

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

Nr. 144
1985

DIE BIOMASSE UND STOFFWECHSELAKTIVITÄT DES
MIKRO- UND MESOZOOPLANKTONS IN DER OSTSEE

Thomas Weisse

DOI 10.3289/IFM_BER_144

Institut für Meereskunde
Abt. Marine Planktologie
Düsternbrooker Weg 20
D-2300 Kiel 1, FRG

ISSN 0341-8561

Abstract

Biomass and metabolic activity of naturally occurring micro- and mesozooplankton populations were studied from April 1983 through April 1984 at the station Boknis Eck (54°32'N, 10°03'E) in the western Baltic.

Oxygen consumption, ammonia and inorganic phosphate excretion were measured aboard ship under simulated in situ conditions using the dark incubation technique. Samples were subdivided into four different size fractions prior to experiments. The experiments were run separately with samples taken from the surface layer and from the deeper water below the pycnocline. Overall net plankton ($> 20 \mu\text{m}$) respiration amounted to $48.7 \text{ gCm}^{-2}\text{a}^{-1}$, which is about one third of the annual primary production in the investigation area as calculated by previous investigators. 43 % of the overall respiration was caused by zooplankton activity. Within the zooplankton, the size fraction between $200 \mu\text{m}$ and $500 \mu\text{m}$ contributed to more than half to the total respiration. This size fraction mainly consisted of copepods. The smaller microzooplankton ($20\text{-}200 \mu\text{m}$) species respired some 30 % of the total zooplankton oxygen consumption in the water column. The two larger size classes, $500\text{-}1000 \mu\text{m}$ and $> 1000 \mu\text{m}$, were of minor importance on the annual average.

Zooplankton excretion was of quantitative importance from May through September, when 30 % to 40 % of primary productivity were supported by net zooplankton excretion. Ammonia and inorganic phosphate excretion of micro- and mesozooplankton species alone accounted for 10 % and 16 % of the daily phytoplankton nitrogen and phosphorus demand, respectively, in summer. During phytoplankton blooms in spring and autumn, phytoplankton nutrient consumption of NH_4^+ and PO_4^{3-} exceeded zooplankton excretion of these nutrients considerably.

Size distribution of metabolic activity within the four fractions studied did not parallel that of biomass. Judging the ecological significance of the single size classes from their relative biomass leads to a considerable underestimation of the smaller microzooplankton. Consequently, the role of larger meso- and macrozooplankton species in nutrient remineralization and energy consumption within the pelagic system of the western Baltic is overestimated, if biomass is taken uncritically as an indicator for ecological significance.

Additional respiration and excretion measurements were performed in summer 1984 at Askö (Baltic proper, Sweden). In terms of absolute

concentrations oxygen consumption, ammonia and inorganic phosphate excretion were lower in the Baltic proper than in the western Baltic. However, the relative importance of nutrient regeneration by zooplankton excretion was identical in both areas. Additional measurements at four stations along the Himmerfjärd eutrophication gradient on the Swedish east coast revealed similar relationships between changes in zooplankton biomass and metabolic activities as observed between the western Baltic and the Baltic proper. These measurements with naturally occurring plankton populations were compared with laboratory experiments on the dominant summer zooplankton species in the Baltic. The impact of the main factors, temperature, dry weight, sex and starvation, on the measurements presented here and the validity of laboratory measurements on single species as representative for mixed populations are further discussed.

Zusammenfassung

Die Biomasse, Respiration, Ammonium- und anorganische Phosphatexkretion des Mikro- und Mesozooplanktons in der Ostsee wurde von April 1983 bis April 1984 auf der Station Boknis Eck in der westlichen Kieler Bucht untersucht. Die natürlichen Planktonpopulationen wurden mittels eines Siebsatzes in die 4 Größenklassen 20-200 μm , 200-500 μm , 500-1000 μm und $> 1000 \mu\text{m}$ unterteilt. Die Proben wurden für die oberflächennahe Wasserschicht, die während der Sommermonate mit der durchmischten Wasserschicht identisch war, und das salzreichere Tiefenwasser getrennt genommen. Die Experimente wurden in 4-6 stündiger Dunkelinkubation an Bord des Schiffes durchgeführt.

Von Juni bis September 1984 wurden die gleichen Experimente in der Gotlandsee bei Askö (Schweden) durchgeführt, um die Sommersituation auf zwei küstennahen Stationen in der westlichen Ostsee (Boknis Eck) und in der zentralen Ostsee (Askö) miteinander vergleichen zu können. Zusätzlich wurde im Sommer 1984 die Veränderung der Biomasse und Stoffwechselaktivität des Netzplanktons entlang eines Eutrophierungsgradienten auf drei Stationen im Himmerfjärdfjord an der schwedischen Ostküste untersucht.

Die gemessenen Stoffwechselraten des Zooplanktons wurden von dem mitgefangenen Phytoplankton beeinflusst. Während der Phytoplanktonblüten im Frühjahr und Herbst wurden bei Boknis Eck über drei Viertel der gesamten Respiration des Netzplanktons vom Phytoplankton geleistet. Im Jahresdurchschnitt verteilte sich die Gesamtrespiration in der Wassersäule zu 57 % auf das Phyto- und 43 % auf das Zooplankton ($> 20 \mu\text{m}$) auf der Untersuchungsstation. Insgesamt wurde etwa ein Drittel der jährlichen Primärproduktion bei Boknis Eck vom Netzplankton veratmet. Die errechnete Zooplanktonrespiration von $20,9 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ liegt in der gleichen Größenordnung wie die aus früheren Untersuchungen bekannte Sekundärproduktion. Innerhalb des Mikro- und Mesozooplanktons entfiel etwa die Hälfte der gesamten Veratmung auf die Größenklasse 200-500 μm . Diese Fraktion wurde eindeutig von den Copepoden dominiert. Die kleineren Mikrozooplankter (20-200 μm) hatten einen durchschnittlichen Anteil von 30 % an der Zooplanktonatmung in der Wassersäule. Die Respirationsaktivität der Größenklasse 500-1000 μm war im Gegensatz zu den übrigen Fraktionen in der Wassersäule sehr ungleichmäßig verteilt. In der Oberschicht war der relative Anteil dieser Größenklasse mit 22 % nahezu drei mal so hoch wie im Tiefenwasser. Die größten Zooplankter ($> 1000 \mu\text{m}$) trugen nur zu 1-2 % zu der jährlichen Zooplanktonrespiration bei.

Der Anteil des Mikrozooplanktons an der Stoffwechselaktivität des Netz-
zooplanktons war mit 30 % um die Hälfte höher als sein Anteil an der
Trockengewichtsbioasse (20 %). Die Ursache hierfür ist die Abnahme der
gewichtsspezifischen Stoffwechselaktivität mit zunehmender Körpermasse.
Dadurch erhöht sich der Anteil des Mikrozooplanktons an der Stoffwechsel-
aktivität gegenüber dem an der Bioasse, während gleichzeitig die relative
Bedeutung der größeren Zooplankter für die Stoffwechselaktivität entspre-
chend abnimmt. Die ökologische Rolle, die die einzelnen Größenklassen für
die Stoff- und Energieumsatzprozesse im Pelagial spielen, kann daher nicht
allein aus der jeweiligen Bioasse erschlossen werden.

An 10 ausgewählten Arten des sommerlichen Zooplanktons in Kiel und auf
Askö durchgeführte Laborversuche zur Respiration, Ammonium- und anorgani-
schen Phosphatexkretion zeigten, daß neben der Körpermasse der Untersu-
chungstiere vor allem die Versuchstemperatur die gemessenen Stoffwechsel-
raten beeinflußt. Die starken jahreszeitlichen Temperaturschwankungen in
der Ostsee führen dazu, daß die Stoffwechselaktivitäten des Phyto- und des
Zooplanktons im Sommer bei gleicher Bioasse etwa drei mal so hoch sind wie
im Winter. Die für Neomysis integer unter verschiedenen Versuchsbedingungen
erhaltenen Ergebnisse ergaben, daß sich kurzzeitiges Hungern vor und
während der Versuche unterschiedlich auf die Respiration und Exkretion
auswirken kann. Daher können sich die atomaren Verhältnisse zwischen
dem veratmeten Sauerstoff und den exkretierten Nährsalzen NH_4^+ und PO_4^{3-}
ändern. Der Einfluß des Hungerns und auch möglicher geschlechtsspezifischer
Unterschiede kann jedoch gegenüber den erheblich stärkeren Einflüssen der
Bioasse- und Temperaturschwankungen unter in situ Bedingungen vernachläs-
sigt werden.

Die Laborversuche machten deutlich, daß einzelne Arten von der für eine
Vielzahl von Arten unterschiedlicher Größe und auch für natürliche Misch-
populationen gültigen allometrischen Beziehung zwischen Körpergewicht und
Stoffwechselrate stark abweichen können. Das physiologische Verhalten eines
Zooplankters muß bei der Abschätzung seiner Respirations- und Exkretions-
raten aus dem Körpergewicht berücksichtigt werden.

Bei den Exkretionsexperimenten mit den natürlichen Mischpopulationen führte
die gleichzeitig stattfindende Nährsalzaufnahme des vom Zooplankton aus-
geschiedenen Ammoniums und anorganischen Phosphates durch das Phytoplankton
dazu, daß die gemessenen Nettobilanzen zwischen diesen beiden antagonistischen
Prozessen entsprechend der saisonalen Änderungen der Phyto- und

Zooplanktonbiomasse charakteristische jahreszeitliche Unterschiede aufwiesen. Nur in den Sommermonaten, als die Zooplanktonbestände hoch waren, fand eine deutliche Netto remineralisierung der Nährsalze NH_4^+ und PO_4^{3-} innerhalb des Netzplanktons bei Boknis Eck statt. Während der Frühjahrs- und Herbstblüten überwog hingegen die Nährsalzaufnahme durch das Phytoplankton die Zooplanktonexkretion beträchtlich. In den Wintermonaten waren die Bilanzen sowohl für Ammonium als auch für anorganisches Phosphat schwach positiv. Diese summarischen Messungen der Nährsalzumsetzungen innerhalb des Netzplanktons bieten eine einfache und schnelle Möglichkeit, Informationen über den Zustand des pelagischen Systems zu erhalten, da die Aktivitäten der einzelnen Systemkomponenten hierbei gegeneinander wirken und die jeweils dominierende Komponente den Systemzustand bestimmt. Die Stoffwechselaktivität des Mikro- und Mesozooplanktons ist nur in den Sommermonaten dominierend, wenn das Phytoplanktonwachstum einerseits durch die Exkretion der anorganischen Nährsalze und andererseits durch die Freßaktivität des Zooplanktons kontrolliert wird. Die relative Bedeutung der Zooplanktonexkretion ist in der Kieler Bucht (Boknis Eck) und in der Gotlandsee (Askö) identisch. In beiden Gebieten wurden etwa 10 - 16 % des Phytoplanktonbedarfes an Stickstoff und Phosphor während des Sommers durch die Ammonium- und anorganische Phosphatexkretion des Mikro- und Mesozooplanktons gedeckt. Die Berücksichtigung der in dieser Untersuchung nicht gemessenen organischen Stickstoff- und Phosphorexkretion sowie der ebenfalls nicht erfaßten Exkretion des Makrozooplanktons ergaben, daß insgesamt etwa 30 % des täglichen Stickstoff- und 40 % des Phosphorbedarfes des Phytoplanktons im Sommer vom Netzzooplankton ($> 20 \mu\text{m}$) exkretiert werden. Da jedoch von verschiedenen Autoren angenommen wird, daß über die Hälfte der pflanzlichen Primärproduktion im Sommer auf der durch die Zooplanktonexkretion im pelagischen System regenerierten Nährstoffen beruhen, weisen diese Abschätzungen auf die erhebliche potentielle Bedeutung der Nanozooplankter für die Stoffumsetzungen im Pelagial hin. Diese Mikroheterotrophen, zu denen auch die Bakterien gehören, blieben in dieser Untersuchung aus methodischen Gründen unberücksichtigt. Die Messung ihrer Stoffwechselaktivität unter in situ stellt ein lohnendes Forschungsziel der Zukunft dar.

INHALT	Seite
Vorwort	4
1. <u>Einleitung</u>	5
2. <u>Material und Methoden</u>	
2.1 Freilanduntersuchungen	9
2.2 Laborversuche	12
3. <u>Ergebnisse</u>	
<u>Untersuchungen mit natürlichen Mischpopulationen</u>	
3.1 <u>Die Biomasse und Stoffwechselaktivität des Mikro- und und Mesozooplanktons in der westlichen Kieler Bucht (Boknis Eck) im Verlauf eines Jahres</u>	
3.1.1 Hydrographie des Untersuchungsgebietes	15
3.1.2 Die Artenzusammensetzung und die Biomasse des Zooplanktons ..	17
3.1.3 Die Biomasse des Phytoplanktons	25
3.1.4 Die Respiration des Netzplanktons	29
3.1.5 Zooplanktonexkretion und Phytoplanktonaufnahme von Ammonium und anorganischem Phosphat im Netzplankton	38
3.1.6 Der Einfluß der Temperatur auf die Respiration, Exkretion und Nährsalzaufnahme des Netzplanktons	47
3.1.7 Kurzzeitige Variabilität der Parameter: Die Tagesperiodizität der Respiration	50
3.2 <u>Die Sommersituation in der zentralen Ostsee (Gotlandsee)</u>	
3.2.1 Die Respiration und Nährsalzumsetzung des Netzplanktons auf der Station "Bojen" (B I)	56
3.2.2 Die Veränderungen der Stoffwechselaktivität entlang eines Eutrophierungsgradienten im Himmerfjärd fjord	62
3.3 <u>Vergleich der Sommersituation in der westlichen Ostsee (Boknis Eck) und in der zentralen Ostsee (Askö)</u>	69

3.4	<u>Laborversuche an einzelnen Zooplanktonarten</u>	
3.4.1	Die Respiration und Exkretion ausgewählter Arten des sommerlichen Zooplanktons in der Ostsee	73
3.4.2	Der Einfluß der Temperatur, des Geschlechtes und des Hungerns auf die Respirations- und Exkretions- raten von <u>Neomysis integer</u>	81
4.	<u>Diskussion</u>	
4.1	Zur Problematik der Probennahme und der Berechnung von Jahresgängen	87
4.2	Die Biomassen des Phytoplanktons und des Zooplanktons auf der Station Boknis Eck	91
4.3	Die Stoffwechselaktivität des Netzplanktons bei Boknis Eck ..	94
4.4	Die ökologische Bedeutung der Respiration und Exkretion des Mikro- und Mesozooplanktons in der Ostsee	98
5.	<u>Zitierte Literatur</u>	103
6.	<u>Datenanhang</u>	
6.1	Daten zu den hydrographischen und biologischen Messungen auf der Station Boknis Eck in der Kieler Bucht (westliche Ostsee) während des Untersuchungsjahres von April 1983 bis April 1984	115
6.2	Daten zu den biologischen Messungen auf 4 Stationen entlang des Himmerfjärd-Eutrophierungsgradienten an der schwedischen Ostküste (zentrale Ostsee) von Juli bis September 1984	124

Vorwort

Die vorliegende Arbeit entstand aus der Teilnahme an einer Forschungsfahrt mit der "Meteor" in das nordwestafrikanische Auftriebsgebiet im Februar bis April 1983. Dabei beschäftigte ich mich innerhalb der von Prof. J. Lenz geleiteten Arbeitsgruppe "Zooplanktonökologie" mit der Respiration und Exkretion des Zooplanktons dieser Gewässer. Bei der Durchsicht der Literatur für die Vorbereitung der Expedition stellte ich fest, daß über die Bedeutung dieser Stoffwechselprozesse im pelagischen System der Ostsee, dem gewissermaßen vor unserer Haustür gelegenen Meeresgebiet, nur sehr wenig bekannt war. Es war daher naheliegend, sich mit dieser Fragestellung intensiver im Rahmen einer Dissertation zu befassen. Daher begann ich nach meiner Rückkehr von der Meteor-Fahrt im April 1983 mit den hier beschriebenen Untersuchungen zur Biomasse und Stoffwechselaktivität des Mikro- und Mesozooplanktons in der Ostsee.

Mein herzlicher Dank gilt meinem Doktorvater, Herrn Prof. J. Lenz, für seine fachlichen Anregungen, ständige Diskussionsbereitschaft und weitreichende Unterstützung während der gesamten Untersuchung. Herrn Prof. B.-O. Jansson und allen Mitarbeitern des Askö-Institutes verdanke ich einen überaus anregenden Aufenthalt an ihrem Institut im Sommer 1984. Insbesondere möchte ich mich bei S. Johansson, U. Larsson, L. Rudstam und F. Wulff für ihr Interesse an meiner Arbeit und ihre vielfältige Hilfe bedanken. Die freundschaftliche Atmosphäre auf Askö werde ich immer in positiver Erinnerung behalten.

Für die technische Hilfe bei der Arbeit auf See danke ich den Kapitänen und den Mannschaften der Kieler Forschungsschiffe "Alkor" und "Littorina". U. Junghans half wesentlich bei der Anfertigung der zahlreichen Abbildungen für die vorliegende Arbeit. U. Bathmann, P. Martens und S.B. Schnack trugen durch ihre förderliche Kritik zur Verbesserung des Manuskriptes bei.

Manches während der Arbeit auftretende Problem konnte durch die Diskussionen mit meinen Kommilitonen aus der Hohenbergstraße gelöst werden.

Last not least möchte ich der Studienstiftung des deutschen Volkes danken, die mir neben der finanziellen Förderung den Kontakt zu Kollegen aus dem gleichen und aus anderen Fachgebieten ermöglichte und damit Anregungen gab, die über diese Dissertation hinaus wirken werden.

1. Einleitung

Die gegenwärtigen Kenntnisse über den Stoffkreislauf und Energiefluß innerhalb der Glieder des marinen pelagischen Nahrungsnetzes stützen sich weitgehend auf die Erforschung struktureller Aspekte. Im Gegensatz zur Primärproduktion der Algen kann die Sekundär- und Tertiärproduktion des Zooplanktons und des Nektons nicht direkt in Kurzzeitversuchen unter in situ Bedingungen gemessen werden. Die Produktion der Herbivoren und Carnivoren wird daher entweder mit physiologischen Methoden unter Laborbedingungen ermittelt oder mit populationsbiologischen Modellen aus der Veränderung der in situ Biomasse pro Zeiteinheit errechnet (Edmonson & Winberg 1971, Tranter 1976, LeBorgne 1978). Die funktionalen Aspekte des Nahrungsnetzes, die Wechselwirkungen zwischen seinen verschiedenen Gliedern werden dann indirekt aus der unterschiedlichen Struktur - d.h. im wesentlichen aus der Verteilung der Biomasse bzw. des Energiegehaltes der aufeinanderfolgenden Nahrungsstufen - erschlossen (z.B. Margalef 1967, Ryther 1969, Landry 1977, Steele & Frost 1977). Dies trifft auch für die Ostsee im allgemeinen und die Kieler Bucht in der westlichen Ostsee im besonderen zu. Eine Reihe von Untersuchungen beschäftigte sich mit der Artenzusammensetzung und dem Bestand des Zooplanktons in der Kieler Bucht (Oberg 1906, Lohmann 1908, Kraefft 1910, Banse 1956 & 1959, Hillebrandt 1972, Müller 1973, Schnack 1978, Smetacek 1980 & 1981 u.a.). Martens (1975 & 1976) berechnete die Sekundär- und Tertiärproduktion aus den Bestandsänderungen, der sedimentierten Biomasse und aus in früheren Laborstudien ermittelten Ingestionsraten der dominanten Zooplanktonarten. Auch den Arbeiten über das Nahrungsgefüge (Lenz 1974, Smetacek 1980, Stegmann & Peinert 1984) und dem Energiefluß im Pelagial (v. Bröckel 1978) liegen die Messungen der Biomasse bzw. des Energiegehaltes der verschiedenen Stufen des Nahrungsnetzes zugrunde. Die sich saisonal verändernden Bestände der vier Komponenten des Planktons (Bakterien, Phytoplankton, Protozooplankton und Metazooplankton) und die hypothetischen Materieflüsse zwischen ihnen im Pelagial der Kieler Bucht sind bei Smetacek et al. (1984) zusammengefaßt.

Während die Nahrungsaufnahme intra- und interspezifisch sehr unterschiedlich sein kann, sind die grundlegenden biochemischen und physiologischen Prozesse der Nahrungs- bzw. Energieverwertung - zumindest bei allen eukaryotischen Lebewesen - die gleichen. Die Energiegewinnung aus der Veratmung der organischen Substanz ist - von Spezialfällen abgesehen - bei

allen höheren Pflanzen und Tieren identisch. Die Messung der Respiration als Sauerstoffverbrauch bzw. als Kohlendioxidproduktion erlaubt die Berechnung des bei dem Betriebsstoffwechsel eines Organismus auftretenden Energieverlustes (zusammenfassende Darstellungen bei Parsons et al. 1984, Raymont 1983, Valiela 1984). Dadurch können verschiedene systematische Gruppen unmittelbar in ihrer ökologischen Bedeutung verglichen werden. Die Kenntnis der Biomasse einer Population ist hierzu nicht erforderlich. Wenn zudem das Energiebudget eines Organismus, d.h. die Aufteilung der aufgenommenen Energie in die verschiedenen Stoffwechselkompartimente wie Körperwachstum, Reproduktion, Respiration und Exkretion sowie die Biomasse der Population bekannt ist, kann aus der Respiration auf die Nahrungsaufnahme und die Produktion einer Population geschlossen werden (z.B. LeBorgne 1978, Dagg et al. 1982).

Die Exkretion der Zooplanktonorganismen hat für das pelagische System eine entscheidende Bedeutung, da die Hauptexkretionsprodukte der Tiere zugleich einen wesentlichen Teil der für die Primärproduktion der Pflanzen notwendigen Nährsalze darstellen. Dieser Prozeß der Nährsalzregeneration durch die Zooplanktonexkretion ist innerhalb der trophogenen Schicht der borealen und temperierten Meere vor allem in den Sommermonaten von erheblicher Bedeutung, wenn der Nährsalzeintrag durch physikalische Prozesse gering und der Nährsalzbedarf der Algen für die hohe Primärproduktion maximal ist (McCarthy et al. 1975 & 1977, Paasche & Kristiansen 1982, Harrison et al. 1983, LaRoche 1983, Holligan et al. 1984 a & 1984 b). Da auch die Biomasse des Zooplanktons in den Sommermonaten in unseren Breitengraden am höchsten ist, sollte die Nährsalzregeneration in dieser Zeit ihr Maximum erreichen. So vermuten Smetacek et al. (1984), daß in der westlichen Ostsee während des Sommers mehr als die Hälfte der gesamten pflanzlichen Primärproduktion auf der sogenannten "regenerierten Produktion" (Dugdale & Goering 1967) infolge der Zooplanktonexkretion beruht.

Obwohl die Ostsee in planktologischer Hinsicht zu den besterforschten Meeresgebieten der Erde gehört (Lenz 1974, Möller 1984), wurden noch keine Respiations- und Exkretionsversuche mit natürlichen Zooplanktonpopulationen über einen längeren Zeitraum durchgeführt. Die vorliegende Arbeit beschreibt die Entwicklung der Biomasse, der Respiration, der Ammonium- und anorganischen Phosphatexkretion des Mikro- und Mesozooplanktons in der westlichen Ostsee im Verlauf eines Jahres. Die Versuche wurden

in vier verschiedenen Größenklassen durchgeführt, beginnend mit den Mikroplanktonorganismen zwischen 20 und 200 μm . Die größten Organismen wurden von einem 1000 μm - Sieb zurückgehalten. Die verwendete Terminologie der Größeneinteilung (Nano-, Mikro-, Meso- und Makroplankton) richtet sich nach Sieburth et al. (1978). Die im Jahreszyklus quantitativ bedeutendste Phase während der Sommermonate wird mit den Ergebnissen ähnlicher Experimente auf einer küstennahen Station in der zentralen Ostsee verglichen. Ferner wurden im Sommer 1984 die Veränderungen der Respiration und Exkretion des Zooplanktons entlang eines Eutrophierungsgradienten im Himmerfjärd fjord an der schwedischen Ostküste untersucht.

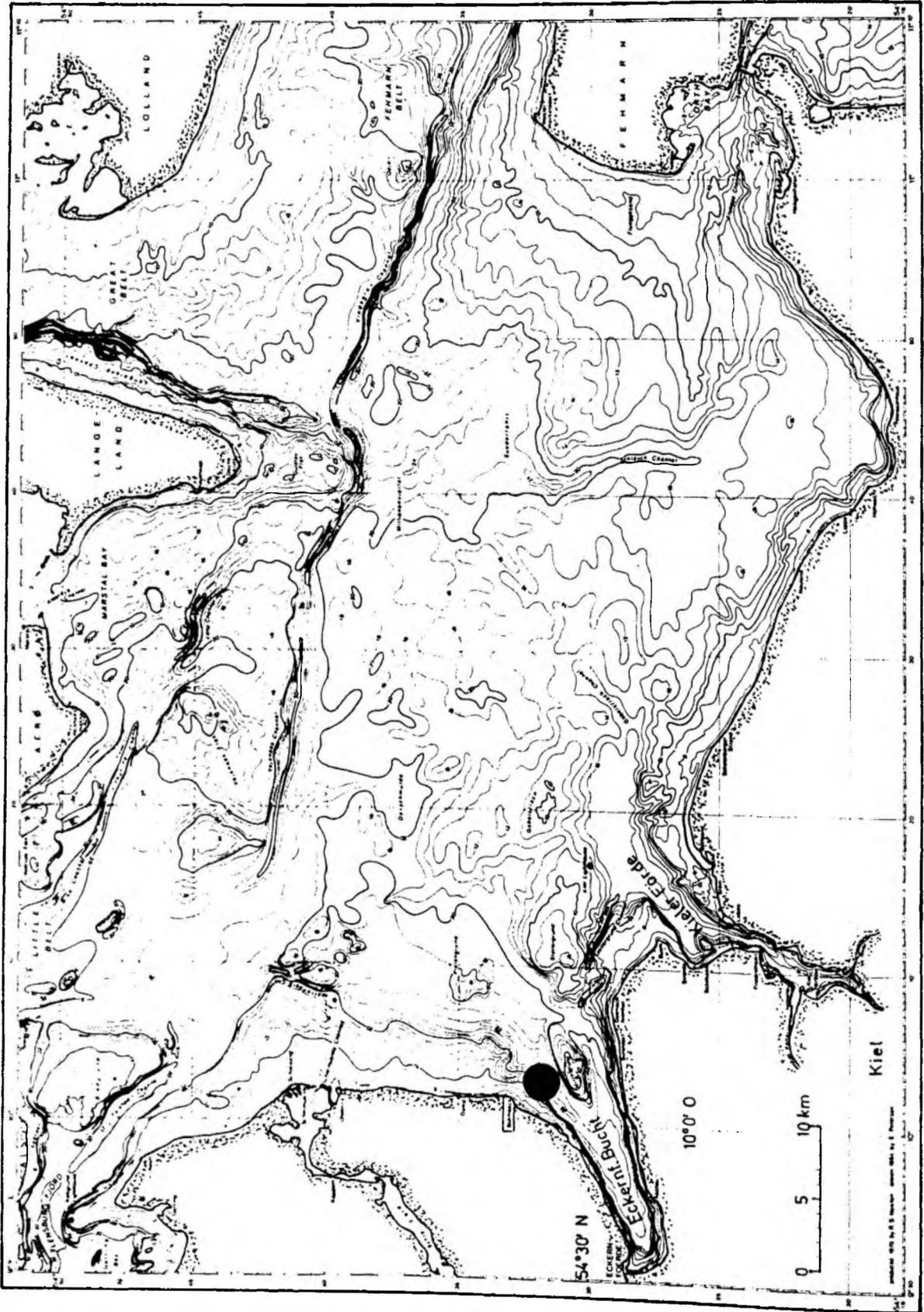
Ergänzende Laborversuche an ausgewählten Zooplanktonarten dienten dazu, die Abhängigkeit der einzelnen Faktoren voneinander zu studieren und einen Einblick in die Variabilität der Parameter zu gewinnen. Die Übertragbarkeit dieser Experimente auf die Versuche mit natürlichen Zooplanktonpopulationen wird diskutiert.

Es soll geprüft werden, ob sich die aus der Verteilung der Biomasse ableitende Bedeutung der einzelnen Größenfraktionen des Zooplanktons mit dem Muster der Stoffwechselaktivität übereinstimmt, d.h. ob die sich aus der Kombination von Biomassedaten und im Labor ermittelten Umsatzraten erschlossene ökologische Bedeutung der einzelnen Größenklassen (vgl. Lenz 1974) mit den hier präsentierten direkten Messungen unter in situ Bedingungen übereinstimmt.

Von besonderem Interesse ist dabei die kleinste untersuchte Größenklasse, das Mikrozooplankton, weil (1) die Kenntnisse über die Biomasse und Stoffwechselaktivität dieser Organismengruppe im Vergleich zum größeren Meso- und Makrozooplankton besonders gering sind und (2) zu vermuten ist, daß die kleineren Zooplankter aufgrund ihres höheren gewichtsspezifischen Stoffwechsels eine größere ökologische Bedeutung haben als von ihrem Biomasseanteil an der Gesamtzooplanktonbiomasse her zu erwarten ist.

Auf der nächsten Seite:

Abb. 1. Karte der Kieler Bucht (verändert nach Babenerd & Gerlach, im Druck). Der Punkt markiert die Untersuchungsstation bei Boknis Eck.



Kiel

0 5 10 km

10°0' 0

54°30' N

published with the U.S. Hydrographic Office, Washington, D.C., by the U.S. Navy, 1954

2. Material und Methoden

2.1 Freilanduntersuchungen

Zwischen dem 14. April 1983 und dem 27. April 1984 wurde die Station "Boknis Eck" ($54^{\circ}32'N$, $10^{\circ}03'E$) in der westlichen Kieler Bucht am Ausgang der Eckernförder Bucht (Abb. 1) an insgesamt 30 Tagen besucht. Für die Berechnung der Jahresgänge der Respiration und Exkretion wurden nur die Daten zwischen dem 10.5.1983 und dem 27.4.1984 verwendet. Die Untersuchungsstation wird seit 1957 vom Institut für Meereskunde als eine Routestation in der westlichen Ostsee erforscht (Krey et al. 1978, Babenerd 1982). Eine Zusammenfassung der bisherigen Kenntnisse über das pelagische System bei Boknis Eck geben Smetacek et al. (1984).

Die Probennahme erfolgte gewöhnlich zwischen 09.30 und 12.00 Uhr. Auf sechs Ausfahrten wurde die Station für 24 h angelaufen, um tagesperiodische Änderungen der gemessenen Parameter zu erfassen.

Die Wassertemperatur und der Salzgehalt auf der Untersuchungsstation wurden mit einer T/S-Sonde der Fa. Electronic Switchgear gemessen. Aufgrund des Temperatur- und Salzgehaltsprofils wurde die ungefähre Tiefenlage der Pycnocline bestimmt. Anschließend wurden die Zooplanktonproben mit einem Apstein-Schließnetz der Maschenweite $20 \mu\text{m}$ durch vertikale Hols bei einer Hievgeschwindigkeit von ca. $0,5 \text{ m/s}$ genommen. Die Hols wurden für die durchmischte Schicht und das Tiefenwasser unterhalb der Sprungschicht getrennt durchgeführt. Diese Trennung in eine oberflächennahe Wasserschicht und das bodennahe Wasser wurde auch in den Wintermonaten beibehalten, wenn keine eindeutige Schichtung der Wassermassen zu erkennen war. In diesen Fällen wurde das Netz von 0-12 m und von 12-27 m gezogen. Das durchschnittliche filtrierte Volumen betrug etwa $1,2 \text{ m}^3$ pro Tiefenstufe, wenn eine Filtrationseffizienz des Netzes von 100 % angenommen wird, die in der Praxis aber geringer ist (Unesco 1968). Nach der Probennahme wurden die Zooplanktonproben mittels eines Siebsatzes mit $1000 \mu\text{m}$, $500 \mu\text{m}$, $200 \mu\text{m}$ und $20 \mu\text{m}$ Maschenweite größenfraktioniert. Dabei wurde sorgfältig das Trockenfallen der einzelnen Siebe vermieden. Der Durchmesser der Siebe beträgt $11,5 \text{ cm}$. Jede Größenfraktion wurde in $1,2 \text{ l}$ fassende Glasflaschen gegeben und mit frisch filtriertem Seewasser ($0,45 \mu\text{m}$ Nucleopore Filter) von der Untersuchungsstation aufgefüllt. Folgende Parameter wurden in den vier Versuchsflaschen und den beiden zusätzlichen Kontrollflaschen ohne Zooplankton jeweils zu Beginn

und am Ende der Respirations- und Exkretionsversuche gemessen:

O₂ - Konzentration
NH₄ -, PO₄ - Konzentration
Temperatur

Die Sauerstoffkonzentration wurde mit einer Sonde (WTW Oxi 91) und zumeist zusätzlich mit der Winklermethode gemessen. In diesen Fällen wird der Mittelwert aus den beiden Messungen als Versuchsergebnis angegeben. Die Genauigkeit der Winklermethode ist mit ca. $\pm 0,05 \text{ ml O}_2 \text{ l}^{-1}$ besser als die der Sonde (ca $\pm 0,07 \text{ ml O}_2 \text{ l}^{-1}$). Die Sauerstoffsonde hat jedoch neben der unmittelbaren Messung den Vorteil, daß gleichzeitig die Temperatur in den Versuchsflaschen mit gemessen werden konnte ($\pm 0,1 \text{ }^\circ\text{C}$). Die Ammonium- und anorganischen Phosphatkonzentrationen wurden mit der Indophenolblau- bzw. Molybdatmethode nach Grasshoff (1976) gemessen. Die Versuchsergebnisse wurden aus der Veränderung der Parameter in den Versuchsflaschen während der Versuchsdauer unter Berücksichtigung auftretender Änderungen in den Kontrollflaschen berechnet. Hierzu wurden die Meßwerte aus den beiden Kontrollflaschen gemittelt und die Differenz aus Anfangs- und Endkonzentration mit umgekehrtem Vorzeichen zu den Versuchsergebnissen addiert. Um unnatürlich erhöhte Ergebnisse infolge des Probennahmestresses für die Tiere zu vermeiden, begannen die Experimente zwei Stunden nach dem Fang. Die Versuche liefen im Dunkeln für 4 bis 6 h an Bord des Schiffes. Die Versuchsflaschen wurden hierzu auf einem langsam rotierenden Rad in einem Inkubator von 120 l Volumen befestigt. Die Experimente wurden getrennt mit den Zooplanktonproben aus der durchmischten bzw. oberflächennahen Wasserschicht und aus dem Tiefenwasser durchgeführt. Die Versuchstemperatur war daher in den beiden Inkubatoren unterschiedlich und entsprach der durchschnittlichen in situ Temperatur innerhalb eines Schwankungsbereiches von $\pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$. Am Versuchsende wurde eine Unterprobe (zwischen 1/1 und 1/24) aus jeder Versuchsflasche mit zweiprozentigem gepuffertem Formalin für die spätere Artanalyse unter einem Wild-Binokular fixiert. In der kleinsten Größenklasse wurde zusätzlich eine Teilprobe mit der Utermöhl-Technik (Utermöhl 1958) auf Ciliaten und die dominanten Phytoplanktonarten ausgezählt. Die Abb. 2 gibt einen Überblick über die Versuchsdurchführung.

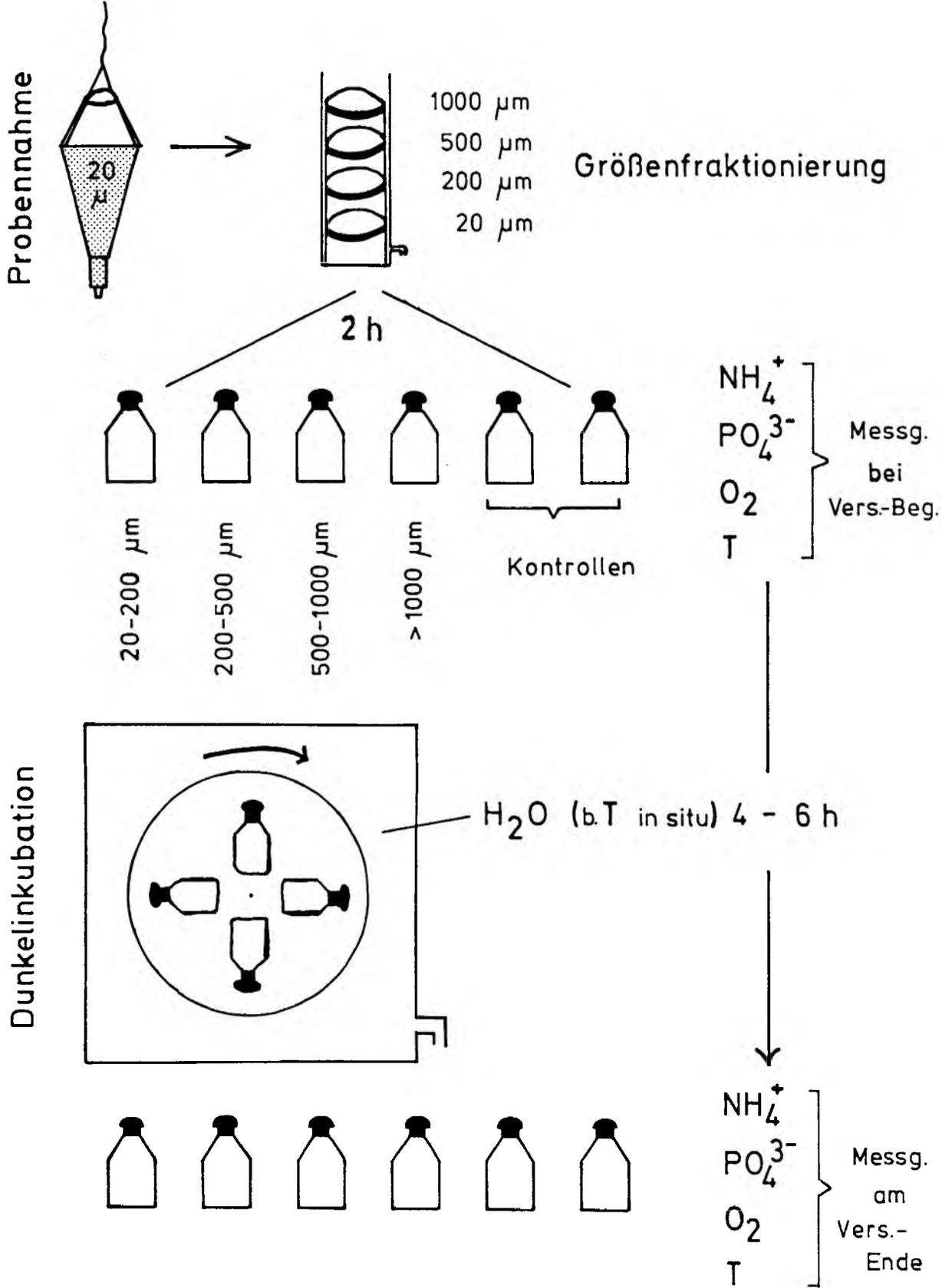


Abb. 2. Der Versuchsablauf bei den Respirations- und Exkretionsexperimenten mit den natürlichen Mischpopulationen bei Boknis Eck

Die Phytoplanktonbiomasse wurde als Chlorophyll a - Gehalt in 5 und 25 m Wassertiefe nach Jeffrey & Humphrey (1975) gemäß den Empfehlungen von Edler (1979) bestimmt. Die Phytoplanktonproben wurden mit einem Wasserschöpfer genommen und danach mit den gleichen Sieben größenfraktioniert wie die Zooplanktonproben. Zusätzlich wurde jedoch die Chlorophyllkonzentration des Nanophytoplanktons ($< 20 \mu\text{m}$) gemessen.

Vom 4. Juli bis zum 25. September 1984 wurden an 7 Untersuchungstagen ähnliche Respirations- und Exkretionsexperimente auf der Station "Bojen" und auf drei Stationen im benachbarten Himmerfjärd fjord nahe der Insel Askö an der schwedischen Ostküste durchgeführt. Die Station Bojen ist repräsentativ für eine küstennahe Station in der zentralen Ostsee (Ackefors 1965). Die Wassertiefe beträgt 38 m, und der Oberflächensalzgehalt variiert zwischen 6 und 8 ‰ im Verlauf des Jahres (Larsson & Hagström 1979). Die Zooplanktonproben wurden ebenfalls mit dem $20 \mu\text{m}$ -Apstein-Netz durch vertikale Hols von 20 m Tiefe bis zur Oberfläche genommen. 20 m ist die maximale Tiefe der sommerlichen Sprungschicht auf der Station Bojen (Larsson & Hagström 1979). Auf den drei Stationen im Himmerfjärd fjord betrug die Probennahmetiefe jeweils 10 - 0 m in Anlehnung an das vom Askö-Institut seit 1979 durchgeführte Meßprogramm entlang des Eutrophierungsgradienten im Himmerfjärd fjord (Larsson & Johansson 1984). Die Oberflächentemperatur wurde unmittelbar vor der Probennahme mit einem Quecksilberthermometer bestimmt. Innerhalb von zwei Stunden nach dem Fang wurden die Proben in das Labor des Askö-Institutes gebracht und dort in einem temperaturkonstanten Raum bei etwa 1°C weniger als der gemessenen Oberflächentemperatur für 4 bis 6 Stunden im Dunkeln inkubiert. Die Versuchsanordnung war die gleiche wie oben für die Versuche bei Boknis Eck beschrieben.

2.2 Laborversuche

Die Laborversuche zur Messung der Respiration, Ammonium- und anorganischen Phosphatexkretion an ausgewählten Zooplanktonarten wurden im Sommer 1983 im Institut für Meereskunde in Kiel und im Sommer 1984 im Askö-Institut in Schweden durchgeführt. Die Versuchstiere wurden nach dem Fang mit einem Apstein-Netz binnen drei Stunden unter einem Binokular aussortiert und drei mal in frisch filtriertem ($0,45 \mu\text{m}$ Nucleopore-Filter) Seewasser von dem jeweiligen Probennahmeort (Institutspier in Kiel bzw. Station Bojen bei

Askö) "gewaschen", um anhaftende Phytoplankter zu entfernen. Je nach Größe der Tiere wurden zwischen 90 (Acartia spp.) und 1000 (Synchaeta baltica) Individuen in den 0,6 bzw. 1,2 l - Versuchsflaschen aus Glas inkubiert. Es wurden ausschließlich adulte oder subadulte, aktiv schwimmende Tiere verwendet.

Die Art der Inkubation und die Messung der Parameter entsprach den oben beschriebenen Feldversuchen, jedoch wurde in den Experimenten auf Askö der Sauerstoffverbrauch mit einer Mikro-Winklermethode (Gocke & Sell, Institut für Meereskunde Kiel, unveröffentl.) gemessen. Die Genauigkeit der Messung lag bei $0,17 \text{ ml O}_2 \text{ l}^{-1}$. Die Versuchsdauer betrug zwischen 8 und 25 h.

Zusätzlich zu den Versuchen mit den Mikro- und Mesozooplanktonarten wurden in Zusammenarbeit mit L. Rudstam, Askö-Institut, 8 Versuchsserien mit den zum Makrozooplankton zählenden Mysidaceen Neomysis integer und Mysis mixta durchgeführt (Weisse & Rudstam, Manusk.). Hierbei wurden pro Versuchsflasche (0,6 l) jeweils zwei Individuen des gleichen Geschlechts eingesetzt. In den Experimenten mit N. integer wurde die Inkubationszeit zwischen 3 und 18 h, die Versuchstemperatur zwischen 6° und 16° C variiert, um den Einfluß dieser Faktoren auf die gemessenen Respirations- und Exkretionsraten zu untersuchen. Bei 6° , 11° und 16° C wurden jeweils zwei Versuchsserien durchgeführt, wobei die eine 6 h, die andere 30 h nach dem Fang begann. Zwischen dem Zeitpunkt des Fanges und dem Versuchsbeginn wurden die Tiere ohne Nahrung in filtriertem Seewasser bei der späteren Versuchstemperatur gehalten. Diese Experimente dienten dazu, kurzzeitiges Hungern zu simulieren und dessen Auswirkungen auf die Stoffwechselraten zu studieren. Die Versuche mit Neomysis integer haben exemplarische Bedeutung für den Einfluß der Parameter Temperatur, Trockengewicht, Geschlecht und Ernährungszustand auf die Variabilität der Respirations- und Exkretionsraten.

Die Respiration und Exkretion der Planula-Larven der Ohrenqualle Aurelia aurita wurden im August 1983 in Kiel untersucht. Insgesamt wurden 18 Experimente zusammen mit G. Schneider, IfM Kiel, ausgeführt. Die verwendeten Meßmethoden waren die gleichen wie bei den übrigen Laborversuchen, die Inkubationszeiten lagen zwischen 7 und 24 h. Da die Planula-Larven sehr klein sind, wurden zwischen 8000 und 40 000 Individuen pro 1,2 l - Versuchsflasche inkubiert. Weitere Einzelheiten sind bei Schneider & Weiss (1985) beschrieben.

Am Ende aller Laborexperimente wurden die jeweiligen Versuchstiere nach

lebenden und toten Individuen aussortiert. Die Mortalität (M) lag im allgemeinen zwischen 2 und 8 % der eingesetzten Versuchstiere. Nur in Ausnahmefällen (1 Experiment mit Synchaeta baltica: M = 11,3 %, 1 Experiment mit Acartia spp.: M = 17,6 %, 1 Versuchsserie mit den Planula-Larven: M = 22,5 %) starben mehr als 8 % der Versuchstiere während der Inkubation. Die Mortalität wurde in den Versuchsergebnissen berücksichtigt, indem eine lineare Sterbequote während der Inkubationszeit angenommen wurde und die Ergebnisse für eine mittlere Mortalität korrigiert wurden. Starben z.B. 6 % der eingesetzten Versuchstiere, wurden die Ergebnisse um 3 % nach oben korrigiert.

Die am Versuchsende aussortierten Individuen wurden auf vorgewogenen GF/C-Glasfaserfiltern verbracht, drei mal mit jeweils ca. 5 ml destilliertem Wasser gespült, um anhaftendes Salz von den Filtern zu entfernen, und 24 h lang bei 60° C getrocknet. Danach wurde das Trockengewicht der Individuen mit einer Analysenwaage bestimmt.

3. Ergebnisse

Untersuchungen mit natürlichen Mischpopulationen

3.1 Die Biomasse und Stoffwechselaktivität des Mikro- und Mesozooplanktons in der westlichen Kieler Bucht (Boknis Eck) im Verlauf eines Jahres

3.1.1 Hydrographie des Untersuchungsgebietes

Die Hydrographie des Untersuchungsgebietes ist in verschiedenen Studien gemessen und von Wattenberg (1949), Brogmus (1952), v. Bodungen (1975), Krey et al. (1978), Babenerd (1980), Lenz (1981), Smetacek et al. (1984) und anderen ausführlich beschrieben worden. Deshalb soll hier nur auf die für die Entwicklung des Planktons wesentlichen Faktoren eingegangen werden. Die Änderungen der hydrographischen Parameter Temperatur ($^{\circ}\text{C}$), Salzgehalt ($^{\circ}/\text{oo}$) und relativen Dichte (σ_t) in der Wassersäule auf der Untersuchungsstation Boknis Eck von Mitte April 1983 bis Ende April 1984 sind in den Abbildungen 3 a-c dargestellt. Die im Untersuchungszeitraum gemessenen Werte zeigen einige charakteristische Abweichungen von den in einer Langzeitstudie bei Boknis Eck gemessenen monatlichen Mittelwerte (Krey et al. 1978, Babenerd 1980). So war die oberflächennahe Wasserschicht im Sommer 1983 ungewöhnlich warm und salzarm. Die Anfang April 1984 vorhandene vollkommene Durchmischung der Wassersäule ist ebenfalls ein seltenes Ereignis. Meist bleibt auch in den Wintermonaten ein salzreicher Bodenstrom erhalten (Babenerd 1980). Der Anfang Juni und Anfang September 1983 gemessene hohe Salzgehalt des Bodenwassers infolge Einstroms von salzreichem und relativ kaltem Skagerrakwasser in die Kieler Bucht ist hingegen ein in den Sommermonaten periodisch auftretendes Phänomen (Babenerd 1980). Der Verlauf der Isopycnen (Abb. 3 c) ist in erster Linie durch den Salzgehalt bestimmt. Da vor allem in den Sommermonaten die Änderungen der Isothermen (Abb. 3 a) und Isohalinen (Abb. 3 b) weitgehend parallel verlaufen, befindet sich in dieser Zeit eine ausgeprägte Dichtesprungschicht zwischen 10 und 18 m Wassertiefe. Das Aufsteigen der Sprungschicht von Ende Mai bis Anfang September ist für die Untersuchungsstation typisch (Babenerd 1980). In den Sommermonaten besteht die Wassersäule in der westlichen Kieler Bucht aus zwei deutlich getrennten Wasserkörpern, der warmen, salzarmen durchmischten Schicht oberhalb der Sprungschicht und dem kalten, salzreichen Tiefenwasser darunter. Um diese Unterschiede zu berücksichtigen

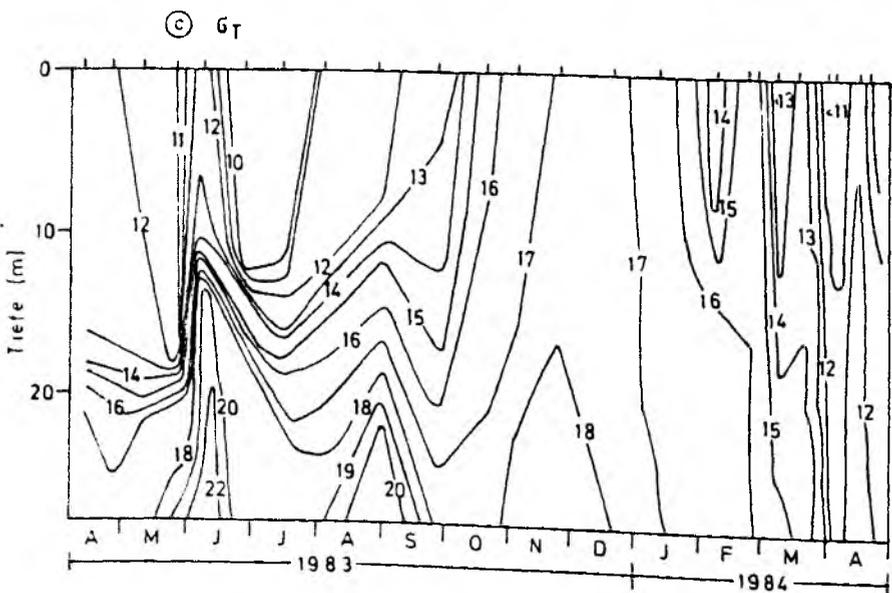
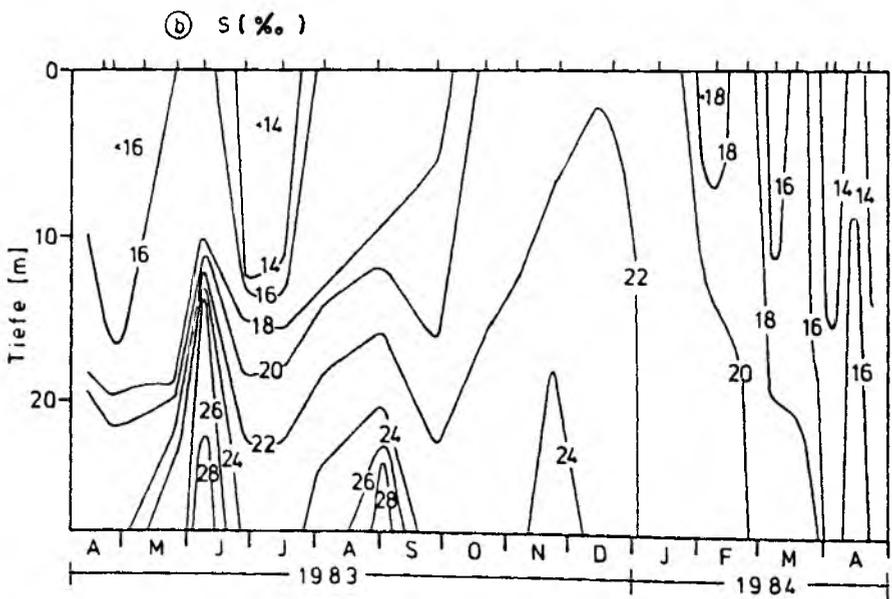
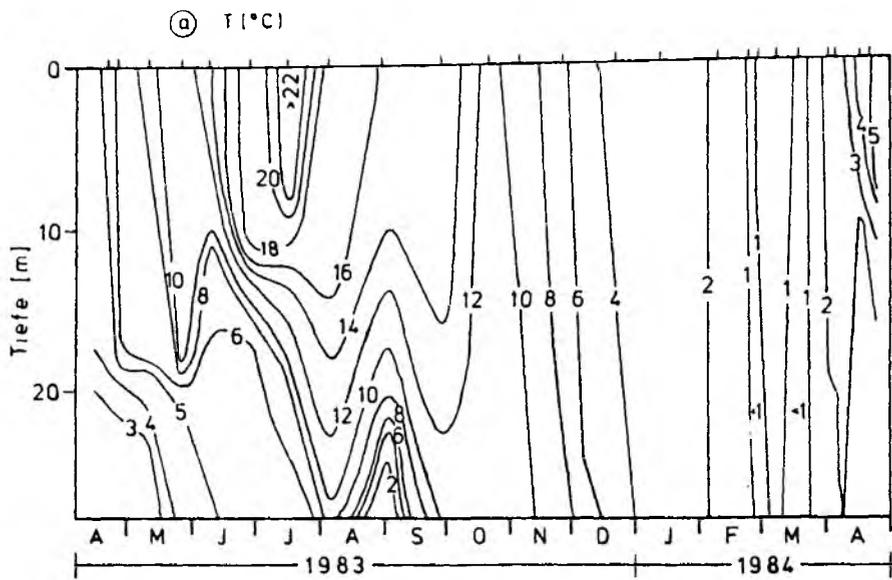


Abb. 3 a-c. Temperatur (a), Salzgehalt (b) und Dichte (c) auf der Station Boknis Eck von April 1983 bis April 1984

sichtigen, wurden die im folgenden beschriebenen Untersuchungen jeweils für die beiden Wasserschichten getrennt durchgeführt. Die oberflächennahe Wasserschicht, die im Sommerhalbjahr mit der Tiefe der durchmischten Schicht identisch ist, wird in den nachfolgenden Kapiteln zur Vereinfachung als "Oberschicht" bezeichnet, während der untere Teil der Wassersäule "Tiefenwasser" genannt wird.

