

Z. 945

(Diss.)

66b

BERICHTE

aus dem

SONDERFORSCHUNGSBEREICH 313

“ SEDIMENTATION IM EUROPÄISCHEN NORDMEER “



Nr. 2

Saisonale und regionale Aspekte der Produktion
und Sedimentation von Partikeln
im Meer

von

R. PEINERT



CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT ZU KIEL · 1986

Z. 945

66b

Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel	Nr. 2	S. 1 - 108	Kiel, 3.12.1985
--	-------	------------	-----------------

SAISONALE UND REGIONALE ASPEKTE DER PRODUKTION
UND SEDIMENTATION VON PARTIKELN
IM MEER

von

R. Peinert *)



*) Dipl. Biol. Rolf Peinert: Sonderforschungsbereich 313 an der Universität Kiel, Olshausenstr. 40, 2300 Kiel, F.R.G.

ABSTRACT

1. The relationship between physical and chemical environmental conditions, primary production, modification and sedimentation of particles was studied in different types of pelagic systems. Systems based on "new production" (spring bloom type) and those based on "regenerated production" (steady-state summer systems) are distinguished. Investigations were carried out in the Baltic Proper, on the north Norwegian shelf and in waters off Ireland. Apart from standard plankton methods, sedimentation was followed directly with sediment traps and indirectly by means of nutrient budgets.
2. In the Baltic Proper the main sedimentation of the spring phytoplankton bloom had already taken place prior to the investigation. A selective sedimentation of parts of the small remnant diatom population from the nutrient depleted water column was observed. An increase in zooplankton biomass reflected the transition of the pelagic system from spring bloom to summer steady-state conditions. The sedimentation loss since the start of the spring bloom is calculated by means of a nutrient budget. The role of Mesodinium rubrum in transporting nutrients into the euphotic zone in early summer is emphasized.
3. On the north Norwegian shelf the spring phytoplankton bloom exhibited a distinct patchiness related to the complex hydrography of the Norwegian Coastal Current. During summer, however, phytoplankton biomass was more evenly distributed. Sediment traps did not record high sedimentation rates in spring. A nutrient budget, however, indicates significant loss via sedimentation prior to the survey. Trap collections contained intact phytoplankton and - to a lesser extent than during summer - also euphausiid fecal matter. During summer, with a low autotrophic standing stock and strongly increased copepod biomass, neither intact phytoplankton cells, nor copepod fecal pellets were collected by traps. Euphausiid fecal matter in this season dominated the vertical flux of particulates. It is suggested that the pelagic system on the north Norwegian shelf is supplied with new nutrients even during summer and thus is able to maintain large macrozooplankton standing stocks.
4. Off Ireland, the spring diatom bloom was encountered in a late developmental stage. Silica concentrations were very low, although significant nitrate and phosphorous reserves were still available. A nutrient budget indicates high losses via sedimentation prior to the investigation also for this area. Sediment traps collected intact phytoplankton cells and fecal matter originating from salps. Species-dependent differences in the sinking of diatoms were observed, reflecting differing life history strategies of oceanic and neritic diatom species.
5. Typical seasonal and regional patterns of pelagic system structure and sedimentation are presented. These patterns range from "bloom systems" to "steady-state systems". In this context two types of processes are distinguished: a) those leading to the loss of particles via sedimentation ("sedimentation-chains") and b) those retaining biogenic elements within the surface layer ("retention-chains"). The relative dominance of these chains is determined by the physical environment. Processes leading to the sedimentation of diatom blooms, as well as grazing by euphausiids and salps are identified as sedimentation-chains and their impact on pelagic system structure is discussed. Copepod grazing, however, is suggested to represent a retention chain, as their fecal pellets tend to be utilized within the surface layer, thus conserving essential elements.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. <u>Einleitung</u>	1
2. <u>Material und Methoden</u>	2
2.1. Untersuchungsgebiete und Probennahme	2
2.2. Messung der Sedimentationsraten	2
2.3. Beprobung der Wassersäule	8
2.4. Gemessene Parameter	8
3. <u>Ergebnisse und Diskussion</u>	10
3.1. <u>Das Pelagial in der Ostsee im Frühjahr 1982</u>	10
3.1.1. Ergebnisse der Schnitte und Dauerstationen	10
3.1.2. Die Sedimentation in der mittleren Ostsee	19
3.1.3. Die Frühjahrssituation in der mittleren Ostsee	22
3.2. <u>Produktion und Sedimentation auf dem norwegischen Schelf</u>	29
3.2.1. Ergebnisse der Untersuchungen im Frühjahr 1983	29
3.2.1.1. Die Verteilung der Parameter auf drei Schnitten	29
3.2.1.2. Untersuchungen in den Gebieten I, II und III	42
3.2.2. Ergebnisse der Untersuchungen im Sommer 1983	54
3.2.2.1. Die Verteilung der Parameter auf dem Schelf	54
3.2.2.2. Biomassen, Produktion und Sedimentation im Vesterdjupet	58
3.2.3. Diskussion der Untersuchungen auf dem nordnorwegischen Schelf	67
3.3. <u>Die Gewässer westlich von Irland im Frühjahr 1984</u>	77
3.3.1. Ergebnisse der Untersuchungen der Wassersäule	77
3.3.2. Die Sedimentation westlich von Irland	86
3.3.3. Diskussion der Untersuchungen in den Gewässern vor Irland	90
4. <u>Allgemeine Diskussion</u>	94
5. <u>Zusammenfassung</u>	101
6. <u>Literaturverzeichnis</u>	102

1. Einleitung

In marinen pelagischen Ökosystemen findet eine Umwandlung von gelösten Stoffen in Partikel durch die Primärproduktion des Phytoplanktons statt. Diese Partikel werden durch die heterotrophen Organismen zum Aufbau ihrer Biomasse genutzt und zum Teil wieder remineralisiert und in gelöste Substanz überführt, oder aber sie sedimentieren. Diese Sedimentation, die einen Verlust essentieller Elemente aus der Deckschicht des Meeres darstellt, wird daher in hohem Maße von der Wechselwirkung der biologischen Prozesse bestimmt. Bei der Untersuchung des marinen Stoffkreislaufes wurden einzelne Vorgänge, wie die Primärproduktion und Nährsalzaufnahme des Phytoplanktons und die Freßaktivität des Zooplanktons mit großer Aufmerksamkeit verfolgt, ein Bezug zur Sedimentation wurde jedoch kaum hergestellt. Erst neuere Arbeiten weisen darauf hin, daß sich eine unterschiedliche Struktur pelagischer Systeme auch in unterschiedlichen Verlusten an Partikeln durch Sedimentation abbildet.

Während gelöste Stoffe nur unter Aufwand von Bewegungsenergie zusammen mit dem sie umgebenden Wasser transportiert werden können, haben Partikel die Möglichkeit, den Wasserkörper ihrer Entstehung ohne Energieaufwand zu verlassen, wenn sie eine größere Dichte als das umgebende Wasser haben. Die unterschiedlichen Zeit- und Raumskalen der Prozesse, die Einfluß auf die Sedimentation haben, und ihre Bedeutung für das Pelagial des Meeres lassen sich schematisch am Jahresgang gemäßigter und höherer Breiten darstellen: Hier findet im Frühjahr in einer nur flachen oberflächennahen Schicht eine Umwandlung von (gelösten) Nährsalzen in (partikuläre) Biomasse des Phytoplanktons mit darauffolgender Sedimentation von Teilen dieser Biomasse im Bereich von wenigen Wochen statt. Dieser Verlust an essentiellen Elementen kann jedoch nur über einen physikalischen Transport von Wasser aus größeren Tiefen an die Oberfläche ausgeglichen werden, der regelmäßig erst im Herbst stattfindet.

Bei der Untersuchung der Bedingungen von Produktion und Sedimentation von Partikeln im Meer kann sich die vorliegende Arbeit nicht auf ein etabliertes Gebäude von Vorstellungen stützen, in dem die Sedimentation einen festen Platz hat. Die Gründe dafür sind in dem bis vor kurzem vorherrschenden Paradigma zu sehen, daß das Phytoplankton im Pelagial prinzipiell vom Zooplankton gefressen wird (Steele, 1974) und somit nur Kotballen als "Abfallprodukte" in Form eines kontinuierlichen, langsamen "Nieselregens" sedimentieren (z.B. Mills, 1975). Im Rahmen dieses Konzeptes vom Stoffkreislauf bestand daher keine Notwendigkeit, der Sedimentation von Partikeln größere Aufmerksamkeit zu widmen und das Tiefseebenthal wurde entsprechend als Lebensraum ohne saisonale Schwankungen angesehen (Sanders, 1968).

Die Entwicklung schneller Analysenmethoden für biochemische Summenparameter in den 60er und 70er Jahren verbesserte die Kenntnis von den räumlichen und zeitlichen Skalen der Einzelprozesse in pelagischen Systemen. Versuche, die Einzelergebnisse zu mathematischen Gesamtmodellen zusammensetzten, scheiterten jedoch und lösten die grundsätzliche Diskussion systemökologischer Konzepte aus (Steele, 1985; Platt et al., 1981), in der auch Bedeutung und Steuerung des Sedimentationsprozesses neu bewertet werden müssen. Seit Zeitzschel (1965) die direkte Messung der Sedimentationsraten mit Sinkstofffallen im Meer einführte, weist eine ständig wachsende Zahl von Veröffentlichungen (zusammengefaßt von Angel, 1984) auf die Kopplung der Sedimentation an die Dynamik pelagischer Systeme in verschiedenen Seegebieten und zu unterschiedlichen Jahreszeiten hin.

Die vorliegende Arbeit soll mit den Untersuchungen in der Ostsee, auf dem norwegischen Schelf und vor Irland einen Beitrag zur Einordnung der Sedimentation im Meer im Rahmen des Stoffkreislaufkonzeptes leisten. Neben den klassischen planktologischen Methoden wurden dafür auch treibende und verankerte Sinkstofffallen eingesetzt. Dieses Methodenpaket ermöglicht eine Charakterisierung unterschiedlicher pelagischer Systemtypen unter Einbeziehung ihrer Verluste durch die Sedimentation von Partikeln.

2. Material und Methoden

2.1. Untersuchungsgebiete und Probennahme

Das Probenmaterial wurde in drei verschiedenen Untersuchungsgebieten gewonnen:

In der Ostsee wurden im Frühjahr 1982 mit F.S. "Poseidon" Messungen auf zwei Schnitten zwischen Bornholm und Gotland zur Untersuchung der Bedingungen kurz nach dem Ende der Frühjahrsblüte durchgeführt. Die geographische Lage der Stationen beider Schnitte war bis auf die Stationen 4 und 8 (Abweichung max. 5 sm) identisch. Beide Schnitte wurden innerhalb von 14 Tagen abgefahren (7.-9.5. und 21.-24.5.). Auf den einfach umrandeten Stationen (2,5,8,9) in Abb. 1 wurden nur die Vertikalprofile der in vivo-Fluoreszenz des Chl. a und der Temperatur mit Sonden aufgenommen, während auf den anderen Stationen ebenfalls Wassers schöpfer und Planktonnetze eingesetzt wurden. Auf zwei Dauerstationen, in Abb. 1 dick umrandet, wurden täglich treibende und verankerte Sinkstofffallen eingesetzt und die Veränderung von Parametern in der Wassersäule mit täglich zweimaliger Probennahme mittels Sonden, Schöpfern und Planktonnetzen verfolgt (St. 4 im Gebiet des Baltic Open Sea Experiment, BOSEX 1976: 11.5.-17.5. und St. 10 nordöstlich Gotlands: 19.5.-21.5.). Die Daten zur Biomasse und Artenzusammensetzung des Phytoplanktons in diesem Seegebiet wurden von P. Stegmann (Institut für Meereskunde, Kiel) zur Verfügung gestellt.

Der nordnorwegische Schelf vor den Lofoten-Inseln war das Ziel von zwei Reisen im Frühjahr und Sommer 1983 im Rahmen der von der Deutschen Forschungsgemeinschaft geförderten Pilotstudie zur Vorbereitung eines Sonderforschungsbereiches, der unter dem Thema "Sedimentation im Europäischen Nordmeer" geologische und planktologische Fragestellungen verbinden wird. Diese Arbeit kann bei der Untersuchung der Bedingungen von Produktion und Sedimentation von Partikeln auf dem Lofotenschelf auf ein umfangreiches hydrographisches Datenmaterial zurückgreifen, für dessen Bereitstellung Dr. R. Wittstock (Institut für Angewandte Physik, Universität Kiel) hier gedankt sei.

Im Frühjahr (26.4.-6.5.1983) wurde die Verteilung planktologischer und hydrographischer Parameter mit F.S. "Poseidon" auf drei Schnitten senkrecht zur Küste mit Schöpfer- und Sondenprofilen aufgenommen (Abb. 2a). An drei Orten auf dem Schelf wurden insgesamt fünf Mal treibende Sinkstofffallen eingesetzt (Einsatzdauer 15-25h) und die Wassersäule mit Schöpfern, Netzen und Sonden beprobt (Gebiet I-III). Zusätzlich wurde im Vesterdjupe eine U-Verankerung mit automatischen Sinkstofffallen und Strömungsmessern (Firma Aanderaa, Bergen, Norwegen) für 12 Tage ausgelegt.

Am selben Ort wurde im Sommer auf einer Reise mit F.K. "Littorina" (1.8.-19.8.1983) eine identische Verankerung für 14 Tage ausgebracht. Auf mehreren Fahrten, ausgehend von Bodö als Basishafen, wurden in der Nähe dieser Verankerung treibende Sinkstofffallen eingesetzt und die Wassersäule mit hydrographischen Sonden, Wassers schöpfern und Planktonnetzen beprobt. Zwei planktologisch-hydrographische Schnitte (L1, L2) wurden senkrecht zur Küste bis zur Schelfkante gefahren (Abb. 2b).

In den Gewässern westlich von Irland wurde mit F.S. "Poseidon" im Frühjahr 1984 (25.4.-12.5.) ebenfalls im Rahmen der oben genannten Pilotstudie ein Meßprogramm ähnlich wie das auf dem norwegischen Schelf durchgeführt. In drei Gebieten, am Rande der Porcupine Seabight (Gebiet I), südlich der Porcupine Bank (Gebiet II) und am Hang des Rockall Channels (Gebiet III) wurden jeweils zweimal treibende Sinkstofffallen eingesetzt (Einsatzdauer 24h) und die mit den Driftern markierten Wasserkörper zweimal täglich mit Schöpfern, Netzen und Sonden beprobt (Abb. 3).

