracilis*. - *Limnol. Oceanogr.* 23, 1245 - 1255.

Ryther, J. H., 1969: Photosynthesis and fish production in the sea. - *Science* 166, 72 - 76.

Salonen, K. & K. Kononen, 1984: Applicability of size fractionation to assess respiration in different size classes of plankton.- *Arch. Hydrobiol. Beih. (Ergebn. Limnol.)* 19, 223 - 227.

Santamaría, M. T. G., J. G. Braun, D. de Armas, F. Real, J. E. Escánez & J. E. Villamondes, 1989: Estudio comparativo de las comunidades zooplanctónicas en San Andrés y Los Cristianos.- *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 5, 57 - 70.

Schneider, G., 1989: Carbon and nitrogen content of marine zooplankton dry material; A short review. - *Plankton Newsletter* 11, 4 - 7.

Schneider, G., 1990: Metabolism and standing stock of the winter mesozooplankton community in the Kiel Bight /western Baltic.- *Ophelia* 32, 237 - 247.

Schneider, G. & J. Lenz, 1987: Die Bedeutung der Größenstruktur des Zooplanktons für den Energietransfer im pelagischen Ökosystem der Auftriebsregion vor NW - Afrika. - *Berichte aus dem Institut für Meereskunde Nr.* 174, 137 pp.

Shaikh, E. A., J. C. Roff & N. M. Dowidar, 1986: Phytoplankton ecology and production in the Red Sea off Jiddah, Saudi Arabia.- *Mar. Biol.* 92, 405 - 416.

Sherr, E. B., 1988: Direct use of high molecular weight polysaccharide by heterotrophic flagellates. - *Nature, Lond.* 335, 348 - 351.

- Shibley, G. P., M. Manousos, K. Munch, I. Zelljadt, L. Fisher, S. Mayyasi, K. Harewood, R. Stevens & K. E. Jensen, 1980: New method of large-scale growth and concentration of the Epstein - Barr viruses. - Appl. Environ. Microbiol. 40, 1044 - 1048.
- Shimkus, K. M. & E. S. Trimonis, 1983: Quantitative distribution of suspended matter in the Red Sea and Gulf of Aden. - Oceanology (Wash.) 23, 449 - 452.
- Shushkina, E. A. & Ye. P. Pavlova, 1973: Metabolism rate and production of zooplankton in the equatorial Pacific. - Oceanology (Wash.) 13, 278 - 284.
- Sieburth, J. M., V. Smetacek & J. Lenz, 1978: Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. - Limnol. Oceanogr. 23, 1256 - 1263.
- Smetacek, V., 1985 a: Die Struktur mariner pelagischer Systeme - Ansätze zu einer Synthese von physiko-chemischen und biologischen Betrachtungsweisen. - Habil. Schrift Univ. Kiel, 92 pp.
- Smetacek, V., 1985 b: Role of sinking in diatom life-history cycles: Ecological and geological significance. - Mar. Biol. 84, 238 - 251.
- Steeman Nielsen, E., 1952: The use of radioactive carbon ( $^{14}\text{C}$ ) for measuring organic production in the sea.- J. Cons. Int. perm. Explor. Mer 18, 117 - 140.
- Stoecker, D. K. & J. Mc Dowell Capuzzo, 1990: Predation on protozoa: Its importance to zooplankton. - J. Plankton Res. 12, 891 - 908.
- Stuhr, A., 1989: Pigmentuntersuchungen am Phytoplankton des Arabischen Meeres mittels der HPLC - Methode. - Dipl. Arbeit, Univ. Kiel, 63 pp.