3.1.2 Die Artenzusammensetzung und die Biomasse des Zooplanktons

Aus den Individuenzählungen der fixierten Zooplanktonproben wurde das Trockengewicht des Mikro- und Mesozooplanktons auf der Untersuchungsstation Boknis Eck berechnet. Dazu wurden die in den Tabellen 1 und 2 angegebenen, auf den Ergebnissen früherer Autoren beruhenden Trockengewichtsangaben für die einzelnen Zooplanktonarten verwendet. Hierbei wurden die Größenunterschiede der Individuen in den einzelnen Fraktionen berücksichtigt. Die saisonalen Schwankungen der individuellen Körpergröße, wie sie Hillebrandt (1972) und Martens (1975) für die dominierenden Zooplanktonarten in der Kieler Bucht angeben, drücken sich in einer jahreszeitlich wechselnden Zugehörigkeit der Individuen einer Art zu verschiedenen Größenklassen aus. So sind z. B. die Muschellarven bei ihrem ersten Auftreten im Spätwinter und Frühjahr mit einer durchschnittlichen Länge von ca. 160 μm in der kleinsten Fraktion (20 - 200 μm) konzentriert. Bei fortgesetzter Reproduktion und zunehmendem Wachstum der zuerst geschlüpften Individuen erscheinen die Muschellarven im späten Frühjahr und Sommer auch in den folgenden Größenklassen. Von Ende Juni bis Ende September 1983 waren die Muschellarven in allen vier Größenklassen vertreten mit dem Hauptanteil in der 200 - 500 μm Fraktion.

Die aus den Abundanzen und den individuellen Trockengewichtswerten berechnete Trockengewichtsbioasse des Zooplanktons in den vier Größenklassen zeigen die Abb. 4 a und b. Die Gesamtzooplanktonbioasse pro m^{-3} war in der Oberschicht von Juni bis November 1983 um das 1,5 bis 2fache höher als im salzreichen Tiefenwasser unterhalb der Sprungschicht. Von Dezember 1983 bis Mai 1984 waren die Unterschiede gering. In beiden Wasserschichten dominierte im Mittel die Größenfraktion 200 - 500 μm , gefolgt

Tab. 1. Trockengewichtsangaben ($\mu\text{g ind.}^{-1}$) für das Metazooplankton

Art	20-200 μm	200-500 μm	500-1000 μm	>1000 μm	Quellen
Copepoden:					
Adulte	6	8	10	12	1,2,5
Copepodite	2,5	3,5	5	5	3,4,5
Nauplien	0,5	0,75	1	1	1,4
Cladoceren:					
<u>Pleopsis poly-</u>					
<u>phemoides</u>	4	6	8	8	1,2,4
<u>Evadne nordmanni</u>	3	5	7	7	1,2,4
Bivalvia-Larven	2	4	6	7	2
Cirripedier-L.	-	4	6	6	1
Polychaeten-L.	3	6	9	12	2
Turbellarien-L.	3	5	7	-	7
Bryozoen-L.	2	3	-	-	1
Planula-L.	1	-	-	-	6
<u>Synchaeta</u> spp.	0,25	0,35	0,5	-	5
<u>Sagitta elegans</u>	10	20	30	40	1,2
<u>Oikopleura dioica</u>	5	10	15	15	1,7
+ kl. Medusen					

Quellen:

(1) Hillebrandt (1972), (2) Martens (1975), (3) Möller (1982), (4) Sundberg & Viljamaa (1983), (5) eig. Daten, (6) Schneider & Weisse (1985), (7) geschätzt

von der 20 - 200 μm und der 500 - 1000 μm Fraktion (Tab. 3). Die größten Organismen (> 1000 μm) trugen nur sehr wenig zur Gesamtbiomasse bei. Während jedoch die Konzentrationen der ersten drei Größenklassen im oberen Teil der Wassersäule höher waren als im Tiefenwasser, nahm das Trockengewicht in der größten Fraktion im Tiefenwasser zu. Im Jahresmittel betrug das Trockengewicht des gesamten Mikro- und Mesozooplanktons bei Boknis Eck 42,4 mg m^{-3} bzw. 1,2 g m^{-2} .

Tab. 2. Trockengewichtswerte für die Ciliaten, berechnet nach Smetacek's (1975) Angaben für den Kohlenstoffgehalt der genannten Arten (TG = 2,5 x C)

Art	C (ng ind. ⁻¹)	TG (ng ind. ⁻¹)
Tintinnen		
<u>Coxliella helix</u>	12,10	30,25
<u>Favella denticulata</u>	3,30	8,25
<u>Helicostomella subulata</u>	4,18	10,45
<u>Stenosomella nucula</u>	1,65	4,13
<u>Stenosomella ventricosa</u>	3,30	8,25
<u>Tintinnopsis beroidea</u>	1,76	4,40
<u>Tintinnopsis tubulosa</u>	1,76	4,40
übrige Ciliaten		
<u>Lohmaniella spec.</u>	9,57	23,93
<u>Strombidium spec.</u>	2,20	5,50

Tab. 3. Jahresmittelwerte des Zooplanktontrockengewichtes in den einzelnen Größenklassen auf der Station Boknis Eck

Tiefe	20 - 200 µm	200 - 500 µm	500 - 1000 µm	>1000 µm	Summe
Oberschicht (mg TG m ⁻³)	11,8	29,2	8,6	0,8	50,3
%	23,4	58,1	16,9	1,6	100,0
Tiefenwasser (mg TG m ⁻³)	5,6	25,7	3,1	1,2	35,5
%	15,8	72,3	8,7	3,2	100,0
Wassersäule (mg TG m ⁻²)	237,1	764,5	157,5	27,5	1186,6
%	20,0	64,4	13,3	2,3	100,0

Die Fraktion des Mikrozooplanktons (20 - 200 μm) erreichte ihren höchsten Wert im Fr \ddot{u} hsommer und ein zweites Maximum im Herbst. Juvenilstadien der Copepoden, Rotatorien (v. a. Synchaeta baltica) und Muschellarven (Mytilus edulis) bildeten den Hauptteil der Biomasse in dieser Gr \ddot{o} Benklasse. Ciliaten waren von Februar bis Mai in hohen Individuenzahlen vorhanden, waren aber aufgrund ihres geringen Gewichtes f \ddot{u} r die Biomasse weniger bedeutsam. Der Maximalwert wurde am 2. April 1984 erreicht, als die Ciliaten fast 60 % des Trockengewichtes der 20 - 200 μm Fraktion ausmachten. Die wichtigsten Arten waren in dieser Reihenfolge die Tintinnen Stenosomella ventricosa, Tintinnopsis beroidea, S. nucula, T. tubulosa, Coxiella helix, Helicostomella subulata und Favella denticulata sowie vereinzelt die nicht zu den Tintinnen z \ddot{a} hlenden Ciliaten Lohmaniella spec. und Strombidium spp.

Die 200 - 500 μm Gr \ddot{o} Benklasse bestand vor allem aus Copepoditstadien und adulten Copepoden der Arten Pseudocalanus elongatus, Paracalanus parvus, Oithona similis, Acartia longiremis und A. bifilosa. Temora longicornis, Centropages hamatus, Eurytemora hirundoides und A. discaudata kamen in geringerer Anzahl vor. Die saisonale Verteilung folgte im wesentlichen dem von Hillebrandt (1972), Martens (1975) und Schnack (1975) beschriebenen Muster. Neben den Copepoden trugen Cladoceren (Pleopsis polyphemoides, Evadne nordmanni und Podon leuckarti) und meroplanktische Larven (Polychaeten, Cirripedier, Bryozoen u. a.) zur Biomasse in der 200 - 500 μm Fraktion bei. Die h \ddot{o} chsten Werte wurden von Juni bis Oktober 1983 gemessen. Im Tiefenwasser war der Anteil dieser Fraktion an der gesamten Zooplanktonbiomasse (> 20 μm) stets gr \ddot{o} Ber als 50 %.

Die Artenzusammensetzung der 500 - 1000 μm Gr \ddot{o} Benklasse \ddot{a} hnelte der der vorhergehenden. Zus \ddot{a} tzlich zu den genannten Arten trat die Appendicularie Oikopleura dioica gelegentlich in gr \ddot{o} Berer Anzahl auf. Die Vertikalverteilung der Biomasse dieser Fraktion zeigt deutliche Unterschiede. Die Werte in der durchmischten Schicht waren w \ddot{a} hrend der Sommermonate erheblich h \ddot{o} her als im Tiefenwasser. Am 4. August 1983 trug die 500 - 1000 μm Fraktion zu nahezu zwei Dritteln zu der gesamten Zooplanktonbiomasse in der durchmischten Wasserschicht bei. Hohe Werte wurden von Ende Juni bis Oktober gemessen. Den Rest des Jahres war diese Fraktion quantitativ von geringer Bedeutung in der Wassers \ddot{a} ule.

Die gr \ddot{o} Ben Organismen, die von der 1000 μm Maschenweite zur \ddot{u} ckgehalten wurden, hatten nur einen sehr geringen Anteil an der gesamten Zooplanktonbiomasse bei Boknis Eck. Lediglich von August bis Oktober 1983 \ddot{u} bertraf das

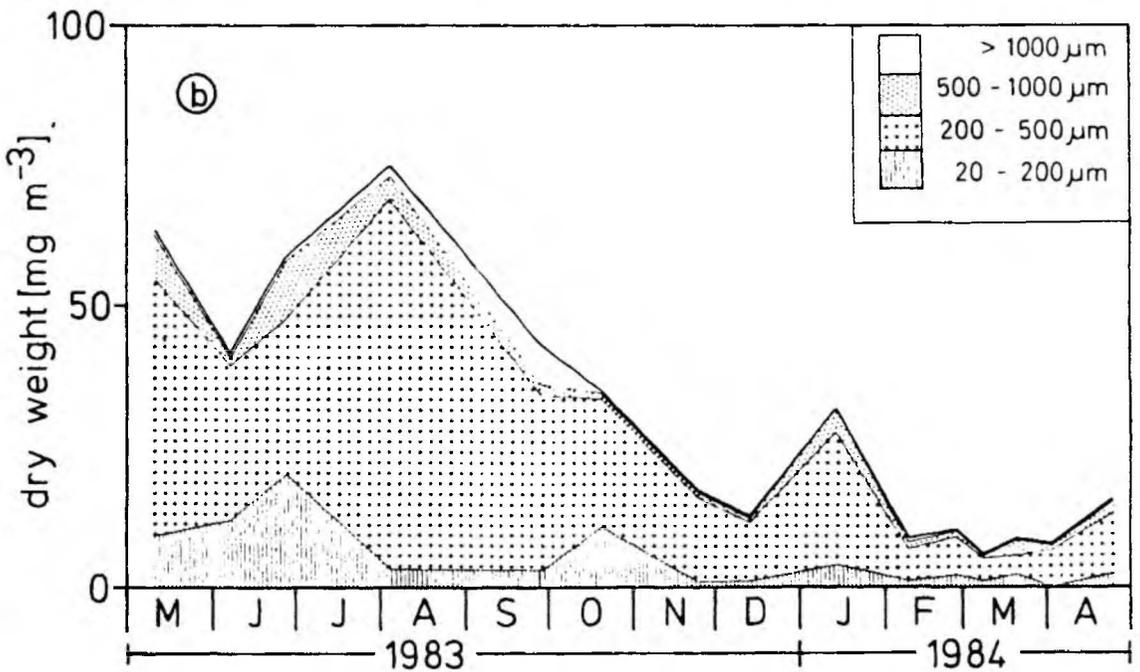
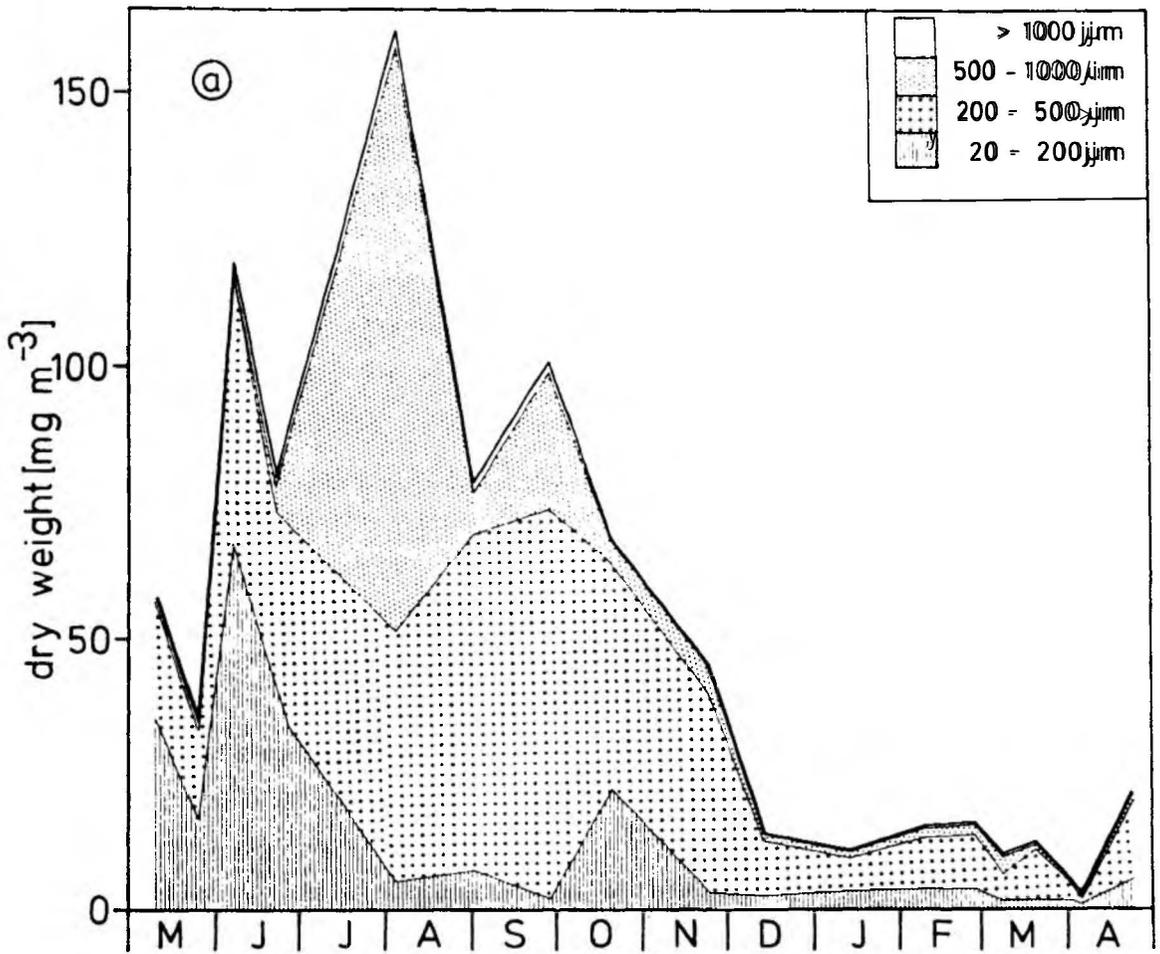


Abb. 4. Das Trockengewicht des Zooplanktons auf der Station Bokniis Eck in der Oberschicht (Abb. 4 a, oben) und im Tiefenwasser (Abb. 4 b, unten)

Trockengewicht der $>1000 \mu\text{m}$ Größenklasse das der vorhergehenden Fraktion im Tiefenwasser. Hierbei waren vor allem Chaetognathen (Sagitta elegans), Appendicularien (Oikopleura dioica), Polychaetenlarven, kleinere Medusen (Sarsia gemmifera, S. tubulosa, Rathkea octopunctata, Podocoryne carnea), Ctenophoren (Beroe cucumis) und größere Copepodenarten bestandsbildend. Calanus helgolandicus trat sporadisch mit dem Einstrom salzreicheren Skagerakwassers auf. Bis auf die Polychaetenlarven und die Copepoden waren diese Arten in ihrem Vorkommen größtenteils auf das Tiefenwasser beschränkt.

Wie stark die Copepoden in den ersten drei Größenklassen die Biomasse des Zooplanktons während des gesamten Untersuchungszeitraumes dominierten, zeigen die Abb. 5 a - d. Lediglich in der größten Fraktion waren die übrigen Zooplankter quantitativ bedeutsamer als die Copepoden. Der prozentuale Anteil der Copepoden an der Trockengewichtsbio­masse in den einzelnen Fraktionen ist in den beiden Wasserschichten ähnlich (Tab. 4). Das gesamte Mikro- und Mesozooplankton ($> 20 \mu\text{m}$) besteht im Jahresdurchschnitt zu drei Vierteln aus Copepoden. Vor allem die 200 - 500 μm Größenklasse kann als "Copepodenfraktion" bezeichnet werden. In der Berechnung des Copepodenanteils in der $>1000 \mu\text{m}$ Größenklasse im Tiefenwasser ist ein extrem hoher Wert, der am 28.9.1983 gemessen wurde, nicht berücksichtigt.

Tab. 4 . Prozentualer Anteil der Copepoden am Trockengewicht des Zooplanktons in den einzelnen Größenklassen

Tiefe	20 - 200 μm	200 - 500 μm	500 - 1000 μm	$> 1000 \mu\text{m}$	Summe
Oberschicht	53,2	76,6	67,6	30,9	68,2
Tiefenwasser	62,4	85,5	77,5	36,2	80,1
Wassersäule	58,1	81,4	71,8	33,7	74,6

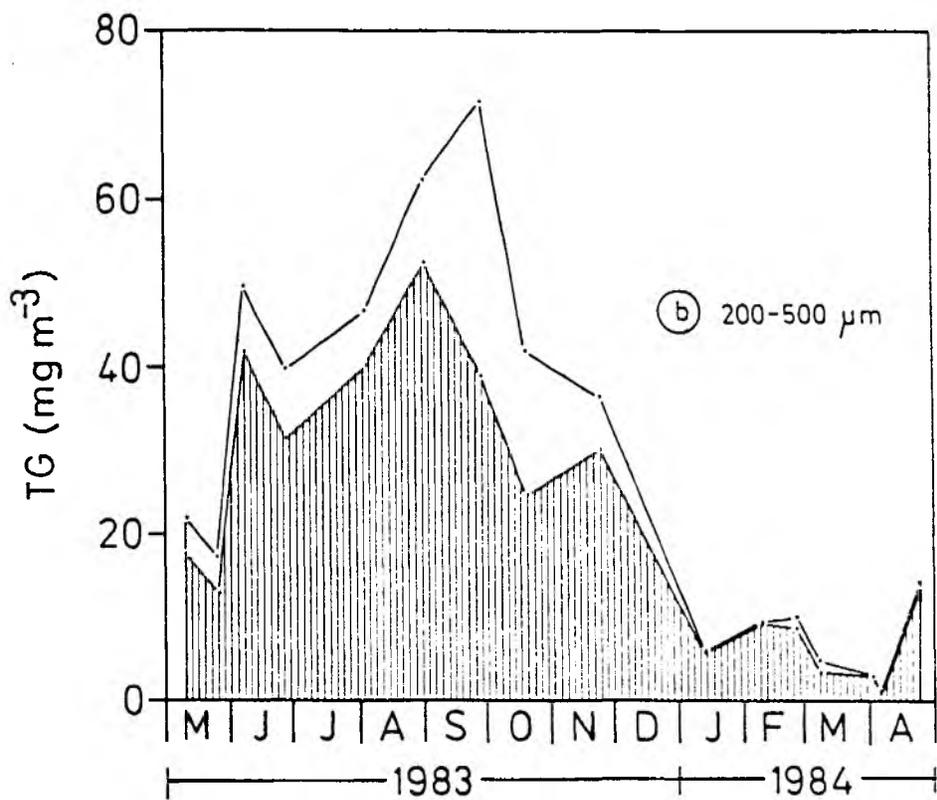
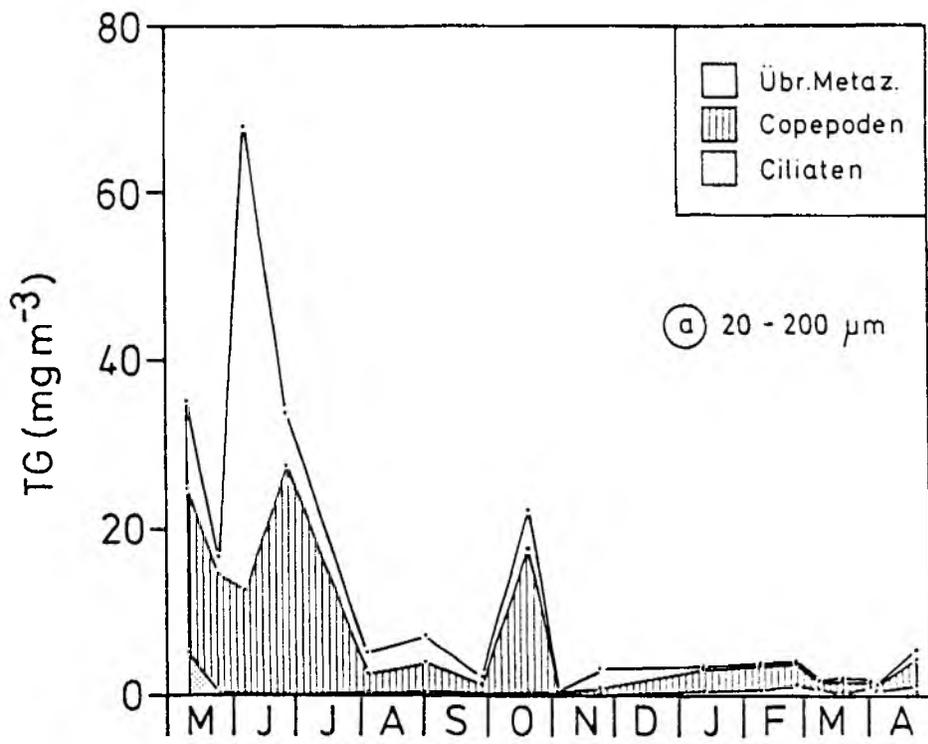
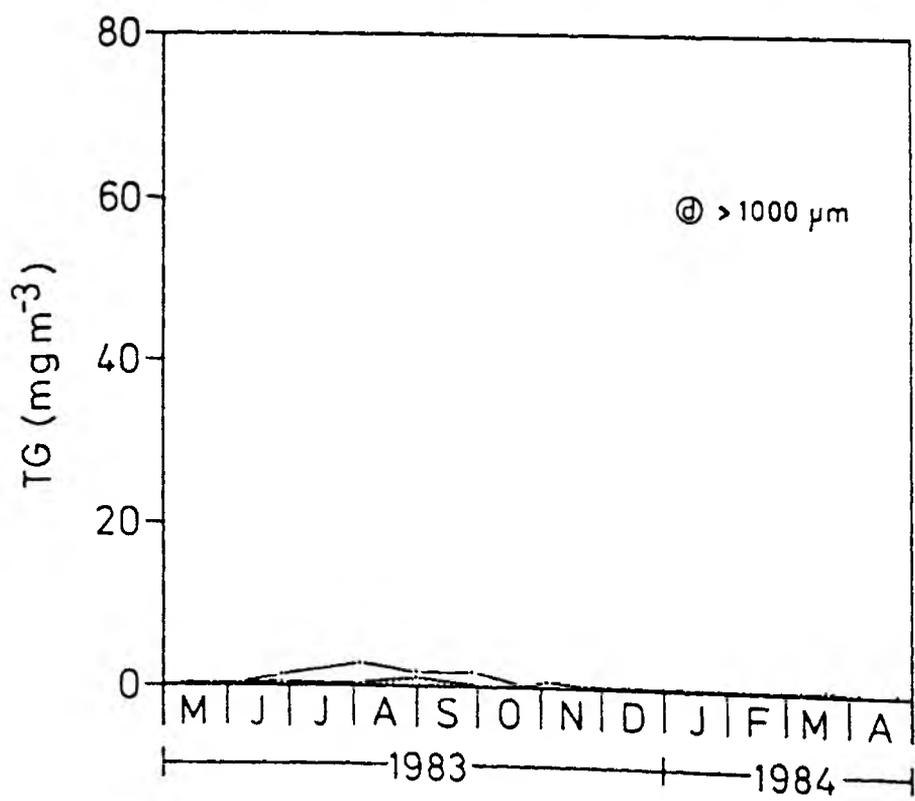
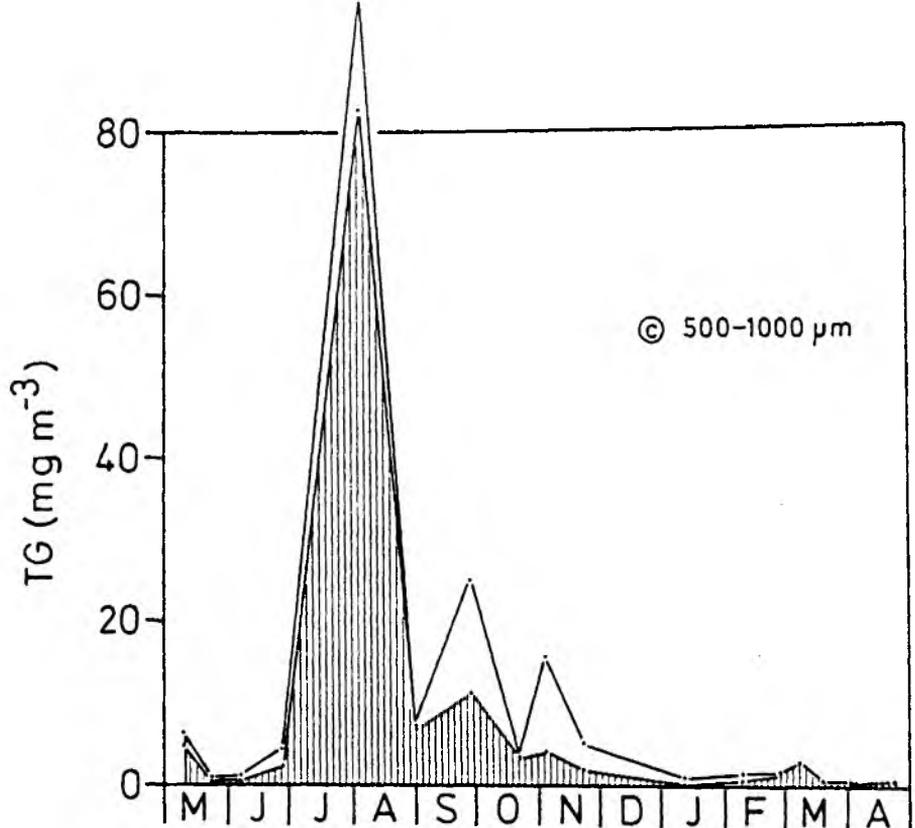


Abb. 5 a-d. Der Anteil der Ciliaten (nur in der 20-200 µm Fraktion), der Copepoden und der übrigen Metazoen am Trockengewicht in der Oberschicht bei Boknis Eck



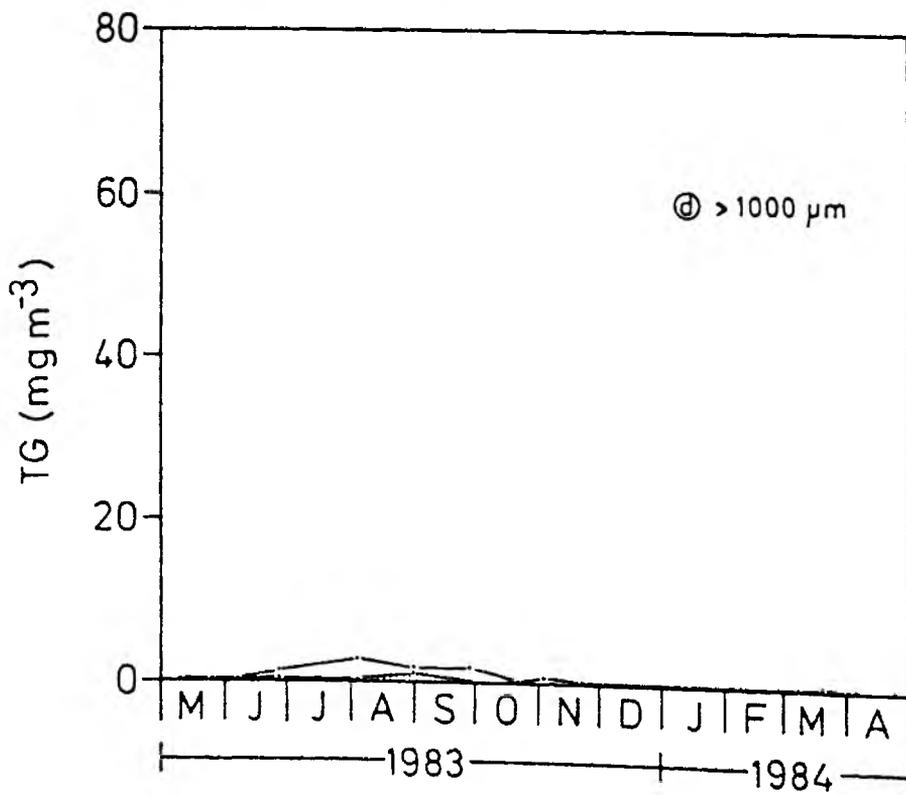
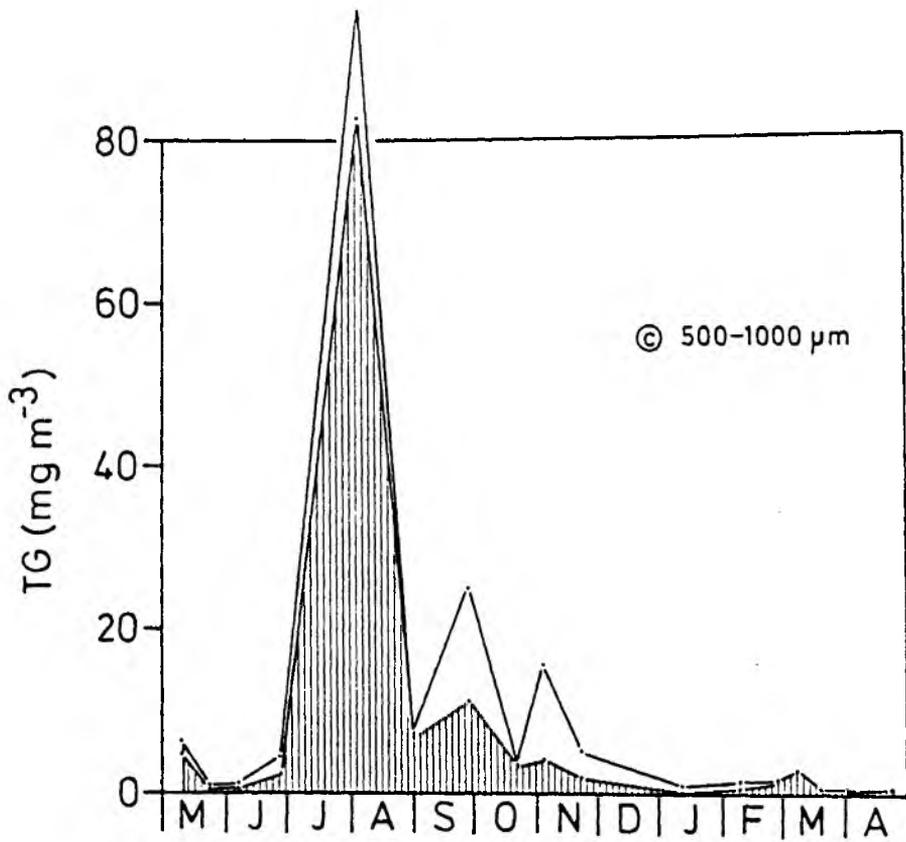
3.1.3 Die Biomasse des Phytoplanktons

Die in den folgenden Kapiteln beschriebenen Respirations- und Exkretionsexperimente mit dem größenfraktionierten Zooplankton wurden von dem mit dem Apstein-Netz mitgefangenen Phytoplankton beeinflusst. Deshalb wird in diesem Kapitel der Chlorophyll a - Gehalt als Maß für die Biomasse des Phytoplanktons im Untersuchungszeitraum dargestellt.

Ein erheblicher Anteil der Chlorophyll-Konzentration wurde in dem Filtrat gemessen, das das 20 µm Sieb passierte. Die relative Bedeutung dieses Nanophytoplanktons (< 20 µm), das mit Planktonnetzen nicht gefangen werden kann, zeigte charakteristische saisonale Änderungen (Abb. 6). In diesen Abbildungen sind neben den bei Boknis Eck (St. 1) gemessenen Werten die auf zwei benachbarten Stationen in der Kieler Bucht gleichzeitig von C. Stienen (unveröffentl.) erhaltenen Chlorophylldaten eingetragen. Während über die Ursachen für die jahreszeitlichen Änderungen an anderer Stelle berichtet werden wird (Weisse & Stienen, in Vorb.), soll hier nur darauf hingewiesen werden, daß zwischen den drei Stationen in der Kieler Bucht hinsichtlich der Größenverteilung der Phytoplanktonbiomasse kein deutlicher Unterschied besteht.

Im Jahresdurchschnitt sind über 90 % der Chlorophyll-Konzentration des Netzplanktons (> 20 µm) in der Mikroplanktonfraktion (20 - 200 µm) enthalten (Abb. 7). Vor allem während der Herbstblüte 1983 und während der Frühjahrsblüte 1984 besteht fast der gesamte Chlorophyll-Gehalt > 20 µm aus dieser Fraktion. Die Frühjahrsblüte 1984 erreichte mit 12,4 mg Chl.a m⁻³ in 5 m und 10,8 mg Chl.a m⁻³ in 25 m Wassertiefe nur geringfügig höhere Werte als die Herbstblüte 1983 (Maximum am 24.11.83 mit 11,7 mg Chl.a m⁻³ in 5 m bzw. 9,8 mg Chl.a m⁻³ in 25 m Wassertiefe). Im Frühjahr 1984 wurde der höchste Wert in 25 m Tiefe fast zwei Wochen später als in 5 m Tiefe gemessen. Während die Frühjahrsblüte fast ausschließlich aus kettenbildenden Diatomeen gebildet wurde, bestand die Herbstblüte aus mehreren aufeinanderfolgenden Peaks aus Dinoflagellaten (im Sept./Okt.) und Diatomeen (im Okt./Nov.). Die Herbstblüte 1983 ist im Detail bei Passow (1985) beschrieben.

Die 200 - 500 µm Größenklasse trägt nur wenig zur Gesamtphytoplanktonbiomasse bei. Die beiden größten Fraktionen, 500 - 1000 µm und >1000 µm, sind quantitativ völlig vernachlässigbar. Deshalb ist die in den Abb. 7 a und b dargestellte Summenkurve nahezu identisch mit dem in den drei Größenklassen < 500 µm enthaltenen Chlorophyll a.



3.1.3 Die Biomasse des Phytoplanktons

Die in den folgenden Kapiteln beschriebenen Respirations- und Exkretionsexperimente mit dem größenfraktionierten Zooplankton wurden von dem mit dem Apstein-Netz mitgefangenen Phytoplankton beeinflusst. Deshalb wird in diesem Kapitel der Chlorophyll a - Gehalt als Maß für die Biomasse des Phytoplanktons im Untersuchungszeitraum dargestellt.

Ein erheblicher Anteil der Chlorophyll-Konzentration wurde in dem Filtrat gemessen, das das 20 µm Sieb passierte. Die relative Bedeutung dieses Nanophytoplanktons (< 20 µm), das mit Planktonnetzen nicht gefangen werden kann, zeigte charakteristische saisonale Änderungen (Abb. 6). In diesen Abbildungen sind neben den bei Boknis Eck (St. 1) gemessenen Werten die auf zwei benachbarten Stationen in der Kieler Bucht gleichzeitig von C. Stienen (unveröffentl.) erhaltenen Chlorophylldaten eingetragen. Während über die Ursachen für die jahreszeitlichen Änderungen an anderer Stelle berichtet werden wird (Weisse & Stienen, in Vorb.), soll hier nur darauf hingewiesen werden, daß zwischen den drei Stationen in der Kieler Bucht hinsichtlich der Größenverteilung der Phytoplanktonbiomasse kein deutlicher Unterschied besteht.

Im Jahresdurchschnitt sind über 90 % der Chlorophyll-Konzentration des Netzplanktons (> 20 µm) in der Mikroplanktonfraktion (20 - 200 µm) enthalten (Abb. 7). Vor allem während der Herbstblüte 1983 und während der Frühjahrsblüte 1984 besteht fast der gesamte Chlorophyll-Gehalt > 20 µm aus dieser Fraktion. Die Frühjahrsblüte 1984 erreichte mit 12,4 mg Chl.a m⁻³ in 5 m und 10,8 mg Chl.a m⁻³ in 25 m Wassertiefe nur geringfügig höhere Werte als die Herbstblüte 1983 (Maximum am 24.11.83 mit 11,7 mg Chl.a m⁻³ in 5 m bzw. 9,8 mg Chl.a m⁻³ in 25 m Wassertiefe). Im Frühjahr 1984 wurde der höchste Wert in 25 m Tiefe fast zwei Wochen später als in 5 m Tiefe gemessen. Während die Frühjahrsblüte fast ausschließlich aus kettenbildenden Diatomeen gebildet wurde, bestand die Herbstblüte aus mehreren aufeinanderfolgenden Peaks aus Dinoflagellaten (im Sept./Okt.) und Diatomeen (im Okt./Nov.). Die Herbstblüte 1983 ist im Detail bei Passow (1985) beschrieben.

Die 200 - 500 µm Größenklasse trägt nur wenig zur Gesamtphytoplanktonbiomasse bei. Die beiden größten Fraktionen, 500 - 1000 µm und >1000 µm, sind quantitativ völlig vernachlässigbar. Deshalb ist die in den Abb. 7 a und b dargestellte Summenkurve nahezu identisch mit dem in den drei Größenklassen < 500 µm enthaltenen Chlorophyll a.

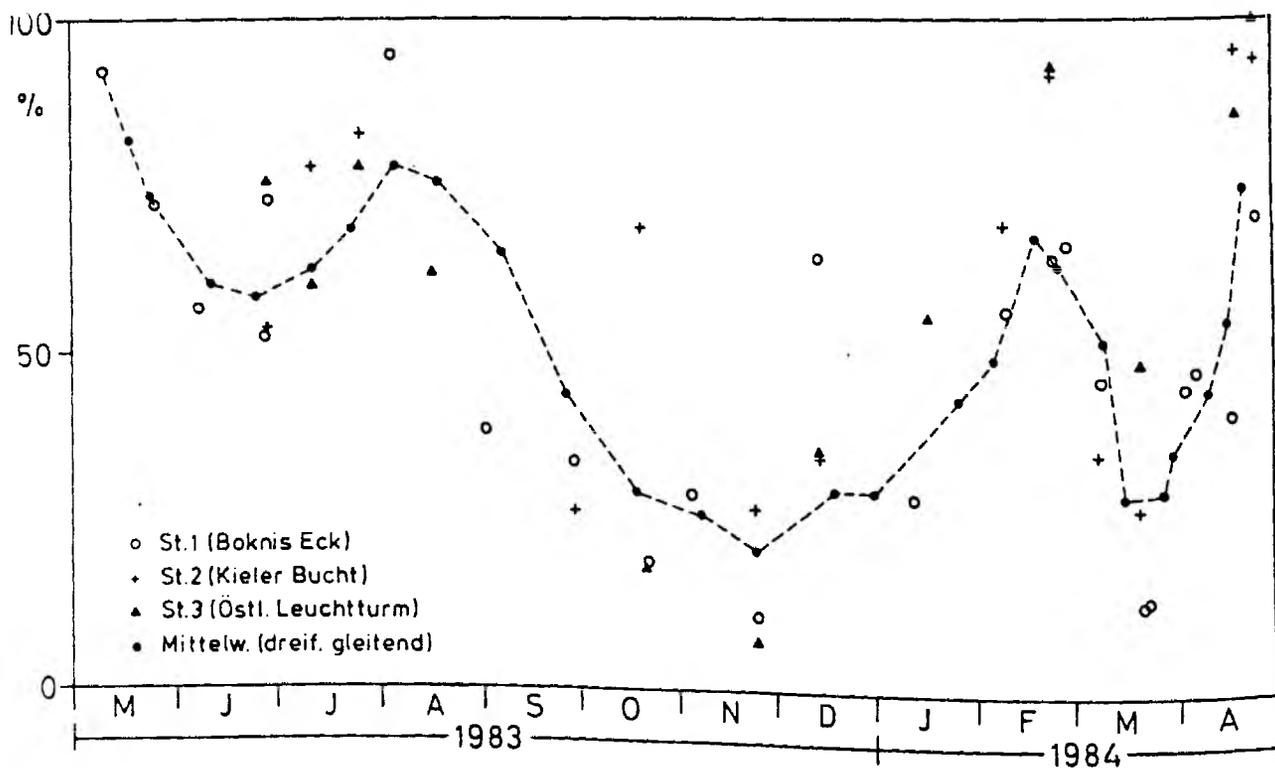
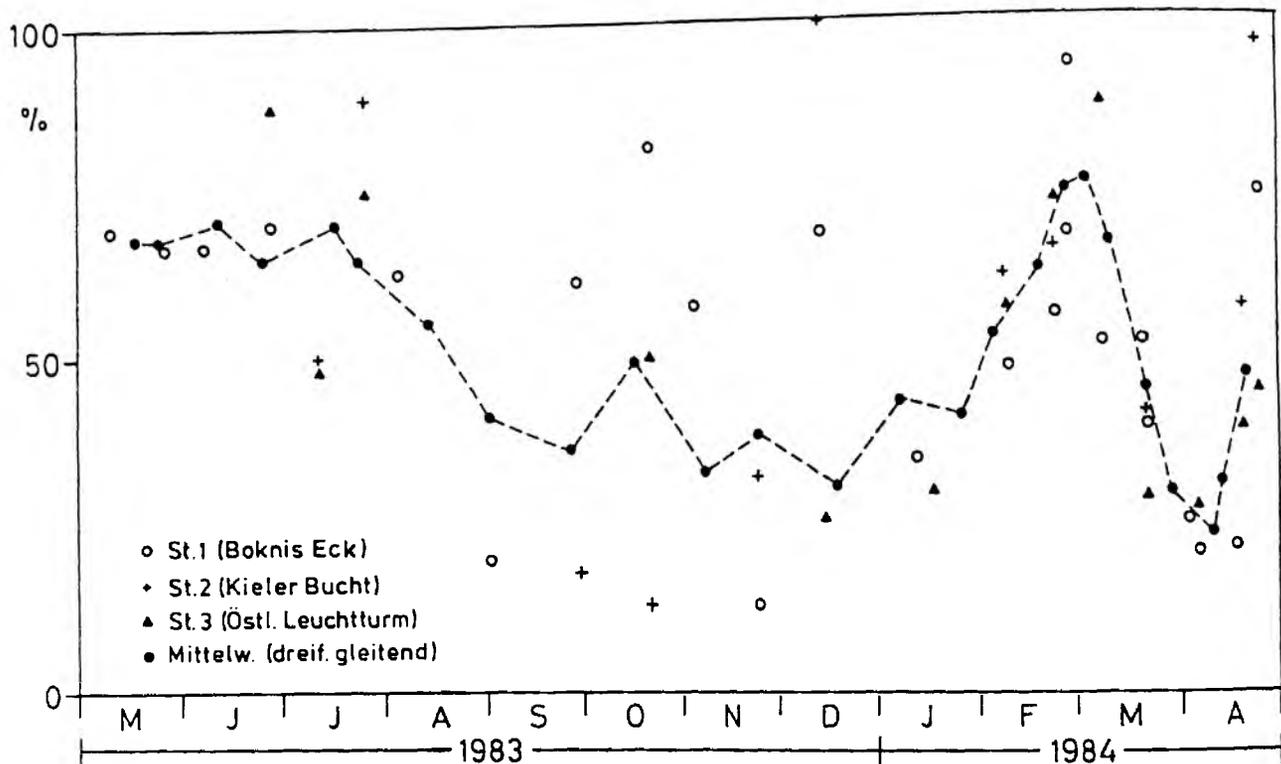


Abb. 6. Der Anteil des Nanophytoplanktons ($< 20 \mu\text{m}$) am gesamten Chlorophyll a - Gehalt in der Oberschicht (oben) und im Tiefenwasser (unten) auf drei Stationen in der Kieler Bucht. Die gestrichelte Kurve ist das dreifach gleitende Mittel der drei Stationen

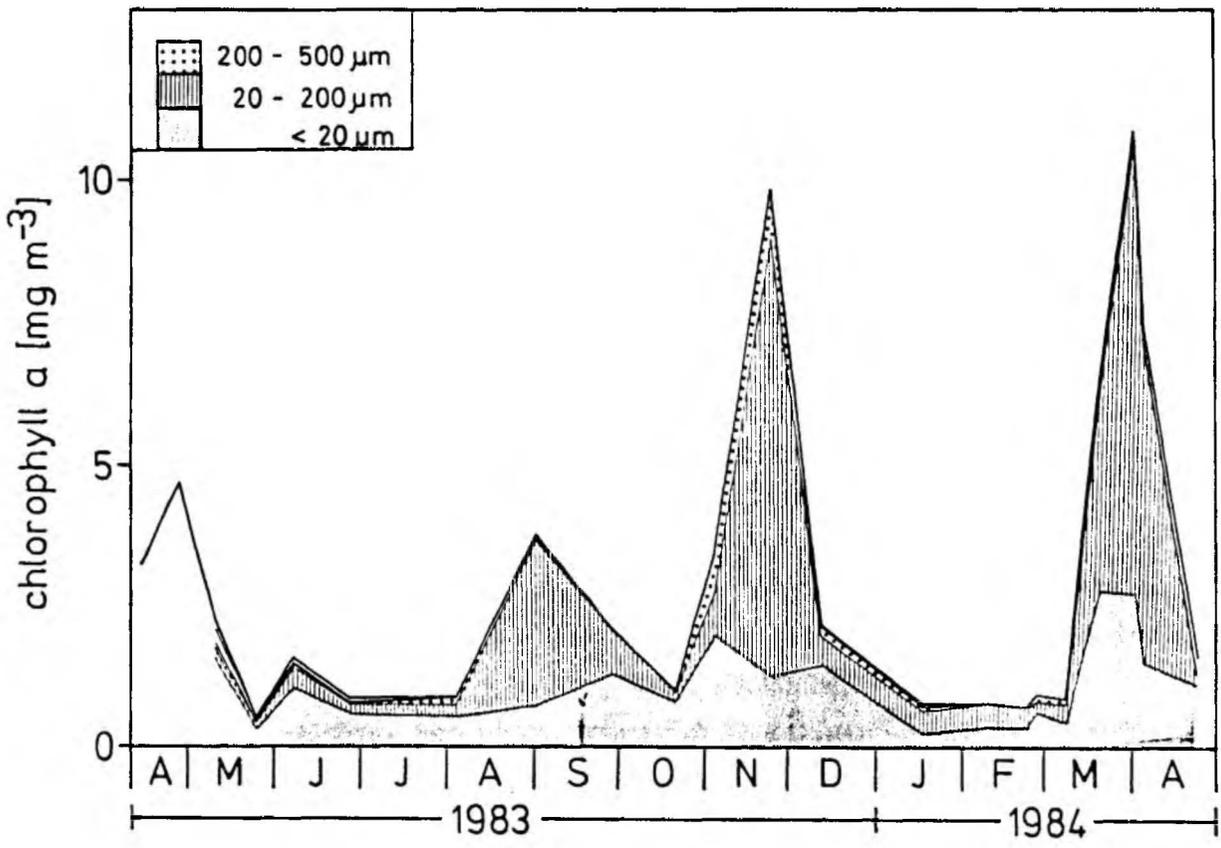
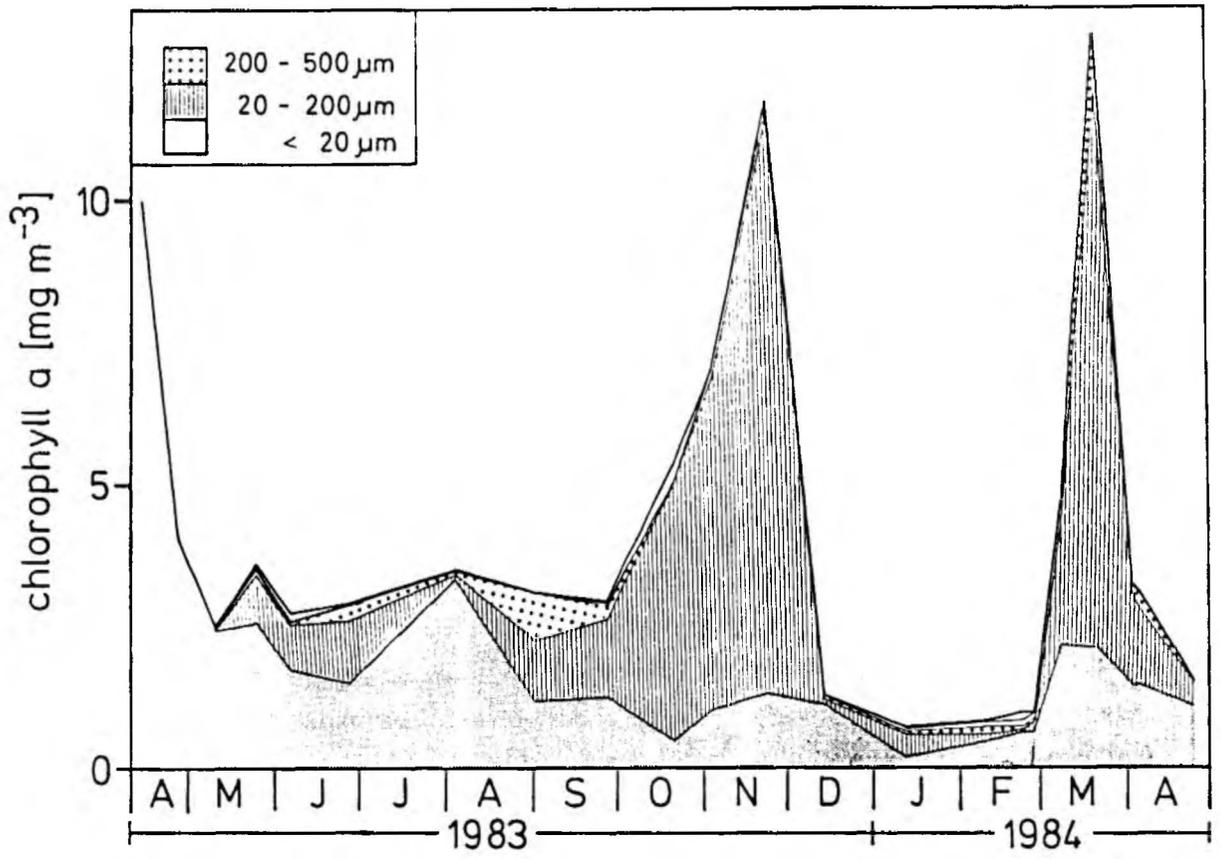


Abb. 7. Der Chlorophyll a - Gehalt in 5 m (oben) und 25 m (unten) Wassertiefe auf der Station Boknis Eck im Untersuchungszeitraum

3.1.4 Die Respiration des Netzplanktons

Die auf der Untersuchungsstation als Sauerstoffverbrauch gemessene Respiration setzt sich zusammen aus der Atmung des Zooplanktons und der Atmung des Phytoplanktons $> 20 \mu\text{m}$. Deshalb kann der in den Abb. 8 a und b dargestellte Sauerstoffverbrauch in den einzelnen Größenklassen nicht mit der metabolischen Aktivität des Mikro- und Mesozooplanktons gleichgesetzt werden. Der wechselnde Einfluß der Zooplankton- bzw. Phytoplanktonbiomasse wird deutlich, wenn man die Abb. 4 und 7 mit der Abb. 8 vergleicht. Die zu Beginn der Untersuchungsperiode im April 1983 gemessenen hohen Respirationsraten sind auf die abklingende Frühjahrsblüte (Peinert, pers. Mitt.) zurückzuführen. Mit der Abnahme der Phytoplanktonbiomasse (Abb. 7) und dem im Mai einsetzenden Anwachsen der Zooplanktonpopulationen (Abb. 4) beginnt die Gesamtrespiration, d. h. die Summe aus Phytoplankton- und Zooplanktonatmung, in den einzelnen Größenklassen der Entwicklung der Zooplanktonbiomasse zu folgen. Dabei hat die 200 - 500 μm Fraktion des Zooplanktons den größten Anteil an der Gesamtrespiration des Netzplanktons während der Sommermonate. Die nächstfolgende Größenklasse des Zooplanktons, 500 - 1000 μm , ist vor allem in der durchmischten Wasserschicht von Juli bis Anfang Oktober bedeutsam. Im Mikroplankton (20 - 200 μm) ist im August/September ein deutlicher Einfluß des Phytoplanktons auf die gemessene Respiration erkennbar. Im Oktober/November überlagerten sich die noch relativ hohen Zooplankton- und die zur Herbstblüte ansteigende Phytoplanktonbiomasse und führten zu hohen Respirationsraten in der Oberschicht. In dieser Zeit ist die Respiration im Tiefenwasser um den Faktor 3 bis 4 niedriger als in der Oberschicht und spiegelt damit die Unterschiede in der Zooplanktonkonzentration in der Wassersäule wieder. Die Phytoplanktonbiomassen unterschieden sich hingegen nur geringfügig in 5 und 25 m Wassertiefe (Kap. 3.1.3). Offenbar war das Phytoplankton bei gleicher Biomasse in der oberflächennahen Wasserschicht stoffwechselphysiologisch aktiver als im Tiefenwasser. Dies kann nicht auf einen Temperatureffekt zurückgeführt werden, da die Wassersäule bei Boknis Eck ab Oktober nahezu homotherm war (vgl. Abb. 3 a). Die Temperatur hat dennoch einen erheblichen Einfluß auf die Respiration. Hierauf wird im Kap. 3.1.6 eingegangen werden.