2.2. Messung der Sedimentationsraten

Die Sedimentationsraten wurden mit Sinkstofffallen aus PVC gemessen, deren trichterförmiges Fanggefäß mit einem hydrodynamisch getesteten Deckel versehen ist, in dessen Öffnung ein Gitter zur Verminderung der eintretenden Turbulenz eingelassen ist. Neben der in Abb. 4 darge-

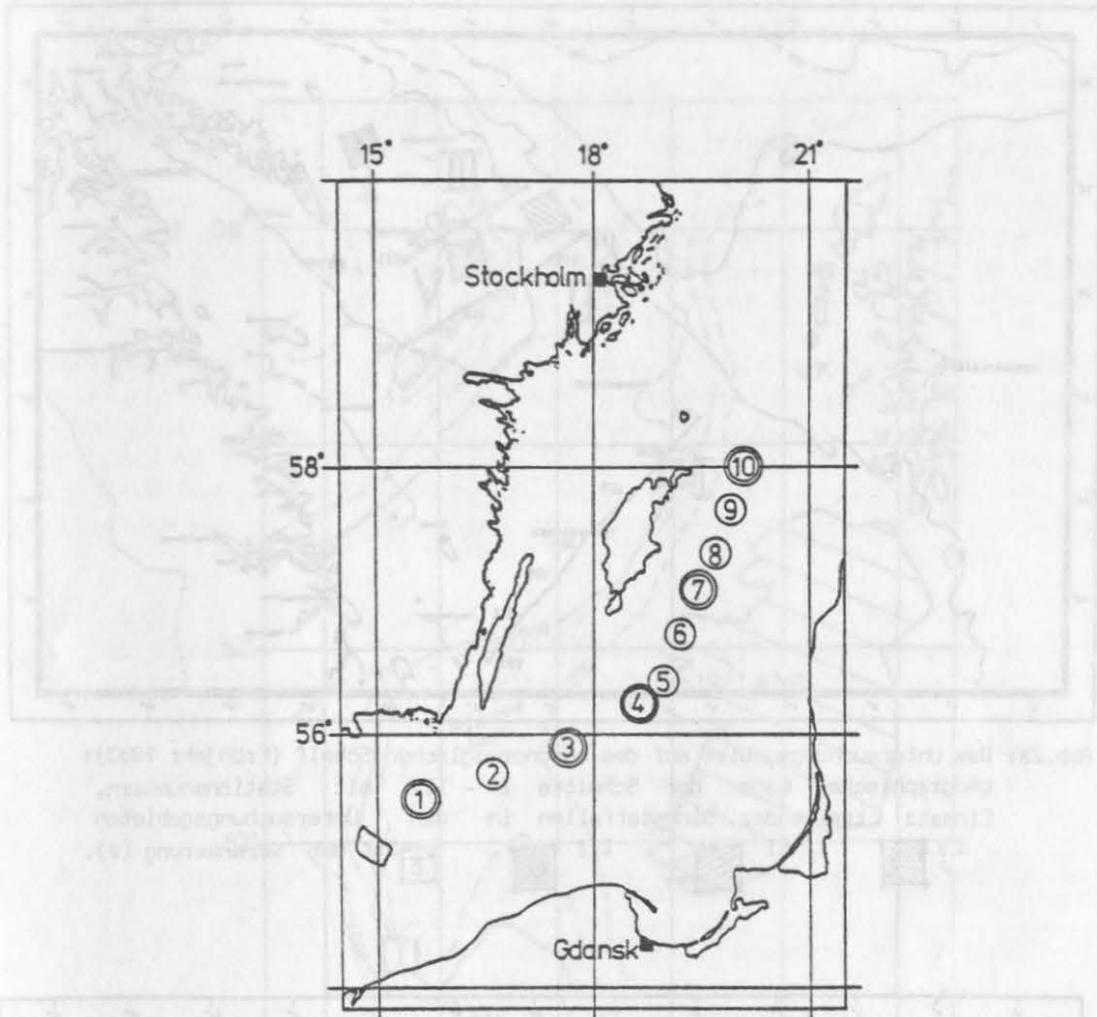


Abb.1 : Das Untersuchungsgebiet in der mittleren Ostsee 1962:
Dauerstationen stark umrandet, Stationen mit Probennahme durch
Schöpfer, Netze und Sonden doppelt umrandet, Station mit
Einsatz von Fluoreszenz- und CTD-Sonde einfach umrandet.

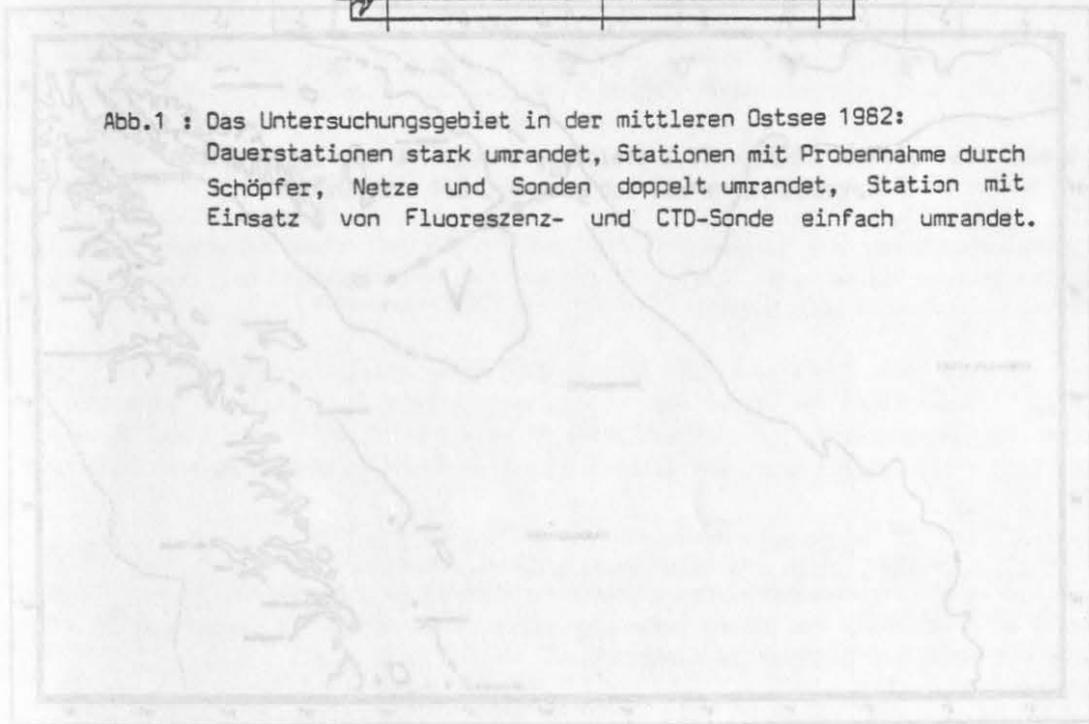


Abb. 2: Das Untersuchungsgebiet auf dem nordwestlichen Teil (Sommer 1962).
Geographische Lage der Punkte 1 (57° 15' - 57° 45' N, 18° 15' - 18° 45' E),
2 (57° 15' - 57° 45' N, 18° 15' - 18° 45' E), 3 (57° 15' - 57° 45' N, 18° 15' - 18° 45' E),
4 (57° 15' - 57° 45' N, 18° 15' - 18° 45' E), 5 (57° 15' - 57° 45' N, 18° 15' - 18° 45' E),
6 (57° 15' - 57° 45' N, 18° 15' - 18° 45' E), 7 (57° 15' - 57° 45' N, 18° 15' - 18° 45' E),
8 (57° 15' - 57° 45' N, 18° 15' - 18° 45' E), 9 (57° 15' - 57° 45' N, 18° 15' - 18° 45' E),
10 (57° 15' - 57° 45' N, 18° 15' - 18° 45' E).
Die Stationen sind mit einem Kreis umrandet, der die Art der Untersuchung anzeigt.
(V) bedeutet, dass eine Fluoreszenz- und CTD-Sonde eingesetzt wurde.

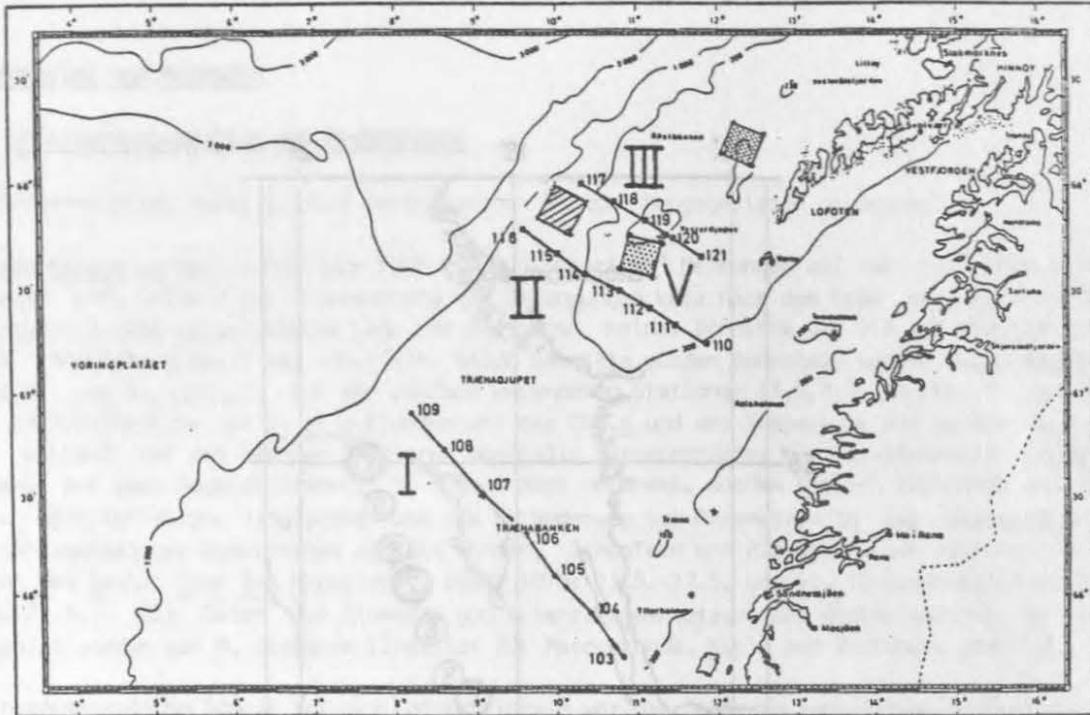


Abb.2a: Das Untersuchungsgebiet auf dem nordnorwegischen Schelf (Frühjahr 1983):
geographische Lage der Schnitte I - III mit Stationsnummern,
Einsatz treibender Sinkstofffallen in den Untersuchungsgebieten
I  II  III  , Ort der Verankerung (V).

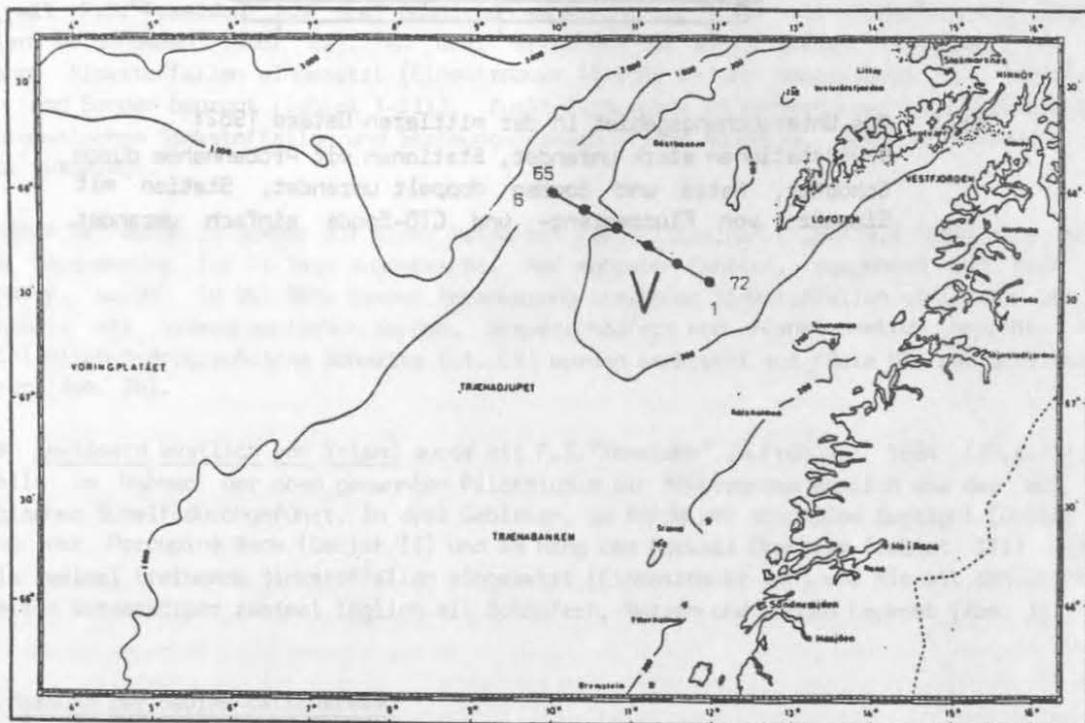


Abb.2b: Das Untersuchungsgebiet auf dem nordnorwegischen Schelf (Sommer 1983):
geographische Lage der Schnitte L1 (St.1 - 6) und L2 (St. 65-72),
Ort der Verankerung und Einsatz treibender Sinkstofffallen im
Vesterdjupet (V).

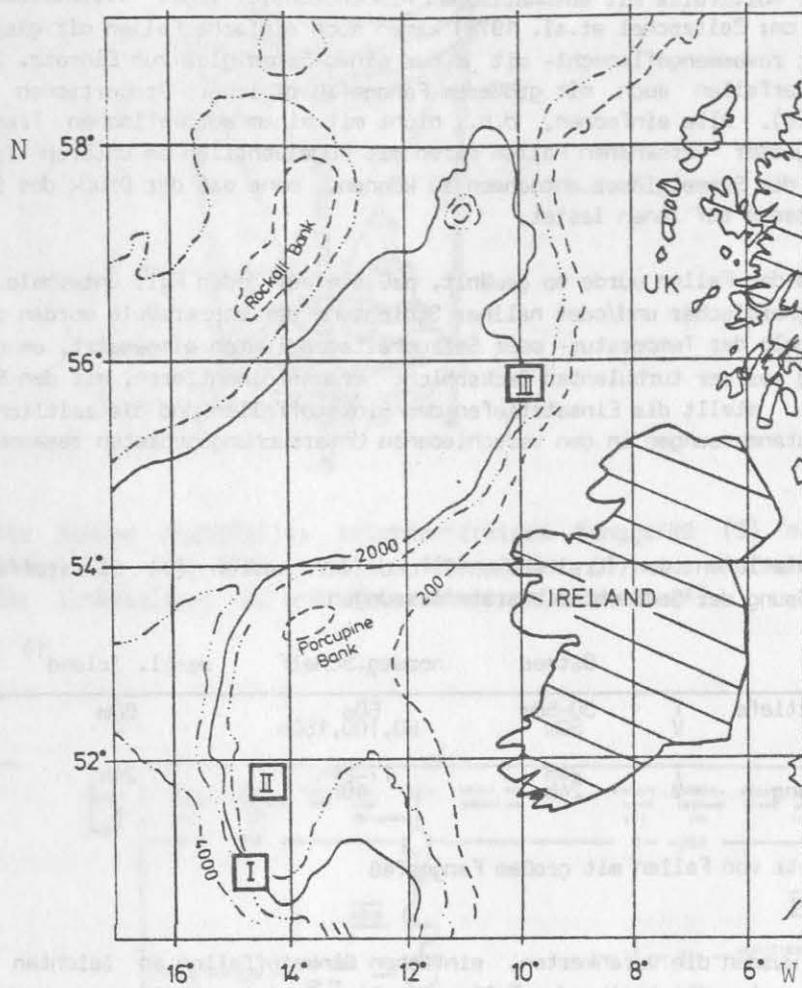


Abb.3 : Lage der Untersuchungsgebiete I,II und III westlich von Irland im Frühjahr 1984, Angabe der Tiefen in Metern.

stellten Kieler Multifalle mit automatischem Probenwechsler (max. Trichterdurchmesser 40 cm, Trichterhöhe 60 cm; Zeitzschel et.al. 1978) kamen auch einfache Fallen mit gleichem Fanggefäß - jeweils zu zweit zusammengeflanscht - mit je nur einem Sammelglas zum Einsatz. Zusätzlich wurden einfache Trichterfallen auch mit größerem Fanggefäß gleicher Proportionen verwendet (max. Durchmesser 60cm). Alle einfachen, d.h. nicht mit einem automatischen Transportsystem für mehrere Sammelgläser versehenen Fallen waren mit Kugelventilen am unteren Trichterende ausgestattet, um die Sammelgläser entnehmen zu können, ohne daß der Druck des in den Trichtern befindlichen Wassers auf ihnen lastet.