- Sugimura, Y. & Y. Suzuki, 1988: A high-temperature catalytic oxidation method for the determination of non-volatile dissolved organic carbon in seawater by direct injection of a liquid sample. - Mar. Chem. 24, 105 - 131.
- Takahashi, M. & P. K. Bienfang, 1983: Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters. - Mar. Biol. 79, 203 - 211.
- Taylor, G. T., 1982: The role of pelagic heterotrophic protozoa in nutrient cycling: A review. - Ann. Inst. Océanogr., Paris, 58, 227 - 241.
- Thiel, H. & H. Weikert, 1984: Biological oceanography of the Red Sea oceanic system. - Deep-Sea Res. 31, 829 - 831.
- Thiel, H., O. Pfannkuche, R. Theeg & G. Schriever, 1987: Benthic metabolism and standing stock in the central and northern deep Red Sea. - P. S. Z. N. I.: Marine Ecology 8, 1 - 20.
- Turner, J. T., 1986: Zooplankton feeding ecology: contents of fecal pellets of the cyclopoid copepods *Oncaea venusta*, *Corycaeus amazonicus*, *Oithona plumifera*, and *O. simplex* from the Northern Gulf of Mexico. - P. S. Z. N. I.: Marine Ecology 7, 289 - 302.
- UNESCO, 1966: Determination of photosynthetic pigments in sea water. - Monographs on oceanographic methodology I. UNESCO, Paris.
- Venrick, E. L., J. R. Beers & J. F. Heinbokel, 1977: Possible consequences of containing microplankton for physiological rate measurements. - J. exp. mar. Biol. Ecol. 26, 55 - 76.
- Verch, N., M. Petzold, P. Mahnke & D. Quadfasel, 1989: Hydrographic bottle data obtained in the Red Sea and Gulf of Aden during R V "Meteor" cruise 5 - Mindik 1987. - Institut für Meereskunde Univ. Hamburg - Technical Report 2 - 89.

- Vinogradov, M. E., 1970: Vertical distribution of the oceanic zooplankton. - Nauka Publ. House, Moscow (Russ., 1968). Transl.: Israel. Prog. for sci. Transl. Jerusalem 1970. 320 pp.
- Vinogradov, M. E. & E. A. Shushkina, 1984: Succession of marine epipelagic communities. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 16, 229 - 239.
- Wangersky, P. J., 1984: Organic particles and bacteria in the ocean. - In: Hobbie, J. E. & P. J. leB. Williams (eds.): Heterotrophic activity in the sea. Plenum Press, New York, pp. 263 - 288.
- Weikert, H., 1982: The vertical distribution of zooplankton in relation to habitat zones in the area of the Atlantis II Deep, central Red Sea. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 8, 129 - 143.
- Weikert, H., 1987: Plankton and the pelagic environment. - In: Edwards, E & S. M. Head (eds.): Red Sea. Key Environmental Series. Pergamon Press, Oxford, pp. 90 - 111.
- Weikert, H., 1988: New information on the productivity of the deep Eastern Mediterranean and Red Sea. - Rapp. Comm. int. Mer Médit. 31, p. 305.
- Weikert, H. & H.-CH. John, 1981: Experiences with a modified Bé multiple opening-closing plankton net. - J. Plankton Res. 3, 167 - 176.
- Weisse, T., 1989: The microbial loop in the Red Sea: dynamics of pelagic bacteria and heterotrophic nanoflagellates. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 55, 241 - 250.
- Wickstead, J. H., 1962: Food and feeding in pelagic copepods. - Proc. Zool. Soc. Lond. 139, 545 - 555.

Williams, P. J. leB., 1981 a: Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. - Kieler Meeresforsch., Sonderh. 5, 1 - 28.

Williams, P. J. leB., 1981 b: Microbial contribution to overall marine plankton metabolism: direct measurements of respiration. - Oceanologica acta 4, 359 - 364.

Williams, P. J. leB., 1984 a: Bacterial production in the marine food chain: The emperor's new suite of clothes? - In: Fasham, M. J. R. (ed.): Flows of energy and materials in marine ecosystem: theory and practice. Plenum Press, New York, pp. 271 - 299.

Williams, P. J. leB., 1984 b: A review of measurements of respiration rates of marine plankton populations. - In: Hobbie, J. E. & P. J. leB. Williams (ed.): Heterotrophic activity in the sea. Plenum Press, New York, pp. 357 - 389.

Williams, P. J. leB. & C. S. Yentsch, 1976: An examination of photosynthetic production, excretion of photosynthetic products, and heterotrophic utilization of dissolved organic compounds with reference to results from a coastal subtropical sea. - Mar. Biol. 35, 31 - 40.

Williams, P. J. leB. & N. W. Jenkinson, 1982: A transportable microprocessor - controlled precise Winkler titration suitable for field station and shipboard use. - Limnol. Oceanogr. 27, 576 - 584.

Williams, P. J. leB., T. Berman & O. Holm-Hansen, 1976: Amino acid uptake and respiration by marine heterotrophs. - Mar. Biol. 35, 41 - 47.

Williams, R. & D. B. Robins, 1982: Effects of preservation on wet weight, dry weight, nitrogen and carbon contents of *Calanus helgolandicus* (Crustacea: Copepoda). - Mar. Biol. 71, 271 - 281.