Die über die einjährige Untersuchungsperiode vom 1.5.1983 bis zum 30.4.1984 integrierte Respiration in den einzelnen Größenklassen ist in Tab. 5 angegeben.

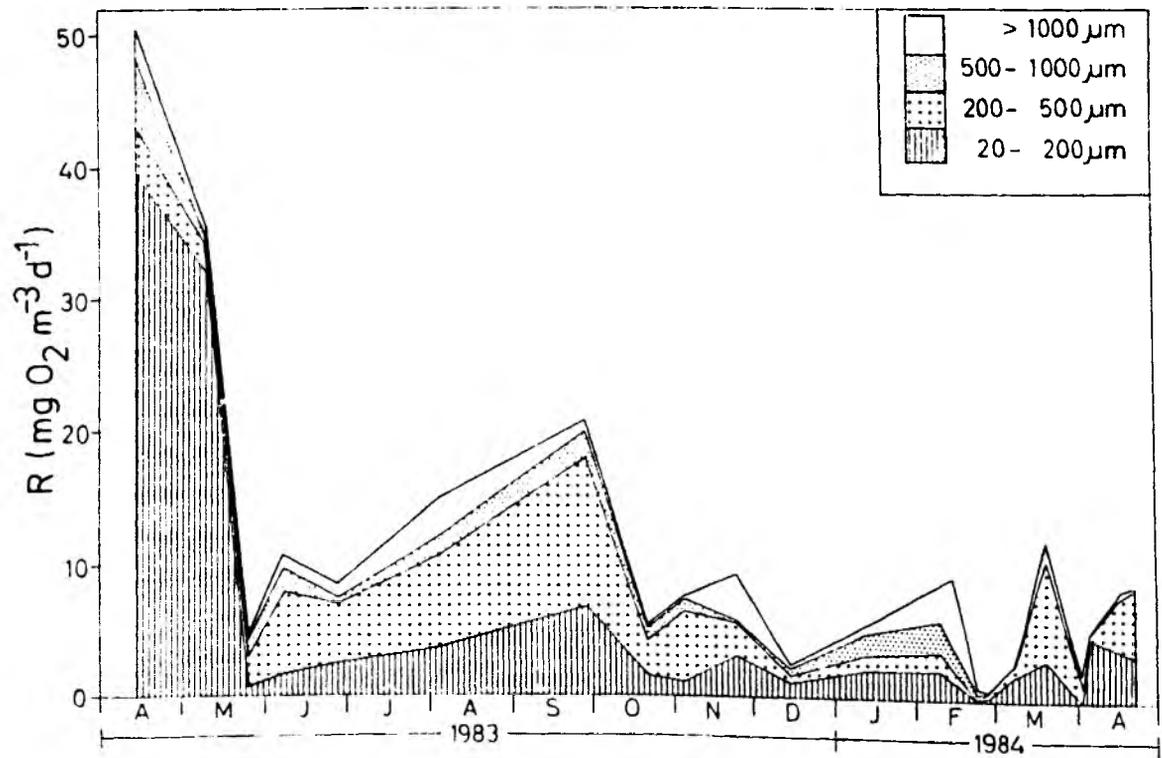
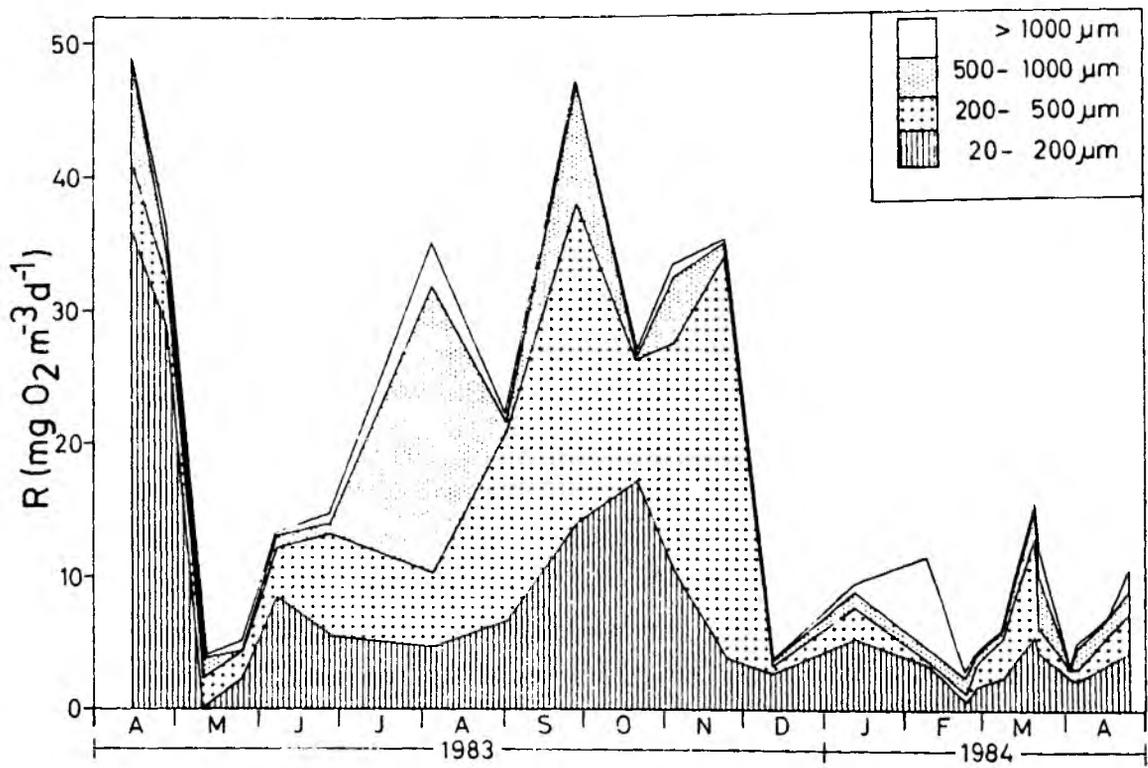


Abb. 8. Die größenfraktionierte Respiration des Netzplanktons in der Oberschicht (oben) und im Tiefenwasser (unten) bei Borknis Eck

Tab. 5. Die Jahresbilanz der Respiration des Netzplanktons bei Boknis Eck (R in g O₂ m⁻³ a⁻¹ für die beiden Wasserschichten bzw. in g O₂ m⁻² a⁻¹ für die gesamte Wassersäule von 28 m)

Tiefenstufe	20-200 µm	200-500 µm	500-1000 µm	>1000 µm	Summe
Oberschicht	2,25 (31,3 %)	3,27 (45,5 %)	1,23 (17,1 %)	0,44 (6,1 %)	7,20 (100,0)
Tiefenwasser	1,50 (38,1 %)	1,62 (41,0 %)	0,41 (10,5 %)	0,41 (10,4 %)	3,94 (100,0 %)
Wassersäule	51,75 (33,9 %)	66,8 (43,7 %)	22,1 (14,5 %)	11,9 (7,8 %)	152,7 (100,0 %)

Das Maximum der Respiration wird in beiden Wasserschichten von der 200 - 500 µm Fraktion gebildet, gefolgt vom Mikroplankton. Die Respirationsrate der größten Plankter (> 1000 µm) ist in beiden Wasserschichten nahezu gleich, während die Respiration der anderen drei Größenklassen in der Oberschicht um das zwei- bis dreifache höher ist als im Tiefenwasser. Entsprechend ist der Sauerstoffverbrauch durch die Atmungsaktivität des Netzplanktons in der Oberschicht etwa doppelt so hoch wie im Tiefenwasser. Für die gesamte Wassersäule ergibt sich eine Sauerstoffzehrung von 152,7 g O₂ m⁻² a⁻¹, wobei die Tiefe der Oberschicht mit durchschnittlich 13 m angenommen wurde. Umgerechnet in Kohlenstoffeinheiten beträgt die Respiration des Netzplanktons bei Boknis Eck 48,7 g C m⁻² a⁻¹, wenn man einen mittleren respiratorischen Quotienten (RQ) von 0,85 annimmt:

$$152,69 \times \frac{12}{32} \times 0,85 = 48,7 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$$

Die Veratmung von 48,7 g C m⁻² a⁻¹ entspricht etwa einem Drittel der Jahresprimärproduktion (v. Bodungen 1975, Smetacek et al. 1984) in der Kieler Bucht.

Tab. 6. Durchschnittliches Trockengewicht (TG in μg) in den einzelnen Größenklassen sowie mittlere in situ - Temperatur in der Oberschicht

Datum	20-200 μm	200-500 μm	500-1000 μm	>1000 μm	T ($^{\circ}\text{C}$)
10.05.83	3,1	5,4	7	8,3	8,0
25.05.83	3,8	5,4	7	8,3	11,3
07.06.83	3,2	5,4	7	7,7	15,0
27.06.83	3,7	5,4	7	7,8	18,5
04.08.83	3,4	5,4	7	7,7	17,5
01.09.83	3,6	5,4	7	8,1	15,5
28.09.83	3,6	5,3	7	7,5	14,5
20.10.83	3,8	5,3	7	8,0	11,5
04.11.83	1,0	5,0	7	7,5	9,5
24.11.83	3,2	5,4	7	8,0	7,0
14.12.83	3,3	5,4	7	8,2	4,2
13.01.84	3,4	5,5	7	8,5	3,5
09.02.84	3,3	5,5	7	7,8	1,8
27.02.84	2,6	5,4	7	8,1	1,0
08.03.84	2,4	5,4	7	8,1	1,6
20.03.84	3,1	5,3	7	8,2	0,5
02.04.84	1,6	5,5	7	7,8	2,9
05.04.84	2,3	5,5	7	8,5	2,8
24.04.84	3,1	5,5	7	8,5	5,5

Tab. 7. Durchschnittliches Trockengewicht (TG in μg) in den einzelnen Größenklassen sowie mittlere in situ - Temperatur im Tiefenwasser

Datum	20-200 μm	200-500 μm	500-1000 μm	>1000 μm	T ($^{\circ}\text{C}$)
10.05.83	1,1	5,5	6,7	8,3	5,0
07.06.83	3,4	5,5	7	9	6,5
27.06.83	3,8	5,5	7	8,3	7,0
04.08.83	3,8	5,3	7	30	14,0
28.09.83	3,6	5,3	7	8,5	13,0
20.10.83	3,4	5,2	7	8,0	12,0
24.11.83	4,0	5,4	8	10	8,0
14.12.83	4,0	5,4	7,5	8,5	4,2
13.01.84	4,0	5,5	7	7	3,4
09.02.84	3,9	5,4	10	15	1,8
27.02.84	3,8	5,4	7	7	0,8
08.03.84	3,8	5,4	7	20	1,4
20.03.84	3,8	5,2	7	8,5	0,5
02.04.84	2,4	5,4	6,9	8	2,0
24.04.84	2,6	5,4	6,5	6	2,0

Abschätzung des Phytoplankton- und des Zooplanktonanteiles an der Gesamtrespiration

Um den Anteil des Phytoplanktons bzw. des Zooplanktons an der gemessenen Gesamtrespiration abzuschätzen, kann (1) aus der Biomasse des Phytoplanktons und (2) aus der Biomasse des Zooplanktons die jeweilige Teilrespiration errechnet und aus der Differenz zu der gemessenen Gesamtrespiration die Respiration der anderen Gruppe erschlossen werden. Dabei muß die Temperatur als Einflußgröße berücksichtigt werden.

Für die Berechnung der Zooplanktonrespiration präsentierte Ikeda (1985) Regressionsgleichungen, die verschiedene Biomasseangaben (Trockengewicht, C -, N - und P - Gehalt) eines Individuums mit der in situ Temperatur verknüpfen:

$$\ln R = - 0,2512 + 0,7886 \ln TG + 0,0490 T \quad (\text{Gl. 1})$$

wobei R der Sauerstoffverbrauch in $\mu\text{l O}_2 \text{ ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$, TG das Trockengewicht eines Individuums in mg und T die Umgebungstemperatur in °C sind. Diese Gleichung basiert auf 711 Messungen an 143 Zooplanktonarten in verschiedenen geographischen Breiten.

Um die Respiration des Mikro- und Mesozooplanktons auf der Station Boknis Eck zu berechnen, wurde für jede Fraktion und jede Probe ein durchschnittliches Trockengewicht in Abhängigkeit von der Artenzusammensetzung der Proben angenommen (Tab. 6, 7). Mit der mittleren in situ Temperatur in den beiden Wasserschichten konnte dann die Respiration eines durchschnittlichen Individuums nach Gl. (1) berechnet und nach Multiplizierung mit der Biomasse in den Fraktionen auf $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ umgerechnet werden. Die Differenz zwischen der so erhaltenen Zooplanktonrespiration und der gemessenen Gesamtrespiration ergibt die Phytoplanktonrespiration. Die Ergebnisse sind in den Abb. 9 a und b dargestellt. Die jahreszeitlich wechselnde Bedeutung der beiden Komponenten für die Gesamtrespiration sind vor allem in der Oberschicht klar erkennbar.

Die im Vergleich zur Frühjahrsblüte 1984 wesentlich höhere Phytoplanktonrespiration im Herbst 1983 ist wiederum in erster Linie auf den Temperatureffekt zurückzuführen (s. Kap. 3.1.6). Für die einzelnen Größenklassen ergibt sich ein stark variierender Einfluß des Phytoplanktons auf die gemessene Respiration, der im Jahresdurchschnitt in der kleinsten und in der größten Fraktion am stärksten ist (Tab. 8). Während der Phytoplanktonblüten und auch während der Wintermonate sind über 90 % der Mikroplank-

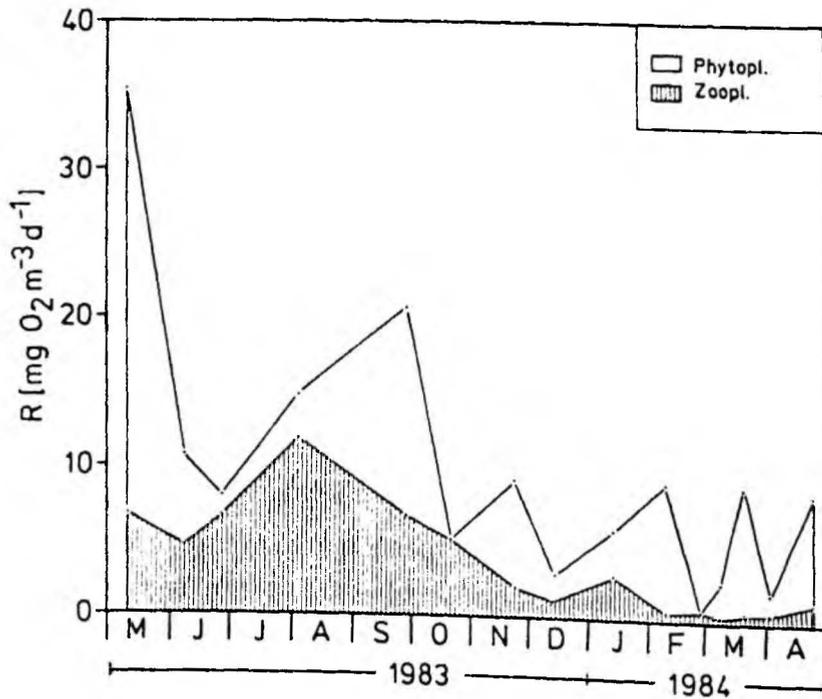
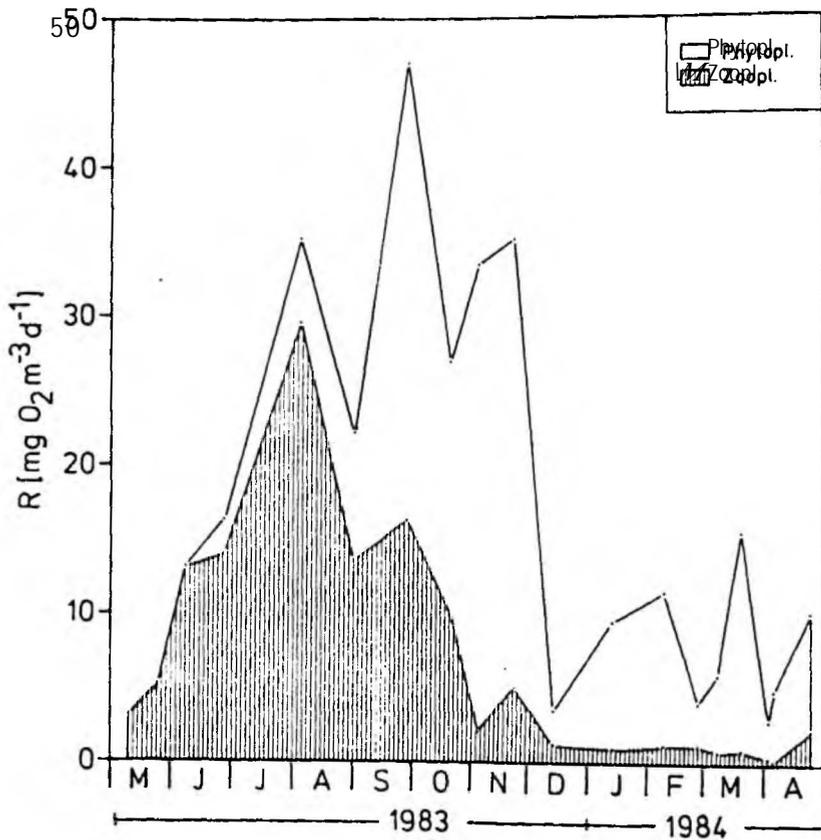


Abb. 9. Der Anteil des Phytoplanktons und des Zooplanktons an der gemessenen Gesamtrespiration des Netzplanktons in der Oberflächenschicht (oben) und im Tiefenwasser (unten) bei Bornis Eck

tonrespiration (20 - 200 μm) in der Oberschicht auf Phytoplanktonatmung zurückzuführen. In den Sommermonaten hingegen trägt das Zooplankton in der durchmischten Schicht in den ersten drei Größenklassen zu 88 bis 100 % zu der Gesamtrespiration bei. In der Größenklasse $>1000 \mu\text{m}$ ist die errechnete Zooplanktonrespiration bis auf die Herbstmonate im Tiefenwasser sehr viel niedriger als die gemessene Gesamtrespiration, d. h. die Phytoplanktonatmung überwog die Zooplanktonatmung bei weitem. Es ist hierbei jedoch zu bedenken, daß sowohl die gemessenen Respirationsraten als auch die Zooplanktonbiomasse in dieser Größenklasse vergleichsweise sehr niedrig waren. Dadurch ist der relative Fehler der Methode bei der Abschätzung der Zooplanktonrespiration hier größer als in den übrigen Fraktionen.

Tab. 8. Anteil der Zooplanktonrespiration (R in $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ Jahreszeit}^{-1}$) an der gemessenen Gesamtrespiration in den vier Größenklassen des Netzplanktons auf der Station Boknis Eck (ML = Oberschicht, DW = Tiefenwasser).

Jahresz.	20-200 μm		200-500 μm		500-1000 μm		$> 1000 \mu\text{m}$		Summe	
	ML	DW	ML	DW	ML	DW	ML	DW	ML	DW
Frühjahr	20,7	54,1	48,2	73,8	8,2	23,5	1,1	0,5	78,2	151,9
%	9,2	44,0	24,6	45,0	9,5	48,1	5,2	13,2	15,3	45,1
Sommer	588,9	470,6	808,4	539,3	429,0	80,3	22,6	5,1	1848,9	1095,3
%	89,1	52,6	100	65,7	87,5	46,0	18,2	3,1	90,0	57,5
Herbst	102,6	138,0	532,5	376,2	168,1	29,2	10,7	29,0	813,9	572,4
%	8,9	37,5	26,5	71,6	81,1	27,1	11,4	63,0	23,6	54,1
Winter	28,5	21,5	53,9	68,3	11,2	16,9	1,5	1,8	95,1	108,5
%	8,6	13,7	51,3	67,2	13,1	11,0	3,2	1,0	16,2	46,8
Jahres- summe	740,7	684,2	1443,0	1057,6	616,5	149,9	35,9	36,4	2836,1	1928,1
%	32,9	44,1	44,2	65,3	52,0	47,5	8,2	8,9	39,4	48,9
Jahressumme für die Wassersäule ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$)										
	19,9		34,6		10,3		1,0		65,7	
%	38,5		51,8		50,9		8,5		43,0	

Im Jahresdurchschnitt beträgt die Zooplanktonrespiration zwischen gut einem Drittel (20 - 200 μm) und etwas über der Hälfte (200 - 500 μm , 500 - 1000 μm) der Gesamtrespiration in den ersten drei Größenklassen. In der größten Fraktion hingegen würde das Phytoplankton nach dieser Berechnungsmethode im Jahresmittel zu über 90 % dominieren. Es sei jedoch nochmals darauf hingewiesen, daß es sich dabei sehr wahrscheinlich um einen Artefakt handelt (s.o.). Insgesamt ist der Anteil des Zooplanktons an der gemessenen Respiration des Netzplanktons in der Oberschicht mit 39 % geringer als der des Phytoplanktons (61 %). Im Tiefenwasser ist das Verhältnis zwischen Phyto- und Zooplankton im Jahresdurchschnitt nahezu ausgeglichen. Die jahreszeitlichen Unterschiede sind im Tiefenwasser wesentlich geringer ausgeprägt als in der Oberschicht. Der Anteil des Zooplanktons an der Gesamtrespiration des Netzplanktons variiert hier nur zwischen 45 % (im Frühjahr) und 58 % (im Herbst).

Innerhalb des Zooplanktons hat die 200 - 500 μm Fraktion mit ca. 53 % den größten Anteil an der Respiration in der Wassersäule (Tab. 9). Die nächstfolgende Größenklasse hatte in der durchmischten Schicht im Sommer und Herbst eine deutlich höhere metabolische Aktivität als im Tiefenwasser. Daher ist ihr relativer Anteil in der Oberschicht mit 22 % mehr als doppelt so hoch wie im unteren Teil der Wassersäule. Die kleinste und die größte Fraktion haben im Tiefenwasser etwas höhere Anteile an der Zooplanktonrespiration als in der Oberschicht.

Tab. 9. Prozentuale Verteilung der Zooplanktonrespiration auf die einzelnen Größenklassen.

Tiefenstufe	20-200 μm	200-500 μm	500-1000 μm	> 1000 μm	Summe
Oberschicht	26,1	50,9	21,7	1,3	100,0
Tiefenwasser	35,5	54,8	7,8	1,9	100,0
Wassersäule	30,3	52,7	15,5	1,5	100,0

Die Respiration des Mikro- und Mesozooplanktons ergibt eine Sauerstoffzehrung von $65,7 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ bei Boknis Eck, das sind 43 % der oben beschriebenen Respiration des Netzplanktons. Umgerechnet in Kohlenstoffeinheiten werden durch das Zooplankton $20,9 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ veratmet.

Die Abschätzung der Respiration des Phytoplanktons über die Phytoplankton-

biomasse unter Berücksichtigung der Umgebungstemperatur ist nicht möglich, weil entsprechende Regressionsgleichungen, wie von Ikeda (1985) für die Berechnung der Zooplanktonrespiration angegeben, für das Phytoplankton vorläufig fehlen. Während der Phytoplanktonblüten war der Einfluß des Phytoplanktons auf die Respiration des Netzplanktons jedoch so stark, daß zwischen der Phytoplanktonbiomasse (Chl.a - Konzentration) und der gemessenen Respiration signifikante Korrelationen bestanden (Tab.10a). Die in Tab.10a angegebenen absoluten Glieder (Y-Achsenabschnitt) drücken den Anteil der Zooplanktonrespiration an der Gesamtrespiration aus. Da die Zooplanktonrespiration im Herbst höher war als im Frühjahr, ist das absolute Glied in der Regressionsgleichung für den Herbst entsprechend höher. Die unterschiedlichen Steigungen der Regressionsgleichungen sind im wesentlichen auf den Temperatureffekt zurückzuführen. Bei gleicher Biomasse war die Respiration im Frühjahr 1984 aufgrund der niedrigen Temperatur deutlich geringer als im Herbst 1983. Neben dem Temperatureffekt können jedoch auch artspezifische Unterschiede für die Respiration eine Rolle spielen.

Tab. 10a. Lineare Regressionsgleichungen zwischen der Phytoplanktonbiomasse (Chl.a in mg m^{-3}) und der gemessenen Gesamtrespiration R des Netzplanktons (n = Anzahl der Wertepaare, r = Korrelationskoeff., P = Signifikanzniveau)

Zeitraum	R ($\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$)	n	r	P
Herbst (28.9.-14.12.83)	$R = 2,547 + 3,794 \text{ Chl.a}$	9	0,795	0,05
Frühj. (23.2.-16.4.84)	$R = 1,645 + 1,024 \text{ Chl.a}$	13	0,865	0,001

Wird der Zooplanktonanteil an der Respiration durch die Berechnung einer multiplen Korrelation zwischen der gemessenen Gesamtrespiration (Resp) als Zielgröße sowie dem Chlorophyllgehalt (Chl) einerseits und dem Zooplankton-trockengewicht (TG) andererseits als Einflußgrößen (Sachs 1978) berücksichtigt, ergeben sich sowohl im Herbst 1983 als auch im Frühjahr 1984 hochsignifikante Ergebnisse (F-Test, Sachs 1978). Dabei ist in beiden Blütenphasen die Korrelation zwischen dem Chlorophyllgehalt und der Gesamtrespiration enger als zwischen der Zooplanktonbiomasse und der Gesamtrespiration (Tab. 10b).

Tab. 10b. Multiple Korrelation (R) zwischen der Gesamtrespiration (Resp.), der Phytoplanktonbiomasse (Chl) und dem Zooplanktontrockengewicht (TG)

Zeitraum	$r_{\text{Resp.Chl}}$	$r_{\text{Resp.TG}}$	$r_{\text{Chl.TG}}$	$R_{\text{Resp.Chl TG}}$	n
Herbst '83	0,795	0,742	0,201	0,993	9
Frühj. '84	0,865	0,219	0,054	0,882	13

Setzt man die während der Phytoplanktonblüten in 5 m Wassertiefe gemessenen mittleren Chlorophyllkonzentrationen in diese Regressionsgleichungen ein (Tab. 11), erhält man einen Anteil der Phytoplanktonrespiration an der Gesamtrespiration des Netzplanktons von 88,0 % im Herbst 1983 bzw. 88,7 % im Frühjahr 1984. Diese Werte stimmen gut mit den nach Gl.(1) berechneten Ergebnissen überein (vgl. Tab. 8). Für die Herbstblüte wurde aus der Zooplanktonbiomasse unter Berücksichtigung der in situ Temperatur durch die Differenzbildung zur gemessenen Gesamtrespiration ein mittlerer Phytoplanktonanteil an der Gesamtrespiration in der Oberschicht von 74,6 % ermittelt gegenüber 86,0 % über die Chlorophyllbiomasse unter Vernachlässigung des Temperatureinflusses. Für die Frühjahrsblüte 1984 korrespondieren die Werte noch besser, der Phytoplanktonanteil betrug 84,7 % (ermittelt über die Zooplanktonbiomasse) bzw. 83,7 % (Abschätzung über die Phytoplanktonbiomasse). Beide Methoden führen damit zu dem gleichen Schluß, daß während der Phytoplanktonblüten die Respiration des Netzplanktons in der Kieler Bucht weitgehend auf der Atmung der Algen beruht.

Tab. 11. Abschätzung des Phytoplanktonanteils (R_p) an der gemessenen Gesamtrespiration (R_T) des Netzplanktons in der Oberschicht. Die Respiration ist in $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) angegeben.

Zeitraum	Chl.a (mg m^{-3})	R_p	R_T	R_p/R_T (%)
Herbst 1983	6,81	29,0	32,9	88,0
Frühjahr 1984	4,28	6,4	7,2	88,7

3.1.5 Zooplanktonexkretion und Phytoplanktonaufnahme von Ammonium und anorganischem Phosphat im Netzplankton

Während bei den Respirationmessungen die Atmungsaktivität des Phytoplanktons die Meßwerte erhöhte, war der Einfluß des Phytoplanktons auf die Exkretionsexperimente umgekehrt. Die gemessene Ammonium- und anorganische Phosphatexkretion des Zooplanktons war infolge der gleichzeitig stattfindenden Nährsalzaufnahme durch das Phytoplankton vermindert. Daher wurde in den Experimenten die Bilanz zwischen diesen beiden antagonistischen Prozessen gemessen.

Der Einfluß des Phytoplankton-Nährsalzaufnahme auf die Meßwerte war besonders ausgeprägt während der Frühjahrs- und Herbstblüten des Phytoplanktons. Die Experimente begannen im April 1983, als die Frühjahrsblüte bereits im Abklingen war (Peinert, pers. Mitt.). Dennoch waren kettenbildende Diatomeen in allen Größenklassen vorhanden und nahmen mehr Ammonium und anorganisches Phosphat während der Inkubationszeit auf, als vom Zooplankton ausgeschieden wurde (Abb. 10 a - d). Die Gesamtbilanz innerhalb des Netzplanktons, d. h. die Summe der Meßwerte in den 4 Fraktionen, war in der Oberschicht im April 1983 für beide Nährsalze negativ (Abb. 11). Im Tiefenwasser wurden erst ab Mai 1983 Messungen durchgeführt. Auch hier waren die Gesamtbilanzen zu Beginn der Untersuchungsperiode für beide Nährstoffe negativ (Abb. 12). Von wenigen Ausnahmen abgesehen waren die Konzentrationsänderungen der Nährsalze in der Oberschicht im gesamten Untersuchungszeitraum wesentlich größer als im Tiefenwasser. Da zudem die Konzentrationen der Nährsalze im Tiefenwasser im Durchschnitt deutlich höher waren als in der Oberschicht (Abb. 13), ist die relative Bedeutung des biologischen Umsatzes der Nährsalze durch das Phyto- und Zooplankton im oberen Teil der Wassersäule erheblich größer als im Tiefenwasser. Daher werden die Meßergebnisse nur im oberflächennahen Wasser in den einzelnen Größenfraktionen getrennt dargestellt (Abb. 10 a - d).

Mit dem Rückgang der Phytoplanktonbiomasse und dem Anwachsen der Zooplanktonpopulationen im Mai 1983 begann sich die Nährsalzbilanz zu verändern. Von Mai bis August 1983 wurden in allen Fraktionen überwiegend positive Werte gemessen. Die am 7. Juni in den beiden kleinsten Größenklassen erhaltenen Resultate sind Artefakte, da die Versuchsflaschen kontaminiert waren. Die Gesamtbilanz zwischen Zooplanktonexkretion und Nährsalzaufnahme blieb während der Sommermonate in beiden Wasserschichten positiv. Entsprechend fand in dieser Jahreszeit eine Netto regeneration von NH_4^+ und PO_4^{3-} durch das Netzplankton statt. Diese Nährsalzregeneration war in der durchmischten Schicht um den Faktor 2 bis 5 höher als im Tiefenwasser.

Im September begann mit der Zunahme der Phytoplanktonbiomasse in der Mikroplanktonfraktion die Nährsalzaufnahme in dieser Größenklasse die Exkretion zu übertreffen. Diese Situation blieb während der gesamten Dauer der Herbstblüte bis Ende November stabil. In der 200 - 500 μm Fraktion wurden während der Herbstmonate sowohl positive als auch negative Werte gemessen. In den beiden größten Fraktionen, 500 - 1000 μm und >1000 μm , überwog die Zooplanktonexkretion. Der Einfluß des Phytoplanktons war hier wesentlich

geringer als in den ersten beiden Größenklassen. Die größten Organismen, die von der 1 mm Maschenweite zurückgehalten wurden, trugen insgesamt jedoch nur wenig zum Nährsalzumsatz bei. Im Tiefenwasser war die Gesamtbilanz von September bis November ebenfalls überwiegend negativ.

Während der Wintermonate von Dezember 1983 bis Ende Februar 1984 war die Nährsalzbilanz in der Oberschicht (0-12 m) für beide Nährsalze leicht positiv, während im Tiefenwasser (12-28 m) schwach negative Werte gemessen wurden. Diese Unterschiede sind erstaunlich, da die Wassersäule bei Boknis Eck von Mitte Dezember bis Anfang Februar fast vollständig durchmischt war (vgl. Abb. 3 c) und sich auch die Phyto- und Zooplanktonbiomassen (Abb. 4, 7) im oberen und unteren Teil der Wassersäule im Winter nur geringfügig unterschieden. Da auch die Respirationsraten in dieser Zeit in der Oberschicht etwas höher waren als im Tiefenwasser (vgl. Abb. 8), scheint das Zooplankton in den Wintermonaten nahe der Oberfläche eine höhere Stoffwechselaktivität zu haben als im bodennahen Bereich. Dabei waren es vor allem die Copepoden in der 200 - 500 µm Größenklasse, die zu der positiven Nährsalzbilanz in 0-12 m Tiefe beitrugen.

Ende Februar/Anfang März 1984 wurden mit der einsetzenden Frühjahrsblüte des Phytoplanktons wiederum negative Werte für die Nährsalzbilanzen gemessen, und der jährliche Zyklus begann von vorn.

Die geschilderten jahreszeitlichen Änderungen lassen sich in 4 Phasen zusammenfassen (Abb. 11): Während der Phytoplanktonblüten im Frühjahr (Phase 1) und Herbst (Phase 3) überwiegt in der Oberschicht die Nährsalzaufnahme durch das Phytoplankton die Ammonium- und anorganische Phosphatexkretion des Mikro- und Mesozooplanktons. In den Sommermonaten (Phase 2) ist es umgekehrt, es findet eine Nettonährsalzregeneration innerhalb des Netzplanktons statt. In den Wintermonaten (Phase 4) sind die Nährsalzbilanzen in den oberen 12 m der Wassersäule leicht positiv, im tieferen Bereich hingegen leicht negativ.

Über die Untersuchungsperiode von Mai 1983 bis April 1984 integriert fand für Ammonium in der Oberschicht eine schwache Nährsalznetto regeneration im Netzplankton statt. Beim anorganischen Phosphat überwogen die Zehrungsvorgänge ganz knapp die Zooplanktonexkretion. Im Tiefenwasser ist die Bilanz im Jahresmittel für beide Nährsalze negativ. Da hier jedoch - vor allem für PO_4^{3-} - die Konzentrationen im Wasser höher sind als nahe der Oberfläche, ist die Zooplanktonexkretion für die Nährsalzzufuhr im Tiefenwasser ohnehin von untergeordneter Bedeutung.

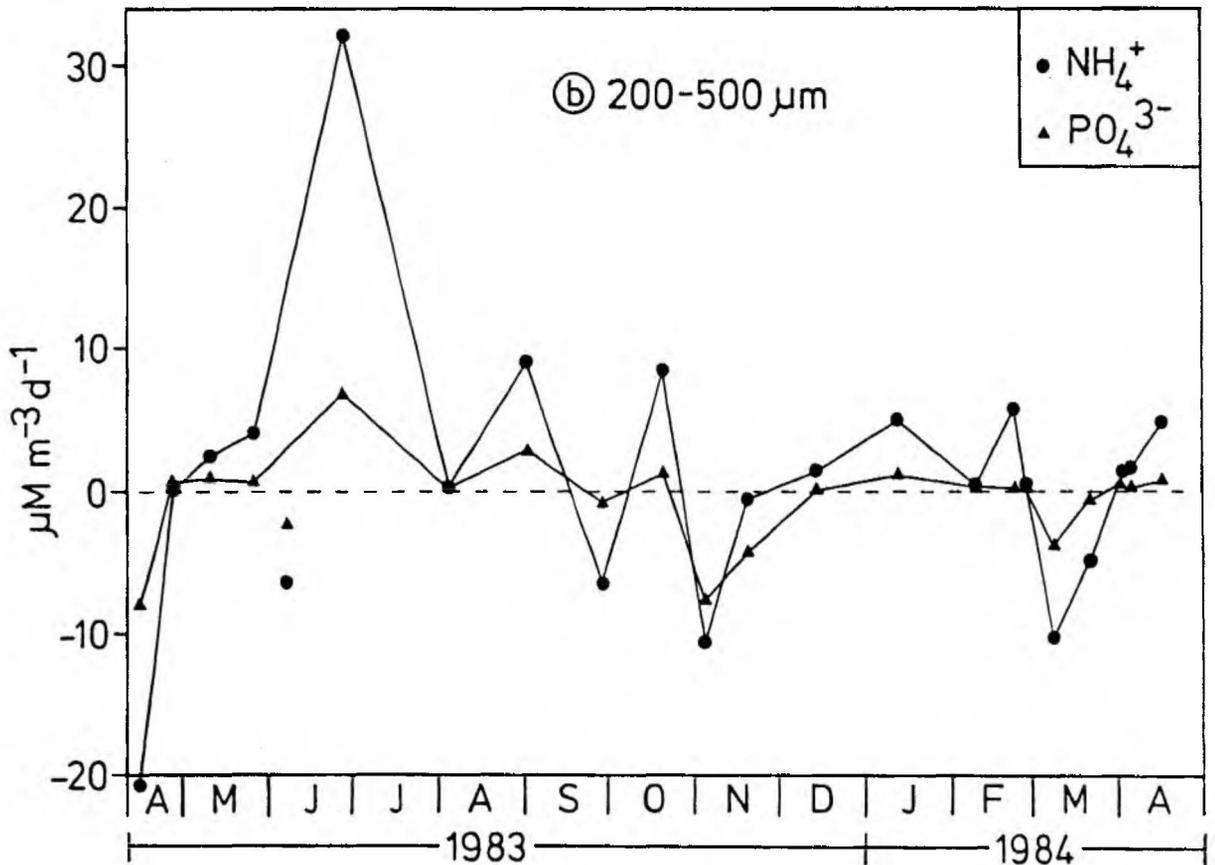
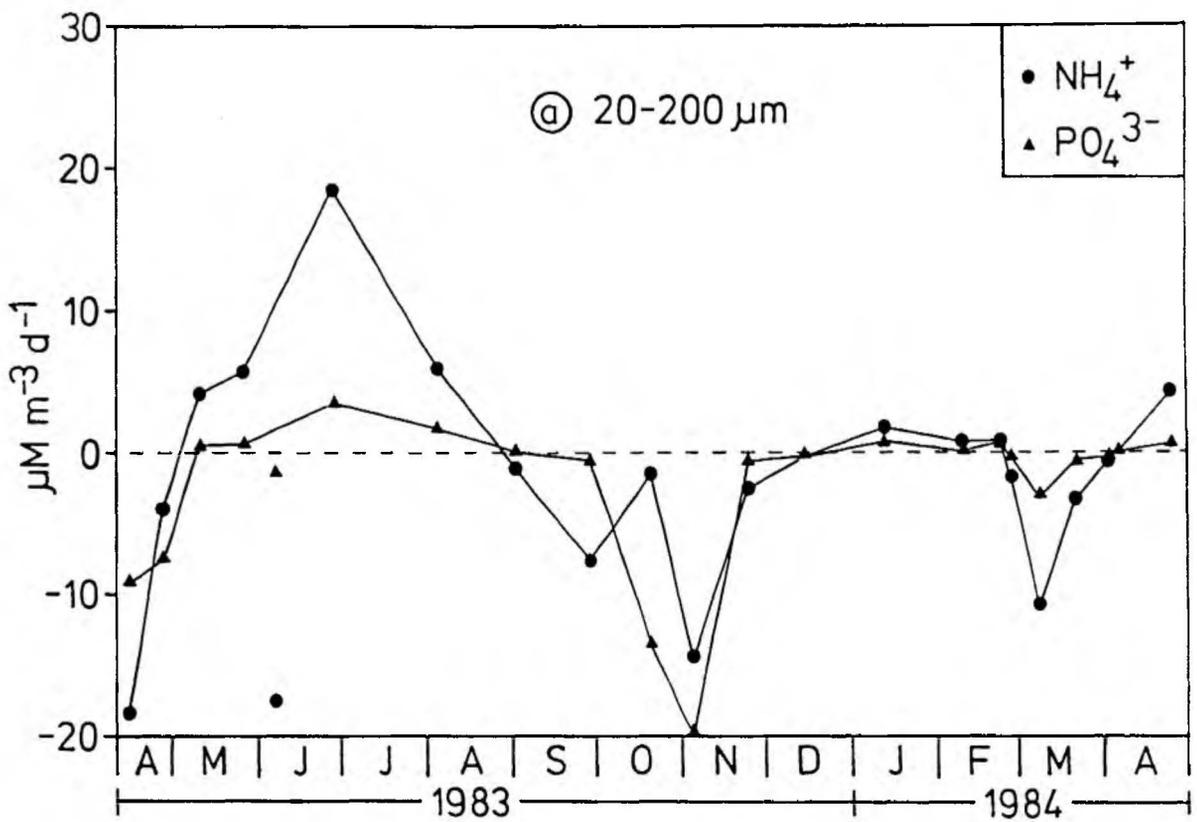
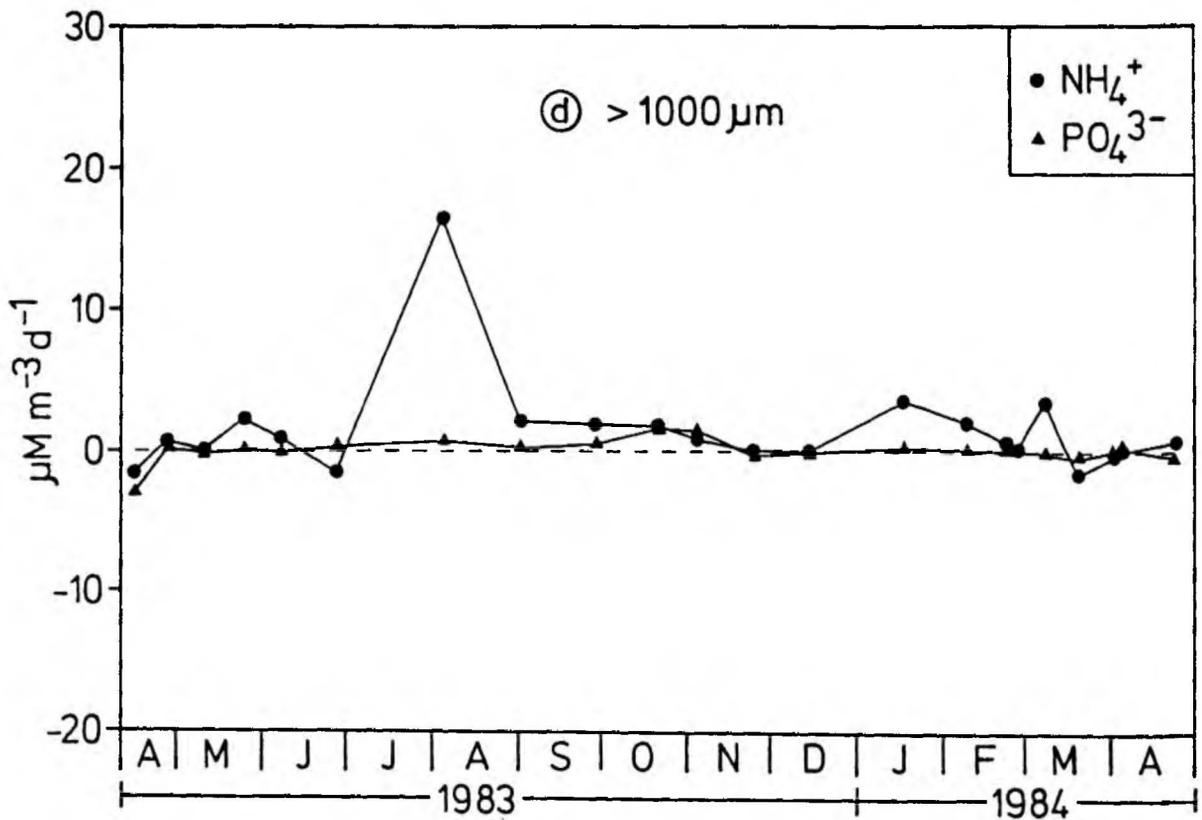
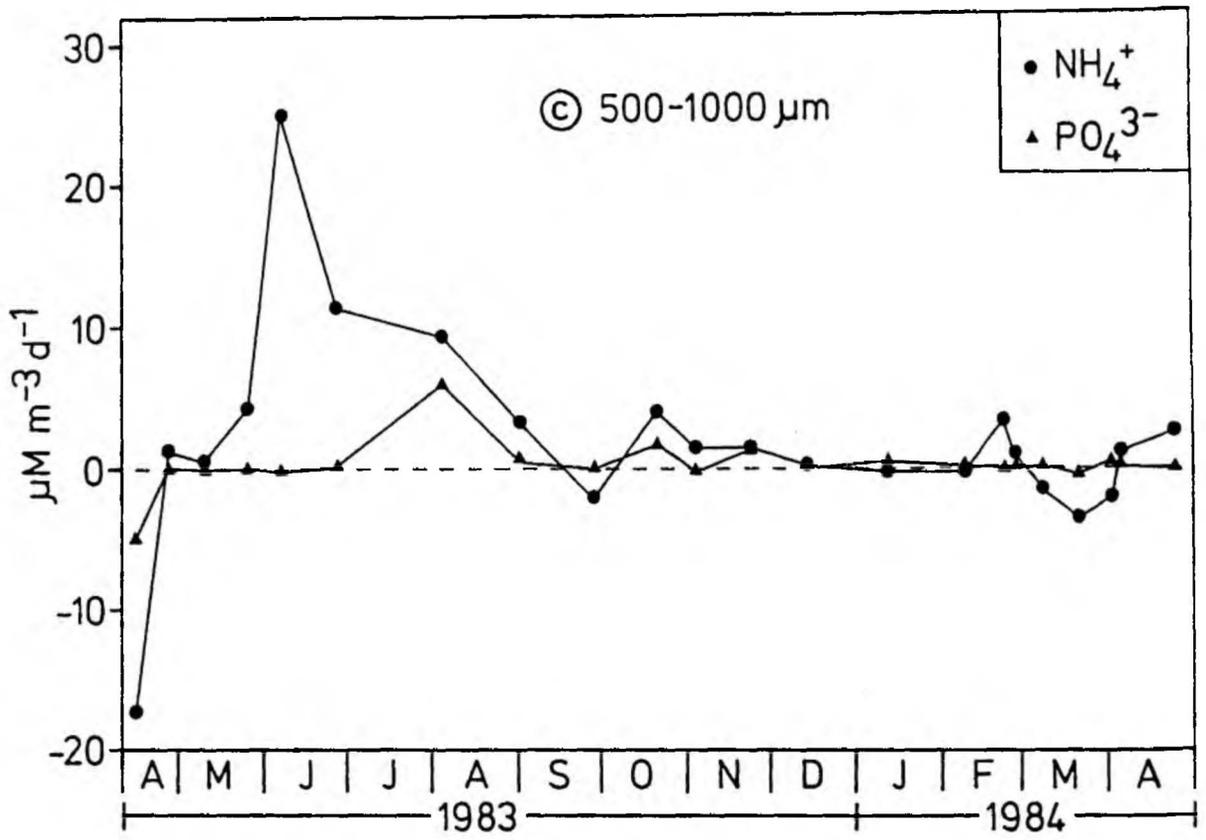