Die Einsatztiefe der Fallen wurde so gewählt, daß sie auf jeden Fall unterhalb der euphotischen Zone lag. Bei thermischer und/oder haliner Schichtung der Wassersäule wurden die Fallen unterhalb oder innerhalb der Temperatur- oder Salzgehaltsgradienten eingesetzt, um nur die Partikel, welche entgültig aus der turbulenten Deckschicht heraussedimentieren, mit den Sinkstofffallen zu fangen. Tab. 1 stellt die Einsatz Tiefen der Sinkstofffallen und die zeitliche Auflösung der Sedimentationsratenmessungen in den verschiedenen Untersuchungsgebieten zusammen.

Tab. 1: Einsatz Tiefen von treibenden (T) und verankerten (V) Sinkstofffallen; zeitliche Auflösung der Sedimentationsratenmessungen

Gebiet		Ostsee	norweg.Schelf	westl. Irland ¹⁾
Einsatztiefe	T	30-50m	60m	60m
	V	50m	60, 100, 150m	-
zeitl. Auflösung	T	24h	17-24h	24h
	V	24h	48h	-

1) Einsatz von Fallen mit großem Fanggefäß

In der Ostsee wurden die verankerten, einfachen Sinkstofffallen an leichten I-Verankerungen eingesetzt und, wie die treibenden Fallen in allen Gebieten täglich zum Wechsel der Sammelgläser aufgenommen. Die auf dem norwegischen Schelf verwendeten Multifallen (in U-Verankerungen zusammen mit Aanderaa-Strömungsmessern eingesetzt) hingegen erlaubten eine automatische Probennahme in 48h-Intervallen und waren im Frühjahr vom 29.4. bis zum 5.5.1983 und im Sommer vom 1.8. bis zum 15.8.1983 im Einsatz. Abb. 5 zeigt eine Verankerung und ein Driftersystem. Die Drifter waren durch Unterwasserauftriebskörper bis auf ca. 40 kp fehlenden Restauftriebes austariert, sodaß die schlanke Oberflächenspiere nur einen geringen Teil des Gesamtgewichtes des Driftersystemes zu tragen hatte.

Vor dem Einsatz der Sinkstofffallen wurden die Sammelgläser mit künstlichem Seewasser (Salzgehalt entsprechend dem Wasser des Untersuchungsgebietes) gefüllt und mit einem Tropfen Chloroform zur Konservierung des sedimentierten Materials versetzt. Neben einer Vermeidung von mikrobiellem Abbau sollte damit vor allem ein Wegfraß durch größeres Zooplankton unterbunden werden.

Die Sinkstoffe wurden nach der Entnahme der Gläser aus den Fallen durch eine 300µm Gaze gegeben, um größeres Zooplankton zu entfernen und in einem definierten Volumen künstlichen Seewassers aufgeschwemmt. Aus dieser Suspension wurden Unterproben zur Bestimmung der einzelnen Parameter mit einer Weithalspipette entnommen.

2.3. Beprobung der Wassersäule

Die vertikale Temperatur- und Salzgehaltsverteilung wurde in der Ostsee und auf dem norwegischen Schelf mit der Kieler Multisonde (Kroebel) gemessen. In den Gewässern westlich von Irland kam eine CTD-Sonde der Firma Meeres-Elektronik, Trappenkamp, zum Einsatz. Die in vivo-Fluoreszenz des Chl.a wurde profilierend mit einer EOS-Sonde (Suarez) gemessen. Ein Solarimeter der Firma Kipp und Zonen wurde zur Ermittlung der Globalstrahlung (350nm - 1500nm Wellenlänge) an Deck des Schiffes eingesetzt. Zur Ermittlung der Sichttiefe im Wasser wurde eine Secchischeibe (Durchmesser 50 cm) verwendet. Die Tiefe der euphotischen Zone wurde dann aus der Sichttiefe mit einem Faktor nach Parsons et al. (1977) ermittelt.

Wasserproben wurden mit 10 Liter- Niskin-Schöpfnern aus Tiefen genommen, die mittels CTD- oder Fluoreszenz- Sonden festgelegt wurden.

Zooplankton kleiner als 300µm wurde mit Apsteinnetzen (Maschenweite: 300µm, 200µm, 55µm) aus verschiedenen Tiefenstufen, teils mit Schließnetzen über Vertikalholz angereichert. Größeres Zooplankton wurde in Schrägholz mit Bongo-Netzen (Maschenweite 1000µm, 300µm vor Norwegen; 2000µm, 1000µm und 335µm westl. Irland) gefangen.

2.4. Gemessene Parameter

Die Schöpferproben wurden nach Filtration durch 300µm Gaze auf folgende Parameter untersucht:

Anorganisch gelöste Nährsalze (NO_3 , NO_2 , NH_3 , PO_4 , SiO_2) wurden mit einem Autoanalyzer nach Graßhoff (1976) gemessen.

Der Sauerstoffgehalt des Wassers wurde nach der Methode von Winkler (1888) ermittelt.

Das Trockengewicht des Seston wurde auf bei 550°C über Nacht geblüht und vorgewogenen Glasfaserfiltern (Whatman GF/C, Porenweite ca. 1µm) nach der Methode von Lenz (1971) bestimmt.

Dieselben Filter dienten zur Messung des organischen Kohlenstoff- und Stickstoffgehaltes mittels CHN-Analyzer der Firmen Hewlett Packard oder Perkin Elmer, nachdem anorganisches Karbonat durch Zugabe von wenigen Tropfen 0,01n HCl ausgetrieben wurde.

Der Phosphorgehalt des Seston wurde modifiziert nach Graßhoff (1976) bestimmt.

Bei der Messung des Chlorophyll a- Gehaltes wurden die Empfehlungen der BMB working group (Edler, 1979) zur spektralphotometrischen Bestimmung von Azetonextrakten beachtet. Bei den Wasserproben wurden die Gleichungen von Jeffrey und Humphrey (1975) zur Errechnung des Chlorophyll a-Gehaltes verwendet. Die Gleichungen von Lorenzen (1967) kamen bei der Bestimmung von Chl.a und dessen Abbauprodukt Phaeopigment a in den Sinkstoffen zur Anwendung. Beide Werte wurden zu Chlorophyll a-Äquivalenten addiert, da das Fixierungsmittel Chloroform in den Sinkstoffen Chlorophyll a zu Phaeopigment abbaut. Ein weiterer Abbau findet jedoch nicht statt (Hendrikson, 1975). Zur Umrechnung der in vivo-Fluoreszenz des Chlorophyll a (EOS-Sonde, Firma Suarez) in Chlorophyll a wurde eine Kalibrierung mit natürlichem Diatomeenplankton aus der Kieler Bucht während der Frühjahrsblüte 1983 durchgeführt (Stienen, unveröff. Daten).

Zellzählungen von Phyto- und Protozooplankton wurden mit einem umgekehrten Mikroskop nach der Sedimentationsmethode von Utermöhl (1931, 1958) an mit Lugolscher Lösung oder Formol fixierten Proben durchgeführt. Bei der Umrechnung der Plasmagehalte (errechnet nach Edler, 1979) in den Kohlenstoffinhalt der gezählten Organismen fanden die Faktoren von Strathmann (1967) und Smetacek (1975) Anwendung: 0,13 für thekate Dinoflagellaten, bzw. 0,11 für die anderen Autotrophen, alle Mikroheterotrophen und auch Kotballen.

Zur Messung der Primärproduktion des Phytoplanktons wurde die 14-C Methode nach Steeman-Nielsen (1958) im in situ-simulated Verfahren angewendet. Die Inkubationszeit betrug ca. 6h über die Zeit des höchsten Sonnenstandes. Die gesamten Probenvolumina wurden filtriert (Sartorius Membranfilter, ca. 0,6µm Porendurchmesser) und die Aktivität der filtrierten Partikel mit einem Flüssigkeitsszintillationszähler (Beckmann) bestimmt. Das Standardsäurezugabeverfahren (Graßhoff, 1976) wurde zur Messung der Alkalinität des Seewassers verwendet. Zur Ermittlung der Tagesproduktion wurden die für die Inkubationszeit ermittelten Werte mit einem Faktor multipliziert, der sich aus dem Verhältnis der integrierten Lichtmengen des Tages zu der über die Inkubationszeit integrierten Lichtmenge ergibt.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1. Das Pelagial in der Ostsee im Frühjahr 1982

3.1.1. Ergebnisse der Schnitte und Dauerstationen

Die Verteilung der Parameter auf zwei Schnitten

Die Verteilungen von Chlorophyll, Nitrat und Temperatur auf beiden Schnitten (Hinfahrt 7.-9.5.1982 und Rückfahrt 21.-24.5.1982) sind in Abb. 6 dargestellt. Die um den 8.5. bereits vorhandene Temperaturschichtung der Wassersäule war 14 Tage später, bei kontinuierlich ruhigem und sonnigem Wetter, in den obersten 40m deutlich verstärkt. Von oberflächennahen 7°C nahm die Temperatur fast linear auf weniger als 2°C im Wasser oberhalb der permanenten Halokline (ca. 60m) ab.

In der euphotischen Zone (20-30m; errechnet aus der Secchitiefe) waren die Nährsalze, am Beispiel Nitrat dargestellt, bereits auf der Hinfahrt völlig erschöpft. Zwischen 30m und 60m stiegen die Konzentrationen von 0 auf Werte um $5 \mu\text{M l}^{-1}$ an, die den winterlichen Konzentrationen in der durchmischten Oberflächenschicht nahekommen (Nehring und Francke, 1981). Dieser starke Gradient war auf der Rückfahrt etwas abgeschwächt; besonders auf den Stationen 1 und 3 hatten die Nährsalzmengen unterhalb der euphotischen Zone weiter abgenommen.

Zusammen mit der sich verstärkenden Temperaturschichtung der Wassersäule war eine Verlagerung der maximalen Chlorophyllkonzentrationen in oberflächennähere Schichten zu beobachten, wobei hohe Werte über $3 \mu\text{g l}^{-1}$ nahe Bornholm und östlich Gotlands beobachtet wurden.

Nicht in den Chlorophyllkonzentrationen abzulesen ist, daß sich die Zusammensetzung des Phytoplanktons in der Zeit zwischen den Schnitten stark geändert hatte. Abb. 7 zeigt neben den Profilen von Chlorophyll a und der Primärproduktion für ausgewählte Stationen der Schnitte auch die prozentuale Zusammensetzung der autotrophen Biomasse. Um den 8.5. waren auf allen Stationen Diatomeen noch die wichtigsten Phytoplankter, wengleich Mesodinium rubrum, μ -Flagellaten und autotrophe Dinoflagellaten ebenfalls deutliche Anteile am autotrophen Kohlenstoff hatten. Innerhalb von 14 Tagen hatte sich dann eine eindeutige Verschiebung zugunsten von Mesodinium rubrum ergeben, indem M. rubrum leicht zunahm, vor allem aber die Diatomeen bis auf St. 3 fast vollständig aus der Wassersäule verschwanden. Da dieses dominierende Vorkommen des autotrophen Ciliaten Mesodinium rubrum auf allen Stationen beobachtet wurde, muß es sich um eine großflächige Erscheinung in der mittleren Ostsee handeln, die ihre Bedingung in der speziellen Hydrographie des Jahres 1982 (sehr ruhiges, sonniges Wetter und geringe Durchmischungstiefe) und der besonderen Ökologie dieses mobilen Phytoplankters haben kann.

Die um den 8.5. noch vorherrschende Dominanz von Diatomeen ist ein Indiz dafür, daß hier ein spätes Stadium der Diatomeenfrühjahrsblüte erfaßt wurde. Dies wird auch z.B. durch die Vertikalverteilung des Phytoplanktonkohlenstoffes auf St. 4 belegt, wo eine große Diatomeenbiomasse zwischen 20m und 50m angetroffen wurde. Ein großer Teil dieser Biomasse war durch die beginnende Temperaturschichtung von der euphotischen Zone (30m) abgeschnitten. Mit zunehmender Tiefe war eine relative Zunahme von Ruhesporen bei Chaetoceros spp. zu beobachten und wird vermutet, daß dieser Teil der Population im Begriff war zu sedimentieren (Abb. 8). Ein weiteres, eindeutiges Indiz für die nur kurz zurückliegende Sedimentation der Diatomeenfrühjahrsblüte im Untersuchungsgebiet ergibt sich aus Sedimentproben mit ungestörter Oberfläche, die auf der Dauerstation 4 von Schulz (1984) mit Kastengreifern gewonnen wurden. Hier fand sich an mehreren aufeinander folgenden Tagen nach dem 15.5. eine ca. 5mm starke, zunehmend verblasende grün-braune Schicht eindeutig pelagischer Herkunft aus Detritus und Phytoplankton auf der Sedimentoberfläche. In dieser Schicht waren vor allem Diatomeen-Ruhesporen von Chaetoceros spp. auffällig, die in den Wasserproben der Schnitte, und auch auf der Dauerstation 4 vorhanden waren. Der frische Zustand dieses Materials läßt auf eine nur kurz, d.h. im Tagesbereich zurückliegende Sedimentation der Frühjahrsblüte zumindest im Gebiet der St. 4 schließen. Eine quantitative Bewertung der Sedimentation ist jedoch anhand dieser Proben nicht möglich, da das Material bodennah transportiert und entsprechend der Bodentopographie auch lokal akkumuliert