Abb. 10 a-d. Die Bilanzen zwischen Zooplanktonexkretion und Phytoplanktonaufnahme der Nährsalze Ammonium und anorganisches Phosphat in den vier Größenklassen bei Boknis Eck in der Oberflächenschicht



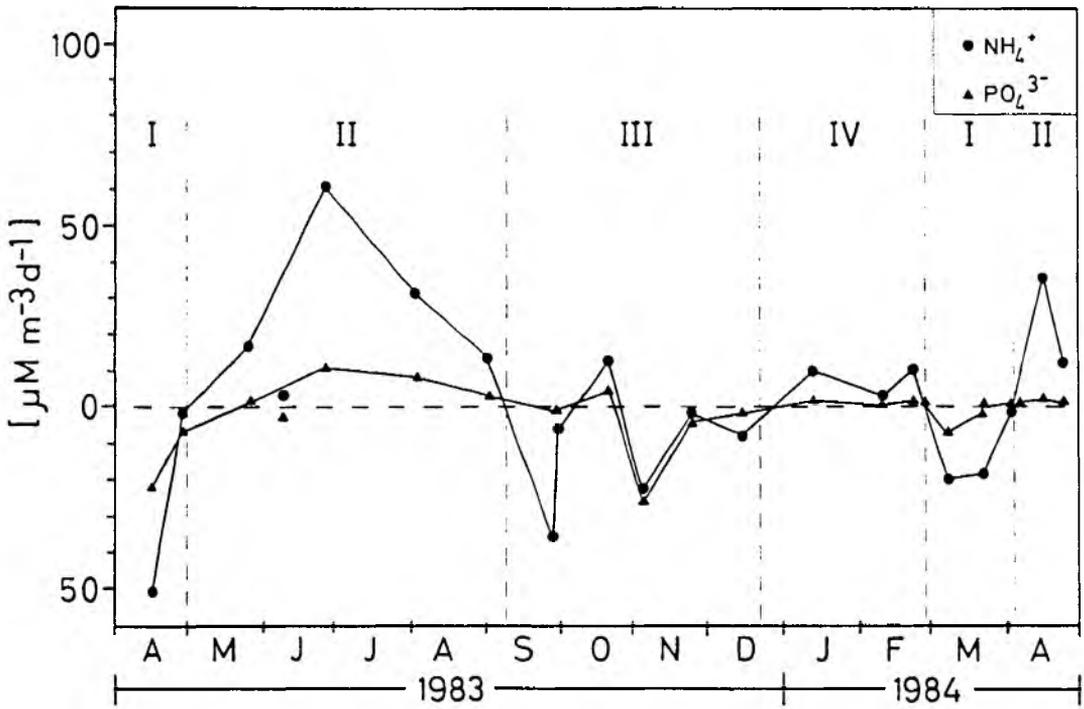


Abb. 11. Die Gesamtbilanzen zwischen Zooplanktonexkretion und Phytoplanktonaufnahme der Nährsalze NH_4^+ und PO_4^{3-} in der Oberschicht bei Boknis Eck und die Einteilung des Jahreszyklus in die Frühjahrsblüte (I), Sommerphase (II), Herbstblüte (III) und Wintersituation (IV)

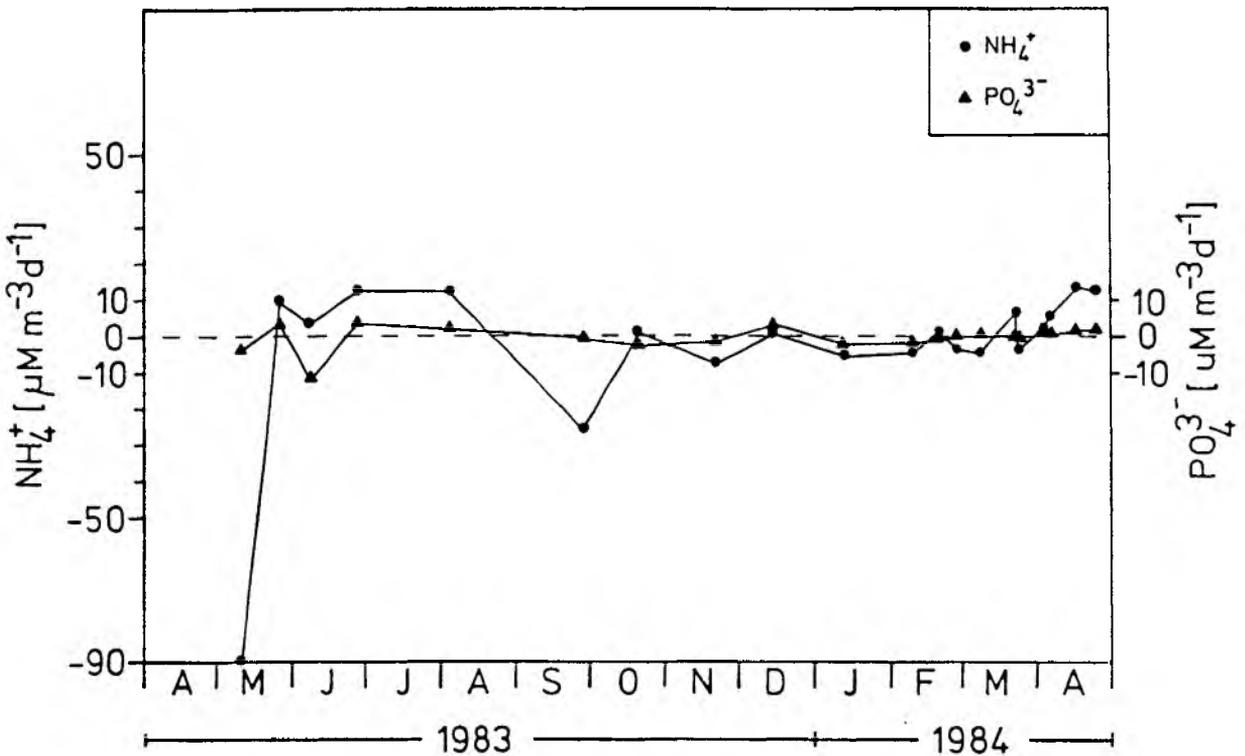


Abb. 12. Die Gesamtbilanzen zwischen Zooplanktonexkretion und Phytoplanktonaufnahme der Nährsalze NH_4^+ und PO_4^{3-} im Tiefenwasser

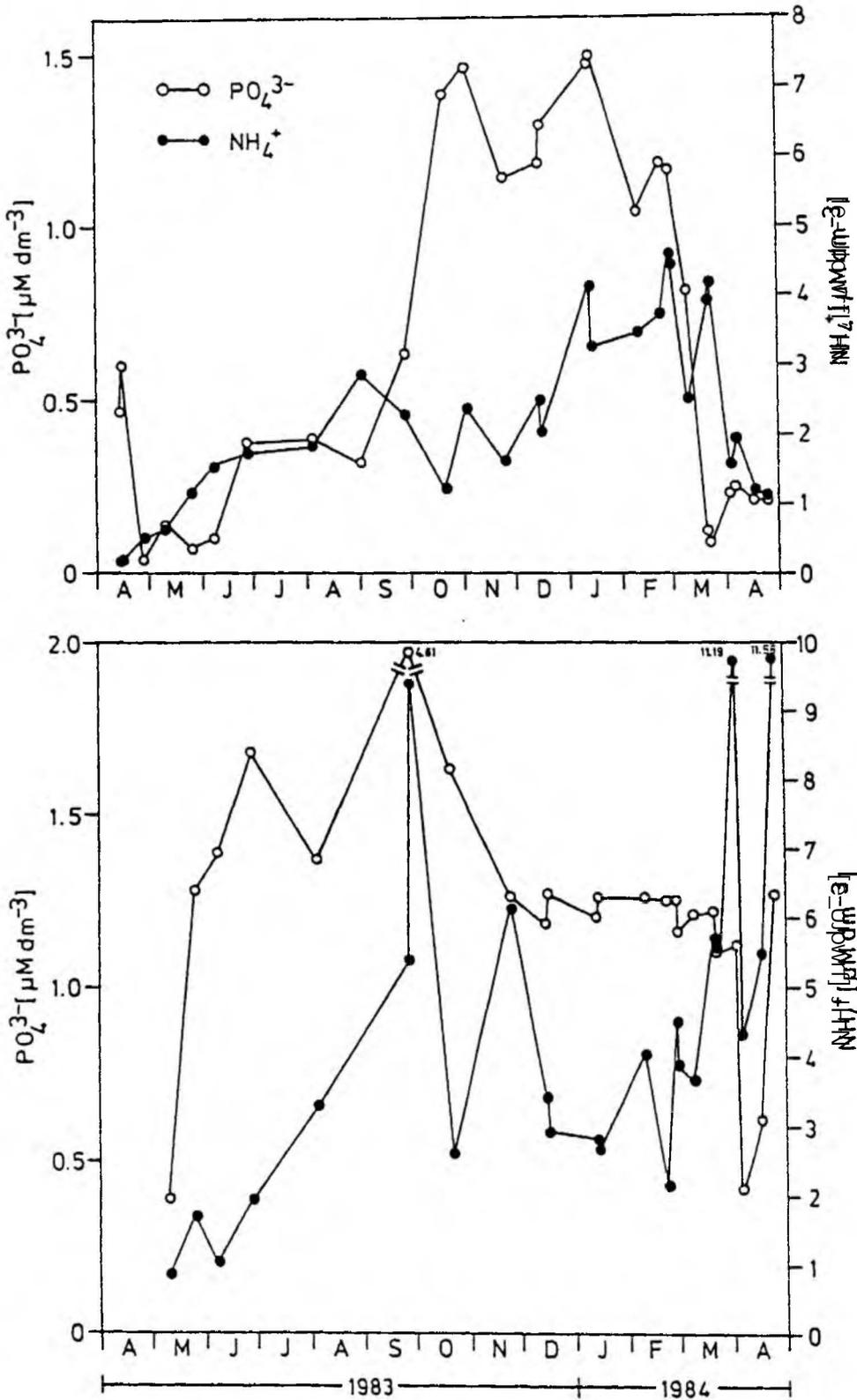


Abb. 113. Die Ammonium- und anorganische Phosphatkonzentration bei Boknis Eck in 5 m (oben) und 25 m (unten) Wassertiefe

In derselben Arbeit, in der die Gleichung (1) für die Berechnung der Zooplanktonrespiration angegeben ist, präsentiert Ikeda (1985) Regressionsgleichungen zwischen der Ammonium- bzw. anorganischen Phosphatexkretion und dem Trockengewicht eines Individuums unter Berücksichtigung der Umgebungstemperatur:

$$\ln \text{NH}_4^+ = - 2,8900 + 0,7616 \ln dw + 0,0511 T \quad (\text{Gl. 2})$$

$$\ln \text{PO}_4^{3-} = - 4,3489 + 0,7983 \ln dw + 0,0285 T \quad (\text{Gl. 3})$$

wobei die Ammonium- bzw. Phosphatexkretion in $\mu\text{g ind.}^{-1} \text{h}^{-1}$, das Trockengewicht (dw) in mg ind.^{-1} und die Temperatur (T) in $^{\circ}\text{C}$ angegeben werden. Mit diesen Regressionsgleichungen wurden analog zur Zooplanktonrespiration die Ammonium- und anorganische Phosphatexkretion des Mikro- und Mesozooplanktons im Untersuchungszeitraum berechnet. Hierzu wurde wiederum das in den Tab. 6 und 7 angegebene durchschnittliche Trockengewicht in den einzelnen Fraktionen und die jeweilige in situ Temperatur verwendet. Die Ergebnisse wurden für die Phosphatexkretion jedoch mit dem Faktor 1,25 multipliziert, da eigene Versuche mit sommerlichen Zooplanktonarten in der Ostsee um 25 % höhere Resultate ergaben als nach der Gl. (3) berechnet wurde (Tab. 23, Kap. 4.3). Die Phytoplanktonnährsalzaufnahme von NH_4^+ und PO_4^{3-} ist die Differenz aus der gemessenen Gesamtbilanz und der berechneten Zooplanktonexkretion.

Während die Übereinstimmung zwischen der Ammonium- und Phosphatexkretion (Abb. 14 und 15) gemäß den gemachten Annahmen nahezu perfekt ist, bestehen zwischen der Phytoplanktonaufnahme von Ammonium und anorganischem Phosphat große Unterschiede. Das Maximum der Ammoniumaufnahme fällt zusammen mit der maximalen NH_4^+ - Exkretion in den Sommermonaten. Die Herbstblüte im November 1983 ist nicht erkennbar in Abb. 14, die Frühjahrsblüte im März 1984 führte zu einem Peak in der Ammoniumaufnahme. Während der Wintermonate wird kaum NH_4^+ vom Phytoplankton genutzt, und so ist die Bilanz zwischen Zooplanktonexkretion und Phytoplanktonnährsalzaufnahme leicht positiv. Beim Phosphat hingegen sind beide Planktonblüten deutlich erkennbar (Abb. 15). Das Maximum der Phosphataufnahme wurde dabei zwei bis drei Wochen früher als das Maximum der Phytoplanktonbiomasse erreicht (vgl. Abb. 15 und 7). Im Herbst wurde die maximale Phosphatzehrung am 4. November gemessen, während die Chlorophyllkonzentration am 24. November am höchsten war. Im Frühjahr 1984 war die Phosphataufnahme am 8. März maximal, während der Chlorophyllgehalt seinen Peak erst am 20. März erreichte.

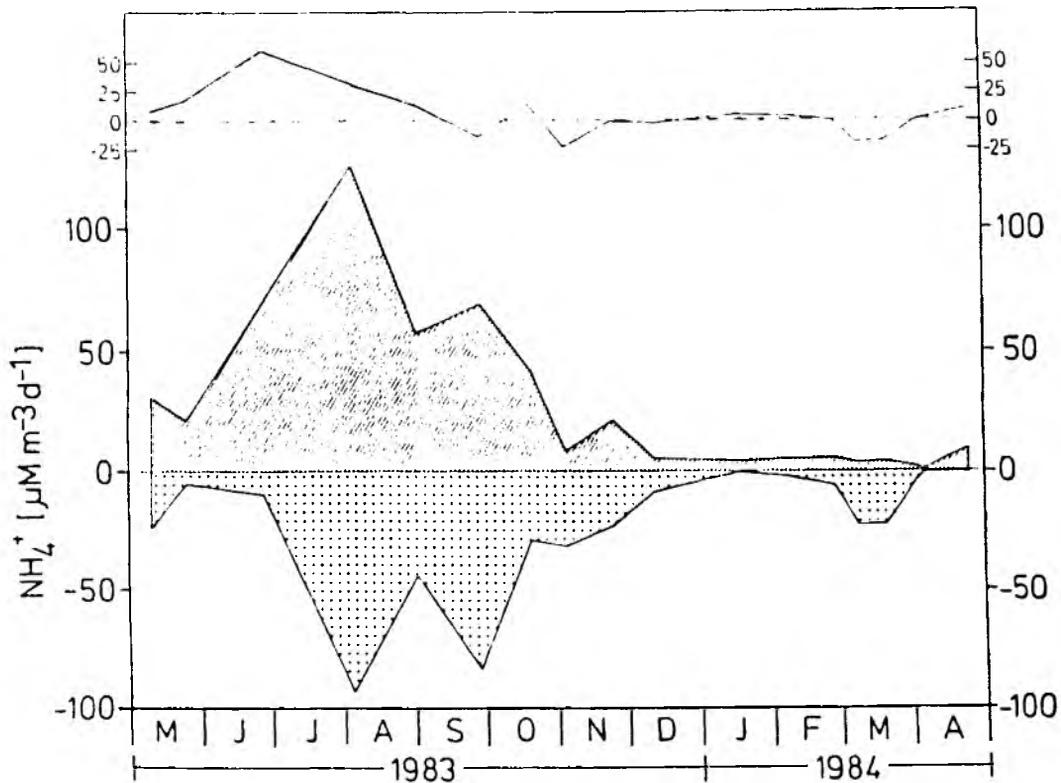


Abb. 14. Die Ammoniumexkretion des Zooplanktons (schraffiert) und die Ammoniumaufnahme des Phytoplanktons (punktiert) bei Boknis Eck in der Oberschicht. Im oberen Teil ist die Bilanz zwischen beiden Prozessen eingezeichnet.

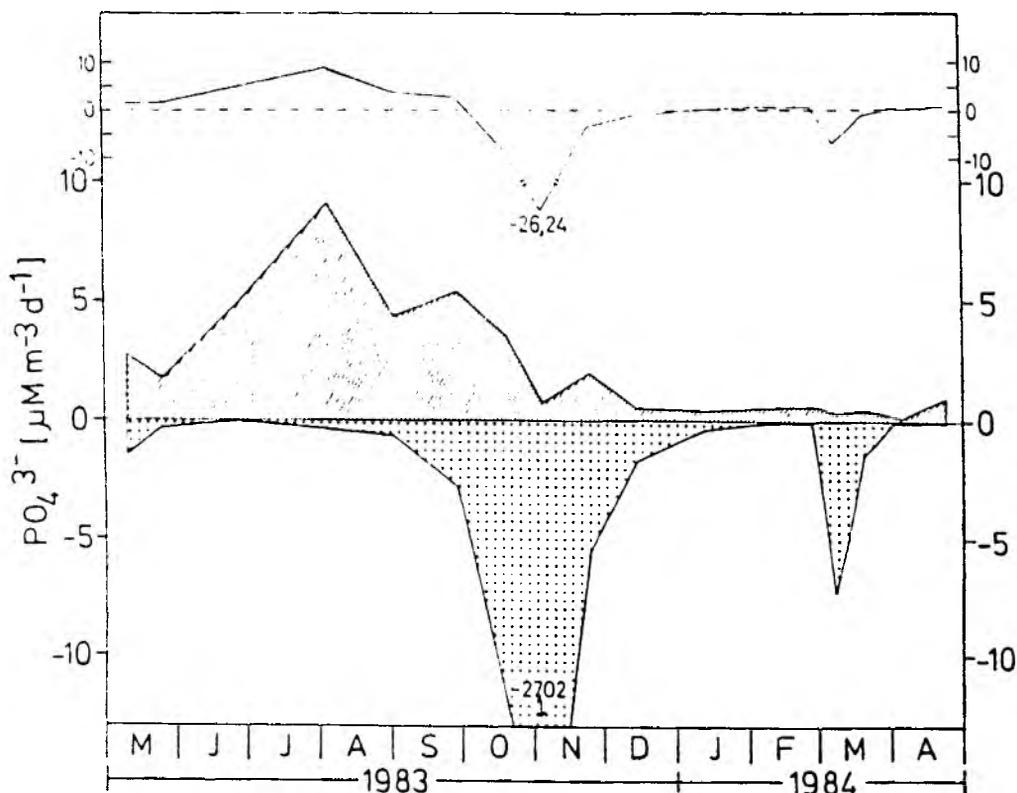


Abb. 15. Die Phosphatexkretion des Zooplanktons (schraffiert) und die Phosphataufnahme des Phytoplanktons (punktiert) bei Boknis Eck in der Oberschicht sowie die Bilanz zwischen beiden Prozessen (im oberen Teil).

Integriert über die einjährige Untersuchungsperiode beträgt der Anteil der Zooplanktonexkretion an der gesamten Nährsalzumsetzung (Exkretion + Nährsalzaufnahme) in der Oberschicht bei Boknis Eck 54,9 % für Ammonium bzw. 45,1 % für anorganisches Phosphat. Der Zooplanktonanteil ist damit etwas höher als bei der Respiration (39,4 %). Dabei ist zu berücksichtigen, daß sowohl bei der Exkretion als auch bei der Nährsalzaufnahme andere Stickstoff- und Phosphorverbindungen als NH_4^+ und PO_4^{3-} eine Rolle spielen. Da während der Phytoplanktonblüten in der Kieler Bucht NO_3^- die Hauptstickstoffquelle für das Phytoplankton ist (Smetacek et al. 1984, Stegmann & Peinert 1984), ist der Phytoplanktonanteil an der Ammoniumumsetzung etwas geringer als bei der Phosphatumsetzung.

3.1.6 Der Einfluß der Temperatur auf die Respiration, Exkretion und Nährsalzaufnahme des Zooplanktons

Im Untersuchungszeitraum lagen die gemessenen Wassertemperaturen zwischen 23,7 °C (am 15.7.1983) und 0,1 °C (am 21.3.1984). Derart große jahreszeitliche Temperaturamplituden kommen nur in wenigen Meeresgebieten vor (Dietrich et al. 1975). Es ist daher zu erwarten, daß die Temperatur einen erheblichen Effekt auf die Physiologie der Organismen in der Kieler Bucht ausübt.

Der Einfluß der Temperatur auf biologische Umsatzraten wird im allgemeinen durch den Q_{10} -Wert beschrieben (z.B. Prosser 1961):

$$Q_{10} = \frac{K_1}{K_2} \left(\frac{10}{T_1 - T_2} \right) \quad (\text{Gl. 4})$$

wobei K_1 und K_2 der gemessene Parameter (z. B. Sauerstoffverbrauch, Cilienbewegung, NH_4^+ - Exkretion) bei der entsprechenden Temperatur T_1 und T_2 sind.

Bei der Berechnung der Zooplanktonrespiration (Kap. 3.1.4) und -exkretion (Kap. 3.1.5) wurde der Temperatureffekt in den Gl. 1 - 3 berücksichtigt. Der Q_{10} -Wert für die Zooplanktonrespiration, berechnet auf der Basis des Trockengewichts, ist 1,63 (Ikeda 1985). Demnach variiert die gewichtsspezifische Respiration ($R_{\text{spez.}}$ in $\text{mg O}_2 \text{ g dw}^{-1} \text{ h}^{-1}$) im Untersuchungsgebiet maximal um den Faktor 3,17. Mit anderen Worten: bezogen auf die gleiche Biomasse, war die Respiration des Zooplanktons im Juli etwa drei mal höher

als im März.

Für die Phytoplanktonrespiration ergibt sich aus dem Vergleich des Sauerstoffverbrauchs zur Zeit der Herbstblüte 1983 mit der Frühjahrsblüte 1984 unter Berücksichtigung der jeweiligen Chlorophyllkonzentration ein Q_{10} -Wert von 2,6 (Tab. 12). Daher war die Respiration des Phytoplanktons im November 1983 bei ähnlich hoher Chlorophyllbiomasse erheblich höher als im März 1984 (Abb. 16)

Tab. 12. Die spezifische Respiration des Netzphytoplanktons ($> 20 \mu\text{m}$) in Abhängigkeit von der in situ Temperatur in der Oberschicht bei Boknis Eck im Herbst 1983 und im Frühjahr 1984 sowie die Mittelwerte für diese Jahreszeiten (R_{Phyto} = Respiration des Phytoplanktons in $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, R_{spez} = Spezif. Respiration des Phytoplanktons in $\text{mg O}_2 \text{ mg Chl.a}^{-1} \text{ d}^{-1}$)

Datum	Chl.a (mg m^{-3})	R_{Phyto}	R_{spez}	T ($^{\circ}\text{C}$)
01.09.83	1,90	8,54	4,49	15,5
28.09.83	4,58	30,71	6,71	14,5
20.10.83	4,35	16,95	3,90	11,5
04.11.83	4,95	31,45	6,35	9,5
24.11.83	10,40	30,09	2,89	7,0
08.03.84	2,48	5,10	2,06	1,6
20.03.84	10,30	14,46	1,40	0,5
02.04.84	1,76	2,47	1,40	2,9
05.04.84	1,61	4,72	2,93	2,8

Die nach Gleichung (2) und (3) berechneten Q_{10} -Werte sind 1,67 für die Ammoniumexkretion und 1,33 für die Phosphatexkretion. Ikeda (1985) weist darauf hin, daß die Q_{10} -Werte etwas höher werden, wenn die Respiration und Exkretion des Zooplanktons auf des Basis des Kohlenstoff- bzw. des Stickstoffgehaltes des Tiere anstelle des Trockengewichtes berechnet werden.

Die Ammoniumaufnahme des Phytoplanktons wurde von einer Temperaturerhöhung um 10°C um das 2,5fache gesteigert, die Phosphataufnahme um das 1,5fache (Tab. 13). Der Q_{10} -Wert für die Phosphataufnahme ist jedoch unsicher, da im Frühjahr nur zwei sehr unterschiedliche Meßwerte für die spezifische Phosphataufnahme zur Verfügung standen. Die spezifische Ammoniumaufnahme in Abhängigkeit von der Temperatur ist in Abb. 17 dargestellt.

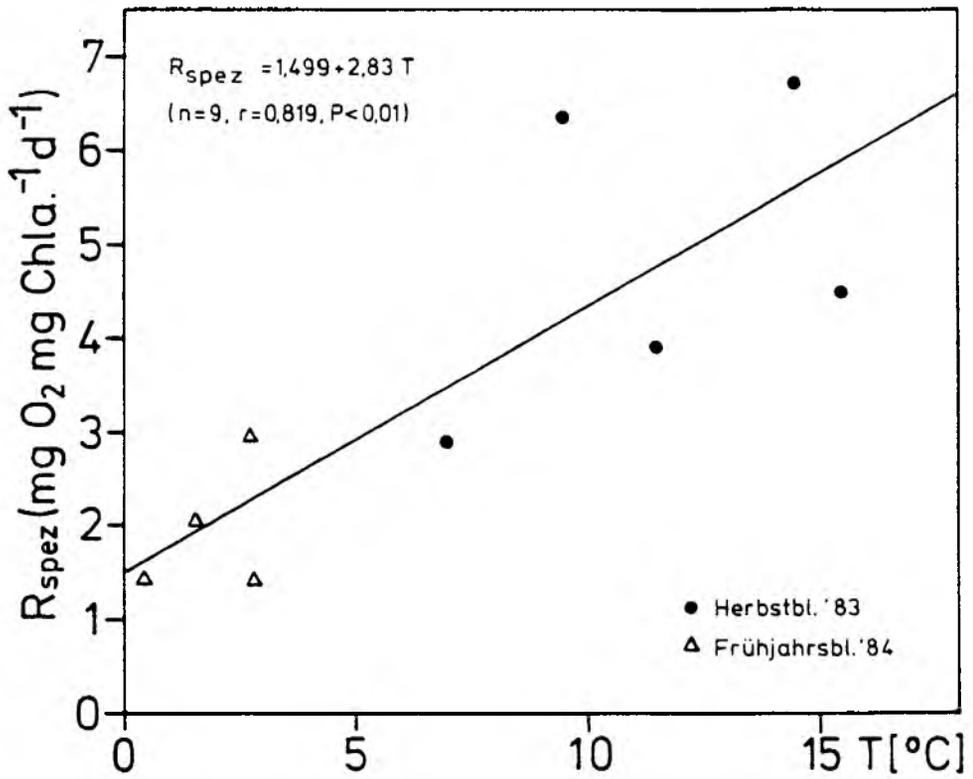


Abb. 16. Die spezifische Respiration des Netzphytoplanktons in Abhängigkeit von der in situ - Temperatur

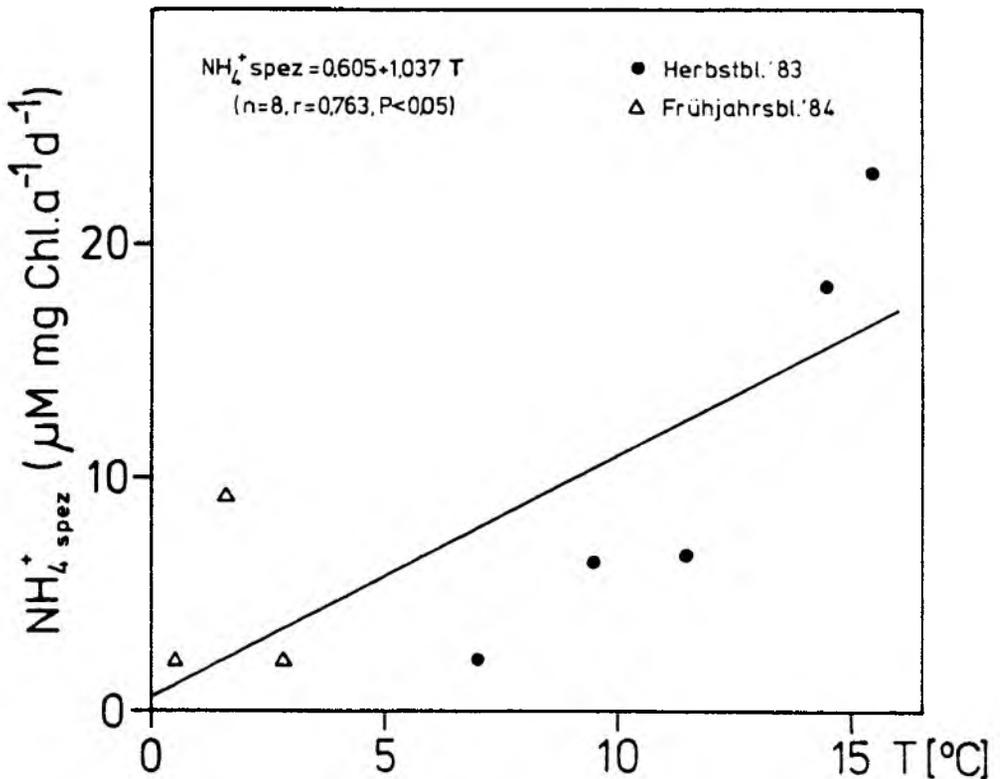


Abb. 17. Die spezifische Ammoniumaufnahme des Netzphytoplanktons in Abhängigkeit von der in situ - Temperatur

Tab. 13. Die spezifische Ammonium- und anorganische Phosphatnährsalzaufnahme (in $\mu\text{M mg Chl.a}^{-1} \text{d}^{-1}$) des Netzphytoplanktons ($> 20 \mu\text{m}$) in Abhängigkeit von der Temperatur bei Boknis Eck im Herbst 1983 und im Frühjahr 1984 mit den entsprechenden Mittelwerten für diese Jahreszeiten.

Datum	Chl.a (mg m^{-3})	NH_4^+ spez	PO_4^{3-} spez	T ($^\circ\text{C}$)
01.09.83	1,90	23,21	?	15,5
28.09.83	4,58	18,21	0,37	14,5
20.10.83	4,35	6,69	2,61	11,5
04.11.83	4,95	6,38	5,43	9,5
24.11.83	2,20	2,20	0,50	7,0
08.03.84	2,48	9,19	2,91	1,6
20.03.84	10,30	2,16	0,13	0,5
02.04.84	1,76	2,16	?	2,9

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Wassertemperatur im Untersuchungsgebiet einen erheblichen Einfluß auf die gemessenen physiologischen Raten ausübt. Im Vergleich zu den Winter- und Frühjahrsmonaten sind die Respiration und Exkretion des Mikro- und Mesozooplanktons im Sommer etwa um das dreifache beschleunigt.

3.1.7 Kurzzeitige Variabilität der Parameter: Die Tagesperiodizität der Respiration

Die Berechnung der Jahresbilanzen für biologische Parameter wie z. B. die Primärproduktion (v. Bodungen 1975), Sekundärproduktion (Martens 1975) oder wie in der vorliegenden Arbeit für Respiration und Exkretion des Zooplanktons setzen zwei grundsätzliche Annahmen voraus: (1) Die Veränderungen der gemessenen Werte zwischen zwei aufeinanderfolgenden Probennahmen werden als linear mit der Zeit angenommen und (2) die gewählte Untersuchungszeit wird als repräsentativ für den ganzen Tag angesehen, d. h. eventuelle tagesperiodische Rhythmen werden nicht erfaßt. Außerdem werden advektive Prozesse in der Regel nicht berücksichtigt.

In diesem Kapitel wird die Tagesperiodizität der Respiration des Netzplanktons bei Boknis Eck im Untersuchungszeitraum beschrieben und ihr Einfluß auf die Hochrechnung auf die Jahresbilanz diskutiert.

Auf 6 zweitägigen Ausfahrten wurde zusätzlich zu der üblichen Versuchszeit

über Mittag die Respiration in der zweiten Hälfte der Nacht gemessen, wobei die Versuche etwa um Mitternacht begannen. Die Abb. 18 a und b zeigen die relative Respiration des Netzplanktons bei Tage und bei Nacht. Da sich die Absolutwerte der Respiration in den verschiedenen Jahreszeiten erheblich voneinander unterscheiden, ist die relative Respiration (in %) dargestellt, wobei der jeweils gemessene Höchstwert gleich 100 % gesetzt wurde. Sowohl in der Oberschicht als auch im Tiefenwasser ist die Respiration am Tage überwiegend höher als nachts. Dieser Trend ist jedoch nicht ganz eindeutig. Im Mittel ist das Verhältnis zwischen Tages- und Nachtrespiration 1,29:1 im oberen und 1,38:1 im unteren Teil der Wassersäule. Die Jahressumme der Respiration würde dadurch, wenn die am Tage gemessenen Respirationswerte über das Jahr integriert werden, um etwa 16 % überschätzt. Es muß jedoch berücksichtigt werden, daß die in den Wintermonaten gemessenen, teilweise beträchtlichen, Abweichungen zwischen den Tages- und Nachtwerten einen relativ geringen Einfluß auf die Hochrechnung für das Jahr haben, da die Respiration des Netzplanktons im Winter sehr gering ist. Während der Sommermonate konnten aus technischen Gründen keine zweitägigen Ausfahrten durchgeführt werden. In diesem Zeitraum, in dem die Gesamtrespiration weitgehend auf das Zooplankton zurückzuführen ist, würden tagesperiodische Rhythmen in der Stoffwechselaktivität des Zooplanktons die gemessene Respiration beeinflussen. Die Ergebnisse geben keine Hinweise auf Vertikalwanderungen des Zooplanktons. Diese könnten im übrigen die Verteilung der Jahressumme der Respiration auf die Oberschicht bzw. das Tiefenwasser beeinflussen, nicht jedoch die Gesamtsumme der Respiration für die Wassersäule wesentlich verändern.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß während der Phytoplanktonblüten im Frühjahr und Herbst sowie in den Wintermonaten die gemessene Respiration am Tage etwa ein Drittel höher war als nachts. Ob diese Unterschiede in erster Linie auf tagesperiodische Rhythmen der Phytoplanktonrespiration oder auf eine tageszeitlich verschiedene Stoffwechselaktivität des Zooplanktons zurückzuführen sind, konnte nicht festgestellt werden. Tagesperiodische Rhythmen der Respiration des Netzplanktons in der genannten Größenordnung würden bei der in Kap. 3.1.4 beschriebenen Berechnung der Gesamtrespiration zu einer Überschätzung um etwa 10 - 20 % führen.

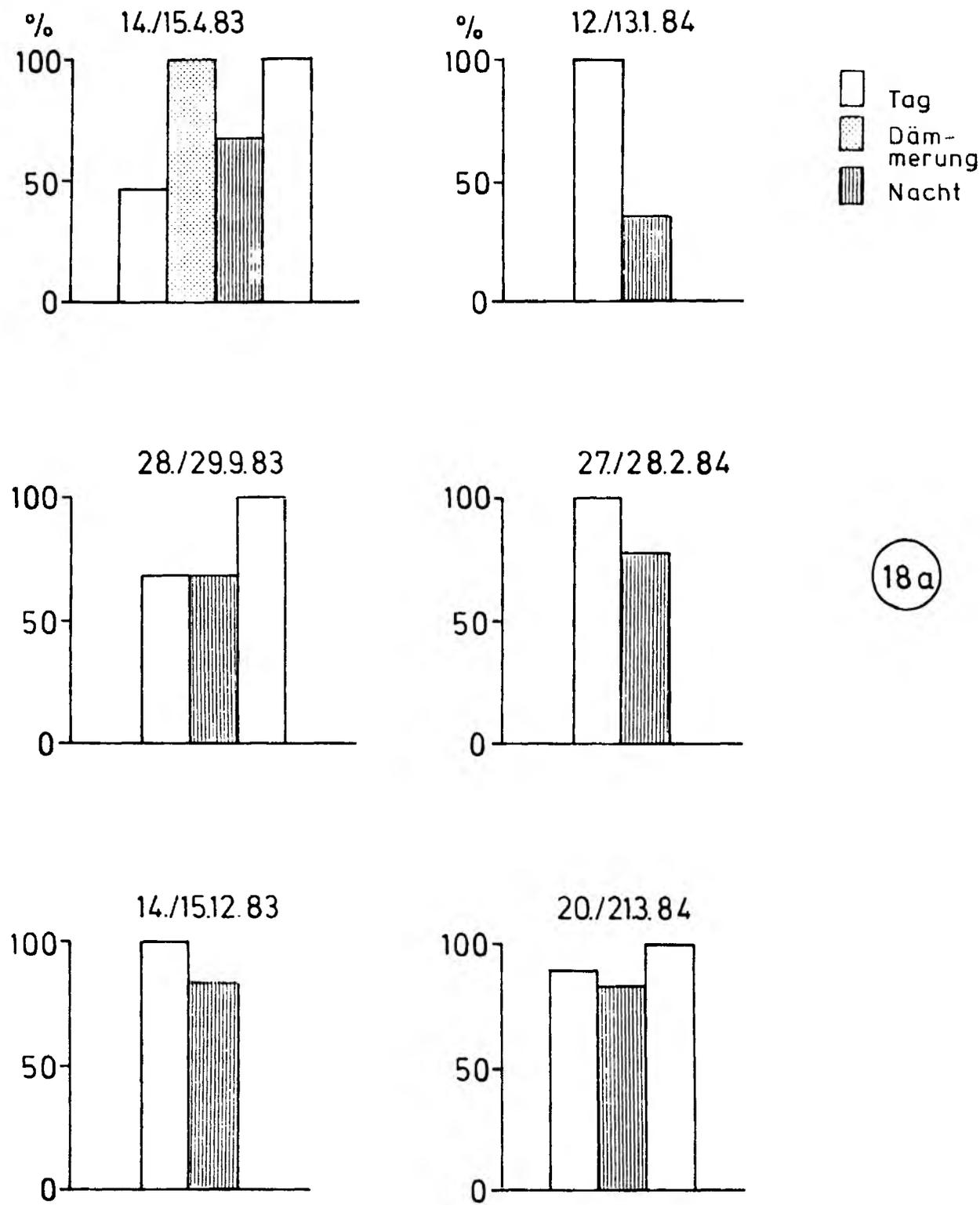
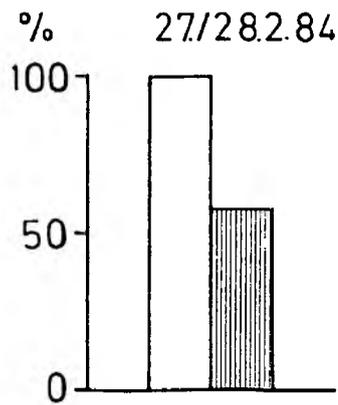
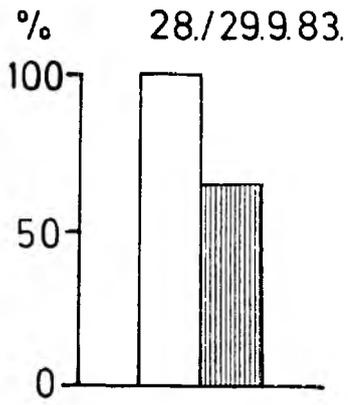
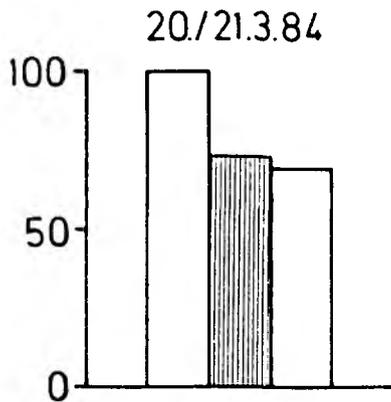
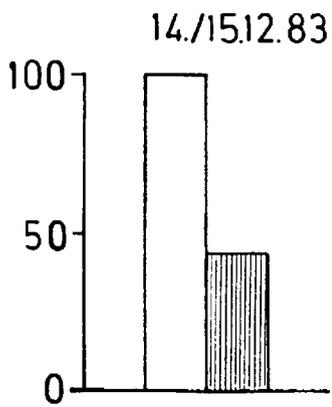


Abb. 18a. Die relative Respiration (%) des Netzplanktons bei Boknis Eck in Abhängigkeit von der Tageszeit in der Oberschicht



□ Tag
 ▨ Nacht



18b

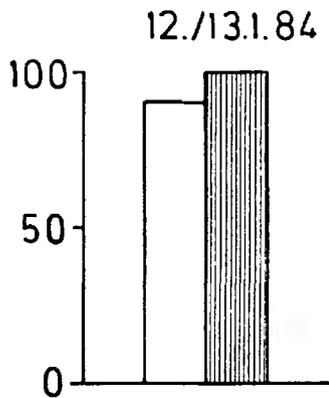


Abb. 18b. Die relative Respiration (%) des Netzplanktons bei Boknis Eck in Abhängigkeit von der Tageszeit im Tiefenwasser

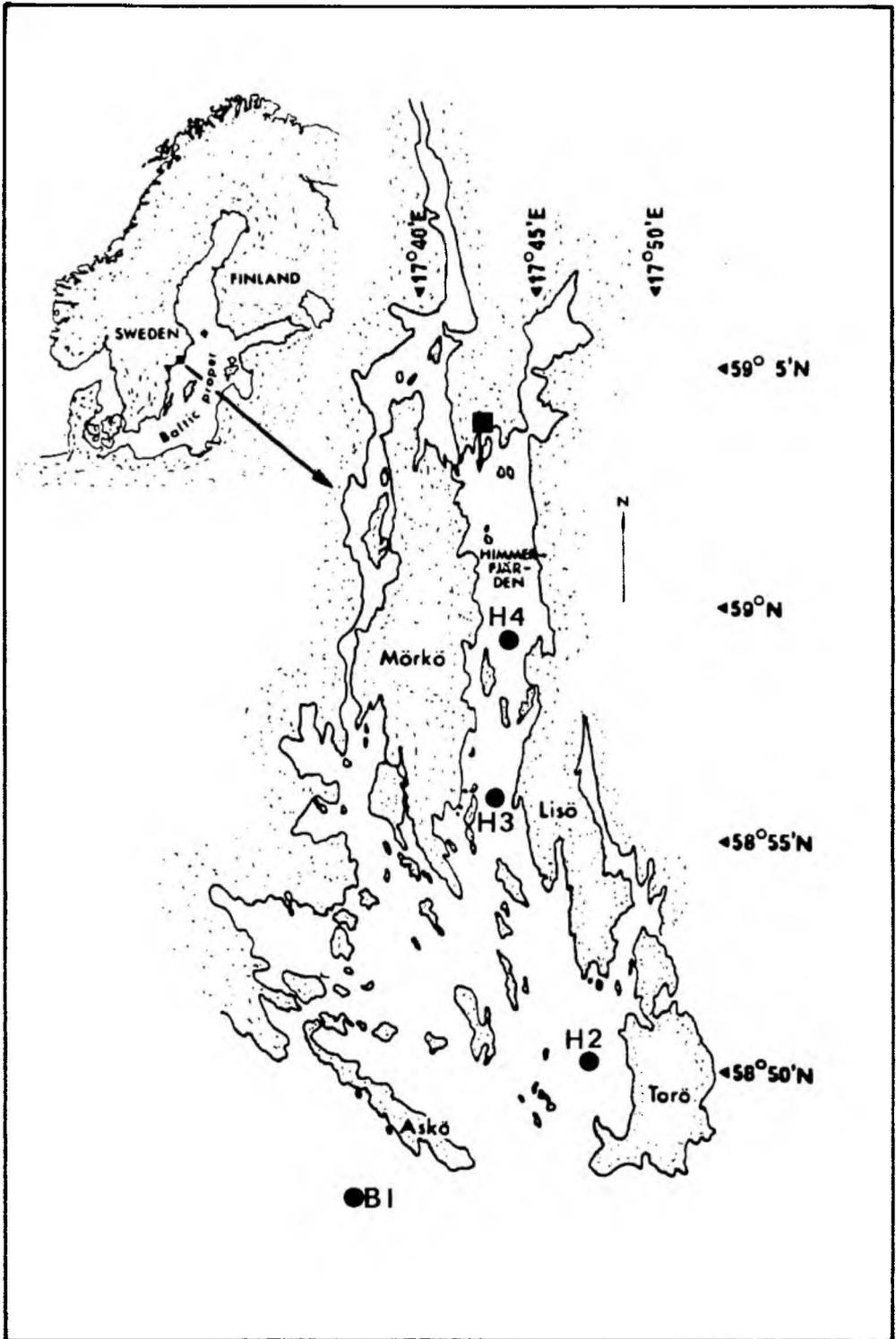


Abb. 119. Das Untersuchungsgebiet bei Askö und im Himmerfjärdifjord (Gotlandsee). Die Lage der vier Stationen ist durch die Punkte gekennzeichnet, die Lage des Klärwerkes und seines Ausflusses durch das Quadrat und den Pfeil.

3.2 Die Sommersituation in der zentralen Ostsee (Gotlandsee)

3.2.1 Die Respiration und Nährsalzumsetzung des Netzplanktons auf der Station "Bojen" (B I)

Die im Sommer 1983 auf der Station Boknis Eck in der westlichen Ostsee gemessenen Stoffwechselraten wurden im Sommer 1984 durch Messungen auf der Station "Bojen" (B I) nahe der Insel Askö in der Gotlandsee ergänzt, um die Sommersituation in der westlichen Ostsee und in der zentralen Ostsee miteinander vergleichen zu können. So wie die Station Boknis Eck typisch für die westliche Kieler Bucht ist (Babenerd 1980, Lenz 1981, Smetacek et al. 1984 u.a.), kann die Station Bojen als repräsentativ für eine küstennahe Station in der zentralen Ostsee angesehen werden (Ackefors 1965). Das Untersuchungsgebiet bei Askö und im Himmerfjärdfjord (Kap. 3.2.2) ist in der Abb. 19 dargestellt.

Die Respiration des Netzplanktons auf der Station "Bojen" (B I) ist in Abb. 20 abgebildet. Zu Beginn der Untersuchungsperiode im Juli 1984 wurden in allen vier Größenklassen niedrige Respirationsraten gemessen. Im August nahm der Sauerstoffverbrauch in allen Fraktionen zu. Der Maximalwert der Gesamtrespiration wurde am 15.8. mit $13,60 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ erreicht. Danach nahm die Respiration wieder in allen Größenklassen bis Mitte September ab.