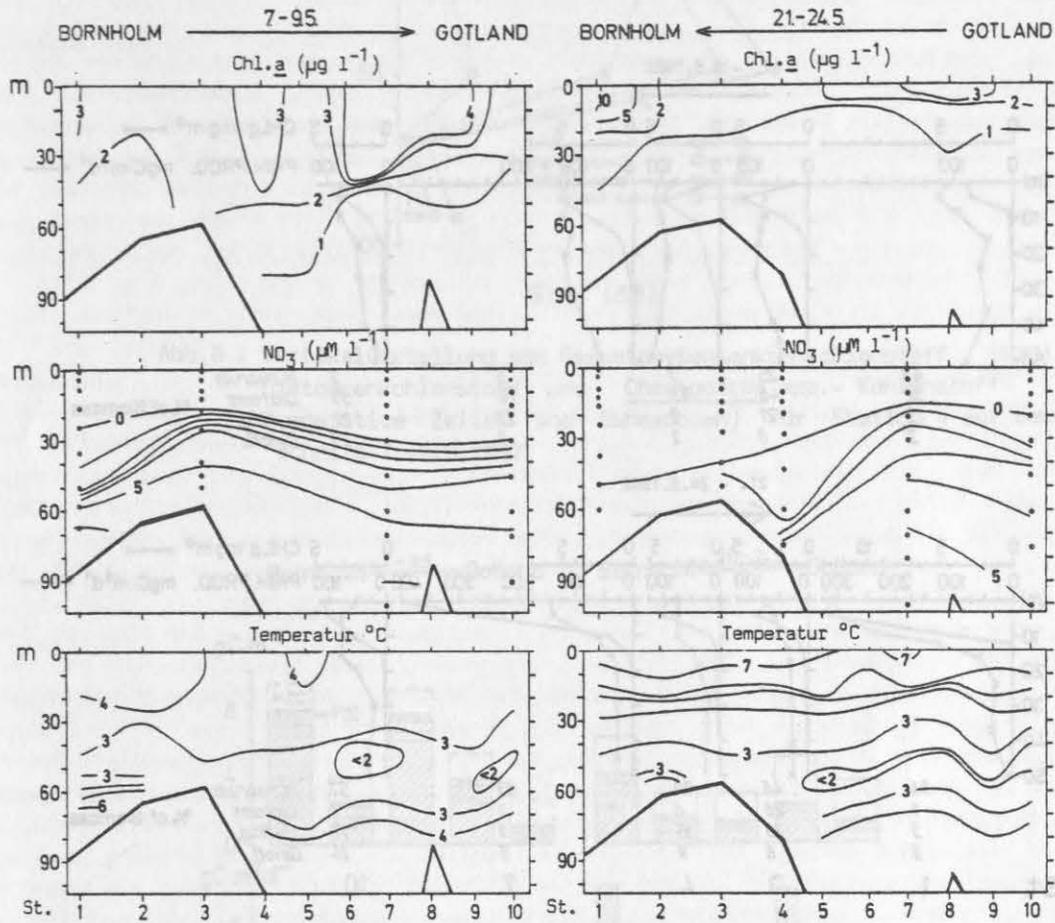


Abb.6: Isoplethen für Chlorophyll a (Chl.a, profilierende Fluoreszenzsonde), Nitrat (NO_3 , Schöpferproben) und Temperatur (profilierende CTD-Sonde) für zwei Schnitte (7.-9.5.1982 und 21.-24.5.1982) in der mittleren Ostsee. Für die geographische Lage der Stationen 1-10 siehe Karte (Abb.1).

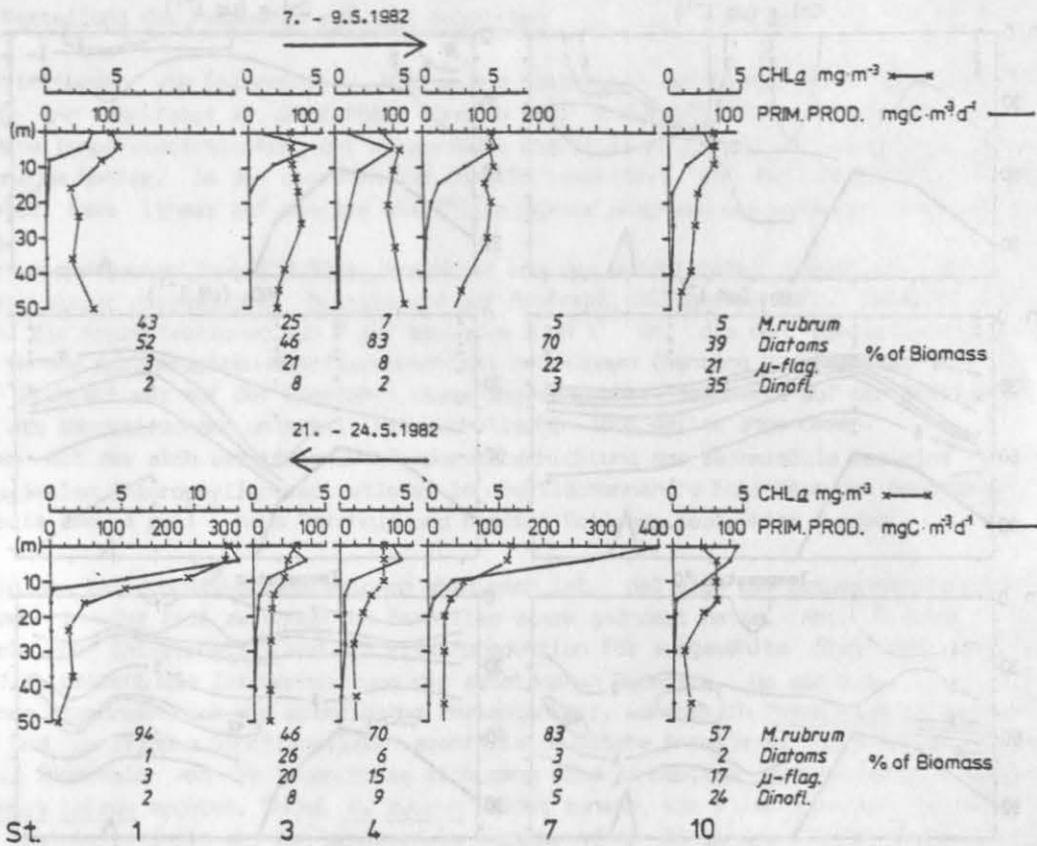


Abb.7 : Vertikalprofile für Primärproduktion (Prim. Prod.) und Chlorophylla (Chl.a) auf zwei Schnitten in der mittleren Ostsee (7.- 9.5. 1982 und 21.- 24.5.1982); prozentuale Zusammensetzung der Phytoplanktonbiomassen (integriert über die euphotische Zone) mit: *Mesodinium rubrum* (*M.rubrum*), Diatomeen (Diatoms), μ -Flagellaten (μ -flag.) und Dinoflagellaten (Dinoflag.).

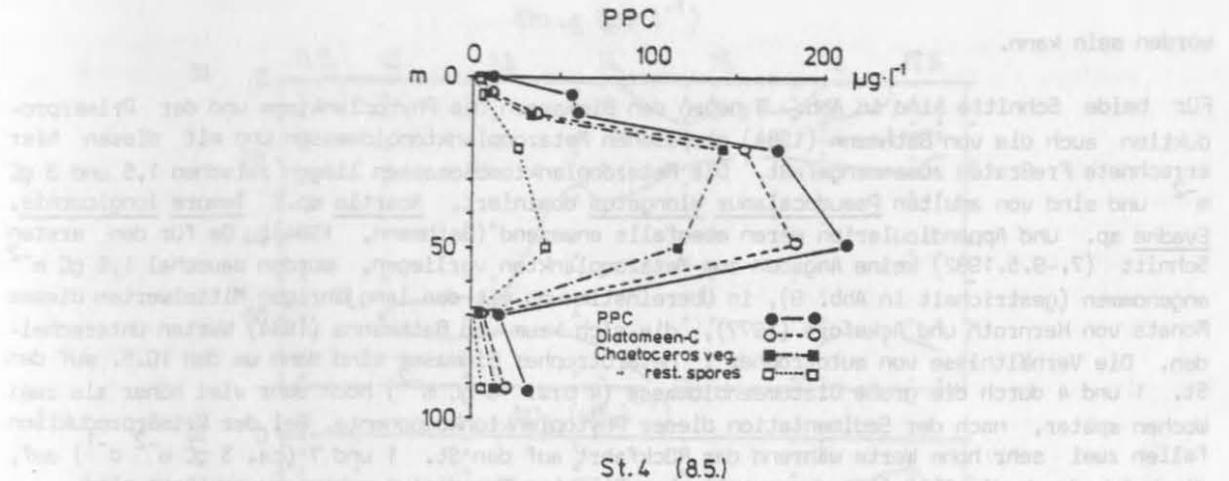


Abb.8 : Vertikalverteilung von Gesamtphytoplanktonkohlenstoff (PPC), Diatomeenkohlenstoff und *Chaetoceros* spp.- Kohlenstoff (vegetative Zellen und Ruhesporen) für Station 4 auf dem Schnitt 7.-9.5.1982.

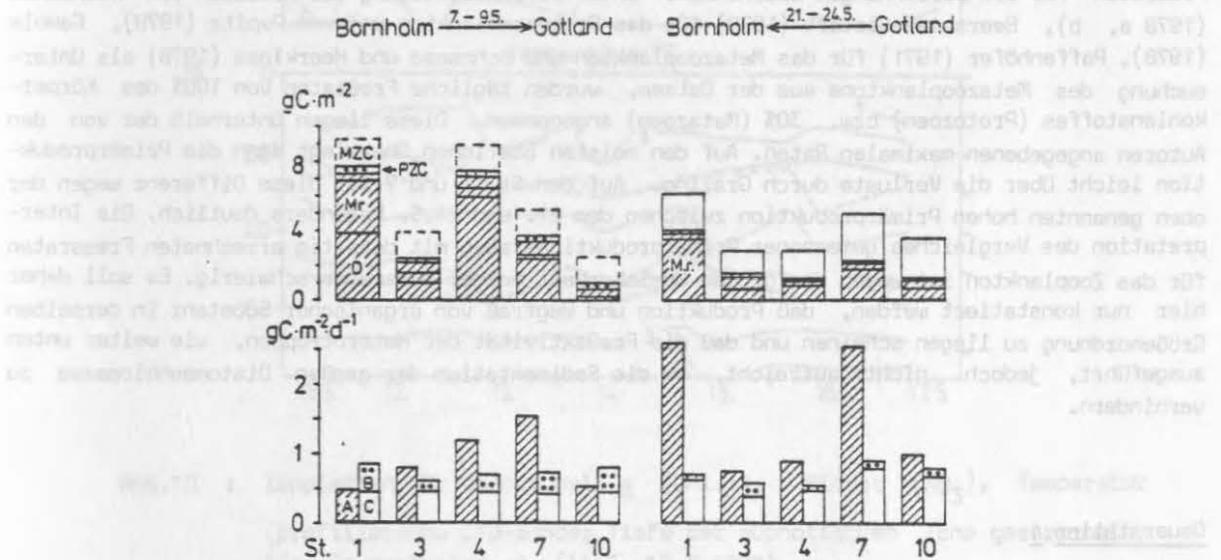


Abb.9 : Biomassen und Umsatzraten für zwei Schnitte (7.-9.1982, links und 21.-24.5.1982 rechts) in der mittleren Ostsee.

oben: Kohlenstoffmengen (60m Wassersäule) von Metazooplankton (MZC), Protozooplankton (PZC, gepunktet), Phytoplankton: Gesamtmenge (schraffiert); *Mesodinium rubrum* (Mr), Diatomeen (D)

unten: Primärproduktion (A, integriert über die Tiefe der euphotischen Zone, schraffiert), Protozooplanktonfraß (B, gepunktet), Meta-zooplanktonfraß (C; B und C integriert über 60m Tiefe).

worden sein kann.

Für beide Schnitte sind in Abb. 9 neben den Biomassen des Phytoplanktons und der Primärproduktion auch die von Bathmann (1984) gemessenen Metazooplanktonbiomassen und mit diesen hier errechnete Fressraten zusammengefaßt. Die Metazooplanktonbiomassen liegen zwischen $1,5$ und 3 gC m^{-2} und sind von adulten Pseudocalanus elongatus dominiert. Acartia sp., Temora longicornis, Evadne sp. und Appendicularien waren ebenfalls anwesend (Bathmann, 1984). Da für den ersten Schnitt (7.-9.5.1982) keine Angaben zum Metazooplankton vorliegen, wurden pauschal $1,5 \text{ gC m}^{-2}$ angenommen (gestrichelt in Abb. 9), in Übereinstimmung mit den langjährigen Mittelwerten dieses Monats von Hernroth und Ackefors (1977), die sich kaum von Bathmanns (1984) Werten unterscheiden. Die Verhältnisse von autotropher : heterotropher Biomasse sind dann um den 10.5. auf den St. 1 und 4 durch die große Diatomeenbiomasse (4 bzw. 6 gC m^{-2}) noch sehr viel höher als zwei Wochen später, nach der Sedimentation dieser Phytoplanktonkomponente. Bei der Primärproduktion fallen zwei sehr hohe Werte während der Rückfahrt auf den St. 1 und 7 (ca. $3 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) auf, die beide durch die Aktivität des autotrophen Ciliaten Mesodinium rubrum zu erklären sind.

Zur Abschätzung der heterotrophen Ausnutzung des Primärproduktes wurden für Protozooplankton und Metazooplankton tägliche Fressraten in Prozent des Körperkohlenstoffes angenommen. Aus zahlreichen Literaturstellen, die sich mit der Fressaktivität von Heterotrophen befaßt, lassen sich wegen der großen Variationsbreite der Fressraten in Abhängigkeit von Versuchsansatz, den betrachteten Arten und einbezogenen Umweltvariablen (Frost, 1980) keine sicheren täglichen Fressraten für die Berechnungen übernehmen. Unter Berücksichtigung der Arbeiten von Heinbokel (1978 a, b), Beers und Stewart (1970) für das Protozooplankton und von Pepita (1979), Gamble (1978), Paffenhöfer (1971) für das Metazooplankton und Schneese und Heerkloss (1978) als Untersuchung des Metazooplanktons aus der Ostsee, wurden tägliche Fressraten von 100% des Körperkohlenstoffes (Protozoen) bzw. 30% (Metazoen) angenommen. Diese liegen unterhalb der von den Autoren angegebenen maximalen Raten. Auf den meisten Stationen überwiegt dann die Primärproduktion leicht über die Verluste durch Grazing. Auf den St. 1 und 7 ist diese Differenz wegen der oben genannten hohen Primärproduktion zwischen dem 21. und 24.5. besonders deutlich. Die Interpretation des Vergleiches gemessener Primärproduktionsraten mit derartig errechneten Fressraten für das Zooplankton ist wegen der großen Unsicherheit beider Parameter schwierig. Es soll daher hier nur konstatiert werden, daß Produktion und Wegfraß von organischer Substanz in derselben Größenordnung zu liegen scheinen und daß die Fressaktivität der Heterotrophen, wie weiter unten ausgeführt, jedoch nicht ausreicht, um die Sedimentation der großen Diatomeenbiomasse zu verhindern.

Dauerstation 4

Die hier in der Wassersäule angetroffenen Verhältnisse ähneln in der Temperaturschichtung und der Nährsalzverarmung in der euphotischen Zone den Stationen auf der Rückfahrt des Schnittes. Außer einer geringen Chlorophyllzunahme und Temperaturerhöhung in Oberflächennähe war auf dieser Dauerstation keine größere Veränderung in diesen Parametern zu erkennen (Abb. 10).

Die über die 60m Wassersäule integrierten autotrophen und heterotrophen Biomassen und die Umsatzraten im Pelagial und Verluste durch Sedimentation sind für die Zeitreihe der Dauerstation in Abb. 11 dargestellt. Die Metazooplanktonbiomasse betrug $1,0 - 1,5 \text{ gC m}^{-2}$ und wurde von einer artenreichen Gemeinschaft verschiedener Ernährungstypen (Filterierer, Greifer) gestellt, wie auf dem Schnitt mit Pseudocalanus elongatus, Temora longicornis und Acartia sp. und Appendicularien als wichtigsten Vertretern (Bathmann, 1984). Das Protozooplankton blieb demgegenüber an Biomasse weit zurück. Die Gesamtmenge der Heterotrophen nahm zwischen dem 11.5. und 23.5. leicht zu und übertraf nach dem 13.5. das Phytoplankton an Biomasse. Die Veränderung der Phytoplanktonzusammensetzung während dieser Dauerstation ist dieselbe wie sie großräumig auf dem Schnitt beobachtet wurde: Die Diatomeen verschwinden im Laufe der Woche fast vollständig aus dem Phytoplankton und überlassen Mesodinium rubrum und μ -Flagellaten das Feld. Dies

Dauerstation 4

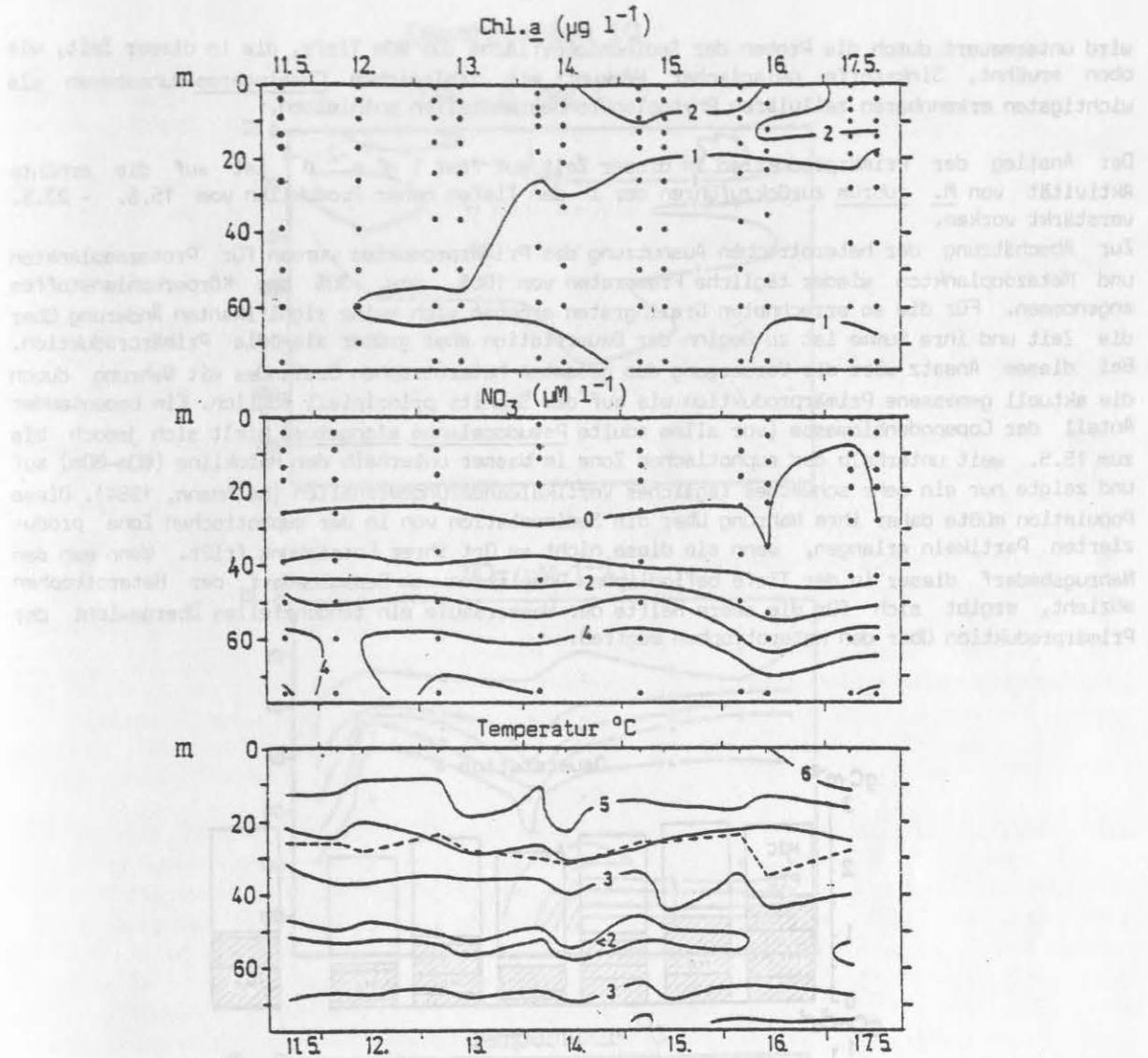


Abb.10 : Isoplethen für Chlorophyll *a* (Chl.*a*), Nitrat (NO_3), Temperatur (profilierende CTD-Sonde; Tiefe der euphotischen Zone gestrichelt) für Dauerstation 4 (11.5.-17.5.1982).

wird untermauert durch die Proben der Sedimentoberfläche aus 80m Tiefe, die in dieser Zeit, wie oben erwähnt, Sinkstoffe pelagischer Herkunft mit zahlreichen Chaetoceros-Ruhesporen als wichtigsten erkennbaren zellulären Phytoplanktonbestandteilen enthielten.

Der Anstieg der Primärproduktion in dieser Zeit auf fast $1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ist auf die erhöhte Aktivität von M. rubrum zurückzuführen der in den Tiefen hoher Produktion vom 15.5. - 23.5. verstärkt vorkam.

Zur Abschätzung der heterotrophen Ausnutzung des Primärproduktes wurden für Protozooplankton und Metazooplankton wieder tägliche Fressraten von 100%, bzw. 30% des Körperkohlenstoffes angenommen. Für die so errechneten Grazingraten ergeben sich keine signifikanten Änderung über die Zeit und ihre Summe ist zu Beginn der Dauerstation eher größer als die Primärproduktion. Bei diesem Ansatz wäre die Versorgung des gesamten heterotrophen Bestandes mit Nahrung durch die aktuell gemessene Primärproduktion wie auf dem Schnitt prinzipiell möglich. Ein bedeutender Anteil der Copepodenbiomasse (vor allem adulte Pseudocalanus elongatus) hielt sich jedoch bis zum 15.5. weit unterhalb der euphotischen Zone im Wasser unterhalb der Halokline (60m-80m) auf und zeigte nur ein sehr schwaches tägliches Vertikalwanderungsverhalten (Bathmann, 1984). Diese Population müßte daher ihre Nahrung über die Sedimentation von in der euphotischen Zone produzierten Partikeln erlangen, wenn sie diese nicht am Ort ihrer Entstehung frißt. Wenn man den Nahrungsbedarf dieser in der Tiefe befindlichen Population vom Gesamtbedarf der Heterotrophen abzieht, ergibt sich für die obere Hälfte der Wassersäule ein tendenzielles Übergewicht der Primärproduktion über den heterotrophen Wegfraß.

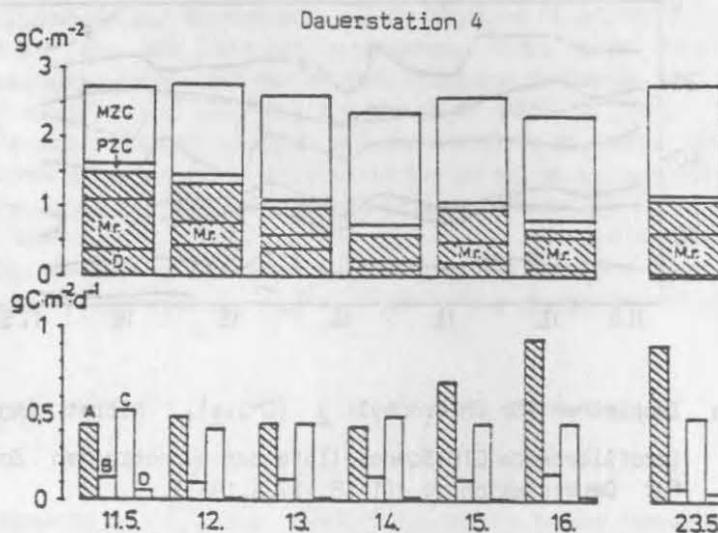


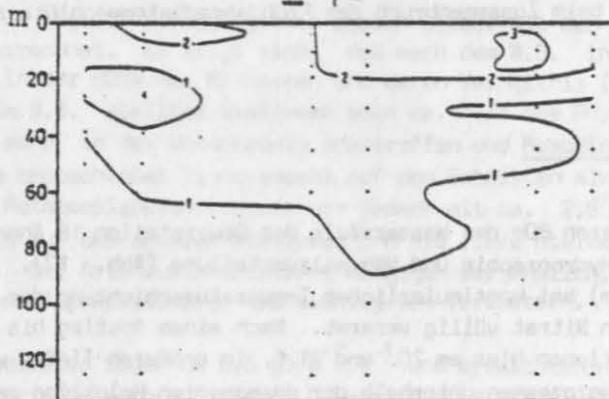
Abb.11 : Biomassen und Umsatzraten für Dauerstation 4 (11.5.-17.5.1982), sowie für den 23.5.1982 am gleichen Ort:

oben: Kohlenstoffmengen (integriert über 60m Tiefe) von Metazooplankton (MZC), Protozooplankton (PZC) und Phytoplankton (gestrichelt, mit Mesodinium rubrum (Mr), Diatomeen (D)).

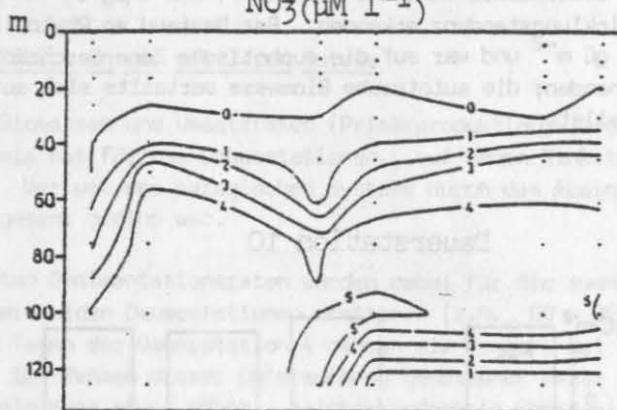
unten: Primärproduktion (A, integriert über die euphotische Zone, gestrichelt), Fressraten von Protozooplankton (B) und Metazooplankton (C; B und C über 60m Tiefe integriert), tägliche Sedimentationsraten (D).

Dauerstation 10

Chl. a ($\mu\text{g l}^{-1}$)



NO_3 ($\mu\text{M l}^{-1}$)



Temperatur $^{\circ}\text{C}$

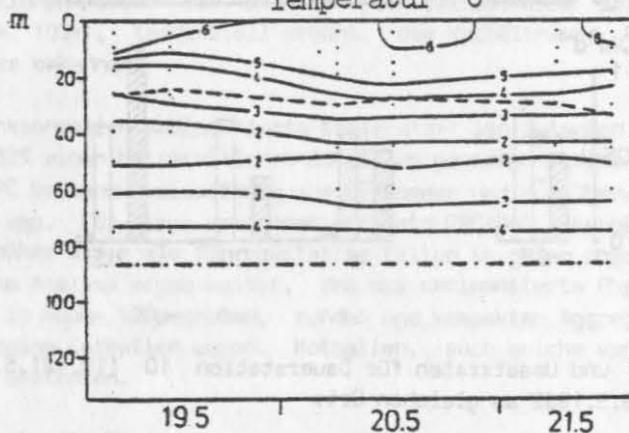


Abb.12 : Isoplethen für Chlorophyll a (Chl.a), Nitrat (NO_3) und Temperatur (Tiefe der euphotischen Zone gestrichelt; ungefähre Tiefe der Salzsprungschicht (punkt-gestrichelt) für Dauerstation 10 (19.5.-21.5.1982).

Die Verluste des pelagischen Systems durch Sedimentation sind sowohl im Vergleich zur Primärproduktion als auch zum Wegfraß durch das Zooplankton (Abb. 11) sehr gering und liegen ebenfalls weit niedriger als beim Zusammenbruch der Frühjahrsdiatomeenblüte zu postulieren sein würde.

Dauerstation 10

Die Bedingungen in den oberen 80m der Wassersäule der Dauerstation 10 ähneln denen der Dauerstation 4 in Bezug auf Hydrographie und Nährsalzverteilung (Abb. 12). Auch hier war die euphotische Zone (ca. 30m) bei kontinuierlicher Temperaturschichtung der Wassersäule (Oberflächentemperatur 6°C) an Nitrat völlig verarmt. Nach einem Anstieg bis in ca. 100m Tiefe nahmen die Nitratkonzentrationen hier am 20. und 21.5. in größeren Tiefen wieder ab, was seinen Grund in Denitrifizierungsprozessen unterhalb der permanenten Halokline zwischen 75m und 100m haben könnte. Dies bildet sich auch in der Sauerstoffzehrung im stagnierenden Bodenwasser ab (Abnahme der O_2 -Konzentration von $3,2 \text{ ml l}^{-1}$ auf weniger als $0,5 \text{ ml l}^{-1}$ zwischen 75m und 100m). Der Chlorophyllgehalt der Wassersäule schwankt zwischen 1 und $3 \mu\text{g l}^{-1}$ in den oberen 20 m und läßt keine eindeutige Entwicklungstendenz erkennen. Der Bestand an Phytoplankton lag, wie auf der Dauerstation 4, um 1 gC m^{-2} und war auf die euphotische Zone beschränkt. Diatomeen waren nur in geringen Mengen vorhanden; die autotrophe Biomasse verteilte sich auf Mesodinium rubrum, Dinoflagellaten und μ -Flagellaten.

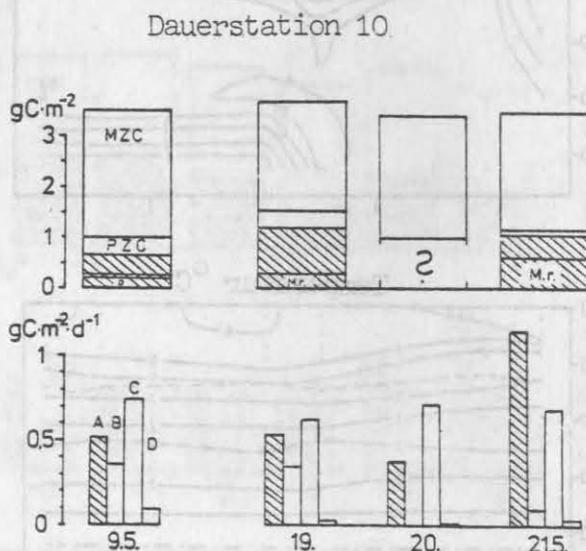


Abb.13 : Biomassen und Umsatzraten für Dauerstation 10 (19.-21.5.1982), sowie am 9.5.1982 am gleichen Ort:

oben: Kohlenstoffmengen (integriert über 80m Tiefe) von Metazooplankton (MZC), Protozooplankton (PZC) und Phytoplankton (gestrichelt, mit: Mesodinium rubrum (Mr), Diatomeen (D)).

unten: Primärproduktion (A, schraffiert, integriert über die euphotische Zone), Freßraten von Protozooplankton (B) und Metazooplankton (C; B und C über 80m Tiefe integriert), tägliche Sedimentationsraten (D).