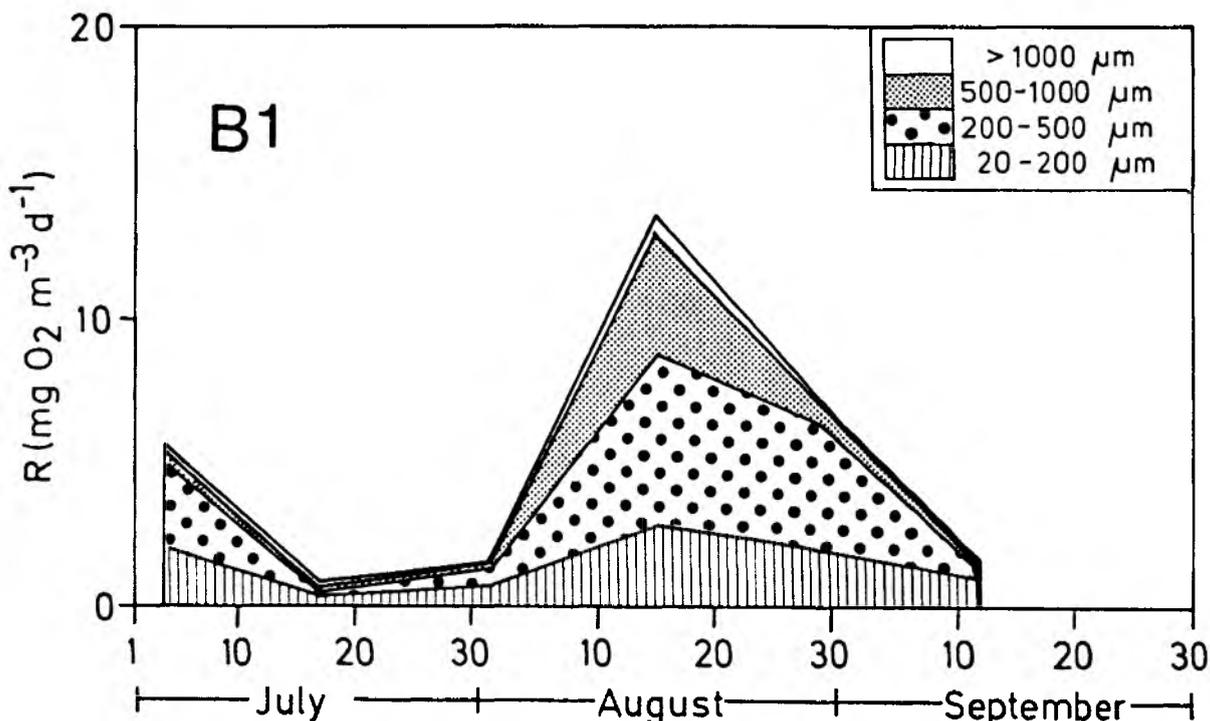


Abb. 20. Die Respiration des Netzplanktons in den vier Größenklassen auf der Station Bojen (B I) im Sommer 1984

Aus dem relativen Anteil der einzelnen Größenklassen an der Gesamtrespiration des Netzplanktons (Tab. 14) ist eine gewisse zeitliche Abfolge erkennbar. Während am 18.7. fast zwei Drittel der Gesamtrespiration in der Mikroplanktonfraktion stattfanden, nahm der relative Anteil dieser Größenklasse bis Mitte August ab und die Bedeutung der beiden folgenden Größenklassen kontinuierlich zu. Der Anteil der 500 - 1000 μm Fraktion nahm von Anfang Juli bis Mitte August stetig zu und fiel danach wieder erheblich ab. Die größten Organismen, die von der 1000 μm Maschenweite zurückgehalten wurden, trugen nur Mitte Juli mit 14,1 % in größerem Maße zur Gesamtrespiration des Netzplanktons bei. Über den Untersuchungszeitraum gemittelt, entfielen etwa 5 % auf die größte Fraktion, während über 80 % der Respiration von den beiden kleinsten Fraktionen geleistet wurden.

Tab. 14. Prozentualer Anteil der vier Größenklassen an der gemessenen Gesamtrespiration des Netzplanktons auf der Station Bojen (Juli - Sept.'84)

Fraktion	4.7.84	18.7.84	1.8.84	15.8.84	29.8.84	12.9.84	Mittel
20-200 μm	36,9	64,8	44,7	21,4	27,7	59,9	42,6
200-500 μm	54,7	8,5	36,8	43,7	62,1	25,0	38,5
500-1000 μm	7,3	12,7	16,8	31,1	9,3	8,7	14,3
> 1000 μm	1,1	14,1	1,6	3,8	1,0	6,4	4,7

Integriert über den Untersuchungszeitraum vom 4. Juli bis zum 12. September 1984 (70 Tage) beträgt die Sauerstoffzehrung durch das Netzplankton ($> 20 \mu\text{m}$) $379,5 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-3}$ auf der Station Bojen. Bei einer durchschnittlichen Tiefe der durchmischten Schicht von 18 m (Larsson & Hagström 1979) beläuft sich die Sauerstoffzehrung oberhalb der Sprungschicht auf $6,83 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2}$ in diesem Zeitraum. In Kohlenstoffeinheiten ausgedrückt sind die entsprechenden Werte $121,0 \text{ mg C m}^{-3}$ bzw. $2,2 \text{ g C m}^{-2}$, wenn ein respiratorischer Quotient (RQ) von = 0,85 angenommen wird. Im Tagesmittel werden $31,1 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in den oberen 18 m der Wassersäule während der Sommermonate veratmet. Dies entspricht 5 - 6 % der Primärproduktion, wobei die durchschnittliche Primärproduktion in diesem Zeitraum mit $500 - 600 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Larsson & Johansson 1984) angenommen wird. Die höchste gemessene Respirationsrate am 15. August würde 13 - 16 % dieser Primärproduktion

entsprechen.

Wie in der Kieler Bucht wurden auch bei Askö neben der Respiration die Ammonium- und Phosphatexkretion durch das Zooplankton bzw. die gleichzeitig stattfindende Aufnahme dieser Nährsalze durch das Phytoplankton gemessen. Die Abb. 21 a - d zeigen wiederum die Summe aus diesen beiden antagonistischen Prozessen in den vier untersuchten Größenklassen sowie die Gesamtbilanz innerhalb des Netzplanktons (Abb. 21 e). In der Mikroplanktonfraktion wurden zu Beginn der Untersuchungsperiode im Juli neutrale oder negative Werte für die Ammoniumbilanz gemessen, danach überwog im August und September die Ammoniumexkretion die Ammoniumaufnahme. Beim anorganischen Phosphat war die Zehrung größer als die Freisetzung, mithin die Bilanz negativ. In der 200 - 500 μm Fraktion war - mit einer Ausnahme für Phosphat am 15.8. - die Exkretion des Zooplanktons stets größer oder zumindest gleich groß wie die Aufnahme der Phytoplanktons. Im gesamten Untersuchungszeitraum leistete diese Größenklasse den größten Beitrag zur Nettoammoniumremineralisation. Die Phosphatkurve verläuft parallel zur Ammoniumkurve mit der Einschränkung, daß die PO_4^{3-} - Bilanz am 15.8. negativ, die NH_4^+ - Bilanz hingegen positiv war. Es ist unklar, ob es sich hierbei um einen Meßfehler handelt.

Die Parallelentwicklung der Ammonium- und Phosphatbilanzen ist besonders deutlich in der 500 - 1000 μm Fraktion. Während für beide Nährstoffe im Juli und September Werte nahe null gemessen wurden, war die Exkretion im August beträchtlich höher als die Nährsalzaufnahme. Über den dreimonatigen Untersuchungszeitraum gemittelt, trug diese Größenklasse nach der vorhergehenden am stärksten zur Nettonährsalzregeneration in der durchmischten Schicht auf der Station Bojen bei. Die größten Plankter, die die 1000 μm Maschenweite nicht passieren konnten, hatten nur einen geringen Einfluß auf die Gesamtsumme aus Nährsalzexkretion und -aufnahme im Netzplankton. Die leicht negativen Werte im Juli verdeutlichen, daß auch in dieser Größenklasse ein gewisser Phytoplanktoneinfluß vorhanden war.

Insgesamt überwog die Exkretion die Nährsalzaufnahme innerhalb des Netzplanktons nur an drei der sechs Untersuchungstagen erheblich (Abb. 21 e). Lediglich Anfang Juli und im gesamten August dominierte das Zooplankton gegenüber dem Phytoplankton in der durchmischten Schicht auf der Untersuchungsstation, und dem Pelagial wurden anorganische Nährsalze zugeführt.

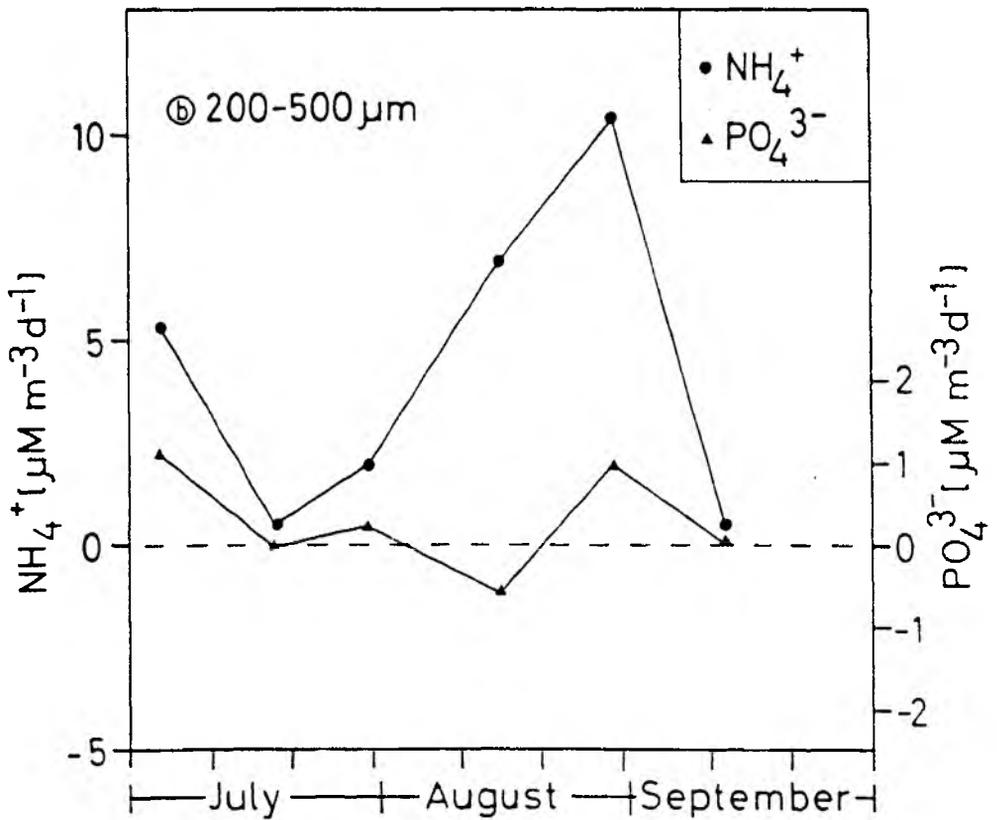
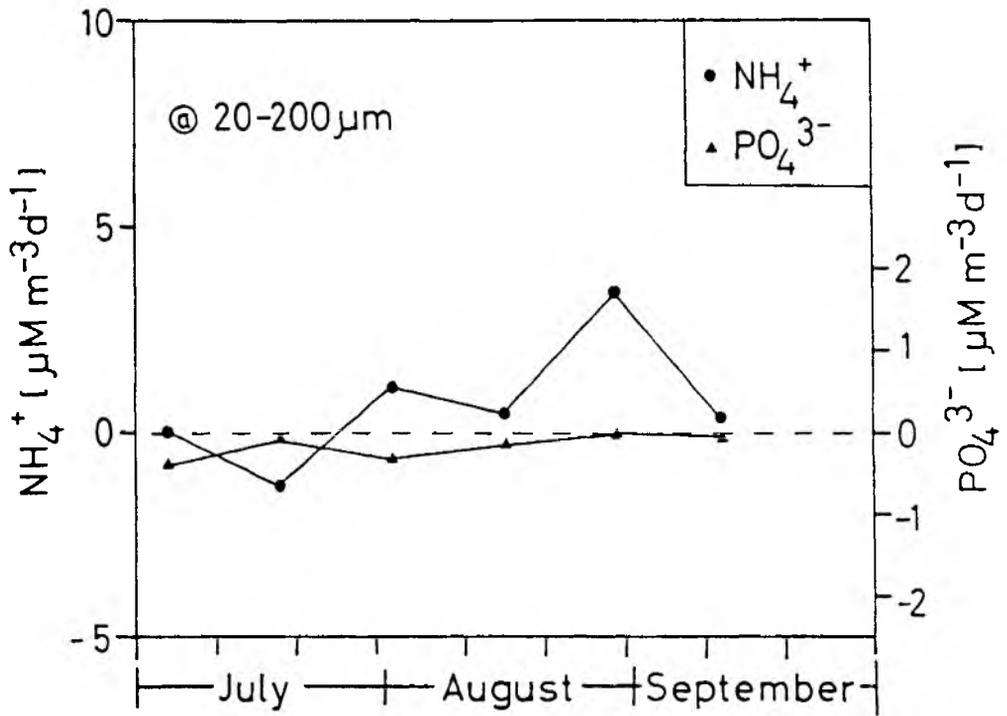


Abb. 21 a-b. (Legende zu den Abb. auf S. 61)

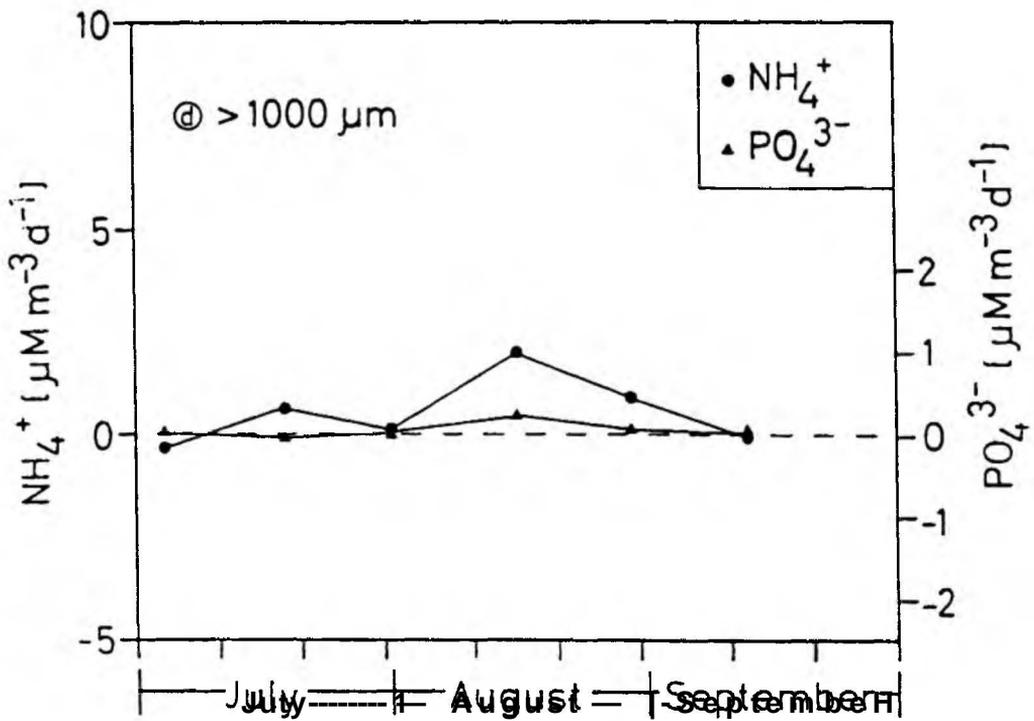
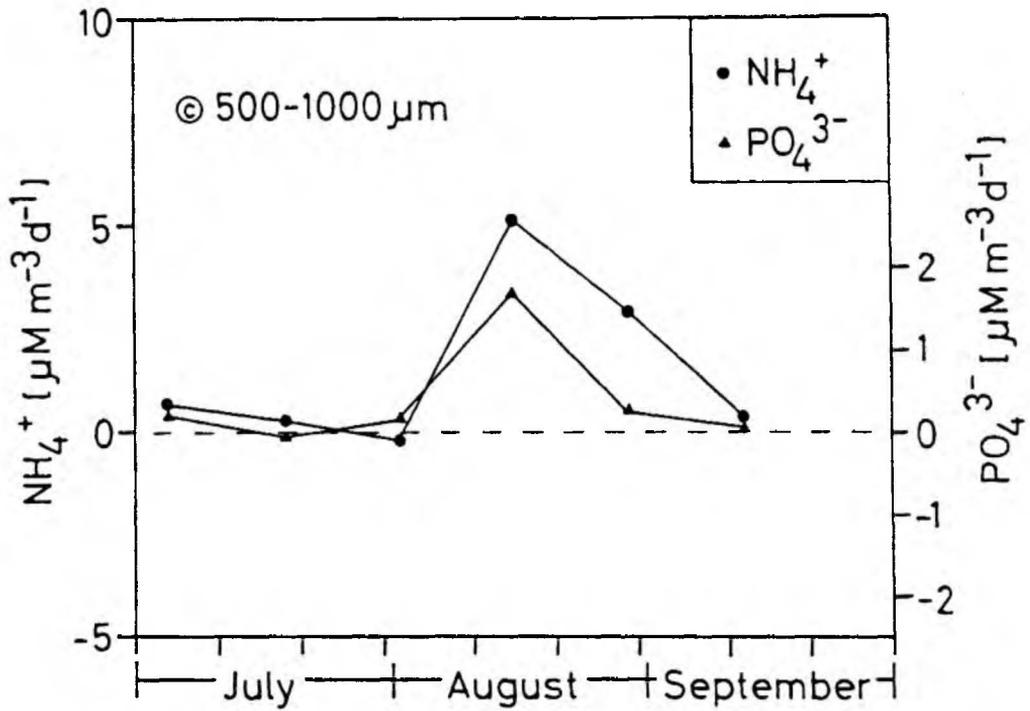


Abb. 21 c-d. (Legende auf der folgenden Seite)

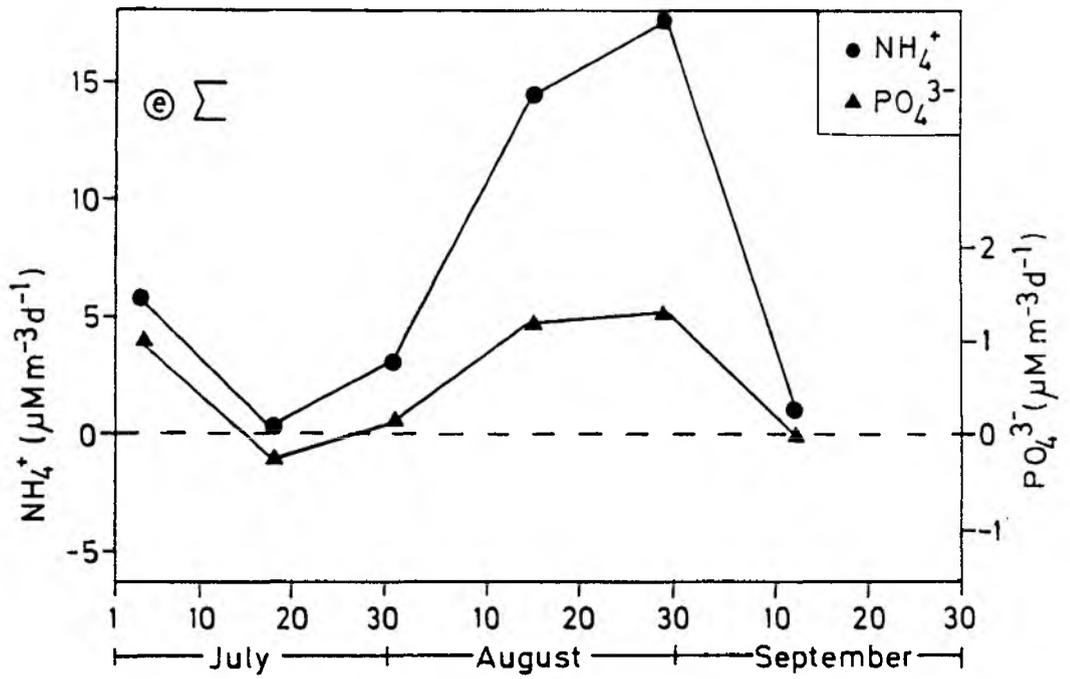


Abb. 21 a-e. Die Bilanzen zwischen der Zooplanktonexkretion und der Phytoplanktonaufnahme der Nährsalze Ammonium und anorganisches Phosphat auf der Station Bojen. Die Abb. 21 a-d zeigen die Bilanzen in den einzelnen Größenklassen. Abb. 21 e die Gesamtbilanzen für das Netzplankton

3.2.2 Die Veränderungen der Stoffwechselaktivität entlang eines Eutrophierungsgradienten im Himmerfjärdfjord

Die Veränderungen des pelagischen und benthischen Milieus und ihrer Biozönosen, die durch die Einleitungen eines Klärwerkes in den Himmerfjärdfjord bewirkt werden, sind Gegenstand eines Untersuchungsprogrammes des Askö-Institutes, das 1979 begonnen wurde. Die Einleitungen des Klärwerkes, das am inneren Ende des Fjordes liegt, bewirken einen Eutrophierungsgradienten von der außerhalb des Fjordes gelegenen Kontrollstation "Bojen" (B I) bis in die inneren Stationen H 2, H 3 und H 4 (Abb. 19). Auf der Station H 4 war die Primärproduktion in der vierjährigen Untersuchungsperiode von 1979 - 1982 im Jahresmittel etwa 50 % höher als auf der Station Bojen (Larsson & Johansson 1984). Die Zooplanktonbiomasse war ebenfalls ca. 50 % höher, während die berechnete Zooplanktonproduktion auf der Station H 4 nahezu dreimal so hoch war wie auf der Kontrollstation. Die Ursache hierfür sind die Unterschiede in der relativen Artenzusammensetzung auf den beiden Stationen. Schnellwachsende Rotatorien und Cladoceren nehmen entlang des Eutrophierungsgradienten zu, während die Produktion der Copepoden unverändert bleibt (Larsson & Johansson 1984).

Diese strukturellen Veränderungen bieten eine gute Gelegenheit zu untersuchen, ob sich die Stoffwechselaktivität des Planktons in ähnlicher Weise ändert wie die Biomasse bzw. die Produktion. Ähnliche Unterschiede in der Primärproduktion, Zooplanktonbiomasse und Sekundärproduktion wie entlang des Himmerfjärdfjordes finden sich in der Ostsee zwischen der westlichen Ostsee und den zentralen, nördlichen und östlichen Teilen der Ostsee (Elmgren 1984).

Die mittlere Respiration des Netzplanktons stieg während der Sommermonate von der Kontrollstation (B I) bis zu den im Inneren des Fjordes gelegenen Stationen H 3 und H 4 an (Abb. 22). Dabei war es vor allem die Mikroplanktonfraktion (20 - 200 μm), die die Gesamtrespiration auf den inneren Stationen erhöhte. Die Höchstwerte wurden auf den Stationen im Fjordinneren zwei Wochen früher erreicht als auf der Kontrollstation. Während die Gesamtrespiration auf den Stationen B I, H 2 und H 3 zum Ende der Untersuchungsperiode hin abfiel, stieg sie auf der Station H 4 wieder an. Dabei wurden über 90 % der Gesamtrespiration am 25.9.1984 vom Mikroplankton geleistet.

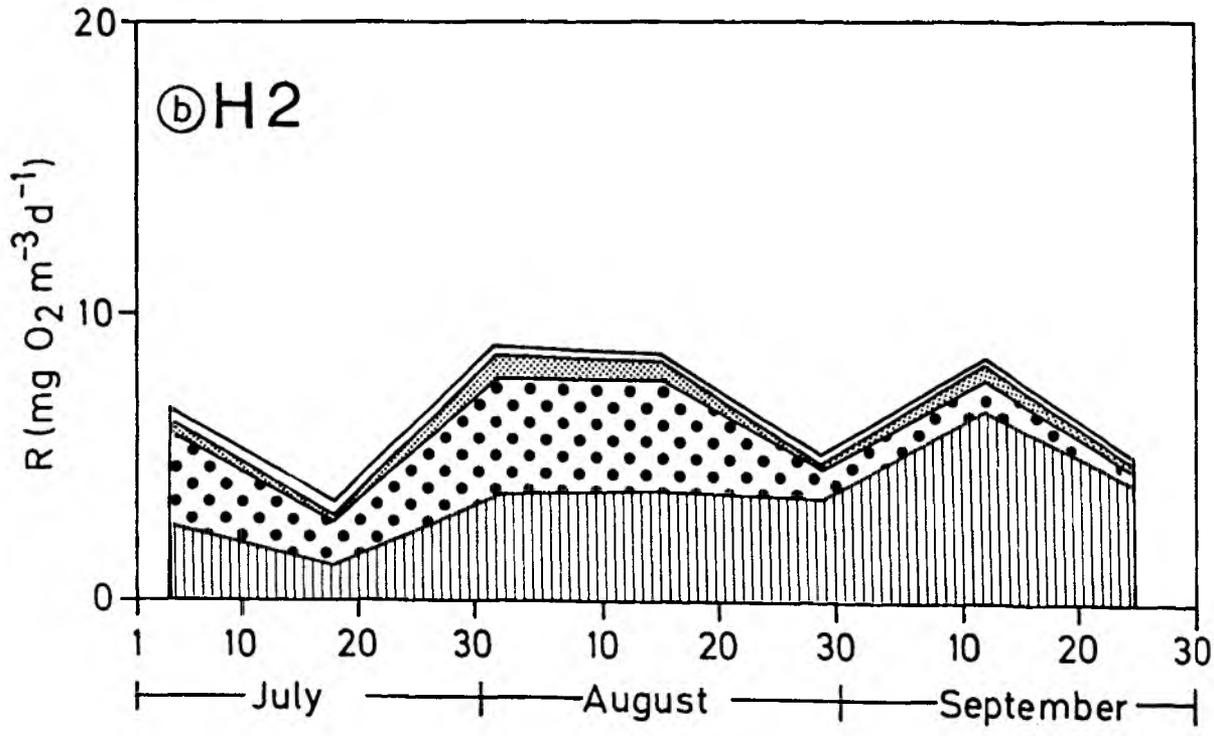
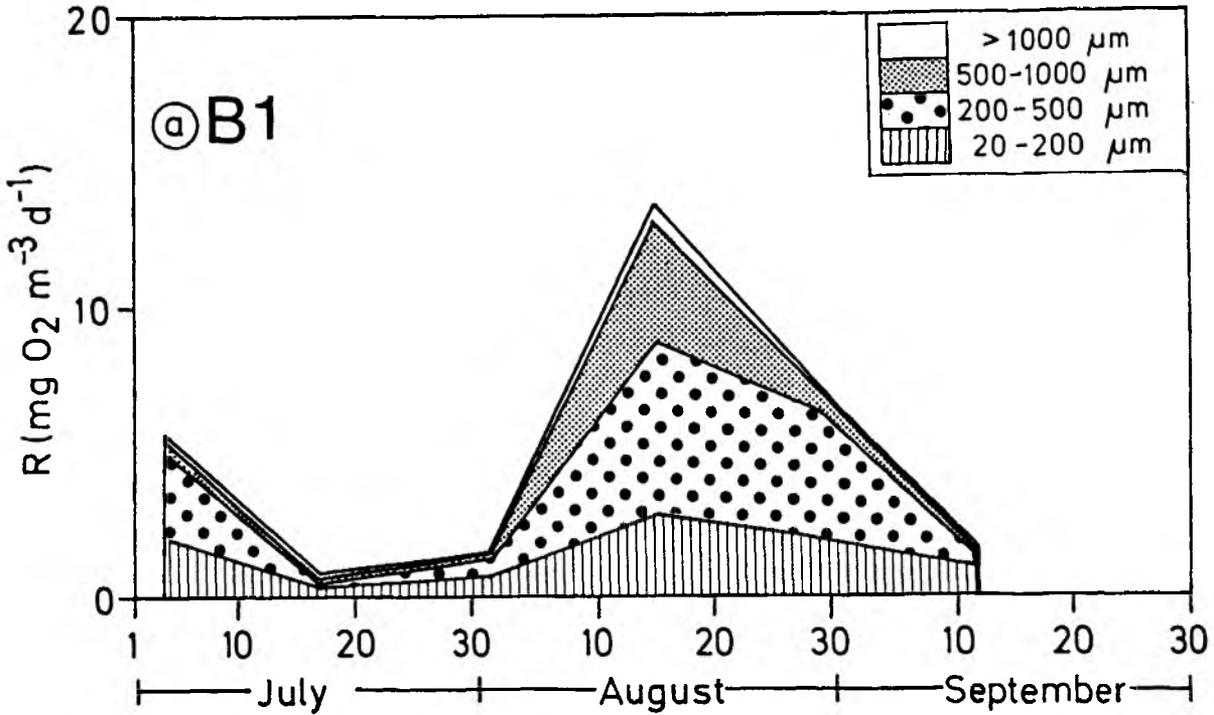
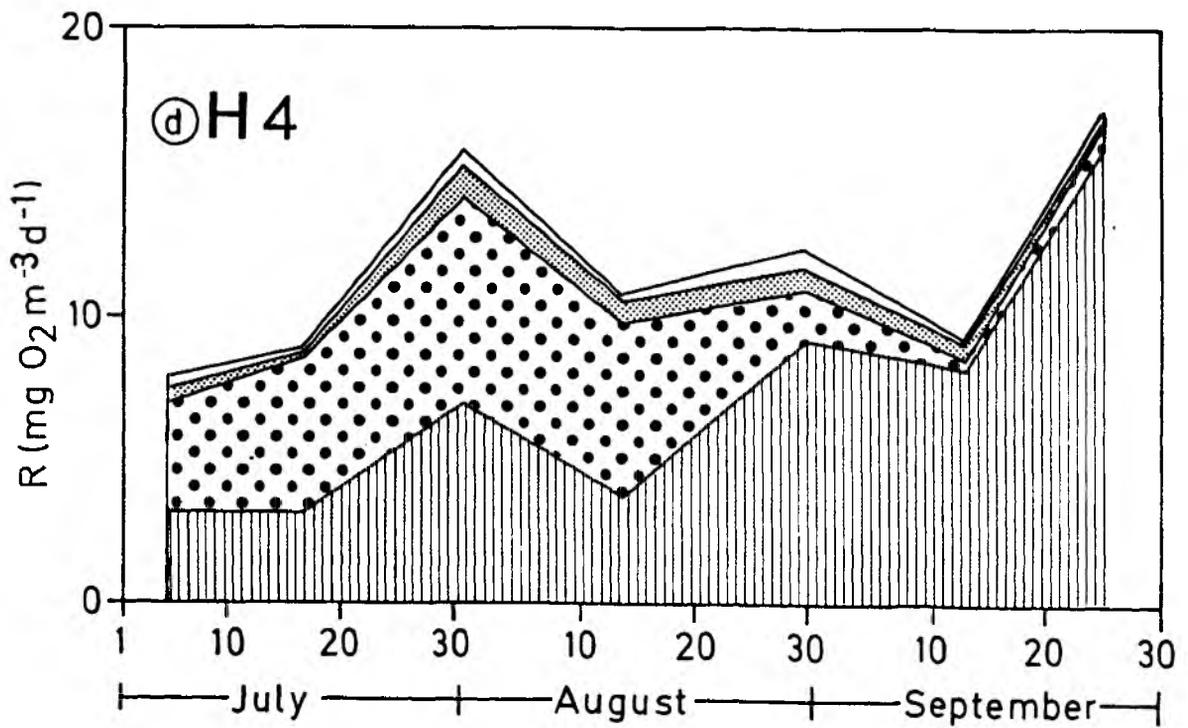
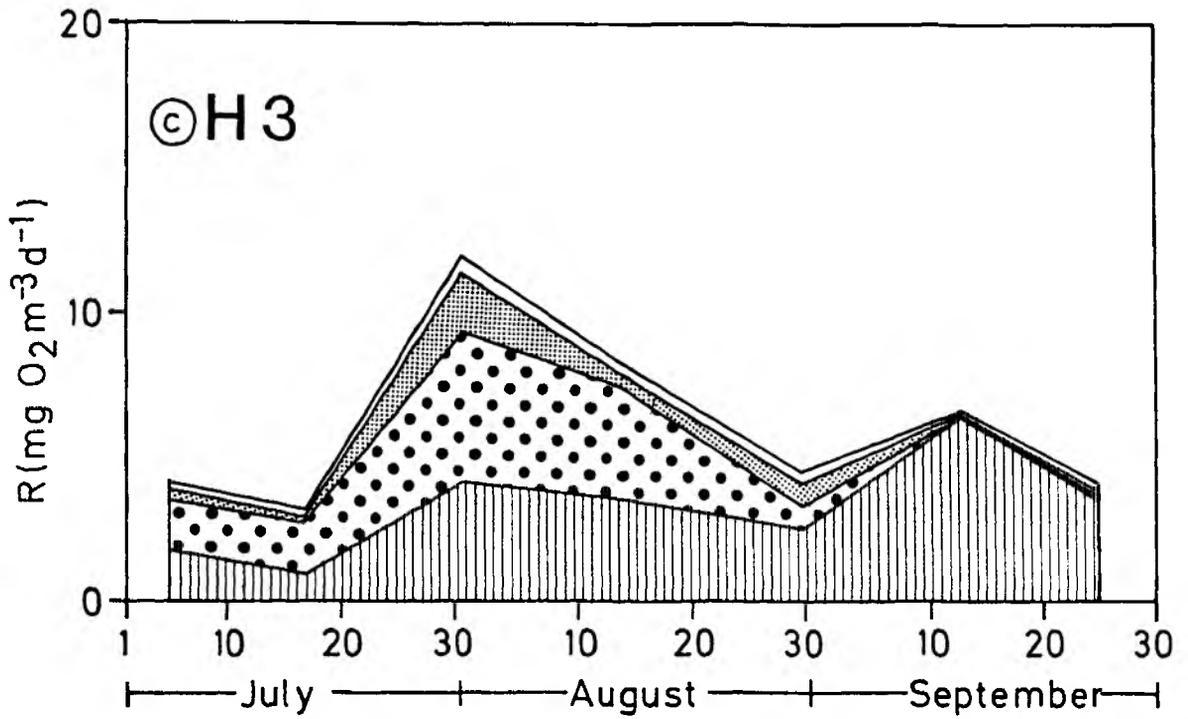


Abb. 22 a-d. Die Respiration in den vier Größenklassen auf der Kontrollstation B I und den drei Stationen H 2, H 3 und H 4 im Himmerfjärd fjord

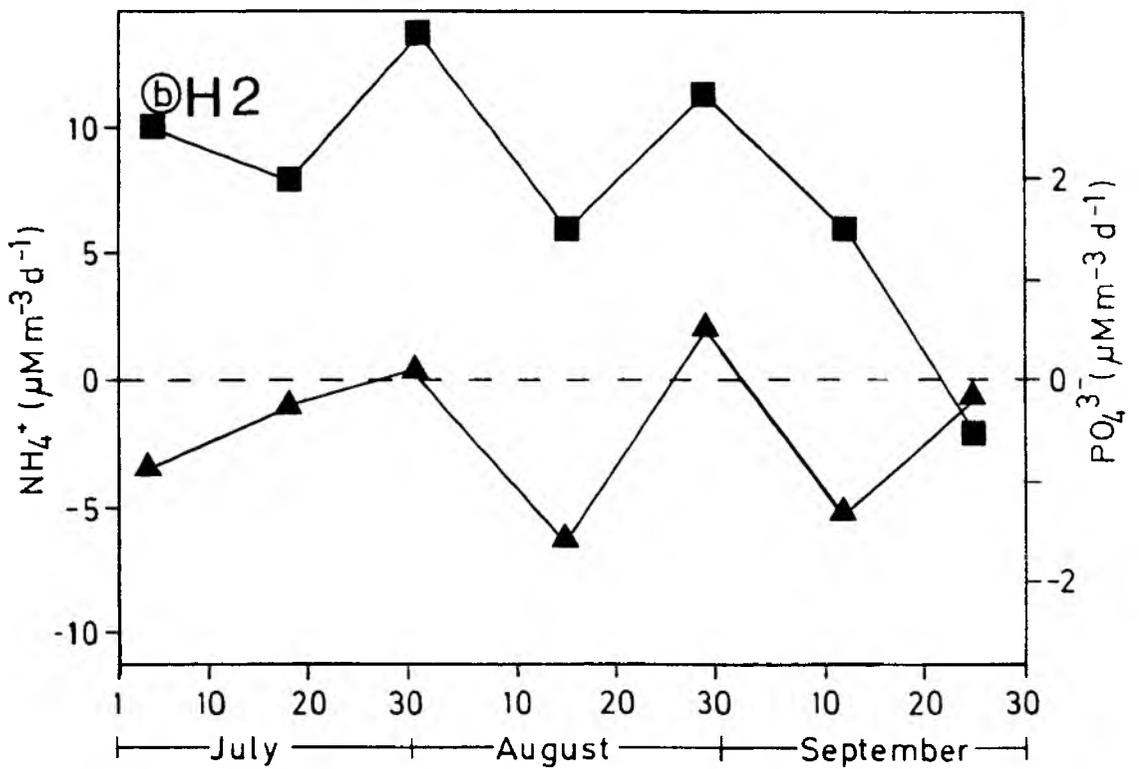
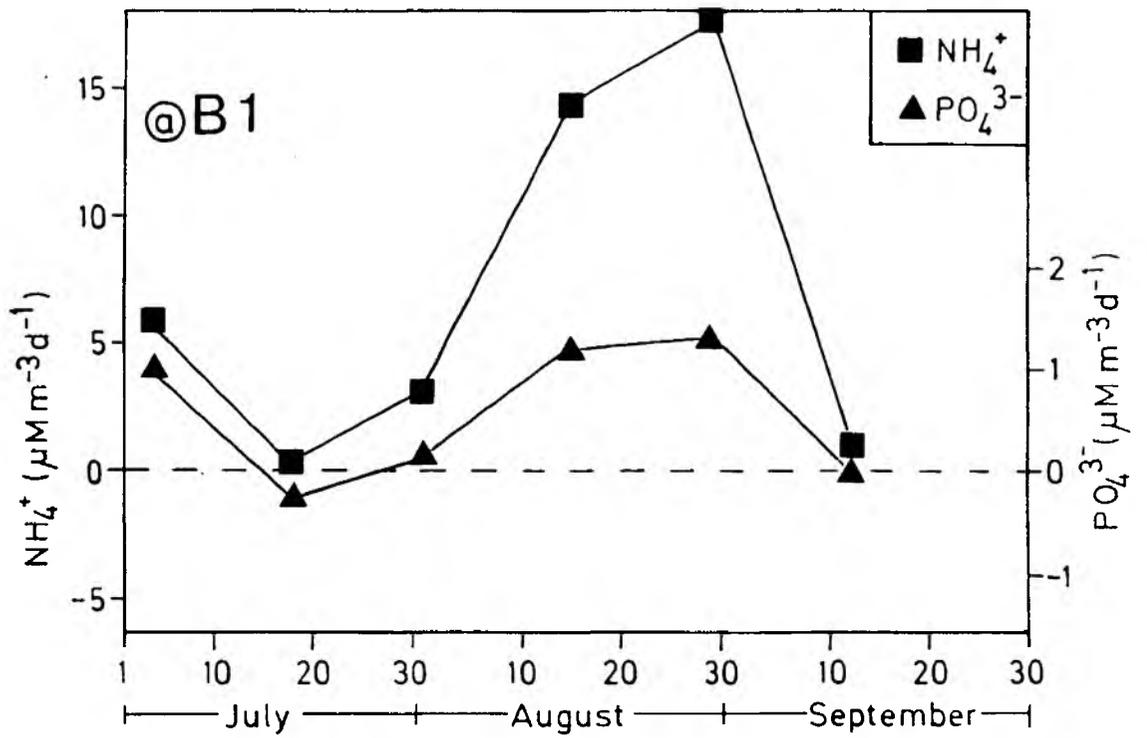


Die Bilanzen zwischen Zooplanktonexkretion und Phytoplanktonnährsalzaufnahme von Ammonium und anorganischem Phosphat zeigten eine Tendenz zu positiveren Werten im inneren Teil des Fjordes (Abb. 23). Auf der Station H 2 jedoch überwog die Phosphatzehrung bis auf zwei Ausnahmen die Phosphatexkretion (Abb. 23 b). Auf der Station H 4 verlief die Entwicklung der Phosphatbilanz im Gegensatz zu den übrigen Stationen nicht parallel zur Ammoniumbilanz. Über den Untersuchungszeitraum gemittelt, ergibt sich - mit Ausnahme der Station H 2 - ein kontinuierlicher Anstieg der Nettonährsalzregeneration, d. h. ein zunehmendes Übergewicht der Zooplanktonexkretion über die Phytoplanktonnährsalzaufnahme. Tab. 15 gibt einen Überblick über die Veränderungen entlang des Eutrophierungsgradienten.

Tab. 15. Die Veränderungen in der Respiration und den Nährsalzumsetzungen des Netzplanktons entlang des Eutrophierungsgradienten im Himmerfjärd fjord (R in $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$; NH_4^+ und PO_4^{3-} in $\mu\text{M m}^{-3} \text{ d}^{-1}$; O:N und N:P sind atomaren Verhältnisse)

	B I	H 2	H 3	H 4
Respiration	5,12	6,90	6,43	10,75
NH_4^+ - Bilanz	7,12	9,23	7,72	9,76
PO_4^{3-} - Bilanz	0,57	- 0,56	0,66	0,98
O:N	44,9	46,7	52,1	68,8
N:P	12,5	-	11,7	10,0

Das Verhältnis zwischen Sauerstoffverbrauch und Ammonium-Nettoregeneration (O:N in Atomen) nimmt kontinuierlich von der Station B I bis zur Station H 4 zu, das atomare Verhältnis zwischen Ammonium- und Phosphatbilanz (N:P) folgt dem gegenläufigen Trend. Eine gleichzeitige Erklärung für diese beiden Trends wäre eine - bezogen auf die Phosphataufnahme - relativ stärker zunehmende Ammoniumaufnahme durch das Phytoplankton entlang des Eutrophierungsgradienten. Die letzten Messungen am 25. September sind in den in Tab. 15 angegebenen Werten nicht enthalten, weil auf der Station B I aus technischen Gründen an diesem Tag keine Messungen durchgeführt werden konnten. Ein Vergleich der Stationen H 4 und B I zeigt, daß sowohl die Gesamtrespiration des Netzplanktons als auch die Nettonährsalzregeneration im Fjordinneren erhöht ist (Tab. 16).



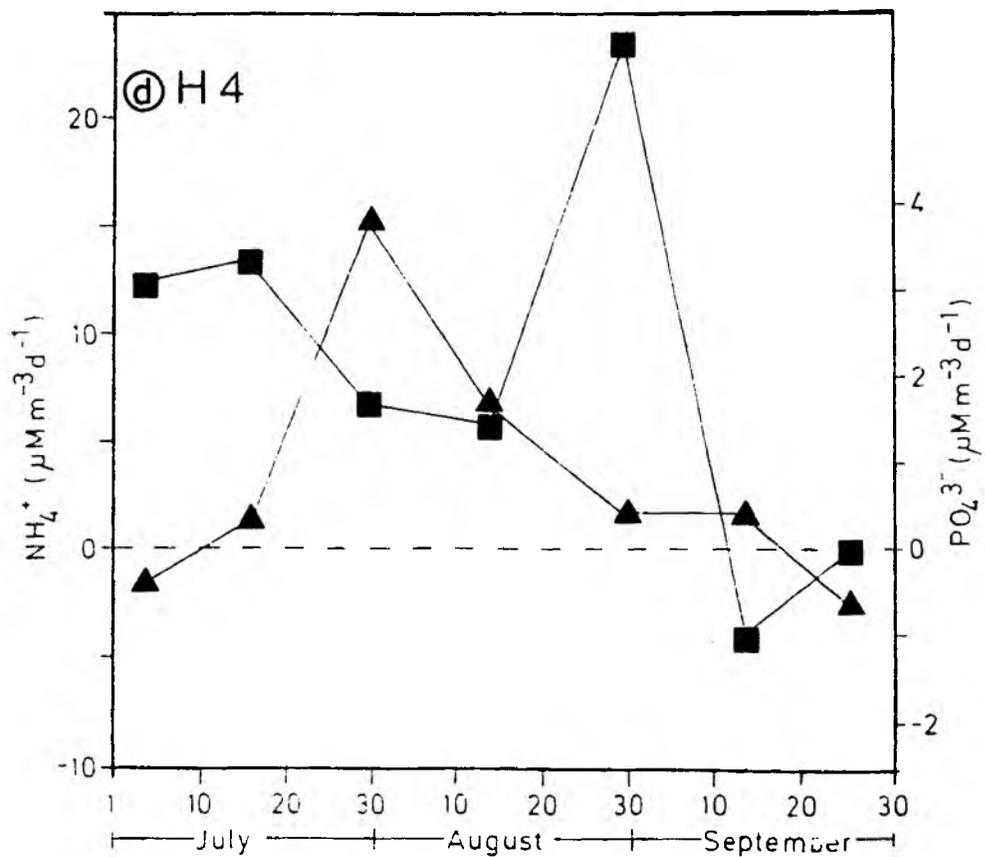
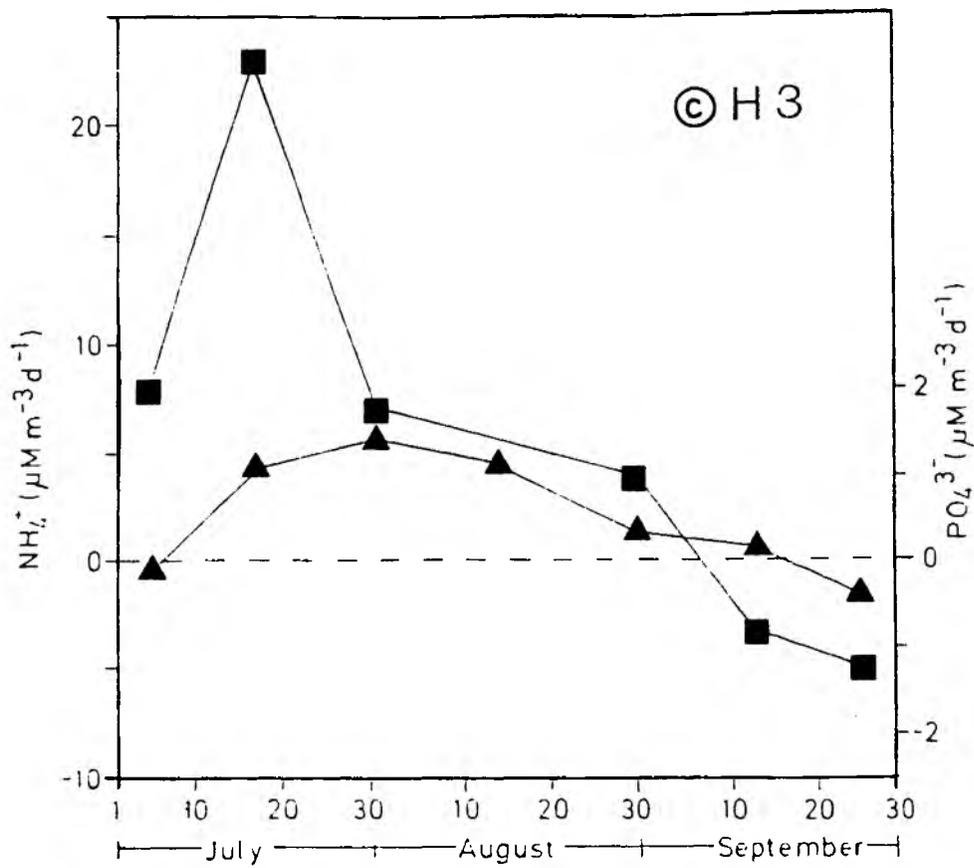


Abb. 23. Die Gesamtbilanzen innerhalb des Netzplanktons zwischen Zooplanktonexkretion und Phytoplanktonaufnahme für NH_4^+ und PO_4^{3-} auf der Kontrollstation und den drei Stationen im Himmerfjärdfjord

Tab. 16. Vergleich der im Inneren des Himmerfjärdfjordes gelegenen Station H 4 mit der außerhalb des Fjordes gelegenen Kontrollstation B I. H4/BI ist jeweils der Quotient für die in Tab. 15 angegebenen Durchschnittswerte der beiden Stationen

	R	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻	O:N	N:P
H4/BI	2,10	1,37	1,72	1,53	0,80

Die Daten für die Primärproduktion, die Biomasse, Artenzusammensetzung und Produktion des Zooplanktons, die vom Askö-Institut ausgewertet werden, liegen z. Zt. für den Sommer 1984 noch nicht vor. Daher kann hier nicht, wie für die Station Bokniš Eck in den Kap. 3.1.4 und 3.1.5 beschrieben, die Zooplanktonrespiration und -exkretion berechnet werden. Da jedoch die Respiration und die Nährsalzexkretion des Zooplanktons vom Phytoplankton in gegensätzlicher Weise beeinflusst werden (Erhöhung der gemessenen Respiration, Verminderung der gemessenen Exkretion, s. Kap. 3.1.5), muß die Stoffwechselaktivität des Zooplanktons im Himmerfjärdfjord um einen Faktor zwischen 1,4 und 2,1 erhöht sein. Nimmt man für die Nährsalzbilanzen eine mittlere Steigerung um das 1,6fache an, sollte die Stoffwechselaktivität des Zooplanktons auf der Station H 4 um das 1,8 - 1,9fache gegenüber der Kontrollstation B I erhöht sein, sofern sich die Respiration und Exkretion gleich verhalten. Die Zunahme der Stoffwechselaktivität des Zooplanktons entlang des Eutrophierungsgradienten ist damit größer als die durchschnittliche Zunahme der Zooplanktonbiomasse, jedoch geringer als die berechnete mittlere Erhöhung der Zooplanktonproduktion (s. o.) in den Jahren 1979 bis 1982.

3.3 Vergleich der Sommersituation in der westlichen Ostsee (Bokniš Eck) und in der zentralen Ostsee (Askö)

Die Analyse des Jahresganges auf der Station Bokniš Eck in der Kieler Bucht ergab, daß die Stoffwechselaktivität des Mikro- und Mesozooplanktons nur während des Sommerhalbjahres (Mai bis Oktober) ein bedeutender biologischer Prozeß für das pelagische System ist, der einerseits einen Teil der organisch gebundenen Energie durch die Respiration verbraucht, andererseits durch die Exkretion dem Pelagial wichtige Nährsalze für die Primärprodukt-

ion des Phytoplanktons zuführt. Ein Vergleich der ökologischen Bedeutung der Respiration und Exkretion des Zooplanktons in den verschiedenen Regionen der Ostsee kann sich daher im wesentlichen auf die Sommermonate beschränken.

In den Sommermonaten sind die Primärproduktion und die Zooplanktonbiomasse pro Wasservolumen in der durchmischten Schicht in der westlichen Ostsee etwa doppelt so hoch wie in der zentralen Ostsee (Tab. 17). Da jedoch die Tiefe der durchmischten Schicht in der zentralen Ostsee größer ist als in der Kieler Bucht, sind die Unterschiede geringer, wenn die Primärproduktion und die Zooplanktonbiomasse über die Tiefe der durchmischten Schicht integriert werden. Da die Zooplanktonarten in der Gotlandsee im Durchschnitt etwas kleiner sind als in der westlichen Ostsee, sind die Unterschiede in der Zooplanktonexkretion zwischen den beiden Untersuchungsstationen geringer als in der Zooplanktonbiomasse.