Die autotrophen und heterotrophen Biomassen, sowie Primärproduktion, errechnete Grazingraten und Verluste des pelagischen Systems durch Sedimentation auf Kohlenstoffbasis sind in Abb. 13 zusammengestellt. Die täglichen Grazingraten wurden wieder mit den Metazooplanktonbiomassen aus Bathmann (1984) errechnet. Es zeigt sich, daß nach dem 9.5. in diesem Gebiet keine grundsätzliche Änderung in der Höhe der Biomassen und deren Verhältnis (Autotrophe : Heterotrophe) eingetreten ist. Am 9.5. stellten Diatomeen noch ca. 1/3 des Phytoplanktons. 10 Tage später waren sie nicht mehr in der Wassersäule anzutreffen und Mesodinium rubrum hatte deutlich zugenommen, was dem beobachteten Trend sowohl auf den Schnitten als auch auf der Dauerstation 4 entspricht. Die Metazooplanktonbiomasse war jedoch mit ca. $2,5 \text{ gC m}^{-2}$ nordöstlich Gotlands deutlich höher als auf den anderen Stationen und die Tiere hielten sich hier eher im Oberflächenwasser auf. Die Artenzusammensetzung hingegen war ähnlich, mit dem Copepoden Pseudocalanus elongatus und Appendicularien als wichtigsten Vertretern.

Die Primärproduktionsraten lagen um $0,5 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ und erreichten nur am 21.5. einen Wert über $1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Wieder sind auch auf dieser Dauerstation die Verluste durch Sedimentation gering im Verhältnis zum Grazing durch Heterotrophe, das bis auf den 21.5. deutlicher als auf der Dauerstation 4 die Primärproduktion zu übertreffen scheint.

3.1.2. Die Sedimentation in der mittleren Ostsee

Der Vergleich von Biomassen und Umsatzraten (Primärproduktion, Grazing) mit der Sedimentation auf Kohlenstoffbasis hat für die Dauerstationen, auf denen Sinkstofffallen eingesetzt wurden, gezeigt, daß der Verlust des pelagischen Systems durch das Absinken von Partikeln nach der Frühjahrsblüte insgesamt gering war.

Die relativ höchsten Sedimentationsraten wurden dabei für die summarischen biochemischen Parametern zu Beginn der beiden Dauerstationen ermittelt (z.B. $60 - 80 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, Abb. 14). In den fünf folgenden Tagen der Dauerstation 4 nahmen sie danach, bei sehr geringer Variation, auf die niedrigsten, im Rahmen dieser Untersuchung gemessenen Werte ab. Auf der nördlicheren Station 10 lagen sie zwar etwas höher, zeigten jedoch in ihrer biochemischen Zusammensetzung keine deutlichen Unterschiede zur Dauerstation 4. Die Sinkstoffe hatten durchweg einen hohen Kohlenstoffanteil (25% - 35%), mit C:Chl.a-Verhältnissen zwischen 100:1 und 300:1. Zu Beginn beider Dauerstationen waren die C:N- und C:P-Verhältnisse der Sinkstoffe, bei C:Chl.a-Verhältnissen um 100:1, tendenziell erhöht, die Verhältnisse Stickstoff:Phosphor hingegen ließen kein Muster erkennen.

Der in Phytoplanktonzellen sedimentierte Kohlenstoff lag zwischen 2 und $12 \text{ mg PPC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ und hatte mit 16% - 32% einen beträchtlichen Anteil am gesamten sedimentierten organischen Kohlenstoff. Dieser PPC bestand vollständig aus Diatomeen und zum überwiegenden Teil aus Ruhesporen von Chaetoceros spp. Für diese errechnet sich ein PPC:Chl.a-Verhältnis das meist um 50:1 lag und somit weit höher war, als für vegetative Zellen in gutem physiologischem Zustand typisch. Die mikroskopische Analyse ergab weiter, daß das sedimentierte Phytoplankton bis auf den 11.5. fast vollständig in 60µm-120µm großen, runden und kompakten Aggregaten zusammengeballt vorlag, die eindeutig keine Kotballen waren. Kotballen, auch solche von Copepoden, waren in den Sinkstoffen kaum vertreten.

In Tabelle 2 ist die Zusammensetzung der Sinkstoffe mit derjenigen der in der Wassersäule suspendierten Partikel in Beziehung gesetzt. In den meisten Fällen waren die C:Chl.a-Verhältnisse der Sinkstoffe höher oder gleich hoch wie die in der Wassersäule, während die C:N-Verhältnisse immer höher waren. Letzteres ist ein generell zu beobachtendes Phänomen, das auf schnellere Abbauraten für Stickstoff als für Kohlenstoff in sedimentierenden Partikeln hinweist. Eine interessante Beziehung ergibt sich für den PPC-Gehalt am gesamten sedimentierten POC (PPC% v. POC) und den Diatomeenanteil am PPC (Diat.-C% v. PPC). Entsprechend der Vertikalverteilung des Phytoplanktons war dessen Anteil am partikulären org. Kohlenstoff in der euphotischen Zone bis auf den 11.5. (Dauerstation 4) immer deutlich höher als in der Tiefe der

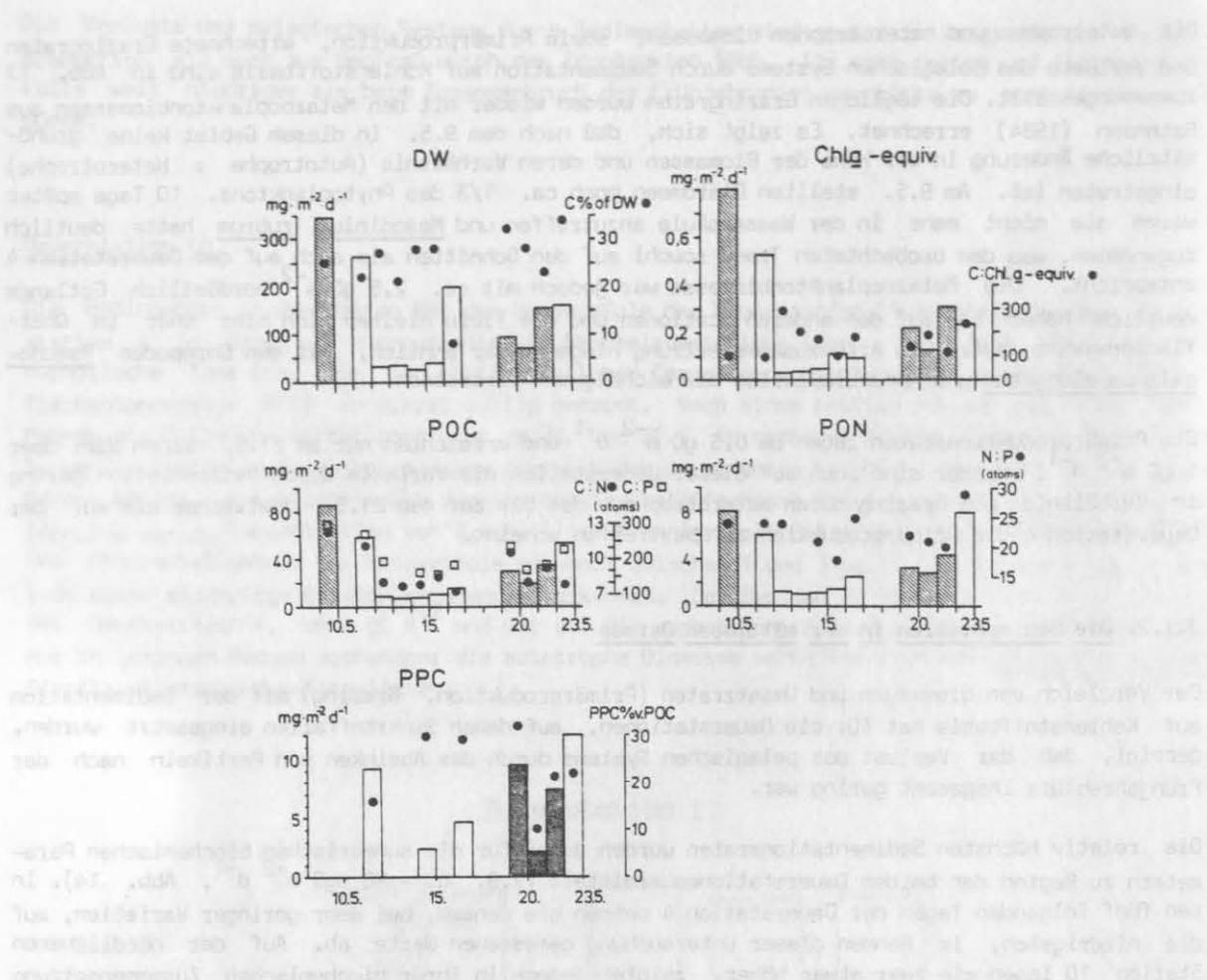


Abb.14 : tägliche Sedimentationsraten und Zusammensetzung der Sinkstoffe auf Dauerstation 4 (11.5.-17.5., sowie 23.5.1982) und Dauerstation 10 (19.-21.5., sowie 10.5.1982, schraffiert) in 50m Tiefe (22.-23.5.: 30m Tiefe):

Histogramme: Trockengewicht der Sinkstoffe (DW), Chlorophyll a-Äquivalente (Chl.a-equiv.), partikulärer organischer Kohlenstoff (POC), partikulärer organischer Stickstoff (PON), Phytoplanktonkohlenstoff (PPC).

Punkte: prozentualer Kohlenstoffanteil am Trockengewicht (C % of DW), prozentualer Anteil des Phytoplanktonkohlenstoffs am partikulären organischen Kohlenstoff (PPC % v. POC), Verhältnisse von POC : PON (C:N), POC : Chlorophyll a- Äquivalente (C : Chl.a-equiv.), POC : part. Phosphor (C : P), PON : partikulärer Phosphor (N : P).

Sinkstoffalle (50m). In den Sinkstoffen war er jedoch erheblich höher als sogar in der euphotischen Zone. Dies ist nur durch eine selektive Sedimentation der Diatomeen zu erklären. Die mit der Tiefe immer zunehmenden Diatomeenanteile am PPC in der Wassersäule und die Tatsache, daß der PPC der Sinkstoffe ausschließlich aus Diatomeen bestand, belegen dies.

Zwischen dem 11.5. und 16.5. befand sich nach Bathmann (1984) eine Population von adulten Pseudocalanus elongatus von ca. 200 - 300 mg m⁻² im Tiefenwasser der Dauerstation 4 zwischen 60m und 80m. Es stellt sich die Frage, ob deren Nahrungsbedarf durch die Sedimentation von in der euphotischen Zone produzierten Partikeln zu decken ist. Legt man wieder 30% des Körperkohlenstoffes als tägliche Grazingrate zugrunde, so zeigt sich, daß die niedrigen gemessenen Sedimentationsraten selbst diesen konservativ angesetzten Bedarf nicht befriedigen könnten, sodaß andere Nahrungsquellen hinzu kommen müßten. Lenz (1977) diskutiert die Möglichkeit der Nutzung von Detritus als Nahrungsquelle und Paffenhöfer und Knowles (1979) weisen speziell auf die Bedeutung der Koprophagie bei Copepoden hin. Poulet (1976) zeigt weiter für einen Copepoden der Gattung Pseudocalanus, daß ein Großteil dessen Nahrung in der Tat aus Detritus bestehen kann. Ob das Verschwinden dieser Copepodenpopulation aus dem Tiefenwasser nach dem 16.5. einen Zusammenhang mit einer mangelnden Zufuhr von frischer Nahrung durch Sedimentation hat, muß hier ungeklärt bleiben.

Tab. 2 : Biochemische Zusammensetzung von in der Wassersäule suspendierten Partikeln (WS) und Sinkstoffen auf den Dauerstationen 4 und 10. (Zeile 3: Bereich der Wassersäule (m), der bei der Berechnung der Mittelwerte (WS \bar{x}) zugrunde gelegt wurde).

Datum	Dauerstation 4							Dauerstation 10			
	11.5.	12.	13.	14.	15.	16.	23.5.	9.5.	19.	20.	21.5.
Bereich (m) der WS \bar{x}	0-26	0-26	0-24	0-18	0-17	0-16	0-21	0-30	0-26	0-30	0-21
<u>C:Chl.a</u> WS \bar{x}	125	67	114	132	129	127	126	99	157	-	113
WS 50m	61	37	166	130	112	131	232	130	200	150	200
Sinkstoff 50m	94	286	205	167	101	180	232	101	139	160	232
<u>C:N</u> WS \bar{x}	7	6	6	6	7	6	6	6	6	6	6
WS 50m	6	6	6	6	6	5	6	7	6	6	6
Sinkstoff 50m	11	8	8	8	9	7	8	12	11	8	9
<u>C:P</u> WS \bar{x}	216	228	213	196	222	195	217	144	185	168	195
WS 50m	101	214	409	197	176	182	262	149	133	180	280
Sinkstoff 50m	274	195	-	165	156	186	227	299	234	169	183
<u>N:P</u> WS \bar{x}	27	38	31	28	29	30	29	21	24	25	26
WS 50m	14	33	61	26	26	31	38	21	-	26	41
Sinkstoff 50m	24	24	-	21	18	25	29	24	22	21	20
<u>PPC %v. POC</u> WS \bar{x}	15	17	15	15	14	13	21	10	13	-	15
WS 50m	13	14	2	6	10	6	1	-	8	-	5
Sinkstoff 50m	16	-	-	30	-	29	22	-	32	-	21
<u>Diat.-C%</u> WS \bar{x}	26	32	40	11	21	16	5	30	0	-	2
<u>v. PPC</u> WS 50m	66	60	65	55	30	47	57	-	5	-	40
Sinkstoff 50m	100	-	-	100	-	100	100	-	100	-	100

3.1.3. Die Frühjahrsituation in der mittleren Ostsee

Die in der offenen Ostsee angetroffenen Bedingungen lassen sich als Übergang des pelagischen Systemes von der Frühjahrsblüte in den Sommerzustand interpretieren. Die Frühjahrsblüte in der offenen Ostsee stellt, wie in anderen gemäßigten und borealen Breiten auch, ein Durchgangsstadium in der Entwicklung des pelagischen Systemes dar. In dieser Phase sedimentiert ein großer Teil der im Laufe der Blüte aufgebauten Biomasse nach der Verarmung der Wassersäule an Nährsalzen oder dem Eintreten anderer ungünstiger Bedingungen (z.B. Lichtmangel durch eine sturmbedingte Vergrößerung der Durchmischungstiefe). Dies ist für die offene Ostsee (Smetacek et al., 1978, v. Bodungen et al., 1981) und für Flachwassergebiete der Ostsee (Peinert et al., 1982, Forsskähl et al., 1982) nachgewiesen. Die Belege dafür, daß die Frühjahrsblüte bei den Untersuchungen 1982 bereits vorüber und in ihrer Hauptmenge sedimentiert war, sind zahlreich. Sie ergeben sich aus der Analyse der Wassersäule, der Sinkstoffe und Sedimentproben.

So nahm die für die Frühjahrsblüte typische Diatomeenkomponente des Phytoplanktons, bei bereits starker Nährsalzverarmung oberhalb der Temperatursprungschicht im Verlauf der Untersuchung bis auf unbedeutende Mengen ab. Die Bildung von Ruhesporen und die Vertikalverteilung der Diatomeen (Ruhesporen und vegetative Zellen) in der Wassersäule belegen zusammen mit der Tatsache, daß das Phytoplankton in den Sinkstoffen beider Dauerstationen fast ausschließlich aus eben diesen Diatomeenruhesporen bestand, die vorangegangene Sedimentation dieser Phytoplankter. Schulz (1983) untersuchte die Aktivität des Benthos im Sediment der Dauerstation, auf dem in dieser Zeit die oben beschriebene Schicht von sedimentiertem Phytoplankton und Detritus gefunden wurde. Sie fand Umsatzraten, die vergleichbar hoch waren, wie in ähnlichen Sedimenten im Flachwassergebiet der Kieler Bucht nach der Sedimentation der Frühjahrsblüte und führt diese auf den Eintrag frischer organischer Substanz zurück. Die aktuell zu diesem Zeitpunkt gemessenen Sedimentationsraten liegen um eine Größenordnung niedriger, als die von Schulz (1983) gemessenen Verbrauchsdaten des Benthos an organischem Kohlenstoff, was als weiteres Indiz für das nur kurz zurückliegende Ende der Diatomeenfrühjahrsblüte durch ein größeres Sedimentationsereignis zu werten ist.

Im Rahmen einer Nährsalzbilanz ist es möglich, auf den gesamten zurückliegenden Verlust des pelagischen Systems an essentiellen Nährstoffen durch Sedimentation seit Beginn der Wachstumsperiode im Frühjahr zu schließen, wenn bestimmte Annahmen gelten und bestimmte Voraussetzungen erfüllt sind, die im Folgenden erläutert werden.

1. Die während des Winters durch eine tiefgreifende Durchmischung der Wassersäule eingestellten Nährsalzkonzentrationen müssen bekannt sein. Die maximale Menge an organischer Substanz, die einem Wasservolumen produziert werden kann, ist eine Funktion dieser Nährsalzkonzentrationen. Die Gesamtmenge, die im Verlauf einer Frühjahrsblüte entstehen kann, ist jedoch auch an das Lichtangebot und die Wetterbedingungen gekoppelt, da die vertikale Durchmischungstiefe und -intensität die Verfügbarkeit der in der Tiefe befindlichen Nährsalzmengen für die Primärproduktion kontrolliert. In sehr ruhigen Frühjahren, in denen sich früh in Oberflächennähe eine stabile Temperaturschichtung ausbildet, stehen prinzipiell weniger Nährsalze zur Produktion von Biomasse in der euphotischen Zone zur Verfügung. Dementsprechend geringer ist dann die Menge an partikulärer Substanz, die aus dem Pelagial sedimentieren kann, was von direkter Bedeutung für das Benthos ist, das nur über die Sedimentation von Partikeln mit Nahrung versorgt wird. Da die winterliche Ausgangskonzentration der Nährsalze für die Frühjahrsblüte 1982 nicht gemessen wurden, muß hier auf Literaturwerte zurückgegriffen werden. Nehring und Francke (1981) zeigen, daß die im Spätwinter akkumulierenden Nährsalzmengen in der Ostsee regional variieren. Für die mittlere Ostsee werden Werte von $2 - 4 \mu\text{M l}^{-1}$ für Nitrat angegeben, das die Menge der anorganisch gelösten Stickstoffverbindungen in der durchmischten Oberflächenschicht dieser Jahreszeit bestimmt. Da sie aber auf einen deutlich steigenden Trend besonders seit 1974 hinweisen, wird in der folgenden Bilanzrechnung auf Stickstoffbasis angenommen, daß der Diatomeenblüte eine mittlere Ausgangskonzentration von $5 \mu\text{M NO}_3 \text{ l}^{-1}$ zur Produktion von Biomasse zur Verfügung steht. Dieser Wert orientiert sich an der oberen Grenze der zu erwartenden Nitratkonzentration und ergibt in der folgenden Nährsalzbilanz dann ebenfalls maximale zu

erwartende Verluste durch eine Sedimentation von Partikeln.

2. Eine Differenz zwischen dieser Ausgangskonzentration an anorganisch gelöstem Stickstoff in Form von Nitrat und der Summe der aktuell gemessenen anorganisch gelösten und organisch partikulären Stickstoffmengen ist im Frühjahr überwiegend durch eine Sedimentation von partikulärem Stickstoff zu erklären.

Die anorganisch gelösten Stickstoffnährsalze (NO_3 , NO_2 , NH_3) wurden gemessen, ebenso wie die partikuläre Anteile kleiner als $300\mu\text{m}$ (PON), die den Detritus-N, Phytoplankton-N, Protozooplankton-N und Bakterien-N als filtrierte Fraktion erfassen. Der Metazooplankton-N wurde über eine Umrechnung der Zooplanktonkohlenstoffwerte von Bathmann (1984) mit C:N = 6:1 (Atome) nach Redfield et al. (1963) bestimmt. Wegen der geringen Bedeutung und geringen Schwankung dieser Komponente wurde sie pauschal mit $3\mu\text{g N l}^{-1}$ berücksichtigt. Organisch gelöster Stickstoff kann beim Grazing von Zooplanktern, z.B. beim Zerkleinern der Nahrung, und durch Exsudation von Phytoplanktern freigesetzt werden und ist ein weiterer möglicher Aufenthaltsort von reaktivem Stickstoff, der jedoch wegen der meßtechnischen Schwierigkeiten nicht erfaßt wurde. Es wird jedoch angenommen, daß beide Prozesse keinen bedeutenden Anteil am Stickstoffverlust haben, wofür zwei Befunde sprechen: Zum einen waren die Silikatkonzentrationen im Untersuchungsgebiet im Einklang mit den Nitrat- und Phosphatkonzentrationen herabgesetzt. Wenn die Hauptmenge des Phytoplanktonstickstoffes (im Frühjahr überwiegend Diatomeen-N) im Zuge von Grazing durch das Zooplankton nicht gefressen, sondern in den organisch gelösten Vorrat überführt worden wäre, so müßte Silikat in grosser Menge vorhanden sein. Silikat kommt nicht in gelöster organischer Form vor und bei dieser angenommenen Art von "sloppy feeding" würden sich die zerbrochenen Schalen schnell wieder auflösen (Paasche, 1980). Auch die Freisetzung von Exsudaten während der Primärproduktion kann nicht als bedeutender Mechanismus zur Überführung von in Zellen gebundenem Stickstoff in den organisch gelösten Stickstoffvorrat gelten, wie sich z.B. aus Bilanzierungen von Blüten in Flachwassergebieten (Peinert et al. 1982) und Untersuchungen von Jensen (1984) ergibt. Ein weiteres Argument gegen die Bedeutung des Vorrates an gelösten organischen Stickstoffkomponenten als Verlustquelle bei einer Bilanzrechnung sind die sehr geringen Bakterienzahlen im Pelagial während der Untersuchungen ($0,5 \times 10^3 \text{ l}^{-1}$, Bauerfeind, pers. Mitt.), die einem großen Angebot frisch produzierter gelöster organischer Substanz widersprechen würden.

Unter Vernachlässigung der organisch gelösten Komponenten wurden die Stickstoffverluste des Pelagials als Prozent der winterlichen Nitratkonzentrationen wie folgt berechnet:

$$V \% = \frac{(\text{NO}_3 \text{ w} + \text{PON}_\text{w}) - (\text{NO}_3 + \text{NO}_2 + \text{NH}_3 + \text{PON} + \text{MZN})}{(\text{NO}_3 \text{ w} + \text{PON}_\text{w})} \times 100$$

mit: $\text{NO}_3 \text{ w}$: Winterkonzentration an Nitrat ($5\mu\text{M l}^{-1}$ angenommen)

PON_w : Winterkonzentration an partikulärem organischem Stickstoff ($1,1\mu\text{M l}^{-1}$ angenommen, da dies der geringste im Wasser oberhalb der Halokline angetroffene Wert ist)

NO_3 , NO_2 , NH_3 , PON : aktuell gemessene Werte für Nitrat, Nitrit Ammoniak und partikulären org. Stickstoff ($\mu\text{M l}^{-1}$)

MZN : Metazooplanktonstickstoff ($0,2\mu\text{M l}^{-1}$ angenommen, siehe oben)

Die Stickstoffverluste des pelagischen Systems wurden sowohl für einzelne Tiefenstufen errechnet, als auch für die gesamten Wassersäulen mit den über die Tiefe integrierten Werten der in die Formel eingehenden Parametern bestimmt. Die Integration wurde dabei entweder bis zum Meeresboden oder bis in die Tiefe durchgeführt, in der die Verluste 0 % betragen, was immer oberhalb der Halokline der Fall war. Diese Gesamtverluste an Stickstoff wurden dann zur

besseren Vergleichbarkeit mit anderen Prozessen in hypothetische sedimentierte Kohlenstoffmengen umgerechnet. Hier wurde ein C:N-Verhältnis von 6,6:1 (Atome) zugrunde gelegt, das im Einklang mit den in der Wassersäule gemessenen Werten und den von Redfield et al. (1963) aufgestellten Verhältnissen steht.

Abb. 15 zeigt die Ergebnisse der Berechnungen für die Dauerstationen 4. Im Vergleich mit der Temperaturverteilung (Abb. 10) wird deutlich, daß die Wassersäule bis in die Tiefe des kalten Winterwassers von einem Stickstoffverlust betroffen ist, da die 0%-Isoplethe knapp oberhalb 60m verläuft. Die maximalen Verluste liegen zwischen 40-60% der winterlichen Ausgangsmenge und sind in der Oberflächenschicht bis 40m lokalisiert. Insgesamt betragen die seit Beginn der Wachstumsperiode sedimentierten hypothetischen Kohlenstoffmengen mit einer Ausnahme zwischen 8 und 11 gC m^{-2} , was dem regulären Kohlenstoffverlust des Pelagials durch sedimentierende Frühjahrsblüten in der allerdings sehr viel flacheren Wassersäule der Kieler Bucht (Durchschnittstiefe kleiner als 20m) entspricht.

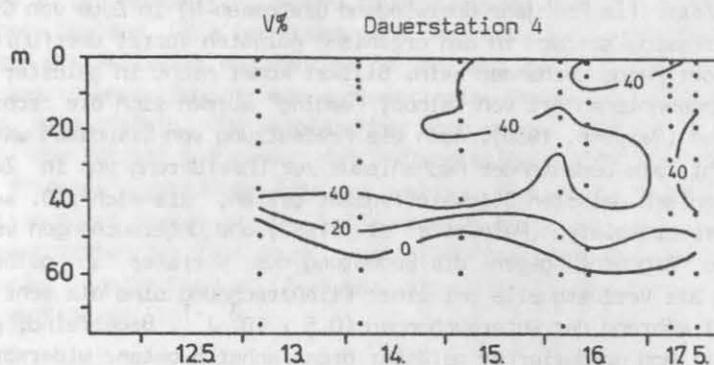


Abb.15a : Isoplethen der Verluste an Stickstoff (V%) seit Beginn der Wachstumsperiode (als Prozente der winterlichen Stickstoffnährsalzkonzentrationen) für Dauerstation 4.

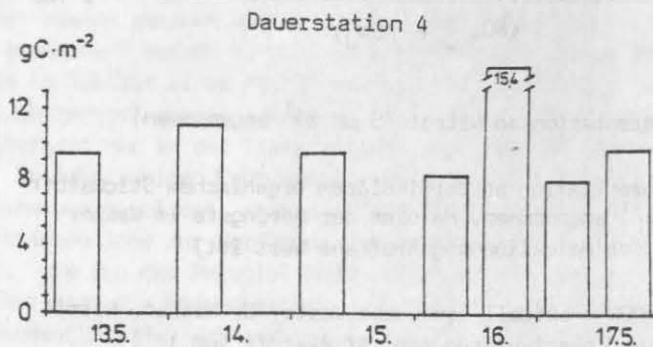


Abb.15b : Hypothetische sedimentierte Kohlenstoffmengen seit Beginn der Wachstumsperiode für Dauerstation 4.

Auf der Dauerstation 10 ist eine dünne Oberflächenschicht erhöhter Phytoplanktonbiomasse vorhanden, die sich auch im partikulären org. Stickstoff abbildet. In dieser Zone sind die Stickstoffverluste geringer als 20%. Darunter nehmen die Werte auf maximale 20% - 40% zu und bleiben damit geringer als auf der Station 4 (Abb. 16). Die im Vergleich zu dieser Station sehr viel grösseren Schwankungen der sedimentierten Kohlenstoffmenge finden ihre Erklärung in der sehr variablen Tiefe der 0%-Verlust-Isoplethe zwischen maximal 80m und minimal 30m, die hier vom Verlauf der NO_3 -Isoplethen (Abb. 12) bestimmt ist. Die Schwankungen sind mit Sicherheit nicht das Produkt aktuell ablaufender biologischer Prozesse im Pelagial. Sie können auf der anderen Seite auch nicht mit möglichen physikalischen Vorgängen, wie internen Wellen in Verbindung gebracht werden, da sonst die Isoplethenverläufe für NO_3 der Temperaturverteilung folgen würde. Bewertet man die beiden Einbrüche in der Tiefenverteilung der NO_3 -Isoplethen am 19. und 20.5. und die daraus resultierenden beiden hohen errechneten Sedimentationsraten als Artefakte, so liegen die Verluste der Wassersäule auf der Dauerstation 10 mit Werten kleiner als 5 gC m^{-2} deutlich niedriger als auf der Dauerstation 4.

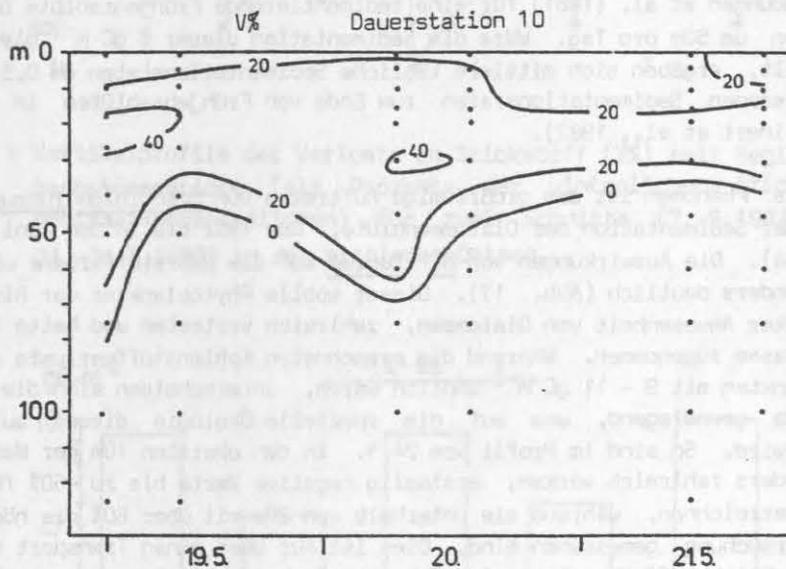


Abb.16a : Isoplethen der Verluste an Stickstoff (V%) seit Beginn der Wachstumsperiode (als Prozente der winterlichen Stickstoffnährsalzkonzentrationen) für Dauerstation 10.

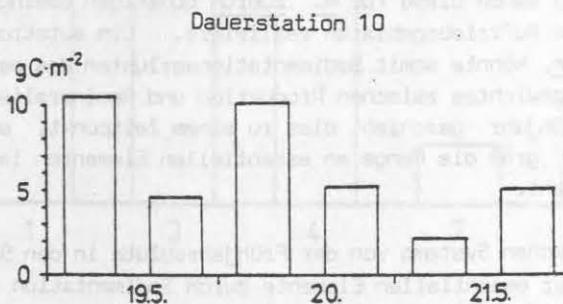


Abb.16b : Hypothetische sedimentierte Kohlenstoffmengen seit Beginn der Wachstumsperiode für Dauerstation 10.