Ausgehend von den angegebenen Primärproduktionswerten kann der theoretische Stickstoff- und Phosphorbedarf während der Sommermonate berechnet werden. Die atomaren Verhältnisse zwischen Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphor werden dabei nach Redfield et al. (1963) mit 106:16:1 angenommen. Von dem über die Primärproduktion berechneten Nährsalzbedarf versorgt das Mikro- und Mesozooplankton durch seine Exkretion das Phytoplankton mit 10 - 13 % des täglichen Stickstoff- und 12 - 16 % des täglichen Phosphorbedarfes. Die relative Bedeutung der Nährsalzregeneration durch das Zooplankton ist in beiden Gebieten gleich. Betrachtet man jedoch die gemessenen Bilanzen zwischen Nährsalzexkretion und Nährsalzaufnahme, ergeben sich große Unterschiede. Bei Boknis Eck wurden etwa ein Drittel der berechneten Ammoniumexkretion, 367 von 986 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$, als positive Netto regeneration gemessen. Beim anorganischen Phosphat war die gemessene Bilanz sogar etwas höher als die berechnete Zooplanktonexkretion, so daß die Phosphataufnahme durch das Phytoplankton sehr gering gewesen sein muß. Im Askö - Gebiet waren die gemessenen Nettobilanzen hingegen sehr viel geringer als die berechnete Zooplanktonexkretion. Etwa 18 %, 155 von 834 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$, der Ammoniumexkretion und ca. 20 % der anorganischen Phosphatexkretion, 13,1 von 64 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$, wurden als positive Netto regeneration im Sommer 1984 gemessen. Die verbleibenden 80 % der freigesetzten Nährsalze sollten daher von größeren Phytoplanktonzellen ($> 20 \mu\text{m}$) bzw. von Zellaggregaten während der Inkubationsversuche aufgenommen worden sein. Nährstoffzehrung durch mikrobielle Aktivität kann ausgeschlossen werden, da die Versuchsergeb-

nisse durch den Vergleich mit den Kontrollflaschen auf eventuelle Konzentrationsänderungen der gemessenen Parameter infolge des Stoffwechsels von Mikroorganismen korrigiert wurden.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß in den Sommermonaten

- (1) die Zooplanktonexkretion in der Kieler Bucht in der durchmischten Schicht pro Wasservolumen fast doppelt so hoch ist wie im küstennahen Bereich der zentralen Ostsee,
- (2) die relative Bedeutung der Zooplanktonexkretion für die Phytoplanktonproduktion jedoch in beiden Gebieten gleich ist und
- (3) im Verhältnis zwischen Zooplanktonexkretion und Phytoplanktonaufnahme der Nährsalze NH_4^+ und PO_4^{3-} innerhalb des Netzplanktons zwischen den beiden Stationen große Unterschiede bestehen. Die freigesetzten Nährsalze werden auf der Station Bojen in der zentralen Ostsee zu einem bedeutend größeren Teil sofort vom Netzphytoplankton genutzt.

Tab. 17. Nährsalzregeneration durch das Mikro- und Mesozooplankton in der durchmischten Schicht auf den Stationen Boknis Eck (Kieler Bucht, westl. Ostsee) und Bojen (Gotlandsee, zentr. Ostsee) während des Sommers (Juni bis August). Der Faktor f ist der Quotient zwischen den für Boknis Eck und für Bojen angegebenen Werten.

	Kieler Bucht (Boknis Eck)	Gotlandsee (Bojen)	f
Tiefe durchm. Schicht (m)	12	18	0,7
Primärproduktion			
mg C m ⁻³ d ⁻¹	50 - 67	25 - 35	2,0
mg C m ⁻² d ⁻¹	600 - 800	500 - 700	1,2
Zooplankton-Biomasse			
mg TG m ⁻³	120	55	2,2
mg TG m ⁻²	1440	1000	1,4
Zooplankton-Exkretion			
a. NH_4^+ ($\mu\text{M m}^{-3} \text{d}^{-1}$)	82,2	46,0	1,8
($\mu\text{M m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	986	834	1,2
b. PO_4^{3-} ($\mu\text{M m}^{-3} \text{d}^{-1}$)	6,2	3,6	1,7
($\mu\text{M m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	75	64	1,2
Nährsalzregeneration			
N (% d ⁻¹)	9,8 - 13,1	9,5 - 13,3	1,0
P (% d ⁻¹)	11,8 - 15,8	11,6 - 16,3	1,0
Nährsalzbilanz			
a. NH_4^+ ($\mu\text{M m}^{-3} \text{d}^{-1}$)	30,6	8,5	3,6
($\mu\text{M m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	367	155	2,4
b. PO_4^{3-} ($\mu\text{M m}^{-3} \text{d}^{-1}$)	6,2	0,7	8,5
/ $\mu\text{M m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	74,7	13,1	5,7

3.4 Laborversuche mit einzelnen Zooplanktonarten

Die Freilanduntersuchungen in der Kieler Bucht und in der Gotlandsee bei Askö wurden mit natürlichen, d. h. Mischpopulationen aus teilweise sehr unterschiedlichen Zooplanktonarten durchgeführt. Zudem wurden die Messungen der Respiration und Exkretion des Zooplanktons durch die Stoffwechselaktivität des mitgefangenen Netzphytoplanktons beeinflusst. Es erschien daher notwendig, diese Versuche mit Laborexperimenten an einzelnen Zooplanktonarten zu vergleichen, vor allem um festzustellen, ob die in den Kap. 3.1.4 und 3.1.5 beschriebene Hochrechnung vom Zooplanktontrockengewicht auf die Respiration und Exkretion zulässig ist. Außerdem sollten in den Laborversuchen die Beziehungen zwischen der Respiration und der Exkretion sowie zwischen der Ammonium- und Phosphatexkretion untereinander bei den ausgewählten Arten unter kontrollierten Bedingungen untersucht werden. Die atomaren Verhältnisse zwischen Sauerstoffverbrauch und Ammoniumexkretion (O:N), Sauerstoffverbrauch und anorganischer Phosphatexkretion (O:P) und zwischen Ammonium- und Phosphatexkretion (N:P) geben Aufschluß über das Substrat, das bei dem Betriebstoffwechsel verbrannt wird, um den Organismus mit Energie zu versorgen (z. B. Mayzaud 1973, Ikeda 1974 & 1977, Quetin et al. 1980). Schließlich sollten die Laborversuche Aufschluß geben über die hauptsächlichen Einflußgrößen, die bei den beobachteten physiologischen Prozessen eine Rolle spielen.

Tab. 18 gibt einen Überblick über die in den Jahren 1983 und 1984 in Kiel und auf Askö durchgeführten Respirations- und Exkretionsversuche mit ausgewählten Zooplanktonarten. Insgesamt wurden 183 Einzelversuche mit 10 Arten und 6 verschiedenen Taxa durchgeführt. Die Experimente mit den Planula - Larven wurden im Sommer 1983 zusammen mit G. Schneider, Kiel, die Versuche mit den Mysidaceen im Sommer 1984 mit L. Rudstam, Askö, ausgeführt. Auf die Experimente mit Neomysis integer wird weiter unten speziell eingegangen werden.

3.4.1 Die Respiration und Exkretion ausgewählter Arten des Sommerzooplanktons in der Ostsee

Die Laborversuche wurden ausschließlich im Sommer und Herbst durchgeführt. Daher liegen die Versuchstemperaturen - mit Ausnahme der Versuche mit den Mysidaceen - zwischen 14 und 21 °C entsprechend den jeweiligen in situ

Tab. 18. Die Versuchsbedingungen bei den Respirations- und Exkretionsversuchen mit ausgewählten Zooplanktonarten (K = IfM Kiel, A = Askö-Inst., N = Anzahl der Vers., V_t = Versuchszeit, V_T = Versuchstemperatur)

Art	Ort	N	V_t (h)	V_T (°C)	Autor
Scyphozoa					
<u>Aurelia aurita</u> - Planula-Larven	K	18	7-24	19,6-21,5	Schneider & Weisse 1985
Rotatoria					
<u>Synchaeta baltica</u>	K/A	10	18-24	15,2-18,2	Weisse
Copepoda					
<u>Acartia</u> spp.		10	8-24	16,2-17,5	"
<u>Oithona similis</u>	K	2	12-23	13,8-18,2	"
<u>Eurytemora hirundoides</u>	A	1	18	16,5	"
Cladocera					
<u>Bosmina cor. maritima</u>	A	8	22-25	18,2-19,0	"
<u>Podon leuckarti</u>	K	2	8-12	14,0-17,0	"
Mysidaceae					
<u>Neomysis integer</u>	A	117	3-24	6,0-20,0	Weisse & Rudstam ¹
<u>Mysis mixta</u>	A	14	18	6,0	Weisse & Rudstam ²
<u>Sagitta elegans</u>	K	1	21	15,0	Weisse

¹ Manuskript

² unveröffentlicht

Temperaturen. Will man die Ergebnisse für die verschiedenen Arten vergleichen, müssen die unterschiedlichen Versuchstemperaturen berücksichtigt werden. Die Versuchsergebnisse wurden daher - soweit erforderlich - auf eine Standardtemperatur von 15 °C normiert, wobei die von Ikeda (1985) angegebenen und auch für die Freilanduntersuchungen angenommenen Q_{10} -Werte von 1,63 für die Respiration, 1,67 für die Ammonium- und 1,33 für die Phosphatexkretion benutzt wurden.

Physiologische Prozesse sind im allgemeinen in allometrischer Form vom Körpergewicht abhängig, d. h. sie lassen sich durch eine Potenzfunktion der Form

$$P = a W^b$$

beschreiben. Hierbei steht P für die gemessenen physiologische Rate (Respiration, Ammonium-, Phosphatexkretion) und W für das Trockengewicht; a ist eine empirische Konstante, die von den Versuchsbedingungen und den gewählten Einheiten abhängt. Der Exponent b drückt die Beziehung zwischen dem Trockengewicht und dem gemessenen physiologischen Prozeß aus. Ist b kleiner als 1, bedeutet dies, daß die gewichtsspezifischen Stoffwechselprozesse mit zunehmender Körpermasse abnehmen. Derartige allometrische Beziehungen bestehen sowohl zwischen dem Trockengewicht und der Respiration als auch zwischen der Ammonium- bzw. anorganischen Phosphatexkretion der untersuchten Zooplanktonarten (Tab. 19). In den Regressionsgleichungen sind nur die Ergebnisse für die Rotatorien, Cladoceren und Copepoden berücksichtigt, die in einem engen Temperaturbereich durchgeführt wurden (17 ± 2 °C). Deshalb wurde hier auf eine Temperaturkorrektur verzichtet. Die Planula-Larven haben während ihrer kurzen pelagischen Lebensphase, in der sie keine feste Nahrung aufnehmen, einen niedrigeren Stoffwechsel als die übrigen aktiveren Zooplanktonarten (Schneider & Weisse 1985) und wurden deshalb nicht in die allgemeinen Regressionsgleichungen mit eingeschlossen. Das Einzelexperiment mit Sagitta elegans wurde ebenfalls nicht berücksichtigt. Die Mysidaceen schließlich unterscheiden sich im Trockengewicht um drei Größenordnungen und können daher nicht in die Berechnung eingeschlossen werden, da es aus biologischen und statistischen Gründen nicht erlaubt ist, in ihrer Körpermasse weit voneinander entfernt stehende Gruppen in einer allometrischen Gleichung zusammenzufassen (Schmidt-Nielsen 1984). Die in Tab. 19 angegebenen Gleichungen sind jedoch gültig in dem Bereich von 0,1 bis 10 µg Trockengewicht/Individuum, innerhalb dessen im Jahresdurchschnitt über 95 % der Biomasse des Mikro- und Mesozooplanktons in der Kieler Bucht liegen (vgl. Kap. 3.1.2).

Die Exponenten für die Gewichtsabhängigkeit der Respiration (0,639), der Ammoniumexkretion (0,676) und der anorganischen Phosphatexkretion (0,699) unterscheiden sich nur geringfügig voneinander. Zwischen 0,1 und 10 µg Trockengewicht sind diese Unterschiede nicht signifikant (t-Test, Sachs 1978). Daher verringert sich der gewichtsspezifische Stoffwechsel mit zunehmendem Trockengewicht, die Verhältnisse zwischen den Respirations- und

Exkretionsraten sind jedoch unabhängig von der Körpermasse. Tab. 20 gibt neben den gewichtsspezifischen Umsatzraten, bezogen auf 15 °C, die atomaren Verhältnisse zwischen Respiration und NH_4^+ - Exkretion (O:N), Respiration und PO_4^{3-} - Exkretion (O:P) und zwischen NH_4^+ - und PO_4^{3-} - Exkretion (N:P) an. Die O:N - Werte variieren zwischen 9 (Eurytemora) und 30 (Bosmina, Podon) ohne Bezug zum Körpergewicht. Interessant ist, daß die beiden Cladocerenarten die höchsten O:N - Relationen haben. Das O:P - Verhältnis ist bei Synchaeta am niedrigsten (140:1) und bei Oithona am höchsten (599:1). Das Gros der Werte liegt zwischen 150 und 310.

Das atomare Verhältnis zwischen der Ammonium- und Phosphatexkretion schwankt zwischen 6 (Podon) und 23 (Oithona), wobei über 80 % aller gemessenen Werte höher als 9 und niedriger als 17 waren.

Die Respirations- und Exkretionsraten der untersuchten Mikro- und Mesozooplanktonarten sind in den Abb. 24 bis 26 dargestellt. Die eingezeichneten Regressionsgleichungen sind die in Tab. 19 angegebenen. Die Werte für die Planula-Larven von Aurelia aurita liegen in jedem Fall unter den für die Copepoden, Cladoceren und Rotatorien ermittelten Regressionsgleichungen und haben daher, wie schon oben erwähnt, einen niedrigeren Stoffwechsel, als es aufgrund ihres Körpergewichtes zu erwarten wäre. Die Einzelerperimente mit Eurytemora hirundoides und Sagitta elegans sind in den Abb. 24 bis 26 nicht berücksichtigt.

Tab. 19. Die Gewichtsabhängigkeit der Respiration und Exkretion des Mikro- und Mesozooplanktons in der Ostsee (R in $\text{nl O}_2 \text{ ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$, NH_4^+ und PO_4^{3-} in $\text{pmol ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$, d_w = Trockengewicht in $\mu\text{g ind.}^{-1}$, n = Anzahl der Wertepaare, r = Korrelationskoeffizient, P = Signifikanzniveau)

Parameter	Lineare Regressionsgleichung	n	r	P
Respiration	$\ln R = 2,257 + 0,639 \ln d_w$	26	0,891	0,001
NH_4^+ - Exkretion	$\ln \text{NH}_4^+ = 3,873 + 0,676 \ln d_w$	23	0,795	0,001
PO_4^{3-} -Exkretion	$\ln \text{PO}_4^{3-} = 1,286 + 0,699 \ln d_w$	27	0,653	0,001

Tab. 20. Gewichtsspezifische Respirations- und Exkretionsraten und atomare Verhältnisse zwischen den gemessenen Parametern der untersuchten Zooplanktonarten aus der Ostsee, bezogen auf 15 °C (R_{spez} in ml O₂ gTG⁻¹ h⁻¹, NH₄⁺ spez und PO₄³⁻ spez in µM gTG⁻¹ h⁻¹; alle Angaben ± Standardabweichung).

Art	TG (µg ind. ⁻¹)	R_{spez}	NH ₄ ⁺ spez	PO ₄ ³⁻ spez	O:N	O:P	N:P
<u>Aurelia aurita-Planulae</u>	0,92 ± 0,13	2,61 ± 0,99	9,12 ± 5,86	0,74 ± 0,38	25,2:1	312,5:1	10,4:1
<u>Synchaeta baltica</u>	0,56 ± 0,26	9,13 ± 2,30	65,14 ± 26,75	5,84 ± 3,46	12,5:1	139,5:1	11,2:1
<u>Acartia spp.</u>	3,34 ± 1,01	5,98 ± 1,46	48,34 ± 19,13	3,12 ± 1,18	11,0:1	171,1:1	15,5:1
<u>Oithona similis</u>	3,24 ± 0,09	9,26 ± 4,05	31,24 ± 11,65	1,38 ± 0,41	26,5:1	599,1:1	22,6:1
<u>Eurytemora hirundoides</u>	(10,0)	7,74	75,26	4,63	9,2:1	149,3:1	16,3:1
<u>Bosmina cor. maritima</u>	1,48 ± 0,49	8,12 ± 3,80	24,22 ± 9,39	1,77 ± 0,83	29,9:1	409,6:1	13,7:1
<u>Podon leuckarti</u>	1,59	9,75 ± 2,21	29,30	4,95 ± 0,96	29,7:1	175,9:1	5,9:1
<u>Sagitta elegans</u>	94,71	10,59	13,61	3,96	69,5:1	238,8:1	3,4:1
<u>Mysis mixta</u> (Juv.)	(7,0 ± 1,7) × 10 ³	0,98 ± 0,14	5,19 ± 1,13	0,28 ± 0,14	17,2:1	255,7:1	14,9:1
<u>Neomysis integer</u> ♀♀	(4,3 ± 0,5) × 10 ³	2,07 ± 0,53	8,07 ± 1,51	0,71 ± 0,37	22,9:1	260,3:1	11,4:1
♂♂	(2,9 ± 0,3) × 10 ³	2,71 ± 0,22	8,82 ± 3,41	0,79 ± 0,28	27,4:1	306,3:1	11,2:1

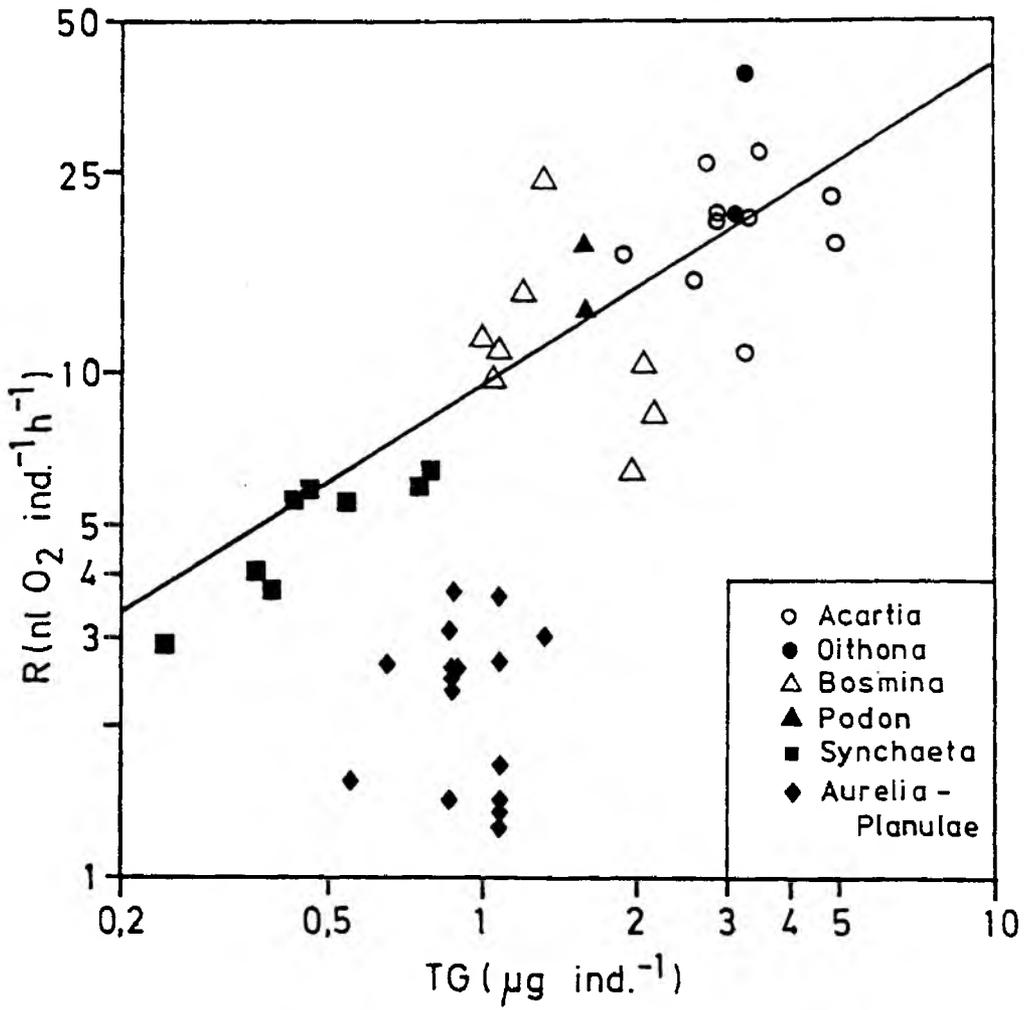


Abb. 24. Die Respirationsraten der untersuchten Mikro- und Mesozooplanktonarten in der Ostsee normiert auf 15 °C

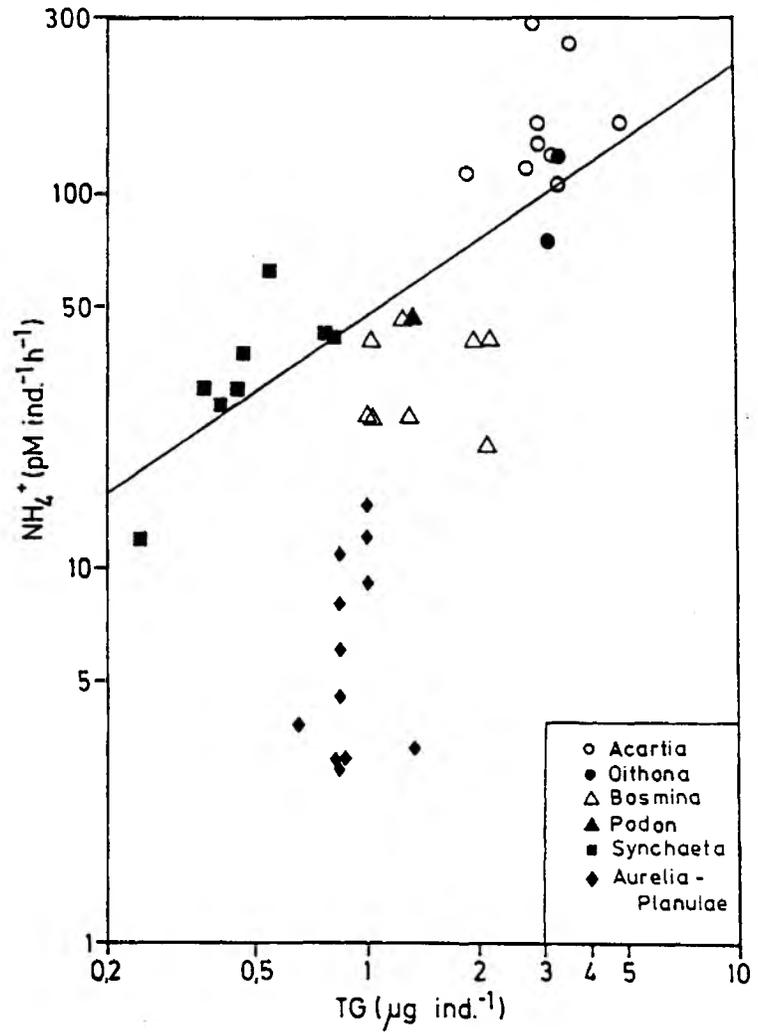


Abb. 25. Die Ammoniumexkretionsraten der untersuchten Zooplanktonarten normiert auf 15 °C

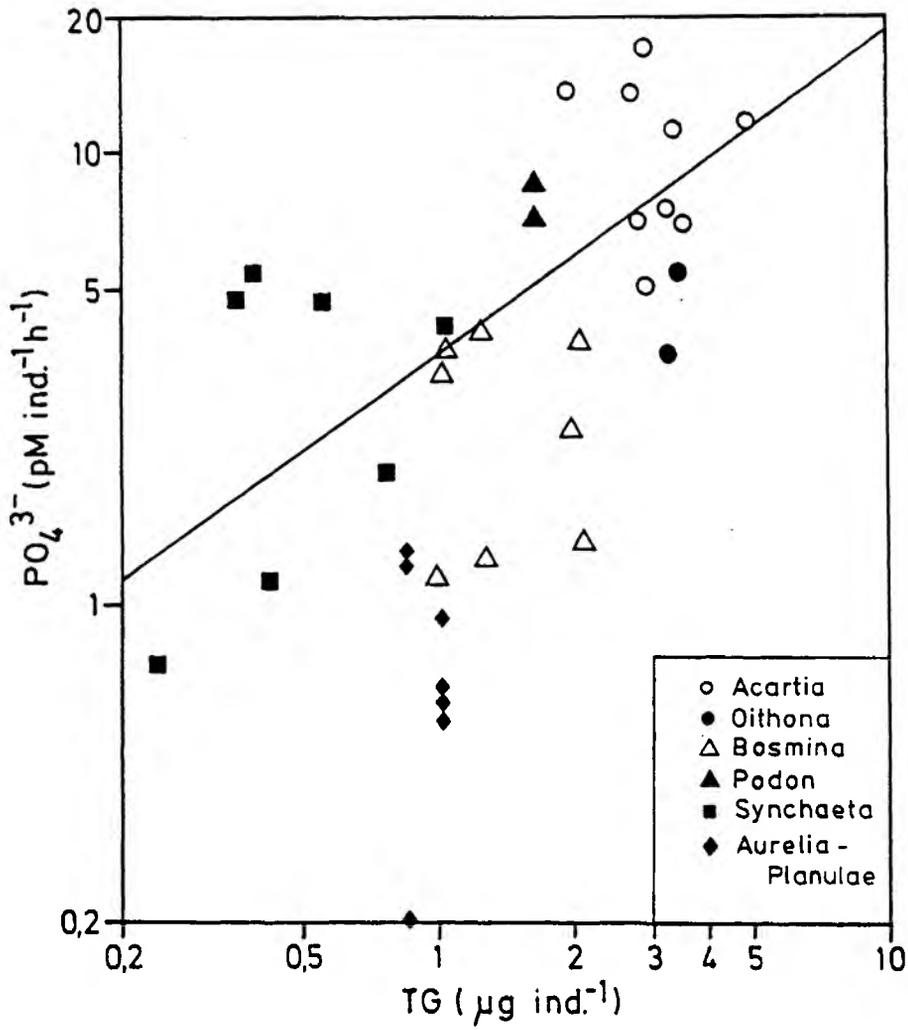


Abb. 26. Die anorganischen Phosphatexkretionsraten der untersuchten Zooplanktonarten normiert auf 15 °C

3.4.2 Der Einfluß der Temperatur, des Geschlechtes und des Hungerns auf die Respirations- und Exkretionsraten von Neomysis integer (Mysidaceae)

Das Ziel dieser Experimente war es, die kombinierten Effekte der verschiedenen Einflußgrößen auf die Respiration und Exkretion von Neomysis integer (Mysidaceae) zu untersuchen. N. integer ist als Versuchsobjekt im Vergleich zu den kleineren Copepoden und den übrigen Mikro- und Mesozooplanktonarten in der Ostsee aufgrund ihrer Größe und der leichten Unterscheidbarkeit der Geschlechter besonders geeignet. Trotz des Größenunterschiedes können die Mysidaceen wegen ihrer verwandtschaftlichen Nähe zu dem übrigen Crustaceenplankton und ihrer Lebensweise als omnivore, vertikalwandernde Organismen (Mauchline 1980) für Vergleichszwecke herangezogen werden. Die Faktoren Körpermasse, Temperatur, Ernährungszustand sind nicht nur die wichtigsten Einflußgrößen auf die Respirations- und Exkretionsraten der Planktonorganismen (Raymont 1984), sondern sie variieren auch innerhalb einer Neomysis-Population sowohl kurzzeitig (tagesperiodisch) als auch in den verschiedenen Jahreszeiten (Rudstam et al., im Druck).

Im August/September 1984 wurden insgesamt 117 Experimente in 9 Versuchsserien mit Neomysis integer im Askö-Institut in Zusammenarbeit mit L. Rudstam durchgeführt. Die Versuche werden an anderer Stelle ausführlich beschrieben (Weisse & Rudstam, Manuskript.), deshalb sollen hier nur die wichtigsten Ergebnisse dargestellt werden.

Die Versuchstiere zeigten deutliche geschlechtsspezifische Längen- und Gewichtsunterschiede. Das Trockengewicht der Männchen variierte zwischen 2,7 und 3,2 mg pro Individuum (Mittelwert 2,9 mg), das der Weibchen zwischen 4,0 und 4,8 mg (Mittelwert 4,3 mg). Um diese Größenunterschiede zu berücksichtigen, sind in den Abb. 27 bis 29 die gewichtsspezifischen Respirations- und Exkretionsraten abgebildet. Die Ergebnisse der 19,5 °C Experimente stammen von Tieren aus Grazingversuchen, mit denen zusätzlich Anfang August 1984 mit der gleichen Versuchstechnik Respirations- und Exkretionsexperimente durchgeführt worden. Diese Individuen waren bis Versuchsbeginn in 20 dm³ fassenden Plastikgefäßen bei reichlicher Nahrungszufuhr (Zooplankton und Phytoplankton) gehältert worden. Die Geschlechter wurden in dieser Versuchsserie im Gegensatz zu den übrigen Experimenten nicht unterschieden.

Die Respiration und Exkretion stieg bei beiden Geschlechtern mit zunehmender Temperatur an. Dieser Trend ist eindeutig mit Ausnahme der NH₄⁺ - Exkretion in den 12 °C Kurzzeitversuchen und der PO₄³⁻ - Exkretion in dem

6 °C Experiment mit den ungefütterten Tieren. Die Ergebnisse des letztgenannten Experimentes sind wahrscheinlich unrealistisch niedrig, da die Phosphatkonzentration im filtrierten Seewasser zu Beginn dieser Versuches äußerst niedrig war, und eine mögliche Phosphataufnahme durch Bakterien und Picophytoplankton, die eine Reduzierung der Phosphatkonzentration in den Versuchsflaschen bewirken würde und normalerweise durch die in den Kontrollflaschen aufgetretenen Konzentrationsänderungen berücksichtigt wurde, in diesem Fall nicht entdeckt werden konnte.

Die Erhöhung der Versuchstemperatur um 10 °C von 6 auf 16 °C (Q_{10}) steigerte die Respiration der Männchen um das 2,7fache, die der Weibchen um das 2,1fache. Für die NH_4^+ - Exkretion wurden Q_{10} - werte von 2,5 (Männchen) bzw. 2,6 (Weibchen) ermittelt, für die anorganische Phosphatexkretion von 1,4 (Männchen) bzw. 2,2 (Weibchen).

Die Ergebnisse der 6 °, 11 ° und 16 °C Experimente wurden varianzanalytisch (ANOVA - Technik Sas 1982) auf die Bedeutung der einzelnen Einflußgrößen geprüft. Die Ergebnisse sind in der Tab. 21 wiedergegeben. Signifikante Einflußgrößen waren die Temperatur für alle gemessenen Raten, das Hungern für die Ammonium- und Phosphatexkretion und das Trockengewicht für die Respiration. Der Effekt des Hungerns auf die Phosphatexkretion von Neomysis integer ist jedoch nicht signifikant, wenn die 16 °C Experimente von der statistischen Analyse ausgenommen werden.

Der Einfluß des Hungerns auf die Ammoniumexkretion wird auch in der Abb. 28 deutlich. In jedem Fall führte die Verlängerung der vorexperimentellen Hungerperiode von 6 auf 30 h zu einer Verringerung der NH_4^+ - Exkretion. Der Einfluß des Geschlechtes auf die Respirationsrate ist nur auf dem 10 % - Niveau signifikant. Daher wird der Unterschied in den gewichtsspezifischen Respirationsraten zwischen Weibchen und Männchen (Abb. 27) in erster Linie durch die unterschiedliche Körpergröße verursacht.

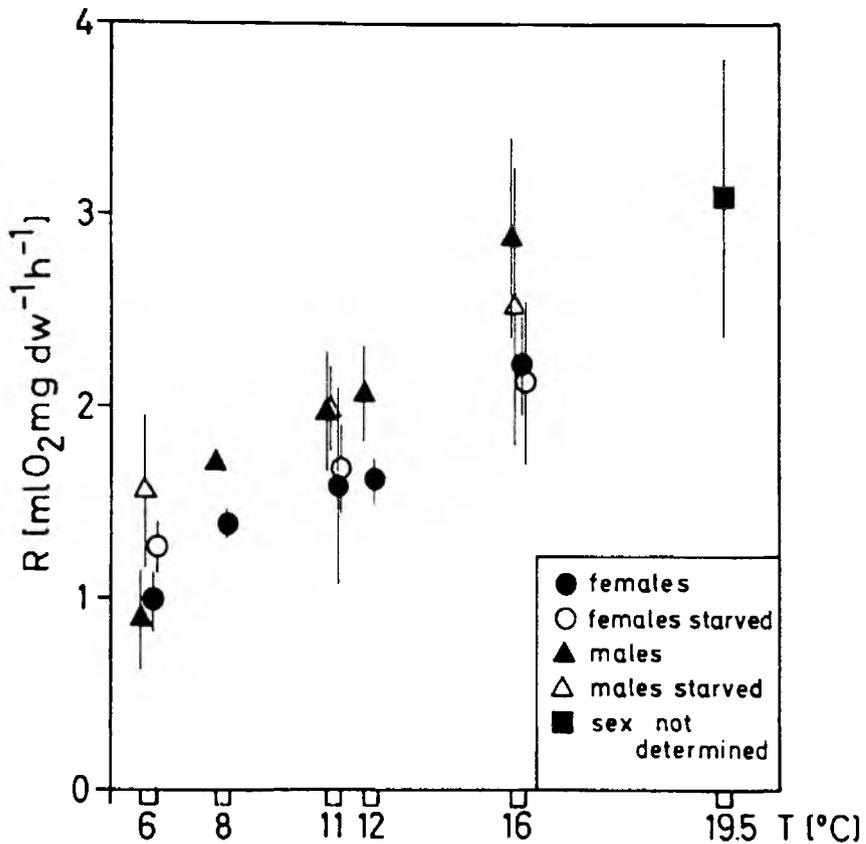
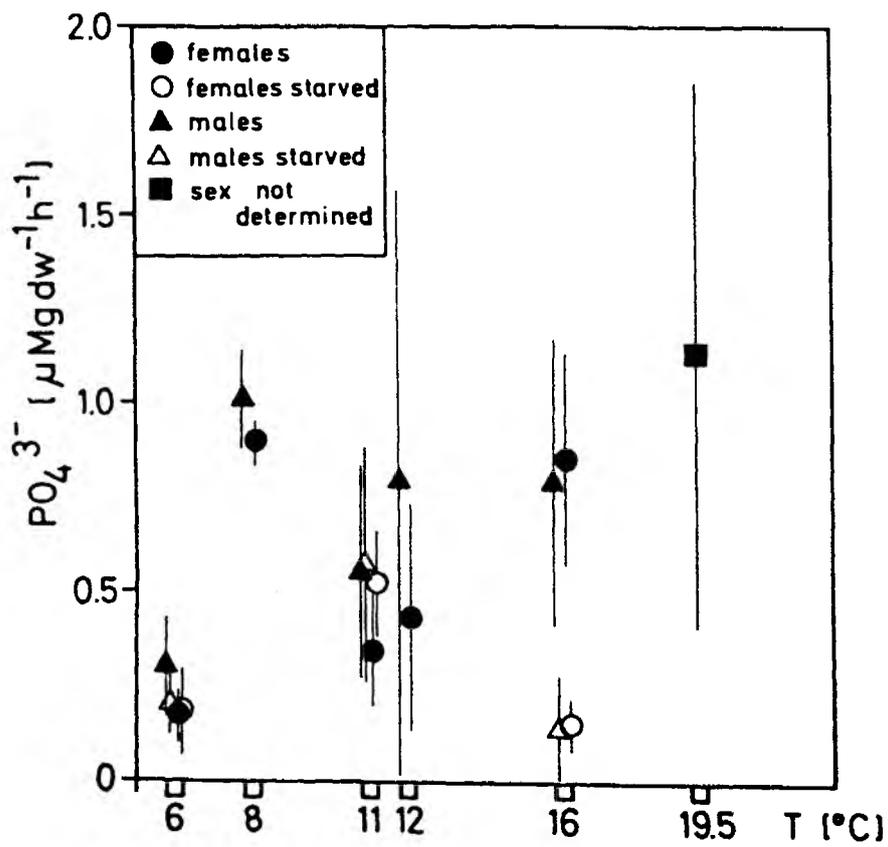
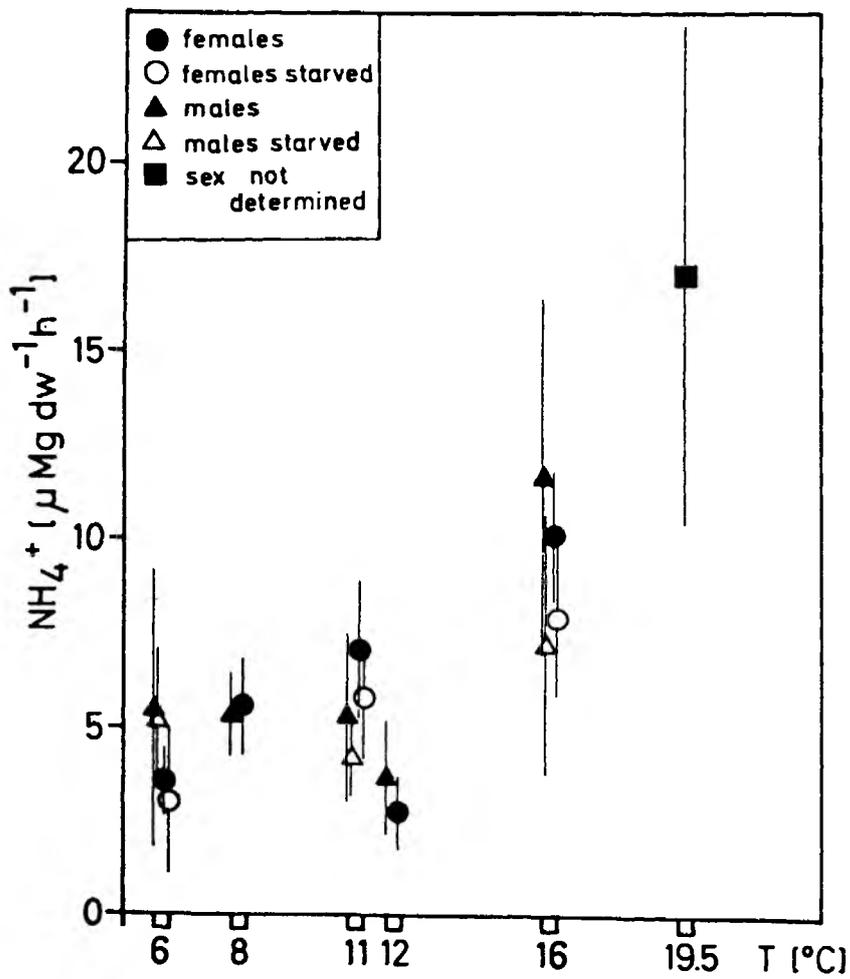


Abb. 27. Die gewichtsspezifischen Respirationsraten der Männchen und Weibchen von Neomysis integer in Abhängigkeit von der Versuchstemperatur und der Dauer der vorexperimentellen Hungerperiode. (Aus Weisse & Rudstam, Manuskript)

Auf der nächsten Seite:

Die gewichtsspezifischen Ammoniumexkretionsraten (Abb. 28, oben) und Phosphatexkretionsraten (Abb. 29, unten) der Männchen und Weibchen von Neomysis integer in Abhängigkeit von der Versuchstemperatur und der Dauer der vorexperimentellen Hungerperiode. (Aus Weisse & Rudstam, Manuskript)



Tab. 21. Ergebnisse der varianzanalytischen Prüfung der Einflußgrößen bei den Respirations- und Exkretionsversuchen mit Neomysis integer. Angegeben sind die Signifikanzniveaus des Einflusses der Temperatur (6°, 11° und 16° C), des Geschlechtes und der vorexperimentellen Hungerperiode (6 h bzw. 30 h). Das Trockengewicht wird als Kovariante behandelt (nach Weisse & Rudstam, Manuskri.)

	Respiration	NH ₄ ⁺ - Exkr.	PO ₄ ³⁻ - Exkr. (1)	PO ₄ ³⁻ - Exkr. (2)
Model R ²	0,682	0,582	0,194	0,311
Model P	0,0001*	0,0001*	0,0095*	0,0014*
Temperatur	0,0001*	0,0001*	0,0058*	0,0002*
Geschlecht	0,092	0,211	0,941	0,519
Hungern	0,334	0,011*	0,031*	0,112
Trockengewicht	0,0001*	0,191	0,483	0,224
Anz. d. Messungen	78	76	76	49

* Signifikant auf dem 5 % - Niveau

(1) einschließlich der 16° C Experimente

(2) ausschließlich der 16° C Experimente

Die atomaren O:N -, O:P - und N:P - Verhältnisse wurden weder von der Temperatur noch vom Geschlecht signifikant beeinflußt. Mit zunehmender Hungerperiode stieg jedoch das O:N - Verhältnis (Tab. 22). Die in Klammern angegebenen Werte wurden durch die ungewöhnlich niedrige NH₄⁺ - Exkretion verursacht, die in dem 12 °C Experiment gemessen wurde. Die O:P - und N:P - Relationen variieren beträchtlich ohne eindeutige Trends in Bezug auf die Versuchsbedingungen. Nimmt man das 16 °C Experiment mit den Hungertieren aus (s. o.), wurden für das N:P - Verhältnis Werte zwischen 5 und 21 und für das O:P - Verhältnis Werte zwischen 138 und 638 gemessen. Die intra-spezifische Spannweite der atomaren Verhältnisse zwischen Respiration und Exkretion von Neomysis integer entspricht damit der für die übrigen Zooplanktonarten ermittelten interspezifischen Schwankungsbreite (vgl. Tab. 20).

Tab. 22. Atomare Verhältnisse zwischen dem veratmeten Sauerstoff und dem exkretierten NH_4^+ - N (O:N), zwischen dem Sauerstoffverbrauch und exkretierten PO_4^{3-} - P (O:P) und zwischen NH_4^+ - N und PO_4^{3-} - P (N:P) für die verschiedenen Versuchsbedingungen bei den Experimenten mit Neomysis integer. Bei den bei 20 °C durchgeführten Experimenten wurden die Geschlechter nicht unterschieden, die Werte wurden daher ebensowenig wie die in Klammern angegebenen Werte in die Berechnung der Mittelwerte einbezogen (nach Weisse & Rudstam, Manuskript).

	6 °C	8 °C	11 °C	12 °C	16 °C	20 °C	Mittelw.
<u>O:N</u>							
♂♂ ungeh.	14,5	29,0	33,3	(50,5)	22,1		24,7
♂♂ gehungert	26,8	-	42,3	-	31,4		33,5
♀♀ ungeh.	25,0	22,2	22,5	(53,0)	19,6	16,2	22,3
♀♀ gehungert	37,4	-	26,4	-	24,0		29,3
<u>O:P</u>							
♂♂ ungeh.	264	152	320	234	327		260
♂♂ gehungert	696	-	313	-	(1613)		505
♀♀ ungeh.	520	138	418	336	233	245	329
♀♀ gehungert	630	-	289	-	(1268)		459
<u>N:P</u>							
♂♂ ungeh.	18,2	5,2	9,6	4,6	14,8		10,5
♂♂ gehungert	26,0	-	7,4	-	(51,5)		16,7
♀♀ ungeh.	20,8	6,2	18,5	6,3	11,9	15,1	12,7
♀♀ gehungert	16,8	-	10,9	-	(52,9)		13,9

4. Diskussion

Bei der Analyse des Jahresganges der Respiration und der Nährsalzumsetzungen des Netzplanktons auf der Station Boknis Eck in der Kieler Bucht wurde deutlich, daß die jahreszeitlich stark variierenden Bestände des Phyto- und des Zooplanktons den größten Einfluß auf die Stoffwechselaktivität der natürlichen Planktonpopulationen ausübten. Daher soll nach einer einführenden methodenkritischen Betrachtung zunächst die saisonale Entwicklung der Biomassen des Phytoplanktons und des Zooplanktons und ihre Verteilung auf die untersuchten Größenklassen betrachtet und mit den Ergebnissen früherer Autoren verglichen werden. Anschließend werden die Respiration und die Nährsalzumsetzungen des Mikro- und Mesoplanktons erörtert. Dabei soll die Frage beantwortet werden, inwieweit sich die strukturellen und funktionalen Aspekte, die sich aus den Jahresgängen der Biomasse und der Stoffwechselaktivität des größenfraktionierten Zooplanktons ableiten lassen, einander entsprechen. Danach werden die Ergebnisse der Laborexperimente und ihre Übertragbarkeit auf die natürlichen Mischpopulationen diskutiert.

Im zweiten Teil der Diskussion werden die Sommersituationen in der westlichen Ostsee (Boknis Eck) und in der zentralen Ostsee (Askö) hinsichtlich der Bestände und Umsatzprozesse des Zooplanktons miteinander verglichen. Dabei wird der entlang des Himmerfjärdfjordes gemessene Gradient der Stoffwechselaktivität des Netzplanktons mit in die Betrachtung einbezogen, da hier in einem kleinräumigen Gebiet ähnliche Unterschiede in der Biomasse, der Produktion und der Stoffwechselaktivität vorliegen wie im Großen zwischen der westlichen und der zentralen Ostsee.

4.1 Zur Problematik der Probennahme und der Berechnung von Jahresgängen

Es ist allgemein bekannt, daß Planktonorganismen sehr unterschiedlicher Größe nicht alle gleichermaßen gut mit einem Fanggerät erfaßt werden können. Während z.B. Ciliaten nur mit Wasserschöpfern quantitativ erfaßt werden können (z.B. Smetacek 1981), wird die Biomasse größerer und damit weniger häufigerer Plankter besser mit Planktonnetzen verschiedener Maschenweite ermittelt (Unesco 1968). Werden jedoch unterschiedliche Fanggeräte eingesetzt, sind die Fangbedingungen für die verschiedenen Größenklassen vor allem durch den unterschiedlichen Zeitpunkt der Probenahme und unterschiedliche Volumina der durchfischten Wassersäule ungleich.

Sollen die Organismen nach dem Fang für physiologische Versuche verwendet werden, ist jedoch im besonderen darauf zu achten, daß die Startbedingungen für alle Individuen zumindest annähernd gleich sind. Dies ist nur dadurch zu erreichen, daß alle Versuchstiere simultan gefangen und auch nach der Probennahme so weit wie möglich gleich behandelt werden. Aus diesem Grund beschränkt sich die vorliegende Arbeit auf die Erfassung des Mikro- und Mesozooplanktons in einem Größenbereich von ca. 20 - 2000 μm . Der verwendete Netztyp ist als Kompromiß zu betrachten, der vor allem die Gleichbehandlung der Versuchstiere garantieren sollte. Das relativ kleine Apstein-Netz wurde gewählt, weil es (1) im Vergleich zu größeren Netzen schonender fängt, (2) bei früheren Biomasseuntersuchungen im gleichen Untersuchungsgebiet ebenfalls Apstein-Netze verwendet wurden (Hillebrandt 1972, Martens 1975) und (3) das Netz mit einem Schließmechanismus ausgerüstet ist, der das Abfischen der Wassersäule in unterschiedlichen Tiefenstufen ermöglicht. Die Tatsache, daß die von Hillebrandt (1972) und Martens (1975) benutzten Apstein-Netze der Maschenweiten 55 μm , 100 μm und 300 μm sehr ähnliche Ergebnisse für die Abundanzen der häufigeren Zooplanktonarten der Kieler Bucht lieferten (s. Kap. 4.2), wie sie in der vorliegenden Studie mit dem 20 μm - Netz ermittelt wurden, ist noch kein Beweis für eine identische Filtrationseffizienz der verschiedenen Apstein-Netze, da die Zooplanktonbestände in der Kieler Bucht von Jahr zu Jahr schwanken können. Allerdings sind die jährlichen Fluktuationen der Zooplanktonpopulationen vergleichsweise gering. So ist die Höhe des frühlommerlichen Copepodenmaximums in der Kieler Bucht - wahrscheinlich unabhängig vom Nahrungsangebot - jedes Jahr in etwa gleich (Smetacek 1985). Es ist daher offenbar, daß zumindest die Größenordnung der Fängigkeit der genannten unterschiedlichen Netztypen die gleiche ist. Hierfür spricht auch ein Vergleich der mit dem 20 μm - Apstein-Netz ermittelten Abundanzen mit 20 Zooplanktonnetzfangen, die in den Jahren 1979 bis 1982 auf der Station Boknis Eck vom Institut für Meereskunde im Rahmen des Ostsee-Monitoring-Programms ((Interim) Baltic Marine Environment Protection Commission 1979) mit einem WP-2 - Netz der Maschenweite 100 μm genommen und vom Autor ausgewertet worden waren (unveröffentl.). Für die häufigsten Copepodenarten, Pseudocalanus elongatus, Paracalanus parvus, Oithona similis, Acartia spp. sowie die Copepodennauplien entsprechen die mit dem Apstein-Netz ermittelten den mit dem WP-2 - Netz gemessenen Werten im Rahmen der Schwankungen während der vierjährigen Untersuchungsperiode von 1979 bis 1982.

Während das quantitative Erfassen des Mikro- und Mesozooplanktons im mittleren Größenbereich (ca. 100 - 1000 μm), in dem die Copepoden im Jahresdurchschnitt zu über zwei Dritteln die Biomasse dominieren (Kap. 3.1.2), daher gesichert erscheint, ist im unteren und oberen Bereich eine Unterschätzung des tatsächlich vorhandenen Zooplanktonbestandes wahrscheinlich. Smetacek (1981) wies durch einen Vergleich von mit Wasserschöpfnern genommenen und nach der Utermöhl-Technik (Utermöhl 1958) analysierten Proben mit Netzfängen (Kraneis 1974) für die Ciliaten der Kieler Bucht nach, daß die Biomasse der Protozoen, vor allem der nicht-loricaten Ciliaten mit Netzfängen erheblich unterschätzt wird. Kleinere, schlankere Organismen wie Ciliaten, Rotatorien und bestimmte Copepodennauplien (Temora longicornis, Centropages hamatus u.ä.) können die Maschen der feinen Planktonnetze offenbar aktiv oder infolge des Staudruckes passiv passieren. Eine Unterschätzung der Biomasse ist auch für die größeren Arten des Mesozooplanktons, die teilweise auch schon zum Makrozooplankton zu zählen sind (> 2000 μm , Sieburth et al. 1978), wie Chaetognathen, Medusen, Ctenophoren und große Copepodenarten (Calanus finmarchicus), wahrscheinlich, da diese Arten sich über kurze Strecken durch rasche Fluchtbewegungen fortbewegen und somit dem langsam gezogenen Planktonnetz ausweichen können. Dieses Verhalten ist als "net avoidance" bekannt (Clutter & Anraku 1968). So wurden mit dem WP-2 - Netz in den Jahren 1979 bis 1982 in jedem Jahr im Frühling über 40000 Polychaetenlarven/ m^2 bei Boknis Eck gefangen, während der Maximalwert in dem mit dem 20 μm - Apstein-Netz aufgenommenen Jahresgang 1983/84 bei 25700 Polychaetenlarven/ m^2 lag. Der Fehler, der durch die Unterschätzung der kleinsten und der größten Zooplankter für den Jahresmittelwert entsteht, dürfte dennoch relativ gering sein, da sowohl die Ciliaten als auch die Chaetognathen, planktischen Coelenteraten und Calanus finmarchicus in ihrem Auftreten in der Kieler Bucht jahreszeitlich beschränkt sind (Hillebrandt 1972, Lenz 1973, Martens 1975, Schnack 1975, Schneider 1981, Smetacek 1981).

Neben dem Fehler, der durch die Fangmethodik entsteht, können auch ungünstig gewählte Zeitpunkte und Zeitintervalle der Probennahme die Quantifizierung der Zooplanktonbiomasse und der Stoffwechselraten auf der Jahresbasis beeinträchtigen. Der saisonal verschiedenen Dynamik der Planktonentwicklung wurde in dieser Untersuchung durch unterschiedliche Probennahmeintervalle versucht Rechnung zu tragen. Leider standen in den Sommermonaten aus technischen Gründen nicht genügend Schiffstermine zur

Verfügung, um die Tagesperiodik der Stoffwechselaktivität der natürlichen Planktonpopulationen bei Boknis Eck zu untersuchen. Diurnale Rhythmen in der Stoffwechselaktivität der Plankter könnten die berechneten Jahressummen erheblich beeinflussen, wenn die Tageszeit, bei der die Versuche durchgeführt wurden, nicht repräsentativ für den ganzen Tag ist. Bei den Respirationmessungen waren die Ergebnisse der sechs im Tag/Nacht-Rhythmus durchgeführten Versuchsserien im Frühjahr, Herbst und Winter am Tage im Durchschnitt um etwa ein Drittel höher als nachts. Martens (unveröffentl. Manuskript) fand an natürlichen Mesozooplanktonpopulationen aus der Nordsee saisonale Schwankungen des tagesperiodischen Respirationmaximums. Im Winter wurde das Maximum der Respirationsaktivität um die Mittagszeit erreicht, im Frühjahr und Herbst war es in die frühen Morgenstunden verschoben. In den Sommermonaten konnte Martens keine tagesperiodischen Fluktuationen der Zooplanktonrespiration nachweisen. Auch Baars & Oosterhuis (1984) fanden an Copepodenpopulationen der Nordsee diurnale Rhythmen der Stoffwechselaktivität im Mai und September, nicht jedoch im Juli. Sollte es auch für die Ostseepopulationen zutreffen, daß im Sommer keine diurnalen Rhythmen auftreten, würde der durch die Nichtberücksichtigung der Tagesperiodizität der Stoffwechselaktivität bei der Berechnung der Jahressummen der Respiration und Exkretion entstehende Fehler erheblich geringer als die in Kap. 3.1.7 angegebenen 16 % sein. In jedem Fall sollten sowohl diurnale als auch saisonale Fluktuationen der Stoffwechselaktivität an natürlichen Zooplanktonpopulationen weiter untersucht werden, weil gerade hierdurch physiologische Anpassungen der Tiere an die Nutzung der Nahrungsressourcen sowie ontogenetische Stoffwechselumstellungen, z.B. während der Fortpflanzungsperiode, deutlich werden.

Da der durch die diurnalen Aktivitätsschwankungen entstehende Fehler bei der Berechnung der Jahressummen der Respiration und Exkretion relativ gering ist und die wesentlichen Ereignisse in der Entwicklung der Planktonpopulationen bei Boknis Eck, insbesondere das Entstehen der Frühjahrs- und Herbstblüten des Phytoplanktons sowie der allmähliche Aufbau der Zooplanktonbestände im Frühsommer, durch die unterschiedlichen Probennahmeintervalle verfolgt werden konnten, kann davon ausgegangen werden, daß die Jahressummen und Jahresmittelwerte - abgesehen von dem oben diskutierten, durch die Fangmethodik unvermeidbar entstehenden Fehler - ein realistisches Bild von den Stoffwechselprozessen liefern. Es ist jedoch nicht das primäre Ziel dieser Arbeit, Jahresbilanzen für die Stoffwechselaktivität des Zooplank-

tons zu erstellen. Dies ist auch, zumindest bei der Exkretion, weitgehend sinnlos, da das pelagische System in der Kieler Bucht in saisonal sich ändernden Systemzuständen vorliegt (Smetacek et al. 1984, Smetacek 1985) und daher die relative Bedeutung der Nährsalzexkretion durch das Zooplankton im Jahreszyklus stark variiert. Hierauf wird im Kap. 4.4 noch näher eingegangen werden. Jahressummen und Jahresmittelwerte sind jedoch sinnvoll, um die Größenstruktur der Biomasse und der Stoffwechselaktivität des Zooplanktons miteinander zu vergleichen, was eines der Hauptanliegen dieser Untersuchung ist. Zudem muß die im Laufe eines Jahres vom Zooplankton veratmete Menge an organischer Substanz in einem realistischen Verhältnis zu der durch die Primärproduktion der Algen erzeugten organischen Substanz sowie zur Höhe der Sekundärproduktion stehen. Der Vergleich mit diesen in früheren Untersuchungen in der Kieler Bucht (v. Bodungen 1975, Martens 1975) ermittelten Daten gestattet daher eine Beurteilung der Zuverlässigkeit der hier beschriebenen Methodik.

4.2 Die Biomassen des Phytoplanktons und des Zooplanktons auf der Station Boknis Eck

Der im Untersuchungszeitraum gemessene Chlorophyll a - Gehalt als Maß für die Phytoplanktonbiomasse ordnet sich sowohl in den Konzentrationen als auch in der jahreszeitlichen Variabilität gut in die in einer Langzeitstudie von 1960 bis 1975 erhaltenen Werte ein (Krey et al. 1978, Babenerd 1980, Lenz 1981). Die Entwicklung des Chlorophyll a - Gehaltes im Verlauf des Untersuchungsjahres kann daher als typisch für die Kieler Bucht bezeichnet werden. Die Ergebnisse werden zudem durch eine von September bis Dezember 1983 gleichzeitig auf der Untersuchungsstation durchgeführte Studie mit einwöchigem Probennahmeabstand bestätigt (Passow 1985). Das Maximum der Chlorophyll a - Konzentration wurde von Passow (1985) am 28.11.1983 mit $10,0 \text{ mg Chl. a m}^{-3}$ in 5 m bzw. $10,8 \text{ mg Chl. a m}^{-3}$ in 25 m Wassertiefe gemessen, während die Meßwerte bei der vorausgegangenen (21.11.) bzw. nächstfolgenden Probennahme (5.12.) deutlich geringer waren. Es kann daher davon ausgegangen werden, daß die Herbstblüte 1983 mit dem am 24. November gemessenen Höchstwert ($11,7 \text{ mg Chl. a m}^{-3}$ in 5 m Tiefe) repräsentativ erfaßt wurde. Das gleiche gilt für die Frühjahrsblüte 1984, da hier die Probennahmefrequenz mit 10 Untersuchungstagen zwischen dem 9. Februar und dem 24. April relativ hoch war.

Der jahreszeitlich stark schwankende Anteil des Nanophytoplanktons ($< 20 \mu\text{m}$) am Gesamtphytoplankton ist für neritische Gebiete in den gemäßigten Klimazonen typisch. In den Sommermonaten besteht generell über die Hälfte, teilweise sogar über 90 %, des Phytoplanktons aus Nanoplanktern (Yentsch & Ryther 1959, Gilmartin 1964, Anderson 1965, Durbin et al. 1975, Bruno et al. 1983, Moigis 1983, Sellner 1983). Das gilt sowohl für den Chlorophyll a - Gehalt als auch für die Primärproduktion. Bruno et al. (1983) berichten, daß in der Peconic Bay, Long Island, von Mai bis September 88,5 % der Primärproduktion und 88,1 % des Chlorophyllgehaltes auf das Nanophytoplankton entfielen, während von Dezember bis März zur Zeit der winterlichen Diatomeenblüte 68,9 % der Primärproduktion bzw. 66,4 % der Biomasse vom Netzphytoplankton ($> 20 \mu\text{m}$) gebildet wurden. In dem Gebiet um Askö im küstennahen Bereich der zentralen Ostsee variierten die Anteile des Phytoplanktons $> 10 \mu\text{m}$ an der Primärproduktion zwischen 62 - 66 % im Frühjahr, 16 - 21 % im Sommer und 22 - 42 % im Herbst (Larsson & Hagström 1982). Moigis (1983) fand in der Kieler Förde im Frühjahr einen Nanoplanktonanteil von 34,1 % am Chlorophyll a - Gehalt und 57,6 % an der Primärproduktion. Im Sommer dominierte das Nanophytoplankton sowohl die Chlorophyll-Biomasse (zu 58 %) als auch die Primärproduktion (zu 80 %). Während der Herbstblüte überwog wie im Frühjahr das Netzplankton, der Anteil des Nanophytoplanktons sank auf 19,3 % am Chlorophyllgehalt bzw. 39,9 % an der Primärproduktion. Obwohl die absoluten Konzentrationen in der Kieler Förde erheblich höher sind als in der Kieler Bucht (Lenz 1977, Probst 1977, Stienen, im Druck), entspricht die von Moigis gemessene jahreszeitliche Variation des Nanophytoplanktonanteils am Chlorophyllgehalt genau dem im Kap. 3.1.2 für Boknis Eck beschriebenen Muster. Nur während der Frühjahrs- und Herbstblüten dominiert das größere Netzplankton und übt einen großen Einfluß auch auf die gemessene Stoffwechselaktivität der Planktonorganismen $> 20 \mu\text{m}$ aus.

Innerhalb des Netzplanktons sind im Jahresdurchschnitt über 90 % der Chlorophyll a - Konzentration im Mikrophytoplankton ($20 - 200 \mu\text{m}$) enthalten. Der Beitrag der Algenzellen bzw. Algenketten $> 500 \mu\text{m}$ zur gesamten Phytoplanktonbiomasse ist insgesamt vernachlässigbar klein. Da jedoch auch die Zooplanktonbiomasse in diesem Größenbereich vergleichsweise gering ist, speziell oberhalb von $1000 \mu\text{m}$, muß die Phytoplanktonbiomasse auch in der größten Fraktion bei der Interpretation der Stoffwechselfmessungen des Netzplanktons berücksichtigt werden.

Die relativen saisonalen Schwankungen der Zooplanktonbiomasse ähneln denen

des Phytoplanktons. In der Oberschicht war der am 4. August 1983 gemessene Maximalwert von $161,3 \text{ mg TG m}^{-3}$ 60 mal so hoch wie der niedrigste Wert ($2,7 \text{ mg TG m}^{-3}$ am 5. April 1984). Im Tiefenwasser war die jahreszeitliche Variation mit dem Faktor 13 zwischen dem höchsten ($75,0 \text{ mg TG m}^{-3}$ am 4.8.1983) und dem niedrigsten ($5,8 \text{ mg TG m}^{-3}$ am 8.3.1984) Trockengewicht geringer. Hillebrandt (1972) fand ebenfalls starke jahreszeitliche Schwankungen des Zooplanktontrockengewichts auf der Station Boknis Eck. Sein für die Wassersäule gemittelter Höchstwert übertraf das minimale Trockengewicht um das 15fache. Hillebrandts im Untersuchungsjahr 1966/67 ermittelter Jahresdurchschnittswert von $1,4 \text{ g TG m}^{-2}$ für das mit Apstein-Netzen der Maschenweite $55 \mu\text{m}$ und $300 \mu\text{m}$ gefangene Zooplankton ist nur unwesentlich höher als die in der vorliegenden Untersuchung berechneten $1,2 \text{ g TG m}^{-2}$. Mittelt man - wie es Hillebrandt getan hat - die Ergebnisse der einzelnen Untersuchungstage ohne die unterschiedlichen Zeitabstände zwischen den einzelnen Probennahmen zu berücksichtigen, kommt man ebenfalls auf $1,4 \text{ g TG m}^{-2}$ im Jahresdurchschnitt. Auch Martens (1975) erhielt mit der gleichen Fangmethode (Apstein-Netze mit $100 \mu\text{m}$ und $300 \mu\text{m}$ Maschenweite) für die dominierenden Copepodenarten bei Boknis Eck sehr ähnliche Biomassewerte.

In welchem Verhältnis stehen nun die Biomassen des Phytoplanktons und des Zooplanktons zueinander? Diese Frage ist für die Kieler Bucht umstritten. Lohmann (1908) ermittelte, daß die durchschnittliche Biomasse des Zooplanktons - gemessen als Plasmavolumen - etwa 80 % der Phytoplanktonbiomasse beträgt. Smetacek (1981) hingegen berechnete, daß die Biomasse des Phytoplanktons - ausgedrückt in Kohlenstoffeinheiten - in allen Jahreszeiten die des Zooplanktons um ein Mehrfaches übertrifft. Lenz (1974) schließlich fand ein im Mittel höheres Zooplankton- als Phytoplanktontrockengewicht. Dabei bestimmte er jedoch nur den organischen Seston Gehalt in seinen mit einer Pumpentechnik genommenen Proben durch direkte Messungen, während der Phytoplankton- bzw. Zooplanktonanteil über diverse Umrechnungsfaktoren geschätzt wurde. Nimmt man die von Lenz (1974) angegebenen Umrechnungsfaktoren zwischen Chlorophyll a - Gehalt und organischer Substanz ($OS = \text{Chl.}_a \times 80$) sowie zwischen organischer Substanz und Trockengewicht ($OS = 0,8 \times \text{TG}$) an, so ergibt sich aus der durchschnittlichen Chlorophyll-Konzentration von $92,8 \text{ mg Chl.}_a \text{ m}^{-2}$ ein Phytoplanktontrockengewicht von $9,3 \text{ g m}^{-2}$. Der Anteil des Netzplanktons ($> 20 \mu\text{m}$) beträgt $63,5 \text{ mg Chl.}_a \text{ m}^{-2}$ bzw. $6,4 \text{ g TG m}^{-2}$, d. s. 68 % der gesamten Phytoplanktonbiomasse. Innerhalb des Netzplanktons stehen die Biomassen des Phyto- und des Zooplanktons

damit in einem Verhältnis von 5,3:1 (6,4 : 1,2 g TG m⁻²) im Jahresdurchschnitt. Diese Relation stimmt in etwa mit dem von Smetacek (1981) angegebenen Verhältnis zwischen dem gesamten Phyto- und Zooplankton in der Kieler Bucht überein. Es soll hier jedoch darauf hingewiesen werden, daß derartige Umrechnungsfaktoren starken Schwankungen unterworfen sind und nur einen sehr groben Eindruck von den tatsächlichen Verhältnissen vermitteln können (Banse 1977, Smetacek 1985).

4.3 Die Stoffwechselaktivität des Netzplanktons bei Boknis Eck

Die Messung der Stoffwechselraten eines Organismus oder einer natürlichen Mischpopulation ist in hohem Maße abhängig von den verwendeten Methoden. Dabei sind es weniger die Meßmethoden an sich - z.B. die Winkler-Methode zur Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs - als vielmehr die Behandlung der Versuchstiere vor und während des Versuches, die das erhaltene Ergebnis wesentlich beeinflussen. Die wichtigsten methodischen Einflußgrößen bei Respirations- und Exkretionsexperimenten sind die Zeitdauer zwischen dem Fang und dem Beginn des Experimentes, die Dauer des Experimentes, die Versuchstemperatur, der Ernährungszustand der Versuchstiere und das Lichtklima (Hell-/Dunkelinkubation) während des Versuches (Marshall 1973, Omori & Ikeda 1984, Ikeda 1985). Ikeda (1985) weist darauf hin, daß einige dieser Einflußgrößen, wie z.B. der Ernährungszustand der Versuchstiere, in Experimenten mit natürlichen Mischpopulationen prinzipiell nicht standardisiert werden können. Da die von den verschiedenen Autoren verwendeten Methoden erheblich voneinander abweichen, können die eigenen Ergebnisse sinnvollerweise nur dann mit Literaturwerten verglichen werden, wenn die gewählte Versuchsmethodik identisch ist. Aus diesem Grunde wurde bei der Berechnung der Zooplanktonrespiration und -exkretion der Mischpopulationen in der Ostsee auf die umfangreichen Daten von Ikeda (1985) zurückgegriffen. Die Akklimationszeit vor Beginn der Versuche, die Versuchsdauer, die Art der Inkubation (Dunkelinkubation, Größe der Versuchsflaschen) und die verwendeten Meßmethoden waren in der vorliegenden Studie weitgehend mit den von Ikeda (1985) angegebenen Methoden identisch.

Die Übereinstimmung zwischen den eigenen Ergebnissen für die Arten des sommerlichen Zooplanktons in der Ostsee mit den von Ikedas Gleichungen für die entsprechenden Temperaturen vorhergesagten Werten war für die Respiration und Ammoniumexkretion unter Berücksichtigung der biologischen Variabilität des Untersuchungsmaterials so gut (Tab. 23), daß eine Übertragung auf die

natürlichen Mischpopulationen bei Boknis Eck sinnvoll erschien. Für die Berechnung der Stoffwechselraten nach Ikeda (1985) wurde hierbei eine mittlere Temperatur von 17 °C angenommen, während die Tab. 23 zugrunde liegenden eigenen Versuche in einem Temperaturbereich von zwischen 15,2 °C und 19,0 °C durchgeführt wurden.

Tab. 23. Vergleich der nach Ikeda (1985) und den eigenen Laborversuchen mit Ostseezooplanktonarten berechneten Respiations- und Exkretionsraten (Resp. in nl O₂ ind.⁻¹ h⁻¹, NH₄⁺ - und PO₄³⁻ - Exkretion in µM ind.⁻¹ h⁻¹)

TG (µg ind. ⁻¹)	Respiration		NH ₄ ⁺ - Exkr.		PO ₄ ³⁻ - Exkr.	
	Ikeda	Weisse	Ikeda	Weisse	Ikeda	Weisse
0,1	1,3	2,2	8,5	10,1	0,4	0,7
1	7,7	9,6	49,1	48,1	2,7	3,6
5	27,4	26,7	167,3	142,8	9,9	11,1
10	47,4	41,6	283,7	228,1	17,2	18,1
20	81,8	64,8	480,9	364,4	29,8	29,4

Im Falle der Phosphatexkretion ergaben die eigenen Versuche im Größenbereich zwischen 0,1 und 10 µg TG ind.⁻¹ im Durchschnitt um 25 % höhere Ergebnisse. Deshalb wurde die nach Ikeda (1985) berechnete Phosphatexkretion des Zooplanktons bei Boknis Eck mit dem Faktor 1,25 multipliziert. Die Ikeda - Gleichungen wurden für die Berechnung der Respiration und Exkretion des Zooplanktons in der Ostsee verwendet, weil sie (1) den Temperatureffekt berücksichtigen und (2) für eine größere Anzahl von Zooplanktonarten und einen umfassenderen Größenbereich ermittelt wurden als es in den eigenen Laborversuchen der Fall war.

Die einzige Studie, die in ihrem Umfang den Arbeiten von Ikeda (1970, 1974, 1977, 1985) vergleichbar ist, ist die Untersuchung von Ivleva (1980). Da Ivleva jedoch nur die Respiration der Zooplankter in Abhängigkeit von Körpermasse und Umgebungstemperatur untersuchte, während die Exkretion nicht gemessen wurde, und zudem die verwendeten Methoden von den in der vorliegenden Arbeit benutzten abwichen, wurden Ivleva's Daten nicht zur Berechnung der Respiration des Zooplanktons in der Ostsee herangezogen.

Wie die Verteilung der Biomasse so zeigte auch die Respiration des Netzplanktons die Dominanz der ersten beiden Größenklassen. Über drei Viertel

der Gesamtrespiration wurden im Jahresdurchschnitt vom Plankton zwischen 20 und 500 μm geleistet. Die zweite Fraktion (200 - 500 μm) hatte dabei mit 44 % einen größeren Anteil als das Mikroplankton mit 34 %. Die Rangfolge der einzelnen Größenklassen bei der Respiration entspricht der Verteilung der Zooplanktonbiomasse (vgl. Tab. 3). Zwei Faktoren bewirken jedoch, daß der Anteil des Mikroplanktons an der Gesamtrespiration größer und der der 200 - 500 μm Fraktion kleiner ist als am Zooplanktonrockengewicht: (1) konzentriert sich der Einfluß des Phytoplanktons auf die Gesamtrespiration auf die Mikroplanktonfraktion und (2) haben die kleineren Zooplankter eine höhere gewichtsspezifische Respiration als die größeren. Dadurch erhöht sich der Anteil des Mikrozooplanktons von 20 % am Trockengewicht auf 30 % an der Zooplanktonrespiration (vgl. Tab. 9), während sich der Anteil der "Copepodenfraktion" von 64 % auf 53 % vermindert. Würde man daher aus der Verteilung der Biomasse direkt mit auf die Atmungsaktivität schließen, betrüge der Fehler bei den kleinsten und größten Planktern mindestens 50 %. Für die Copepoden, die im mittleren Größenbereich dominieren, wäre der Fehler allerdings kleiner (ca. 15 - 25 %).

Da die Ammonium- und anorganische Phosphatexkretion des Mikro- und Mesozooplanktons bei Boknis Eck auf der Basis der gleichen Trockengewichts- und in situ - Temperaturdaten berechnet wurden und sich die Exponenten der Gl.(1) bis (3) nicht signifikant voneinander unterscheiden, muß die Größenverteilung der berechneten Exkretion der der Respiration weitgehend entsprechen. Es wurde daher darauf verzichtet, auch die NH_4^+ - und PO_4^{3-} - Exkretion in ihrer prozentualen Verteilung in den einzelnen Größenklassen darzustellen. Die allometrischen Beziehungen zwischen der Körpermasse und den Stoffwechselprozessen, die den Ikeda - Gleichungen (Gl. 1 - 3) zugrunde liegen, konnten in den eigenen Laborexperimenten bestätigt werden. Auch innerhalb des untersuchten Größenbereichs im Mikro- und Mesozooplankton der Ostsee war die Abnahme des gewichtsspezifischen Stoffwechsels eindeutig. Die ermittelten Exponenten für die Respirations-, Ammonium- und Phosphatexkretionsraten unterschieden sich nicht signifikant voneinander. Banse (1982) wies darauf hin, daß dies prinzipiell zu erwarten ist, da sich Planktonorganismen von unterschiedlicher Körpergröße in ihrer chemischen Zusammensetzung im allgemeinen nicht unterscheiden.

Die Experimente mit Neomysis integer bestätigten, daß die Respirations- und Exkretionsraten neben der Körpermasse der Versuchstiere vor allem von der Versuchstemperatur abhängen. Die für N. integer ermittelten Q_{10} -Werte

zwischen 1,4 und 2,7 liegen in dem in der Literatur am häufigsten für eine Vielzahl von unterschiedlichen Planktonarten genannten Bereich von ca. 1,5 bis 3,0 (Literaturübersicht bei Raymont 1983). Auch die spezifische Respiration und Nährsalzaufnahme der natürlichen Phytoplanktonpopulationen bei Boknis Eck wurde durch eine Temperaturerhöhung um 10 °C um das 1,5- bis 2,6fache beschleunigt (Kap. 3.1.6). Ivleva (1980) fand in ihrer umfangreichen Untersuchung Q_{10} -Werte zwischen 2,07 und 2,70 für die Abhängigkeit der Respiration von der Wassertemperatur. Demgegenüber erscheinen die von Ikeda (1985) angegebenen Q_{10} -Werte von 1,33 bis 1,67 für die Respiration und Exkretion des Zooplanktons relativ niedrig. Würde Ikeda's Q_{10} -Wert für die Beziehung zwischen Körpertrockengewicht und Respiration von 1,63 durch den von Ivleva (1980) für die gleiche Beziehung in dem Temperaturbereich zwischen 0 °C und 20 °C ermittelten Q_{10} -Wert von 2,3 ersetzt werden, variierte die gewichtsspezifische Respiration des Zooplanktons in der westlichen Ostsee im Jahresverlauf maximal etwa um das fünffache, während sie nach Ikeda (1985) etwa um das dreieinhalbfache im Sommer höher ist als im Winter.

Gegenüber dem Temperatureffekt hatten die anderen Variablen nur einen geringen Einfluß auf die gewichtsspezifischen Stoffwechselraten von Neomysis integer. Das Geschlecht spielte nur indirekt durch die für viele Zooplanktonarten charakteristischen Größenunterschiede zwischen den Männchen und Weibchen eine Rolle. Auch wenn es bei manchen Arten - wie zum Beispiel von Butler et al. (1970) für Calanus finmarchicus und von Simmons & Knight (1975) für Neomysis intermedia angenommen - geschlechtsspezifische Stoffwechselunterschiede gibt, sind diese doch im Vergleich zu den übrigen Einflußgrößen unbedeutend bzw. auf die kurze Reproduktionsphase beschränkt. Auch die Variation der Inkubationszeit zwischen 3 und 25 h hatte keinen signifikanten Einfluß auf die Respirations- und Exkretionsraten der untersuchten Zooplanktonarten. Es erscheint daher der Schluß zulässig, daß kurzzeitige Stoffwechselexperimente mit natürlichen Planktonpopulationen, wie sie in dieser Arbeit vorgestellt wurden, vor allem die Körpermasse der Versuchstiere sowie die Temperatur berücksichtigen müssen. Das Entwicklungsstadium, das Geschlecht und der Ernährungszustand der Versuchstiere tragen in einem weitaus geringeren Maße zur Variabilität der physiologischen Raten bei.

Die Laborversuche zeigten aber auch, daß einzelne Arten erheblich von der für die jeweiligen Körpergröße charakteristischen Respirations- und

Exkretionsrate abweichen können. So haben die Planula - Larven der Ohrenqualle Aurelia aurita einen geringeren gewichtsspezifischen Stoffwechsel, als es nach den für Rotatorien, Cladoceren und Copepoden ermittelten Regressionsgleichungen zu erwarten ist. Im Falle der Planulae ist die Erklärung darin zu sehen, daß die Larven im Vergleich zu dem übrigen Mikro- und Mesozooplankton träge sind und auch keine feste Nahrung zu sich nehmen. Bosmina coregoni maritima hatte in den Experimenten - wie es der Erwartung entspricht - höhere spezifische Respirationsraten als die etwa doppelt so schweren Acartia - Copepoden. Die spezifischen Exkretionsraten von Bosmina waren jedoch erheblich niedriger als die von Acartia und auch niedriger als die der nahe verwandten Art Podon leuckarti, ohne daß die Ursachen hierfür offenbar sind. Diese beiden Beispiele sollen davor warnen, ohne Vorkenntnisse über die Physiologie und das Verhalten einer Art allein aufgrund der Körpermasse auf die Stoffwechselraten dieser Art zu schließen. Dieser Ansatz ist zwar für Mischpopulationen sinnvoll, da sich im Mittel aktivere und passivere, nach oben und unten vom Durchschnitt abweichende Individuen und Arten ausgleichen werden, kann aber im Einzelfall zu einer Fehleinschätzung der Stoffwechselraten um mehrere 100 % führen.

4.4 Die ökologische Bedeutung der Respiration und Exkretion des Mikro- und Mesozooplanktons in der Ostsee

Integriert über das Untersuchungsjahr 1983/84 wurde auf der Station Boknis Eck in der Kieler Bucht für das gesamte Netzplankton eine Respiration von $48,7 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ berechnet. Dieser Wert steht in einem realistischen Verhältnis zu den in der Kieler Bucht gemessenen Primärproduktionsraten. Von Bodungen (1975) ermittelte im Untersuchungsjahr 1973/74 auf der Station Boknis Eck eine Primärproduktion von $158 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$. Smetacek et al. (1984) schätzen, daß die Primärproduktion in der Kieler Bucht zwischen 125 und $175 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ liegt. Elmgren (1984) gibt für die gesamte Ostsee eine durchschnittliche Primärproduktion von $134 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ an. Vom Netzplankton wird also etwa ein Drittel der Jahresprimärproduktion veratmet. Berücksichtigt man, daß das Nanoplankton und das Makroplankton in der vorliegenden Arbeit nicht erfaßt wurden, sollte insgesamt über die Hälfte der von den Algen produzierten organischen Substanz durch den Bau- und Betriebsstoffwechsel der Planktonorganismen in der Kieler Bucht verbraucht werden. Innerhalb des Zooplanktons kann die Summe der Respiration in Höhe

von $20,9 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ mit der von Martens (1975) für einen ähnlichen Größenbereich ($> 35 \mu\text{m}$) berechneten Sekundärproduktion verglichen werden. Martens gibt die Sekundärproduktion auf der Station Boknis Eck mit $23,7 - 56,7 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ bei einem Mittel von $40,2 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ an. Hinzu kommen noch $4,3 - 7,2 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ für die Tertiärproduktion der carnivoren Zooplankter. Produktion und Respiration stünden damit in einem Verhältnis von etwa 2:1. Dieses Verhältnis erscheint jedoch unrealistisch. Eine Reihe von vorwiegend im Labor durchgeführten Experimenten mit sehr unterschiedlichen Zooplanktonarten haben ergeben, daß von der assimilierten Nahrung in der Regel ein höherer Anteil auf die Respiration als auf die Produktion verwendet wird (Lasker 1960 & 1966, Conover 1964, Petipa 1966, Clutter & Theilacker 1971, Pilarska 1977, Reeve & Walter 1978, Fernández 1979, Dagg et al. 1982 u.a.). Parsons et al. (1984) schreiben, daß generell zwischen 40 und 85 % der assimilierten Nahrung für den Metabolismus gegenüber 25 bis 55 % für die Produktion aufgewendet werden. Valiela (1984) nennt als entsprechende Werte 40 bis 80 % für die Respiration und 0 bis 30 % für die Produktion. Die von Martens (1975) berechnete Sekundär- und Tertiärproduktion erscheint auch im Vergleich zu der von Bodungen (1975) gemessenen Primärproduktion zu hoch, da die ökologische Effizienz zwischen Primär- und Sekundärproduzenten 15 - 36 % (im Mittel 25,3 %) betragen würde (Martens 1975). In der zentralen Ostsee beträgt die Sekundärproduktion etwa 9 - 19 % der Primärproduktion (Hernroth & Ackefors 1977, Ackefors et al. 1978, Elmgren 1984). Nimmt man daher einen niedrigen Wert von 10 % und einen hohen Wert von 20 % für die ökologische Effizienz an, sollte die Sekundärproduktion in der Kieler Bucht zwischen $12,5$ und $35 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ liegen. Der Mittelwert von $18,8 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ist nicht einmal halb so hoch wie der von Martens (1975) berechnete Durchschnittswert, steht jedoch sowohl zu den übrigen in der Ostsee bestimmten Werten für die Sekundärproduktion als auch zur Zooplanktonrespiration von $20,9 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ in einem realistischeren Verhältnis. Es ist daher wahrscheinlich, daß die von Martens (1975) angewandte Methode zur Berechnung der Sekundärproduktion zu hohe Resultate ergibt. Martens (1975) berechnete die Sekundär- und Tertiärproduktion der Zooplankter aus (1) der beobachteten Bestandszunahme in der Wassersäule zwischen zwei Untersuchungstagen (sww. Nettoproduktion), (2) der Sedimentationsrate als Maß für die natürliche Sterblichkeit und (3) der Menge der vom carnivoren Zooplankton aufgenommenen Nahrung als Maß für die durch Wegfraß bedingte

Sterblichkeit der Zooplankter. Für die Berechnung von (3) verwendete Martens Literaturangaben für die täglichen Nahrungsaufnahmeraten der Zooplanktonarten (Petipa et al. 1970), die zwischen 20 und 118 % des körpereigenen Trockengewichtes der Tiere pro Tag lagen. Dies führte offenbar - zumal da die Temperaturvariation im Laufe des Jahres nicht berücksichtigt wurde - zu einer erheblichen Überschätzung der natürlichen Ingestionsraten und damit zur Überschätzung der Sekundär- und Tertiärproduktion in der Kieler Bucht. Für den Copepoden Oithona similis z.B. ermittelte Martens (1975) eine jährliche Nettoproduktion von $0,57 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, eine Sedimentationsrate von $0,003 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, aber eine Ingestionsrate von $34,6 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (umgerechnet vom Trockengewicht, C = 31,6 % vom TG). Ingestion und Produktion stehen damit in einem Verhältnis von 60:1 zueinander, ein Wert, der wesentlich zu hoch erscheint, selbst wenn man berücksichtigt, daß ein Teil der Produktion vom carnivoren Makrozooplankton (Sagitten, Aurelia aurita, Ctenophoren) und von Fischen weggefressen wurde. Es bleibt als Fazit, daß die in der vorliegenden Arbeit berechnete jährliche Respiration des Mikro- und Mesozooplanktons in der Kieler Bucht wahrscheinlich in der gleichen Größenordnung liegt wie die Sekundärproduktion.

Die Exkretionsexperimente mit den natürlichen Mischpopulationen bei Boknis Eck ergaben, daß innerhalb des Netzplanktons im Jahresmittel keine nennenswerte Nettonährsalzregeneration stattfindet. Das vom Mikro- und Mesozooplankton exkretierte Ammonium und anorganische Phosphat wird vielmehr direkt vom Phytoplankton $> 20 \mu\text{m}$ genutzt. Jahresbilanzen sind jedoch bei der ökologischen Interpretation der Bedeutung der Nährsalzregeneration durch die Zooplanktonexkretion wenig sinnvoll. Vom Herbst bis zum Frühjahr sorgt die turbulente Durchmischung der Wassersäule für eine ausreichende Nährsalzversorgung auch der oberflächennahen Wasserschichten. Mit der Erschöpfung der Nährsalze im Verlauf der Frühjahrsblüte bei gleichzeitiger Ausbildung der thermohalinen Dichtesprungschicht und allmählichem Anwachsen der Zooplanktonbestände beginnt die Nährsalzregeneration durch die Exkretion im Pelagial der Ostsee zunehmend an Bedeutung zu gewinnen. Während der Sommermonate überwiegt die NH_4^+ - und PO_4^{3-} - Exkretion die Aufnahme dieser Nährsalze durch das Netzphytoplankton. Der Überschuß kann vom Nanophytoplankton und von Bakterien genutzt werden.

Die beiden exkretierten Nährstoffe haben für das Phytoplanktonwachstum unterschiedliche Bedeutung. Während anorganisches Phosphat das ganze Jahr

über die Hauptphosphorquelle ist, wechselt die Bedeutung der einzelnen Stickstoffkomponenten jahreszeitlich. Nur im Sommer ist das vom Zooplankton ausgeschiedene Ammonium die wichtigste Stickstoffquelle für das Phytoplankton. Aus energetischen Gründen wird NH_4^+ gegenüber NO_3^{2-} und NO_2^- vom Phytoplankton bevorzugt aufgenommen (Dugdale 1976). Aus Laborexperimenten mit Algenkulturen ist bekannt, daß die Nitrataufnahme bei Anwesenheit von NH_4^+ gehemmt wird (zusammengefaßt bei Syrett 1981). Entsprechende Befunde liegen auch aus Feldstudien mit natürlichen Planktonpopulationen vor. McCarthy et al. (1977) zeigten, daß in der Chesapeake Bay die Nitrat- und Nitritaufnahme bei in situ Ammoniumkonzentrationen über $0,5 \mu\text{M dm}^{-3}$ nahezu aufhört. MacIsaac & Dugdale (1972) fanden in der Ägäis eine zunehmende Hemmung der Nitrataufnahme bei NH_4^+ Konzentrationen zwischen $0,5$ und $2 \mu\text{M dm}^{-3}$. In der New York Bucht wurde die Nitrataufnahme ebenfalls bei steigender Ammoniumkonzentration unterdrückt. Bei einer Konzentration von $2 \mu\text{M NH}_4^+ \text{ dm}^{-3}$ betrug die Nitrataufnahme nur noch 50 % der gesamten Stickstoffaufnahme des Phytoplanktons. Da die Ammoniumkonzentrationen bei Boknis Eck im Sommer 1983 zwischen 1 und $3 \mu\text{M dm}^{-3}$ lagen, sollte daher der Stickstoffbedarf des Phytoplanktons weitgehend durch die Ammoniumaufnahme befriedigt worden sein. Die für die Stationen Boknis Eck in der Kieler Bucht und Bojen in der Gotlandsee berechneten Zooplanktonexkretionen ergaben jedoch, daß nur 10 - 13 % des Gesamtstickstoff- und 12 - 16 % des Gesamtphosphorbedarfes des Phytoplanktons während der Sommermonate durch die Exkretion des Mikro- und Mesozooplanktons gedeckt werden. Diese Angaben sind als Minimalwerte zu betrachten, weil (1) nur die Mikro- und Mesozooplanktonarten in der Kalkulation berücksichtigt wurden, (2) die Filtrationseffizienz des Apstein-Netzes mit 100 % angenommen wurde und (3) ein beträchtlicher Anteil der Stickstoff- und Phosphorexkretion des Zooplanktons in organischer Form erfolgt (Literaturübersicht bei Raymond 1983), der in der vorliegenden Arbeit nicht gemessen wurde. Wenn man, um eine gewisse Unterschätzung vor allem der kleinsten Mikro- und größten Mesozooplankter zu berücksichtigen, eine Filtrationseffizienz des Netzes von 70 % annimmt, 5 % zu der Nährsalzexkretion infolge der Exkretion des Makrozooplanktons, insbesondere der Ohrenqualle Aurelia aurita, addiert (Schneider 1985), und ferner 30 % der Stickstoff- und 40 % der Phosphorexkretion in organischer Form annimmt, würde die Exkretion des Mikro-, Meso- und Makrozooplanktons in den Sommermonaten zu etwa 30 % des Stickstoff- und 40 % des Phosphorbedarfes des Phytoplanktons in der Ostsee

beitragen. Wenn jedoch in den Sommermonaten mehr als die Hälfte der Primärproduktion auf der sogenannten regenerierten Produktion (Dugdale & Goering 1967) basiert, wie von Smetacek et al. (1984) für die Kieler Bucht vermutet, sollten die fehlenden mindestens 20 % von den kleinsten Nanozooplanktern (20 μm) exkretiert werden. Unter den Nanozooplanktern sind es vor allem heterotrophe Flagellaten und Ciliaten, die in der Kieler Bucht in hohen Abundanzen und hoher Biomasse vorkommen (Hesse 1979, Smetacek 1981) und zu einem erheblichen Teil zur Nährsalzregeneration beitragen könnten. Außerdem können pelagische Bakterien ebenfalls Nährsalze innerhalb der durchmischten Schicht regenerieren. Die potentielle Bedeutung dieser als Mikroheterotrophen zusammengefaßten Organismengruppen für die Nährsalzregeneration im Pelagial ist in einer Reihe kürzlich erschienener Studien aus unterschiedlichen Meeresgebieten belegt worden (Harrison 1978, Caperon et al. 1979, Glibert 1982, Paasche & Kristiansen 1982, Azam et al. 1983, Harrison et al. 1983, La Roche 1983, Holligan et al. 1984, Smith et al. 1985, Van Wambeke & Bianchi 1985a und 1985b). Auch in der Ostsee wird eine alternative Nahrungskette über Phytoplankton-Exudate - Bakterien - Nano- und Mikrozooplankton seit einigen Jahren als ein Hauptweg des Energie- transfers von den Primärproduzenten zu den höheren Gliedern der Nahrungskette bzw. des Nahrungsnetzes vermutet (Larsson & Hagström 1979 und 1982, Elmgren 1984). Es ist jedoch zu bedenken, daß das Konzept der regenerierten Produktion von Dugdale & Goering (1967), das davon ausgeht, daß alles Ammonium durch pelagische Organismen exkretiert wurde, im Küstenbereich nicht anwendbar ist, weil der Wassersäule vom Sediment, durch Landabfluß oder atmosphärischen Eintrag ebenfalls Stickstoff in reduzierter Form als Ammonium und Harnstoff zugeführt werden kann (Eppley & Peterson 1979). Daher kann ein Teil des in der durchmischten Schicht während der Sommermonate vom Phytoplankton benötigten Ammoniums und Phosphates aus allochthonen Quellen stammen, so daß die potentielle Bedeutung der Mikroheterotrophen für die Nährsalzregeneration in der Ostsee unklar bleibt und weiter untersucht werden sollte.

5. Zitierte Literatur

- Ackefors, H. (1965): On the zooplankton fauna at Askö (The Baltic - Sweden). *Ophelia* 2, 269-280.
- Ackefors, H., L. Hernroth, O. Lindahl & F. Wulff (1978): Ecological production studies of the phytoplankton and zooplankton in the Gulf of Bothnia. *Finnish Marine Research* 244, 116-126.
- Anderson, G.C. (1965): Fractionation of phytoplankton communities off the Washington and Oregon Coasts. *Limnol. Oceanogr.* 10, 477-480.
- Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, L.A. Meyer-Reil & F. Thingstad (1983): The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10, 257-263.
- Baars, M.A. & S.S. Oosterhuis (1984): Diurnal rhythms of gut fluorescence, digestive enzyme activity and grazing of labelled food of North Sea copepods. *Neth. J. Sea Res.* 18, 97-119.
- Babenerd, B. (1980): Untersuchungen zur Produktionsbiologie des Planktons in der Kieler Bucht. Diss. Univ. Kiel, 226 pp.
- Babenerd, B. & S.A. Gerlach (im Druck): Bathymetry and sediments of Kieler Bucht. In: E. Walger, B. Zeitzschel & J. Rumohr (Hrg.), Sea water-sediment interactions in coastal waters: An interdisciplinary approach. *Lecture notes on coastal and estuarine studies* 13.
- Banse, K. (1956): Über den Transport von meroplanktischen Larven aus den Kattegatt in die Kieler Bucht. *Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch.* 14, 147-164.
- Banse, K. (1959): Die Vertikalverteilung planktischer Copepoden in der Kieler Bucht. *Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch.* 15, 357-390.
- Banse, K. (1977): Determining the carbon-to-chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Mar. Biol.* 41, 199-212.
- Banse, K. (1982): Mass-scaled rates of respiration and intrinsic growth in very small invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9, 281-297.
- Bodungen, B. v. (1975): Der Jahresgang der Nährsalze und der Primärproduktion des Planktons in der Kieler Bucht unter Berücksichtigung der Hydrographie. Diss. Univ. Kiel, 116 pp.
- Bröckel, K. v. (1978): An approach to quantify the energy flow through the pelagic part of the shallow water ecosystem off Boknis Eck (Eckernförde Bay). *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* 4, 233-243.

- Brogmus, W. (1952): Eine Revision des Wasserhaushaltes der Ostsee. Kieler Meeresforsch. 9, 15-42.
- Bruno, S.F., R.D. Staker, G.M. Sharma & J.T. Turner (1983): Primary productivity and phytoplankton size fraction dominance in a temperate North Atlantic estuary. *Estuaries* 6, 200-211.
- Butler, E.I., E.D. Corner & S.M. Marshall (1970): On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII. Seasonal survey of nitrogen and phosphorus by *Calanus* in the Clyde Sea - area. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 50, 525-560.
- Caperon, J., D. Schell, J. Hirota & E. Laws (1979): Ammonium excretion rates in Kaneohe Bay, Hawaii, measured by a ^{15}N isotope dilution technique. *Mar. Biol.* 54, 33-40.
- Clutter, R.I. & M. Anraku (1968): Avoidance of samplers. In: Unesco (Hrg.), Zooplankton sampling, Monographs on oceanographic methodology 2, Imprimeries Populaires, Genf, pp. 57-76.
- Clutter, R.I. & G.H. Theilacker (1971): Ecological efficiency of a pelagic mysid shrimp; estimates from growth, energy budget, and mortality studies. *Fishery Bulletin* 69, 93-115.
- Conover, R.J. (1964): Food relations and nutrition of zooplankton. *Occ. Publ. Narragansett mar. Lab., Univ. Rhode Isl.* 2, 81-89.
- Dagg, M.J., J. Vidal, T.E. Whitley, R.L. Iverson & J.J. Goering (1982): The feeding, respiration, and excretion of zooplankton in the Bering Sea during a spring bloom. *Deep Sea Res.* 29, 45-63.
- Dietrich, G., K. Kalle, W. Krauss & G. Siedler (1975): Allgemeine Meereskunde (3. Auflage). Gebr. Bornträger, Berl. und Stuttg., 593 pp.
- Dugdale, R.C. (1976): Nutrient cycles. In: D.H. Cushing & J.J. Walsh (Hrg.), *The ecology of the seas*, Blackwell, Oxford, pp. 141-172.
- Dugdale, R.C. & J.J. Goering (1967): Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* 12, 196-206.
- Durbin, E.G., R.W. Krawiec & T.J. Smayda (1975): Seasonal studies on the relative importance of different size fractions of phytoplankton in Narragansett Bay (USA). *Mar. Biol.* 32, 271-287.
- Edler, L. (1979): Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. *Phytoplankton and chlorophyll*. BMB Publ. 5, 38 pp.

- Edmonson, W.T. & G.G. Winberg (Hrg.) (1971): A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. I.B.P. Handbook No. 17, Blackwell, Oxford, 358 pp.
- Elmgren, R. (1984): Trophic dynamics in the enclosed, brackish Baltic Sea. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 183, 152-169.
- Eppley, R.W. & B.J. Peterson (1979): Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. Nature 282, 677-680.
- Fernández, F. (1979): Nutrition studies in the nauplius larva of Calanus pacificus (Copepoda: Calanoida). Mar. Biol. 53, 131-147.
- Garside, G. (1981): Nitrate and ammonia uptake in the apex of the New York Bight. Limnol. Oceanogr. 26, 731-739.
- Gilmartin, M. (1964): The primary production of a British Columbia fjord. J. Fish. Res. Bd. Can. 21, 505-538.
- Glibert, P. M. (1982): Regional studies of daily, seasonal and size fraction variability in ammonium remineralization. Mar. Biol. 70, 209-222.
- Glibert, P.M., F. Lipschultz, J.J. McCarthy & M.A. Altabet (1982): Isotope dilution models of uptake and remineralization of ammonium by marine plankton. Limnol. Oceanogr. 27, 639-650.
- Grasshoff, K. (1976): Methods of seawater analysis. Vlg. Chemie, Weinheim, 317 pp.
- Harrison, W.G. (1978): Experimental measurements of nitrogen remineralization in coastal waters. Limnol. Oceanogr. 23, 684-694.
- Harrison, W.G., D. Douglas, P. Falkowski, G. Rowe & J. Vidal (1983): Summer nutrient dynamics of the Middle Atlantic Bight: nitrogen uptake and regeneration. J. Plankton Res. 5, 539-557.
- Hernroth, L. & H. Ackefors (1977): The zooplankton of the Baltic proper. A long-term investigation of the fauna, its biology and ecology. Inst. Mar. Res. Lysekil, Mimeo, 58 pp.
- Hesse, K. (1979): Produktions- und Biomasse-messungen an pelagischen Heterotrophen unter besonderer Berücksichtigung des Protozooplanktons. Dipl.-Arb., Universität Kiel, 103 pp.
- Hillebrandt, M. (1972): Untersuchungen über die qualitative und quantitative Zusammensetzung des Zooplanktons in der Kieler Bucht während der Jahre 1966 - 1968. Diss. Univ. Kiel, 135 pp.

- Holligan, P.M., W.M. Balch & C.M. Yentsch (1984a): The significance of subsurface chlorophyll, nitrite and ammonium maxima in relation to nitrogen for phytoplankton growth in stratified waters of the Gulf of Maine. *J. Mar. Res.* 42, 1051-1073.
- Holligan, P.M., P.J. LeB. Williams, D. Purdie & R.P. Harris (1984b): Photosynthesis, respiration and nitrogen supply of plankton populations in stratified, frontal and tidally mixed shelf waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 17, 201-213.
- Ikeda, T. (1970): Relationship between respiration rate and body size in marine plankton animals as a function of the temperature of habitat. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 21, 91-112.
- Ikeda, T. (1974): Nutritional ecology of marine zooplankton. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 22, 1-97.
- Ikeda, T. (1977): 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. (1985): Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.* 85, 1-11.
- (Interim) Baltic Marine Environment Protection Commission (1979): Joint activities of the Baltic Sea states within the framework of the convention on the protection of the marine environment of the Baltic Sea area 1974 - 1978. *Baltic Sea Environment Proceedings No. 1*, Government Printing Centre, Helsinki, 28 pp.
- Ivleva, I.V. (1980): The dependence of crustacean respiration rate on body mass and habitat temperature. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 65, 1-47.
- Jeffrey, S.W. & G.E. Humphrey (1975): New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁, and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 167, 191-194.
- Kraefft, F. (1910): Über das Plankton in Ost- und Nordsee und den Verbindungsgebieten mit besonderer Berücksichtigung der Copepoden. *Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel, N.F.* 11, 29-107.

- Kraneis, W. (1974): Untersuchungen über den Bestand und die Artenzusammensetzung des Mikrozooplanktons bei Boknis Eck (Kieler Bucht). Dipl.-Arb., Universität Kiel, 52 pp.
- Krey, J., B. Babenerd & J. Lenz (1978): Beobachtungen zur Produktionsbiologie des Planktons in der Kieler Bucht: 1957 - 1975. 1. Datenband. Ber. Inst. Meeresk. Kiel 54, 113 pp.
- Landry, M.R. (1977): A review of important concepts in the trophic organization of pelagic ecosystems. Helgoländer wiss. Meeresunters. 30, 8-17.
- La Roche, J.(1983): Ammonium regeneration: its contribution to phytoplankton nitrogen requirements in a eutrophic environment. Mar. Biol. 75, 231-240.
- Larsson, U. & A. Hagström (1979): Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria. Mar. Biol. 52, 199-206.
- Larsson, U. & A. Hagström (1982): Fractionated primary production, exudate release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient. Mar. Biol. 67, 57-70.
- Larsson, U. & S. Johansson (1984): Himmerfjärds-Undersökningen. Forskningsrapport 1982. Rapport till syvab Askölaboratoriet. Mimeo.
- Lasker, R. (1960): Utilization of carbon by a marine crustacean. Analysis with Carbon-14. Science 131, 1098-1100.
- Lasker, R. (1966): Feeding, growth, respiration and carbon utilization of a euphausiid crustacean. J. Fish. Res. Bd. Canada 23, 1291-1317.
- LeBorgne, R. (1978): Evaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. Oceanol. Acta 1, 107-118.
- Lenz, J. (1973): On the occurrence of the ctenophore Bolinopsis infundibulum (O.F. Müller) in the Western Baltic. J. Cons. int. Explor. Mer 35, 32-35.
- Lenz, J. (1974): Untersuchung zum Nahrungsgefüge im Pelagial der Kieler Bucht. der Gehalt an Phytoplankton, Zooplankton und organischen Detritus in Abhängigkeit von Wasserschichtung, Tiefe und Jahreszeit. Habil.-Schr., Univ. Kiel, 144 pp.
- Lenz, J. (1977): Seston and its main components. In: G. Rheinheimer (Hrg.), Microbial ecology of a brackish water environment, Springer, Berlin, pp. 37-60.

- Lenz, J. (1981): Phytoplankton standing stock and primary production in the Western Baltic. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 5, 29-40.
- Lohmann, H. (1908): Untersuchung zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel, N.F.* 10, 131-370.
- MacIsaac, J.J. & R.C. Dugdale (1972): Interactions of light and inorganic nitrogen in controlling nitrogen uptake in the sea. *Deep-Sea Res.* 19, 209-232.
- Margalef, R. (1967): The food web in the pelagic environment. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 15, 548-559.
- Martens, P. (1975): Über die Qualität und Quantität der Sekundär- und Tertiärproduzenten in einem marinen Flachwasserökosystem der westlichen Ostsee. *Diss. Univ. Kiel*, 111 pp.
- Martens, P. (1976): Die planktischen Sekundär- und Tertiärproduzenten im Flachwasserökosystem der Westlichen Ostsee. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 3, 60-71.
- Marshall, S.M. (1973): Respiration and feeding in copepods. *Adv. Mar. Biol.* 11, 57-120.
- Mauchline, J. (1980): The biology of mysids and euphausiids. In: J.H.S. Blaxter, F.S. Russel & M. Yonge (Hrg.), *Advances in marine biology* 18, Academic Press, London und New York, pp 1-677.
- Mayzaud, P. (1973): Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. II. Studies of the metabolic characteristics of starved animals. *Mar. Biol.* 21, 19-28.
- McCarthy, J.J., W.R. Taylor & J.L. Taft (1975): The dynamics of nitrogen and phosphorus cycling in the open waters of the Chesapeake Bay. In: T.M. Church (Hrg.), *Marine chemistry in the coastal environment*, pp. 664-681.
- McCarthy, J.J., W.R. Taylor & J.L. Taft (1977): Nitrogenous nutrition of the plankton in the Chesapeake Bay. 1. Nutrient availability and phytoplankton preferences. *Limnol. Oceanogr.* 22, 996-1011.
- Moigis, A.G. (1983): Zur Größenstruktur und Ökologie des Phytoplanktons in der Kieler Förde unter dem besonderen Aspekt einer möglichen Ölverschmutzung. *Diss. Univ. Kiel*, 171 pp.
- Möller, H. (1982): Ohrenquallen als Nahrungskonkurrenten und Räuber der Fischbrut. *Habil.-Schr., Univ. Kiel*, 138 pp.

- Möller, H. (1984): Daten zur Biologie der Quallen und Jungfische in der Kieler Bucht. Vlg. H. Möller, Kiel, 112 pp.
- Müller, A. (1973): Der Jahresgang des Zooplanktons in der Kieler Bucht. I. Das Verdrängungsvolumen. Kieler Meeresforsch. 29, 23-33.
- Oberg, M. (1906): Die Metamorphose der Plankton-Copepoden der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel, N.F. 9, 37-103.
- Omori, M. & T. Ikeda (1984): Methods in marine zooplankton ecology, Wiley & Sons, New York, 332 pp.
- Paasche, E. & S. Kristiansen (1982): Ammonium regeneration by microzooplankton in the Oslofjord. Mar. Biol. 69, 55-63.
- Parsons, T.R., M. Takahashi & B. Hargrave (1984): Biological oceanographic processes. 3rd edition, Pergamon, Oxford, 330 pp.
- Passow, U. (1985): Wechselwirkungen zwischen Pelagial und Benthos während der Herbstblüte in der Kieler Bucht: Hydrographie, Phytoplankton-sukzession und Primärproduktion. Dipl. Univ. Kiel, 95 pp.
- Petipa, T.S. (1966): Relationship between growth, energy metabolism and ration in Acartia clausi Giesbr. Physiology of marine animals. Akademiya Nauk SSR. Oceanogr. Comm. pp. 82-91.
- Petipa, T.S., E.V. Pavlova & G.N. Mironov (1970): The food web structure, utilization and transport of energy by trophic levels in the planktonic communities. In: J.H. Steele (Hrg.), Marine food chains, Oliver and Boyd, Edinburgh, pp. 142-167.
- Pilarska, J. (1977): Eco-physiological studies on Brachionus rubens Ehrbg (Rotatoria). III. Energy balances. Pol. Arch. Hydrobiol. 24, 343-354.
- Probst, B. (1977): Primary production. In: G. Rheinheimer (Hrg.), Microbial ecology of a brackish water environment, Springer, Berlin, pp. 71-78.
- Prosser, C.L. (1961): Oxygen: respiration and metabolism. In: C.L. Prosser & F.A. Brown, Jr. (Hrg.), Comparative animal physiology, Saunders Co., Philadelphia and London, pp. 153-197.
- 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, 2nd edition, Vol. II: Zooplankton. Pergamon Press, Oxford, 824 pp.

- Reeve, M.R. & M.A. Walter (1978): Nutritional ecology of ctenophores - a review of recent research. *Adv. Mar. Biol.* 15, 249-287.
- Rudstam, L.G., S. Hansson & U. Larsson (im Druck): Abundance, species composition and production of mysid shrimp along a trophic gradient in the northern Baltic proper. *Ophelia Suppl.* 4.
- Ryther, J.H. (1969): Photosynthesis and fish production in the sea. *Science* 166, 72-76.
- Sas (1982): Institute Incorporation: Users Guide; Statistics 1982. Sas Inst. Inc. Caru (Hrg.), North Carolina, 584 pp.
- Sachs, L. (1978): *Angewandte Statistik*. Springer, Berlin, 552 pp.
- Schmidt-Nielsen, K. (1984): *Scaling. Why is animal size so important?* Cambridge Univ. Press, Cambridge, 241 pp.
- Schnack, S.B. (1975): *Untersuchung zur Nahrungsbiologie der Copepoden (Crustacea) in der Kieler Bucht*. Diss. Univ. Kiel, 141 pp.
- Schnack, S.B. (1978): Seasonal change of zooplankton in Kiel Bay. III. Calanoid copepods. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 4, 201-209.
- Schneider, G. (1981): *Untersuchungen zum Vorkommen und zur Ökologie von Ctenophoren in der Kieler Bucht*. Dipl.-Arb., Univ. Kiel, 94 pp.
- Schneider, G. (1985): *Zur ökologischen Rolle der Ohrenqualle (Aurelia aurita Lam.) im Pelagial der Kieler Bucht*. Diss. Univ. Kiel, 110 pp.
- Schneider, G. & T. Weisse (1985): Metabolism measurements of Aurelia aurita planulae larvae, and calculation of maximal survival period of the free swimming stage. *Helgoländer Meeresunters.* 39, 43-47.
- Sellner, K.G. (1983): Plankton productivity and biomass in a tributary of the upper Chesapeake Bay. I. Importance of size-fractionated phytoplankton productivity, biomass and species composition in carbon export. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 17, 197-206.
- Semina, H.J. (1972): The size of phytoplankton cells in the Pacific Ocean. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.* 57, 177-205.
- Semina, H.J., I.A. Tarkhova & T.N. An (1976): Patterns of phytoplankton distribution, cell size, species composition and abundance. *Mar. Biol.* 37, 389-395.
- Sieburth, J.McN., 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.

- Simmons, M.A. & A. W. Knight (1975): Respiratory response of Neomysis intermedia (Crustacea: Mysidacea) to changes in salinity, temperature and season. *Comp. Biochem. Physiol.* 50A, 181-193.
- Smetacek, V. (1975): Die Sukzession des Phytoplanktons in der westlichen Kieler Bucht. *Diss. Univ. Kiel*, 149 pp.
- Smetacek, V. (1980): Zooplankton standing stock, copepod faecal pellets and particulate detritus in Kiel Bight. *Estuar. coast. mar. Sci.* 11, 477-490.
- Smetacek, V. (1981): The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. *Mar. Biol.* 63, 1-11.
- Smetacek, V. (1985): Die Struktur mariner pelagischer Systeme. Ansätze zu einer Synthese von physiko-chemischen und biologischen Betrachtungsweisen. *Habil.-Schr., Univ. Kiel*, 96 pp.
- Smetacek, V., B. v. Bodungen, B. Knoppers, R. Peinert, F. Pollehne, P. Stegmann & B. Zeitzschel (1984): Seasonal stages characterizing the annual cycle of an inshore pelagic system. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 183, 126-135.
- Smith, R.E.H., W.G. Harrison & L. Harris (1985): Phosphorus exchange in marine microplankton communities near Hawaii. *Mar. Biol.* 86, 75-84.
- Sournia, A. (1982): Form and function in marine phytoplankton. *Biol. Rev.* 57, 347-394.
- Steele, J.H. & B.W. Frost (1977): The structure of plankton communities. *Proc. R. Soc. London Phil. Trans. B.* 280, 485- 534.
- Stegmann, P. & R. Peinert (1984): Interrelationship between herbivorous zooplankton and phytoplankton and their effect on production and sedimentation of organic matter in Kiel Bight. *Limnologica (Berl.)* 15, 487-495.
- Stienen, C. (im Druck): Increased nutrient load and phytoplankton biomass in Kiel Fjord as compared to Kiel Bight, western Baltic. *Ophelia Suppl.* 4.
- Sundberg, A. & H. Viljamaa (1983): Individual sizes and carbon weights of some mesozooplankton species in the Gulf of Finland and the northern Baltic proper. 8th BMB Symposium Lund, 10.-14. Aug. 1983, Mimeo.

- Syrett, P.J. (1981): Nitrogen metabolism of microalgae. In: T. Platt (Hrg.), *Physiological bases of phytoplankton ecology*, Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 210, pp. 182-210.
- Tranter, D.J. (1976): Herbivore production. In: D.H. Cushing & J.J. Walsh (Hrg.), *The ecology of the seas*, Blackwell, Oxford, pp. 186-224.
- Unesco (1968): Zooplankton sampling. *Monographs on oceanographic methodology* 2. Imprimeries Populaires, Genf, 174 pp.
- Utermöhl, H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. intern. Ver. Limnol.* 9, 1-38.
- Valiela, I. (1984): *Marine ecological processes*. Springer, New York, 546 pp.
- Van Wambeke, F. & M.A. Bianchi (1985a): Bacterial biomass production and ammonium regeneration in Mediterranean sea water supplemented with amino acids. 1. Correlations between bacterial biomass, bacterial activity and environmental parameters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23, 107-115.
- Van Wambeke, F. & M.A. Bianchi (1985b): Bacterial biomass production and ammonium regeneration in Mediterranean sea water supplemented with amino acids. 2. Nitrogen flux through heterotrophic microplankton food chain. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23, 117-128.
- Wattenberg, H. (1949): Die Salzgehaltsverteilung in der Kieler Bucht und ihre Abhängigkeit von Strom- und Wetterlage. *Kieler Meeresforsch.* 6-7, 17-30.
- Weisse, T. (Manuskript a): Respiration and nutrient regeneration by summer zooplankton at Askö (Baltic Sea, Sweden). *Sarsia*.
- Weisse, T. (Manuskript b): Nutrient regeneration by summer zooplankton compared with nutrient uptake by phytoplankton in the Baltic Sea *Ophelia Suppl.* 4.
- Weisse, T. & Rudstam, L. (Manuskript): Effects of temperature, sex and starvation on excretion and respiration rates of Neomysis integer (Mysidacea). *J. Plankton Res.*
- Yentsch, C.S. & J.H. Ryther (1959): Relative significance of the net phytoplankton and nanoplankton in the waters of Vineyard Sound. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* 24, 231-238.

6. Datenanhang

Übersicht

6.1 Daten zu den hydrographischen und biologischen Messungen auf der Station Boknis Eck in der Kieler Bucht (westliche Ostsee) während des Untersuchungsjahres von April 1983 bis April 1984

- Tab. I. Hydrographische Meßergebnisse auf der Station Boknis Eck
- Tab. II. Ammonium- und Phosphatkonzentrationen in 5 m und 25 m Wassertiefe
- Tab. III. Chlorophyll a - Konzentration und Zooplankton-Trockengewicht
- Tab. IV. Respiration des Netzplanktons (> 20 µm) bei Boknis Eck
- Tab. V. Ammonium- und anorganische Phosphatbilanzen (Zooplanktonexkretion vs. Phytoplanktonnährsalzaufnahme) in der Oberschicht und im Tiefenwasser

6.2 Daten zu den biologischen Messungen auf 4 Stationen entlang des Himmerfjärd-Eutrophierungsgradienten an der schwedischen Ostküste (zentrale Ostsee) von Juli - September 1984

- Tab. VI. Respirations- und Nährsalzbilanzmessungen auf der Station Bojen (BI, Kontrollstation)
- Tab. VII. Respirations- und Nährsalzbilanzmessungen auf der Station H2
- Tab. VIII. Respirations- und Nährsalzbilanzmessungen auf der Station H3
- Tab. IX. Respirations- und Nährsalzbilanzmessungen auf der Station H4

Tab. I. Hydrographische Meßergebnisse auf der Station Boknis Eck
(T=Temperatur in °C, S=Salzgehalt in ‰, σ_T = relative Dichte)

Datum	(m)	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
14.04.83	T	4,6	4,5	4,5	4,5	4,5	4,5	4,5	4,5	4,5	3,8	3,0	2,6	2,6	2,6
	S	16,0	15,9	15,9	15,9	15,9	16,0	16,0	16,0	16,2	17,5	20,5	21,4	21,5	21,6
	σ_T	12,7	12,7	12,7	12,7	12,7	12,8	12,8	12,8	12,9	14,0	16,4	17,1	17,2	17,3
15.04.83	T	4,8	4,8	4,8	4,6	4,6	4,6	4,6	4,6	4,0	3,2	2,8	2,7	2,7	2,7
	S	15,5	15,5	15,6	15,9	16,0	16,0	16,2	16,3	17,2	19,2	21,0	21,5	21,7	21,7
	σ_T	12,3	12,3	12,4	12,7	12,7	12,7	12,9	13,0	13,7	15,3	16,8	17,2	17,4	17,4
27.04.83	T	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5	6,5	5,3	3,5	3,0	2,8	2,8
	S	15,7	15,7	15,7	15,7	15,7	15,7	15,7	15,7	15,7	16,5	18,3	20,3	21,0	21,4
	σ_T	12,4	12,4	12,4	12,4	12,4	12,4	12,4	12,4	12,4	13,1	14,6	16,2	16,8	17,1
10.05.83	T	9,8	9,4	8,4	7,6	7,2	7,2	7,2	7,2	7,0	6,7	4,8	3,2	2,8	2,8
	S	14,6	14,8	15,0	15,2	15,6	16,0	16,0	16,1	16,1	16,5	18,4	21,4	21,9	21,9
	σ_T	11,2	11,4	11,7	12,1	12,2	12,5	12,5	12,6	12,6	13,0	14,6	17,1	17,5	17,5
25.05.83	T	11,3	11,3	11,3	11,3	11,3	11,3	11,3	11,3	11,3	11,4	5,8	4,7	4,7	4,6
	S	14,6	14,6	14,6	14,6	14,6	14,6	14,6	14,6	14,6	14,7	19,9	22,0	22,6	23,0
	σ_T	11,0	11,0	11,0	11,0	11,0	11,0	11,0	11,0	11,0	11,0	15,7	17,5	17,9	18,3
07.06.83	T	14,0	14,0	13,5	13,1	11,8	10,0	7,8	7,8	7,5	6,5	5,8	5,5	5,3	5,2
	S	16,9	16,9	17,1	17,4	17,6	17,8	21,1	26,2	27,5	27,9	27,9	27,9	29,6	29,8
	σ_T	12,3	12,3	12,6	12,9	13,2	13,6	16,5	20,5	21,5	21,9	22,0	22,1	23,4	23,6
27.06.83	T	18,4	18,4	18,4	18,5	18,5	18,5	17,1	10,7	7,5	5,5	5,2	5,2	5,4	5,4
	S	12,2	12,2	12,2	12,2	12,2	12,2	12,9	16,5	18,8	19,5	20,8	21,4	23,3	23,4
	σ_T	7,9	7,9	7,9	7,9	7,9	7,9	8,7	12,5	14,7	15,4	16,5	17,0	18,4	18,5
15.07.83	T	23,7	23,7	23,7	23,7	23,6	19,1	16,2	13,4	11,5	10,0	6,5	6,2	6,0	
	S	12,1	12,1	12,1	12,2	12,2	13,0	14,4	16,4	17,0	20,0	21,0	21,5	23,0	
	σ_T	6,6	6,6	6,6	6,6	6,7	8,3	10,0	12,0	12,8	15,3	16,5	16,9	18,1	
04.08.83	T	17,1	17,3	17,4	17,4	17,5	17,5	17,6	16,8	15,5	14,6	13,7	12,4	11,5	10,7
	S	16,8	16,8	16,8	16,8	16,8	16,8	16,9	18,8	21,3	21,8	22,5	23,3	23,7	24,0
	σ_T	11,6	11,6	11,6	11,6	11,6	11,6	11,6	13,2	15,4	16,0	16,7	17,5	18,0	

* Daten von C. Stienen ermittelt (unveröffentl.)

Tab. I. (Fortsetzung)

Datum	(m)	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
01.09.83	T	15,7	15,6	15,6	15,6	15,5	13,8	12,5	11,8	10,6	9,2	8,4	5,8	(0,8)	(1,0)
	S	16,7	16,8	16,8	16,8	16,9	18,8	20,3	21,0	22,0	23,0	23,7	25,1	28,9	28,6
	G _T	11,9	11,9	11,9	11,9	12,0	13,8	15,2	15,8	16,8	17,8	18,4	19,8	23,2	22,9
28.09.83	T	15,0	14,8	14,8	14,6	14,5	14,4	14,3	14,2	14,0	13,7	13,2	12,7	11,4	10,8
	S	17,7	17,9	17,9	18,2	18,7	19,0	19,0	19,5	19,9	20,7	21,1	21,6	22,3	22,6
	G _T	12,8	12,9	12,9	13,2	13,6	13,9	13,9	14,3	14,6	15,3	15,7	16,2	16,9	17,2
29.9.83	T	14,0	14,1	14,2	14,2	14,2	14,2	14,0	14,0	14,0	13,8	12,9	12,6	11,0	10,5
	S	18,4	18,0	18,0	18,0	18,0	18,1	18,8	19,0	19,4	20,0	21,1	21,3	22,3	22,6
	G _T	13,5	13,1	13,1	13,1	13,1	13,2	13,8	13,9	14,2	14,7	15,7	15,9	17,0	17,3
20.10.83	T	11,4	11,4	11,4	11,4	11,6	11,6	11,7	11,7	11,7	11,7	11,7	11,7	11,8	11,7
	S	20,6	20,6	20,6	20,6	21,2	21,6	21,7	21,9	22,0	22,2	22,2	22,6	22,6	22,8
	G _T	15,6	15,6	15,6	15,6	16,0	16,3	16,4	16,6	16,6	16,8	16,8	17,1	17,1	17,2
04.11.83	T	9,4	9,4	9,4	9,5	9,5	9,5	9,9	10,1	9,9	9,9	9,9	10,0	10,1	10,2
	S	21,5	21,4	21,4	21,4	21,4	21,4	21,9	22,0	22,1	22,3	22,7	23,3	23,7	23,8
	G _T	16,6	16,5	16,5	16,5	16,5	16,5	16,8	16,9	17,0	17,1	17,4	17,9	18,2	18,3
24.11.83	T	6,9	6,9	6,9	6,8	7,0	7,0	7,1	7,3	7,5	8,4	9,1	9,2	9,3	9,3
	S	21,8	21,8	21,8	21,9	22,3	22,1	22,2	22,3	22,5	24,0	24,9	25,0	25,0	25,0
	G _T	17,1	17,1	17,1	17,2	17,5	17,3	17,4	17,5	17,6	18,7	19,3	19,3	19,3	19,3
14.12.83	T	3,9	4,1	4,1	4,2	4,2	4,2	4,2	4,2	4,2	4,2	4,2	4,3	4,7	6,4
	S	22,2	22,0	22,0	22,0	22,0	22,0	22,0	22,0	22,0	22,0	21,9	22,0	22,1	23,1
	G _T	17,7	17,5	17,5	17,5	17,5	17,5	17,5	17,5	17,5	17,5	17,5	17,4	17,5	18,2
15.12.83	T	3,3	3,5	3,7	3,8	3,8	3,9	3,8	3,9	3,9	4,0	4,2	4,5	5,0	6,3
	S	22,3	22,1	22,1	22,0	22,0	22,0	22,0	21,9	22,0	22,0	22,1	22,3	22,7	23,2
	G _T	17,8	17,6	17,6	17,5	17,5	17,5	17,5	17,4	17,5	17,5	17,6	17,8	18,0	18,3
12.01.84	T	4,0	4,0	3,9	3,8	3,8	3,7	3,6	3,6	3,6	3,6	3,6	3,5	3,5	3,4
	S	21,6	21,6	21,7	21,8	21,9	21,9	22,0	22,0	22,0	22,1	22,1	22,2	22,3	22,3
	G _T	17,2	17,2	17,3	17,4	17,5	17,5	17,5	17,5	17,5	17,6	17,6	17,7	17,8	17,8
13.01.84	T	3,0	3,0	3,1	3,1	3,1	3,1	3,1	3,1	3,2	3,2	3,2	3,2	3,2	3,2
	S	21,9	21,9	22,0	21,9	21,9	21,9	21,9	21,9	21,8	21,7	21,7	21,7	21,7	21,8
	G _T	17,5	17,5	17,6	17,5	17,5	17,5	17,5	17,5	17,4	17,3	17,3	17,3	17,3	17,4

Tab. I. (Fortsetzung)

Datum	(m)	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
09.02.84	T	1,8	1,8	1,8	1,8	1,8	1,8	1,8	1,8	1,8	1,8	1,8	1,8	1,8	1,8
	S	17,4	17,4	17,5	17,6	17,5	18,5	18,8	20,0	20,0	20,5	20,9	21,0	21,0	21,0
	ζ_T	14,0	14,0	14,0	14,1	14,0	14,8	15,1	16,0	16,0	16,4	16,8	16,8	16,8	16,8
23.02.84	T	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,2	1,3	1,6
	S	19,9	19,9	19,9	19,9	19,9	19,9	19,9	19,9	19,9	20,0	20,0	20,2	20,5	20,7
	ζ_T	16,0	16,0	16,0	16,0	16,0	16,0	16,0	16,0	16,0	16,1	16,1	16,2	16,5	16,6
27.02.84	T	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	0,9	0,9	0,9	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8
	S	18,6	18,7	18,7	18,7	18,7	18,7	18,7	18,7	18,7	18,7	18,7	18,7	18,8	18,9
	ζ_T	14,9	15,0	15,0	15,0	15,0	15,0	15,0	15,0	15,0	15,0	15,0	15,0	15,1	15,2
28.02.84	T	1,0	1,0	1,0	0,9	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8
	S	17,5	17,7	18,4	18,5	18,5	18,6	18,7	18,7	18,7	18,7	18,8	18,8	19,0	19,1
	ζ_T	14,1	14,2	14,8	14,9	14,9	14,9	15,0	15,0	15,0	15,0	15,1	15,1	15,3	15,3
08.03.84	T	1,8	1,8	1,7	1,6	1,6	1,6	1,5	1,5	1,5	1,4	1,4	1,3	1,2	1,2
	S	15,4	15,5	15,5	15,5	15,8	15,9	16,2	16,4	16,6	17,4	18,3	18,5	18,6	18,8
	ζ_T	12,4	12,5	12,5	12,5	12,7	12,8	13,0	13,2	13,3	14,0	14,7	14,9	14,9	15,1
20.03.84	T	0,8	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,8	0,8	0,8	0,6	0,5	0,4	0,4
	S	16,4	16,5	16,5	16,6	16,6	16,6	17,1	17,3	17,4	17,5	17,9	18,5	18,5	18,6
	ζ_T	13,2	13,3	13,3	13,3	13,3	13,3	13,7	13,9	14,0	14,1	14,4	14,9	14,9	14,9
21.03.84	T	0,4	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,4	0,4	0,4	0,2
	S	17,0	17,1	17,1	17,1	17,1	17,1	17,1	17,1	17,2	17,2	17,4	17,6	18,2	18,7
	ζ_T	13,7	13,7	13,7	13,7	13,7	13,7	13,7	13,7	13,7	13,8	13,8	14,0	14,1	14,6
02.04.84	T	2,9	2,9	2,9	2,9	2,5	2,4	2,3	2,5	2,2	2,1	2,0	1,9	1,8	1,8
	S	13,1	13,1	13,1	13,1	13,7	13,8	13,8	14,0	14,1	14,2	14,2	14,7	14,8	14,9
	ζ_T	10,5	10,5	10,5	10,5	11,0	11,1	11,1	11,3	11,3	11,4	11,4	11,8	11,9	12,0
05.04.84	T	2,8	2,8	2,8	2,9	2,8	2,8	2,5	2,5	2,3	2,1	2,0	2,0	2,0	2,0
	S	12,7	12,8	12,9	12,9	12,9	12,9	13,4	13,8	14,1	14,1	14,2	14,2	14,4	14,4
	ζ_T	10,2	10,3	10,4	10,4	10,4	10,4	10,8	11,1	11,3	11,3	11,4	11,4	11,6	11,6
16.04.84	T	3,8	3,8	3,7	3,5	2,2	1,6	1,5	1,5	1,5	1,4	1,4	1,3	1,3	1,2
	S	14,9	14,9	15,0	15,0	15,5	16,3	16,4	16,5	16,5	16,6	16,6	16,7	16,7	16,8
	ζ_T	11,9	11,9	12,0	12,0	12,4	13,1	13,2	13,3	13,3	13,3	13,3	13,4	13,4	13,5
24.04.84	T	7,8	7,2	7,1	6,9	5,0	3,2	2,8	2,2	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0
	S	12,3	12,4	12,4	12,5	12,8	13,6	13,8	14,0	14,1	14,1	14,2	14,3	14,4	14,5
	ζ_T	9,6	9,7	9,7	9,8	10,2	10,9	11,1	11,3	11,3	11,3	11,4	11,5	11,6	11,7

Tab. II. Ammonium- und Phosphatkonzentration (in mM m⁻³) bei Boknis Eck

Datum	5 m		25 m	
	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻
14.04.83	0,19	0,47	-	-
15.04.83	0,21	0,60	-	-
27.04.83	0,53	0,04	-	-
10.05.83	0,67	0,14	0,87	0,39
25.05.83	1,17	0,07	1,70	1,28
07.06.83	1,55	0,10	1,04	1,39
27.06.83	1,75	0,38	1,95	1,68
04.08.83	1,83	0,39	3,32	1,37
01.09.83	2,87	0,32	-	-
28.09.83	2,30	0,63	5,41	4,61
20.10.83	1,22	1,38	2,65	1,63
04.11.83	2,38	1,46	-	-
24.11.83	1,62	1,14	6,14	1,26
14.12.83	2,50	1,18	3,42	1,08
14.12.83	2,05	1,29	2,98	1,17
12.01.84	4,13	1,49	2,80	1,20
12.01.84	3,26	1,46	2,67	1,26
09.02.84	3,46	1,04	4,03	1,26
23.02.84	2,73	1,18	2,16	1,25
27.02.84	4,59	1,16	4,50	1,25
27.02.84	4,44	1,14	3,89	1,16
08.03.84	2,52	0,81	3,67	1,21
20.03.84	3,92	0,12	5,72	1,22
21.03.84	4,17	0,09	5,58	1,10
02.04.84	1,59	0,23	11,19	1,11
05.04.84	1,95	0,25	4,34	0,42
16.04.84	1,22	0,21	5,49	0,62
24.04.84	1,11	0,21	11,56	1,27

Tab. IIIa. Chlorophyll a - Konzentration und Zooplanktontrockengewicht in der Oberschicht bei Boknis Eck (1 = < 20 µm, 2 = 20-200 µm, 3 = 200-500 µm, 4 = 500-1000 µm, 5 = > 1000 µm, 6 = Gesamtsumme)

Datum	Chlorophyll <u>a</u> (mg m ⁻³) in 5 m						Zooplanktontrockengewicht (mg m ⁻³)					
	1	2	3	4	5	6	2	3	4	5	6	
14.04.83	-	-	-	-	-	9,98	-	-	-	-	-	
27.04.83	-	-	-	-	-	4,07	-	-	-	-	-	
10.05.83	2,43	0,11	0	0	0,09	2,63	35,4	21,8	0,6	0,1	57,9	
25.05.83	2,58	0,82	0,10	0,03	0,04	3,57	16,7	17,2	1,0	0,1	35,0	
07.06.83	1,55	1,00	0,02	0	0,17	2,74	68,0	49,6	1,1	0,4	119,1	
27.06.83	1,52	1,10	0,25	0,02	0	2,89	33,8	39,7	4,7	1,3	79,5	
28.06.83	1,87	1,04	0	0	0	2,91	-	-	-	-	-	
04.08.83	3,31	0,10	0,08	0	0	3,49	5,1	46,6	106,7	2,9	161,3	
01.09.83	1,19	1,06	0,84	0	0	3,09	7,1	62,3	7,5	1,9	78,8	
28.09.83	2,35	4,35	0	0	0,23	6,93	2,2	71,7	25,1	1,9	100,9	
20.10.83	0,98	4,02	0	0,33	0	5,33	22,4	41,8	4,2	0,1	68,5	
04.11.83	2,05	4,78	0,17	0	0	7,00	0,2	0,5	15,8	0,9	17,4	
24.11.83	1,32	10,11	0,14	0,15	0	11,72	3,1	36,8	5,2	0,2	45,3	
14.12.83	1,13	0,58	0,04	0	0	1,75	3,2	7,8	2,7	0,2	13,9	
12.01.84	0,20	0,39	0,06	0,04	0	0,69	3,5	6,0	1,2	0,1	10,7	
09.02.84	0,46	0,13	0,13	0,09	0	0,81	3,8	9,5	1,7	0,4	15,4	
23.02.84	0,62	0,04	0,05	0,13	0,12	0,96	-	-	-	-	-	
27.02.84	0,64	0,17	0,05	0,10	0	0,96	3,8	10,1	1,9	0,3	16,1	
08.03.84	2,15	2,28	0	0,20	0	4,63	1,6	4,9	3,1	0,3	9,9	
20.03.84	2,08	10,30	0	0	0	12,38	1,8	9,2	1,0	0,4	12,4	
21.03.84	2,14	9,15	1,02	0	0	12,31	-	-	-	-	-	
02.04.84	1,46	1,60	0,16	0	0	3,22	1,7	3,1	0,2	0,1	5,1	
05.04.84	1,46	1,29	0,32	0	0	3,07	1,1	1,0	0,6	0,0	2,7	
16.04.84	1,77					4,20		21,2		0,1	21,3	
24.04.84	1,08	0,42	0,03	0	0	1,53	5,7	14,7	1,1	0,1	21,6	

Tab. IIIb. Chlorophyll a - Konzentration und Zooplanktontrockengewicht im Tiefenwasser bei Boknis Eck (1 = < 20 µm, 2 = 20-200 µm, 3 = 200-500 µm, 4 = 500-1000 µm, 5 = > 1000 µm, 6 = Gesamtsumme)

Datum	Chlorophyll <u>a</u> (mg m ⁻³) in 25 m						Zooplanktontrockengewicht (mg m ⁻³)				
	1	2	3	4	5	6	2	3	4	5	6
14.04.83	-	-	-	-	-	3,14	-	-	-	-	-
27.04.83	-	-	-	-	-	4,67	-	-	-	-	-
10.05.83	1,56	0,20	0,07	0,25	0,17	2,25	9,4	45,6	8,0	0,5	63,5
25.05.83	0,34	0,09	0,03	0,05	0	0,51	-	-	-	-	-
07.06.83	1,05	0,35	0,05	0,04	0,08	1,57	12,4	27,0	1,7	0,2	41,3
27.06.83	0,61	0,15	0,01	0,02	0,08	0,87	20,3	27,1	10,7	0,6	58,7
04.08.83	0,57	0,20	0,12	0,01	0	0,90	3,6	65,4	4,2	1,8	75,0
01.09.83	0,75	2,91	0,05	0	0,06	3,77	-	-	-	-	-
28.09.83	1,32	0,77	0	0	0,03	2,12	3,1	31,1	1,9	6,9	43,0
20.10.83	0,84	0,14	0,04	0	0	1,02	11,0	22,6	1,0	0,2	34,8
04.11.83	1,99	0,77	0,70	0	0	3,46	-	-	-	-	-
24.11.83	1,29	7,67	0,88	0	0	9,84	1,2	15,0	1,0	0,2	17,4
14.12.83	1,49	0,50	0,16	0,03	0	2,18	1,3	10,4	1,2	0,1	12,9
12.01.84	0,27	0,40	0,08	0,04	0	0,79	4,2	23,5	3,9	0,0	31,6
09.02.84	0,39	0,42	0	0	0	0,81	1,4	5,6	1,2	0,7	8,9
23.02.84	0,38	0,35	0	0	0	0,73	-	-	-	-	-
27.02.84	0,65	0,20	0,11	0	0	0,96	2,5	6,7	0,9	0,1	10,2
08.03.84	0,46	0,32	0,11	0	0	0,89	1,3	4,0	0,3	0,2	5,8
20.03.84	2,93	2,59	0	0,12	0	5,64	2,5	4,3	1,8	0,0	8,6
21.03.84	2,68	3,93	0,36	0	0	6,97	-	-	-	-	-
02.04.84	2,75	7,81	0,13	0,15	0	10,84	0,2	6,7	0,8	0,2	7,9
05.04.84	1,52	5,62	0,24	0	0	7,38	-	-	-	-	-
24.04.84	1,19	0,15	0,05	0,22	0	1,61	2,6	10,9	2,2	0,0	15,7

Tab. IV. Respiration (in $\text{mg O}_2 \text{m}^{-3} \text{d}^{-1}$) des Netzplanktons bei Boknis Eck
 (1 = 20-200 μm , 2 = 200-500 μm , 3 = 500-1000 μm , 4 = > 1000 μm , 5 = Ges.summe)

Datum	Oberschicht					Tiefenwasser				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
10.05.83	0	2,31	0,58	0,29	3,18	22,16	9,89	2,78	0,62	35,45
25.05.83	2,34	2,05	0	0,73	5,12	0,77	2,31	1,28	0,26	3,75
07.06.83	8,53	3,71	0,93	0,56	13,17	1,70	6,24	1,70	1,13	10,77
27.06.83	5,51	7,71	0,87	0,83	14,05	2,51	4,51	0	1,00	8,02
04.08.83	4,70	5,61	21,57	3,33	35,21	3,70	6,95	1,39	2,78	14,82
01.09.83	6,68	14,14	0,77	0,51	22,10	-	-	-	-	-
28.09.83	16,06	26,87	2,07	2,07	47,07	6,74	11,08	2,09	0,85	20,76
20.10.83	17,31	8,96	0,51	0,60	26,87	1,57	2,61	1,04	0,26	5,48
04.11.83	10,45	17,01	5,07	0,90	33,45	1,73	4,27	1,00	0,26	7,26
24.11.83	3,88	30,15	0,90	0,30	35,23	3,07	2,56	0,20	3,58	9,41
14.12.83	3,02	0,40	0,16	0	3,58	1,62	0,63	0,59	0,21	3,05
12.01.84	5,37	2,39	1,19	0,60	9,55	2,01	1,21	1,61	1,21	6,04
09.02.84	3,22	0,34	1,03	6,84	11,43	2,07	1,43	2,39	3,34	9,23
23.02.84	0,60	0,60	1,19	0,60	2,99	0	0	0,48	0,48	0,96
27.02.84	1,76	1,28	1,00	0,09	4,04	0,23	0,45	0	0	0,68
08.03.84	2,39	2,99	0,60	0	5,98	1,83	0,92	0	0	2,75
20.03.84	5,51	7,30	2,13	0,57	15,50	3,03	8,48	1,56	0	13,07
21.03.84	4,18	2,99	2,99	1,79	11,95	2,71	5,82	0,83	0	9,36
02.04.84	2,39	0,60	0	0	2,99	0	1,02	1,02	0	2,04
05.04.84	2,18	0,93	1,56	0,31	4,98	4,77	0,48	0	0	5,25
16.04.84	6,66		0	6,66	7,81		0,56	8,37		
24.04.84	4,18	2,99	1,79	1,19	10,15	3,33	4,35	0,77	0,26	8,71

Tab. Va. Ammonium- und anorganische Phosphatbilanzen (Zooplanktonexkretion vs. Phytoplanktonnährsalzaufnahme) in der Oberschicht bei Boknis Eck (1 = 20-200 μm , 2 = 200-500 μm , 3 = 500-1000 μm , 4 = > 1000 μm , 5 = Gesamtbilanz)

Datum	NH_4^+ ($\mu\text{M m}^{-3}\text{d}^{-1}$)					PO_4^{3-} ($\mu\text{M m}^{-3}\text{d}^{-1}$)				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
10.05.83	4,16	2,51	0,56	0,00	7,23	0,59	0,92	0,00	-0,15	1,36
25.05.83	5,62	4,18	4,32	2,36	16,48	0,62	0,70	0,00	0,17	1,49
07.06.83	-17,54	-6,42	25,90	0,93	2,87	-1,48	-1,34	-0,19	-0,05	-3,06
27.06.83	18,46	32,18	11,41	-1,54	60,51	3,43	6,94	0,17	0,39	10,93
04.08.83	5,87	0,33	9,30	16,46	31,96	1,70	0,29	5,99	0,76	8,74
01.09.83	-1,11	9,07	3,34	2,18	13,48	0,03	2,95	0,53	0,26	3,77
28.09.83	-3,17	-11,06	-11,56	-9,29	-35,08	-0,46	-0,76	0,10	0,21	-0,91
20.10.83	-1,56	8,50	4,01	1,84	12,79	-0,60	1,38	1,77	1,77	4,32
04.11.83	-14,42	-10,61	1,43	0,88	-22,72	-19,93	-7,62	-0,23	1,54	-26,24
24.11.83	-2,45	-0,48	1,50	0,00	-1,43	-0,46	-4,23	1,39	-0,31	-3,61
14.12.83	-0,35	1,52	0,20	0,02	1,39	-0,35	0,03	0,12	0,05	-0,15
12.01.84	1,81	5,08	-0,29	3,64	10,24	-1,31	0,69	0,46	0,23	0,07
09.02.84	0,80	0,52	-0,32	2,09	3,09	0,15	0,41	0,15	0,15	0,86
23.02.84	0,84	5,80	3,29	0,63	10,56	0,81	0,22	-0,11	0,11	1,03
27.02.84	-1,73	0,50	0,96	0,27	0,00	0,27	0,35	0,04	0,02	0,68
08.03.84	-10,77	-10,28	-1,54	3,43	-19,16	-3,01	-3,78	0,05	-0,16	-6,90
20.03.84	-	-	-	-	-	-0,17	-0,66	-0,49	-0,42	-1,74
21.03.84	-3,22	-4,87	-3,47	-1,62	-13,18	0,62	-0,52	0,26	-0,03	0,33
02.04.84	-0,59	1,43	-2,08	-0,33	-1,57	-0,29	0,58	0,40	0,12	0,81
05.04.84	0,00	1,67	1,18	0,15	3,00	0,06	0,30	0,20	0,30	0,86
16.04.84	← 35,53 →			0,15	35,68	← 2,07 →			0,07	2,14
24.04.84	4,27	4,87	2,47	0,67	12,28	0,79	0,79	-0,18	-0,42	0,98

Tab. Vb. Ammonium- und anorganische Phosphatbilanzen im Tiefenwasser bei Boknis Eck (1 = 20-200 μm , 2 = 200-500 μm , 3 = 500-1000 μm , 4 = > 1000 μm , 5 = Gesamtbilanz)

Datum	NH_4^+ ($\mu\text{M m}^{-3}\text{d}^{-1}$)					PO_4^{3-} ($\mu\text{M m}^{-3}\text{d}^{-1}$)				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
10.05.83	-120,61	24,54	5,52	0,62	-89,93	-8,46	3,62	0,75	0,31	-3,78
25.05.83	2,51	0,82	1,03	5,59	9,95	0,41	1,59	0,92	0,34	3,26
07.06.83	-9,43	8,01	2,84	2,20	3,62	-15,42	4,38	-0,22	-0,29	-11,55
27.06.83	-1,15	9,77	3,96	0,15	12,73	-2,56	4,31	1,55	0,20	3,50
04.08.83	-4,22	6,38	1,05	9,18	12,39	-2,68	3,70	0,42	0,36	1,80
28.09.83	-18,64	-11,30	5,44	-1,38	-25,88	-0,68	-2,04	1,44	0,48	-0,80
20.10.83	-1,31	2,73	-0,71	0,48	1,19	-1,28	-0,74	-0,34	0,00	-2,36
24.11.83	-5,25	-2,04	-1,75	1,52	-7,52	-1,38	0,26	0,59	-0,99	-1,52
14.12.83	-0,54	0,20	0,30	0,52	0,48	-0,26	0,71	0,52	0,40	1,37
12.01.84	-1,37	-2,29	0,60	-2,24	-5,30	-1,86	-0,16	0,05	-0,16	-2,13
09.02.84	-2,01	0,35	-1,88	-1,18	-4,72	-1,62	-0,13	0,02	-0,22	-1,96
23.02.84	-0,17	-0,89	-0,11	2,51	0,98	-0,48	0,22	-0,04	-0,17	-0,47
27.02.84	-0,11	0,24	-1,14	-2,50	-3,51	0,11	0,07	-0,07	0,01	0,12
08.03.84	1,34	-0,16	-3,22	-2,47	-4,51	-0,63	0,38	0,63	0,08	0,46
20.03.84	1,44	1,32	0,54	3,42	6,72	-0,57	0,24	0,05	0,14	-0,14
02.04.84	0,78	1,65	0,50	-0,67	2,26	-0,25	0,15	0,99	0,15	1,04
05.04.84	-1,22	3,72	3,29	-0,42	5,37	-0,60	0,87	0,41	-0,14	0,54
16.04.84	12,42			0,75	13,17	1,34			0,06	1,40
24.04.84	-2,41	14,83	1,32	-1,66	12,08	-0,05	1,77	-0,05	-0,21	1,46

Tab. VI. Respirations- und Nährsalzbilanzmessungen auf der Station Bojen (BI, Kontrollstation; 58°48'N, 17°37'E)

Respiration ($\text{mg O}_2\text{m}^{-3}\text{d}^{-1}$)

Fraktion	4.7.84	18.7.84	1.8.84	15.8.84	29.8.84	12.9.84	25.9.84
20 - 200 μm	2,02	0,46	0,85	2,91	2,02	1,03	-
200 - 500 μm	2,99	0,06	0,70	5,94	4,53	0,43	-
500 -1000 μm	0,40	0,09	0,32	4,23	0,68	0,15	-
> 1000 μm	0,06	0,10	0,03	0,52	0,07	0,11	-
Summe	5,47	0,71	1,90	13,60	7,30	1,72	-

NH_4^+ ($\text{mM m}^{-3}\text{d}^{-1}$)

Fraktion	4.7.84	18.7.84	1.8.84	15.8.84	29.8.84	12.9.84	25.9.84
20 - 200 μm	0,04	-1,22	1,12	0,49	3,45	0,37	-
200 - 500 μm	5,45	0,52	1,99	6,97	10,42	0,50	-
500 -1000 μm	0,71	0,32	-0,17	5,15	2,93	0,36	-
> 1000 μm	-0,33	0,65	0,09	1,99	0,95	-0,01	-
Summe	5,87	0,27	3,03	14,60	17,75	1,22	-

PO_4^{3-} ($\text{mM m}^{-3}\text{d}^{-1}$)

Fraktion	4.7.84	18.7.84	1.8.84	15.8.84	29.8.84	12.9.84	25.9.84
20 - 200 μm	-0,39	-0,07	-0,32	-0,15	0,00	-0,05	-
200 - 500 μm	1,12	-0,07	0,23	-0,59	0,97	0,03	-
500 -1000 μm	0,22	-0,07	0,17	1,68	0,25	0,06	-
> 1000 μm	0,03	-0,03	0,06	0,24	0,07	0,02	-
Summe	0,98	-0,24	0,14	1,18	1,29	0,06	-

Tab. VII. Respirations- und Nährsalzbilanzmessungen auf der Station H2
(58°50'N, 17°47'E)

Respiration ($\text{mg O}_2\text{m}^{-3}\text{d}^{-1}$)

Fraktion	4.7.84	18.7.84	1.8.84	15.8.84	29.8.84	12.9.84	25.9.84
20 - 200 μm	2,68	1,28	3,79	3,85	3,62	6,74	4,05
200 - 500 μm	3,20	1,55	4,00	3,94	1,15	1,05	0,50
500 -1000 μm	0,44	0,24	0,81	0,61	0,04	0,50	0,24
> 1000 μm	0,34	0,39	0,33	0,26	0,39	0,19	0,20
Summe	6,66	3,46	8,93	8,66	5,20	8,48	4,99

NH_4^+ ($\text{mM m}^{-3}\text{d}^{-1}$)

Fraktion	4.7.84	18.7.84	1.8.84	15.8.84	29.8.84	12.9.84	25.9.84
20 - 200 μm	1,80	1,53	0,48	3,29	3,43	1,03	-1,33
200 - 500 μm	8,95	5,09	9,82	3,02	6,49	3,34	-0,65
500 -1000 μm	-0,29	0,64	2,93	0,05	1,64	2,15	0,65
> 1000 μm	-0,49	0,61	0,68	-0,34	0,00	-0,49	-0,56
Summe	9,97	7,87	13,91	6,02	11,56	6,03	-1,89

PO_4^{3-} ($\text{mM m}^{-3}\text{d}^{-1}$)

Fraktion	4.7.84	18.7.84	1.8.84	15.8.84	29.8.84	12.9.84	25.9.84
20 - 200 μm	-0,77	-0,14	-0,56	-1,39	-0,08	-1,62	-0,64
200 - 500 μm	0,27	0,04	0,13	-0,06	0,37	0,57	0,33
500 -1000 μm	-0,18	-0,03	0,41	-0,04	0,18	-0,06	0,13
> 1000 μm	-0,21	-0,12	0,11	-0,09	0,07	-0,17	0,06
Summe	-0,89	-0,25	0,09	-1,58	0,54	-1,28	-0,12

Tab. VIII. Respirations- und Nährsalzbilanzmessungen auf der Station H3
(58°56'N, 17°44'E)

Respiration ($\text{mg O}_2\text{m}^{-3}\text{d}^{-1}$)

Fraktion	5.7.84	17.7.84	31.7.84	14.8.84	30.8.84	13.9.84	25.9.84
20 - 200 μm	1,77	0,95	4,15	3,58	2,55	6,51	3,63
200 - 500 μm	1,75	1,83	5,15	3,84	0,82	0,03	0,17
500 -1000 μm	0,40	0,11	2,09	0,48	0,72	0,05	0,17
> 1000 μm	0,17	0,29	0,51	0,37	0,36	0,08	0,09
Summe	4,09	3,18	11,90	8,27	4,45	6,67	4,06

NH_4^+ ($\text{mM m}^{-3}\text{d}^{-1}$)

Fraktion	5.7.84	17.7.84	31.7.84	14.8.84	30.8.84	13.9.84	25.9.84
20 - 200 μm	3,30	2,72	-2,55	(-0,65)	1,26	-0,72	-0,64
200 - 500 μm	3,55	10,99	7,25	(5,07)	2,89	-1,20	-1,51
500 -1000 μm	0,93	4,84	1,30	-1,58	-0,27	-0,31	-1,16
> 1000 μm	0,17	4,11	1,24	-0,89	0,16	-1,04	-1,51
Summe	7,95	22,66	7,24	-	4,04	-3,27	-4,82

PO_4^{3-} ($\text{mM m}^{-3}\text{d}^{-1}$)

Fraktion	5.7.84	17.7.84	31.7.84	14.8.84	30.8.84	13.9.84	25.9.84
20 - 200 μm	-0,72	-0,41	-1,10	0,26	0,04	-0,22	-1,04
200 - 500 μm	0,60	1,11	2,03	0,78	0,00	0,22	0,26
500 -1000 μm	0,04	0,32	0,39	0,14	0,13	0,08	0,26
> 1000 μm	-0,02	0,07	0,09	-0,06	0,14	0,06	0,13
Summe	-0,10	1,09	1,41	1,12	0,31	0,14	-0,39

Tab. IX. Respirations- und Nährsalzbilanzmessungen auf der Station H4
(58°59'N, 17°44'E)

Respiration (mg O ₂ m ⁻³ d ⁻¹)							
Fraktion	5.7.84	17.7.84	31.7.84	14.8.84	30.8.84	13.9.84	25.9.84
20 - 200 µm	3,17	3,17	6,97	3,67	9,06	8,13	15,62
200 - 500 µm	3,74	5,26	7,04	6,01	1,89	0,38	0,97
500 -1000 µm	0,50	0,21	1,10	0,75	0,68	0,59	0,13
> 1000 µm	0,43	0,25	0,57	0,25	0,61	0,05	0,20
Summe	7,84	8,89	15,68	10,68	12,24	9,15	16,92

NH ₄ ⁺ (mM m ⁻³ d ⁻¹)							
Fraktion	5.7.84	17.7.84	31.7.84	14.8.84	30.8.84	13.9.84	25.9.84
20 - 200 µm	4,13	-0,46	-4,85	-3,18	22,55	-1,51	0,09
200 - 500 µm	9,39	12,15	12,31	(8,81)	5,31	-0,56	3,71
500 -1000 µm	-0,36	1,78	0,56	0,94	-1,47	-0,38	-1,90
> 1000 µm	-0,71	0,04	-1,14	-0,54	-2,78	-1,47	-1,92
Summe	12,45	13,51	6,88	6,03	23,61	-3,92	-0,02

PO ₄ ³⁻ (mM m ⁻³ d ⁻¹)							
Fraktion	5.7.84	17.7.84	31.7.84	14.8.84	30.8.84	13.9.84	25.9.84
20 - 200 µm	-1,41	-0,83	0,55	0,58	0,00	-0,06	-1,97
200 - 500 µm	1,10	1,26	2,45	0,96	0,25	0,31	0,63
500 -1000 µm	0,01	0,04	0,36	0,16	0,13	0,14	0,26
> 1000 µm	-0,05	-0,11	-0,03	0,01	0,02	0,05	0,42
Summe	-0,36	0,36	3,33	1,71	0,40	0,44	-0,66