Abb. 17 zeigt die Vertikalprofile der prozentualen Stickstoffverluste für die beiden Schnitte in der mittleren Ostsee. Die maximalen Verluste liegen auf den einzelnen Stationen generell zwischen 40-60 %. Die Stationen 4, 7 und 10 sind untereinander relativ ähnlich und zeigen ebenfalls nicht so große Veränderungen zwischen den Meßtagen wie die südlichen Stationen 1 und 3. Die dazugehörigen errechneten Sedimentationsverluste weisen Werte zwischen 3 und 13 gC m^{-2} auf, die jedoch mit noch größerer Vorsicht als die der Dauerstationen zu interpretieren sind. Auf diesem Schnitt kommen neben Fehlern, die aus Meßungenauigkeiten und den zugrunde gelegten Annahmen resultieren, auch die nicht berücksichtigten regionalen Unterschiede in den winterlichen Nährsalzen zum Tragen. Diese ergeben speziell für die Ostsee mit ihren relativ geringen winterlichen Nitratgehalten in der Wassersäule große relative Fehler. Hier soll daher nur konstatiert werden, daß die Bilanzrechnung trotz der hohen angenommenen winterlichen Nitratkonzentrationen von der Größenordnung her realistische Werte hervorbringt. Sie stehen durchaus in Einklang mit dem beobachteten Verschwinden der Diatomeen aus der Wassersäule während der Untersuchungszeit, dem eine Sedimentation von max. 6 gC m^{-2} (St.4) entspricht. Eine Sedimentation von 6 gC m^{-2} in Form von Diatomeenzellen zum Meeresboden in 50-80m Tiefe innerhalb von zwei Wochen ist von den zu postulierenden Sinkgeschwindigkeiten her möglich. So errechnen v.Bodungen et al. (1981) für eine sedimentierende Frühjahrsblüte bei Bornholm Sinkgeschwindigkeiten um 50m pro Tag. Wäre die Sedimentation dieser 6 gC m^{-2} gleichförmig auf zwei Wochen verteilt, ergäben sich mittlere tägliche Sedimentationsraten um 0,5 $\text{gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$, was wiederum gemessenen Sedimentationsraten zum Ende von Frühjahrsblüten in der Kieler Bucht entspricht (Peinert et al., 1982).

Ein besonderes Phänomen ist das großräumige Auftreten von Mesodinium rubrum in der mittleren Ostsee nach der Sedimentation der Diatomeenblüte, das 1982 bis in den Juni zu beobachten war (Schramm, 1984). Die Auswirkungen von M. rubrum auf die Nährstoffbilanz wird am Beispiel der Station 1 besonders deutlich (Abb. 17). Dieser mobile Phytoplankter war hier bereits am 7.5., bei noch starker Anwesenheit von Diatomeen, zahlreich vertreten und hatte 14 Tage später noch leicht an Biomasse zugenommen. Während die errechneten Kohlenstoffverluste der Wassersäule zu beiden Zeitpunkten mit 9 - 11 gC m^{-2} ähnlich waren, unterscheiden sich die Tiefenprofile der Verlustprozente grundlegend, was auf die spezielle Ökologie dieses autotrophen Ciliaten zurückgeführt wird. So sind im Profil vom 24.5. in den obersten 10m der Wassersäule, in denen M. rubrum besonders zahlreich vorkam, erstmalig negative Werte bis zu -60% für den Stickstoffverlust zu verzeichnen, während sie unterhalb von 20m mit über 60% die höchsten während der gesamten Untersuchung gemessenen sind. Dies ist nur über einen Transport von in der Tiefe befindlichen Stickstoffnährsalzen im Rahmen einer Vertikalwanderung dieses Ciliaten zu erklären. Für M. rubrum sind hohe Wanderungsgeschwindigkeiten nachgewiesen (Lindholm, 1981), sodaß eine Nutzung der in der Tiefe befindlichen Nitratmengen prinzipiell möglich erscheint. Die grundlegende Bedeutung dieses Prozesses ist, daß dem pelagischen System durch einen neuen, rein biologischen Transportweg Nährsalze zugeführt werden. Diese könnten sonst nur mit dem sie umgebenden Wasser an die Oberfläche gelangen und wären andernfalls für den Rest der Vegetationsperiode durch die Temperaturschichtung von der euphotischen Zone abgeschnitten. Packard et al. (1978) sehen diese für M. rubrum günstigen Bedingungen in einer räumlichen Anordnung am Rande von Auftriebsgebieten realisiert. Ein autotropher Organismus mit hoher Mobilität, wie M. rubrum, könnte somit Sedimentationsverlusten des pelagischen Systemes, die das Resultat des Ungleichgewichtes zwischen Produktion und Remineralisierung im Pelagial sind, entgegenwirken. Im Frühjahr geschieht dies zu einem Zeitpunkt, wo durch die Sedimentation entschieden wird, wie groß die Menge an essentiellen Elementen ist, die dem System bis zum Herbst zur Verfügung steht.

Der Übergang des pelagischen Systems von der Frühjahrsblüte in den Sommerzustand ist neben dem Verlust eines Teiles der essentiellen Elemente durch Sedimentation zum Ende der Frühjahrsblüte auch durch eine Verschiebung im Verhältnis der Biomassen von Autotrophen : Heterotrophen gekennzeichnet (Stegmann und Peinert, 1985; Smetacek et al., 1985). Für den Höhepunkt der Frühjahrsblüte sind für die offene Ostsee Werte größer als 4 : 1 anzunehmen, wenn man die von Hernroth und Ackefors (1977) angegebenen Monatsmittelwerte für das Zooplankton (1-2 gC m^{-2} im März/April) zugrunde legt und die maximalen Phytoplanktonbiomassen um 8 gC m^{-2} liegen

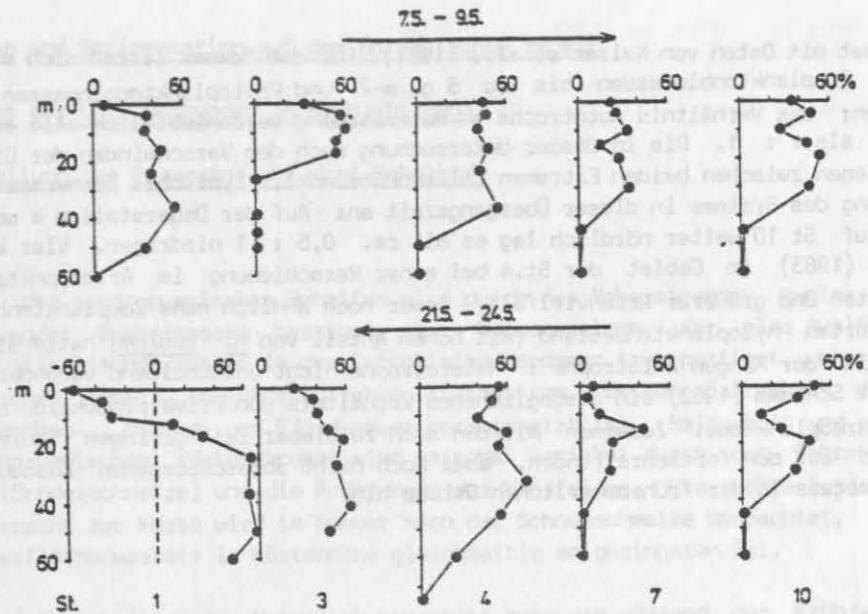


Abb.17a : Vertikalprofile der Verluste an Stickstoff (V%) seit Beginn der Wachstumsperiode (als Prozente der winterlichen Stickstoffnährsalzkonzentrationen) für zwei Schnitte (7.-9.1982 und 21.-24.5.1982) in der mittleren Ostsee.

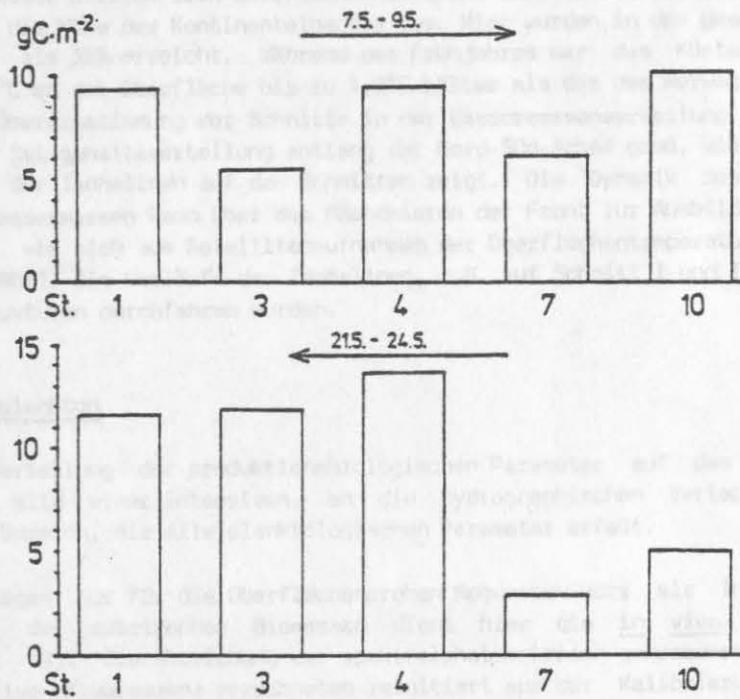
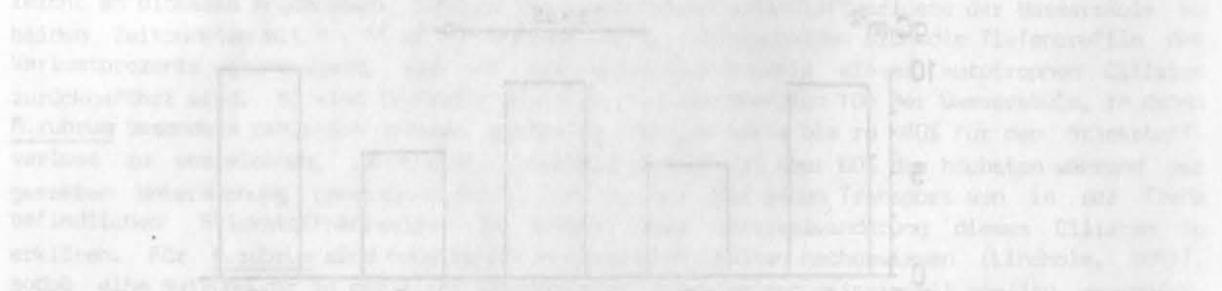


Abb.17b : Hypothetische sedimentierte Kohlenstoffmengen für zwei Schnitte (7.5.-9.5.1982 und 21.-24.5.1982) in der mittleren Ostsee.

(errechnet mit Daten von Kaiser et al., 1981). Für den Sommer lassen sich mit den Daten beider Autoren Zooplanktonbiomassen bis zu 6 gC m^{-2} und Phytoplanktonbiomassen von $1-4 \text{ gC m}^{-2}$ errechnen; das Verhältnis Autotrophe : Heterotrophe verschiebt sich also auf Werte sehr viel kleiner als $1 : 1$. Die in dieser Untersuchung nach dem Verschwinden der Diatomeen gefundenen Werte liegen zwischen beiden Extremen (Blütenhöhepunkt, typisches Sommersystem) und deuten die Umstellung des Systems in dieser Übergangszeit an: Auf der Dauerstation 4 war das Verhältnis $1 : 1$, auf St 10 weiter nördlich lag es mit ca. $0,5 : 1$ niedriger. Vier Wochen später fand Schramm (1983) im Gebiet der St.4 bei einer Verschiebung im Artenspektrum zugunsten von Sommerarten und größerer Artenvielfalt, immer noch ähnlich hohe Zooplanktonbiomassen. Bei fast unverändertem Phytoplanktonbestand (mit hohem Anteil von M. rubrum) hatte sich daher auch das Verhältnis der Mengen Autotrophe : Heterotrophe nicht entscheidend verändert. Für diese Zeit errechnet Schramm (1983) ein ausgeglichenes Verhältnis von Primärproduktion und Nahrungsbedarf des Metazooplanktons. Zusammen mit den auch zu dieser Zeit geringen Sedimentationsverlusten weist es auf den fortschreitenden, aber noch nicht abgeschlossenen Ausbau des pelagischen Nahrungsnetzes in der fröhsommerlichen Ostsee hin.

errechnet v. Kaiser et al. (1981) für die Dauerstation 4 im Sommer 1981. Die Werte für die Biomasse des Zooplanktons sind in gC m^{-2} angegeben, die Werte für die Biomasse des Phytoplanktons in gC m^{-2} . Das Verhältnis Autotrophe : Heterotrophe ist in der Tabelle angegeben.

Das Verhältnis Autotrophe : Heterotrophe (AV) ist in der Tabelle angegeben. Die Werte für die Biomasse des Zooplanktons sind in gC m^{-2} angegeben, die Werte für die Biomasse des Phytoplanktons in gC m^{-2} . Die Tabelle zeigt die Werte für die Dauerstation 4 im Sommer 1981.



Das Verhältnis Autotrophe : Heterotrophe (AV) ist in der Tabelle angegeben. Die Werte für die Biomasse des Zooplanktons sind in gC m^{-2} angegeben, die Werte für die Biomasse des Phytoplanktons in gC m^{-2} . Die Tabelle zeigt die Werte für die Dauerstation 4 im Sommer 1981.

3.2. Produktion und Sedimentation auf dem norwegischen Schelf

3.2.1 Ergebnisse der Untersuchungen im Frühjahr 1983

3.2.1.1. Die Verteilung der Parameter auf drei Schnitten

Hydrographie

Die Hydrographie des nordnorwegischen Schelfes wird durch das Nebeneinander zweier parallel nach Norden setzender Wassermassen bestimmt. Der Norwegenstrom, der als Ausläufer des Golfstromsystems atlantisches Wasser in das Europäische Nordmeer transportiert, unterschichtet auf dem norwegischen Schelf den Norwegischen Küstenstrom, dessen Salzgehalt durch die Beimischung von Nordsee-, Ostsee- und Fjordwasser herabgesetzt ist. Salzgehalt und seewärtige Ausdehnung des Norwegischen Küstenstromes sind saisonal variabel durch den Jahresgang der Süßwasserzufuhr (Schneesmelze) und die Änderungen des Windfeldes. Die größte Ausdehnung des Küstenstromes senkrecht zur Küste wird im Sommer nach der Schneesmelze beobachtet, wenn der Salzgehalt des Oberflächenwassers in Küstennähe gleichzeitig am geringsten ist.

Die Strömungsgeschwindigkeiten im Untersuchungsgebiet betragen während der Frühjahrsuntersuchungen im Mittel der Wassersäule $10-15 \text{ cm sec}^{-1}$ in nördliche Richtung, was einem täglichen Wassermassenversatz von 5-7 sm entspricht. Die großräumige Aufnahme der Meßparameter auf den Schnitten I, II und III senkrecht zur Küste ist daher quasisynoptisch: Die Schnitte I und III liegen ca. 100 sm auseinander und alle drei Schnitte wurden in zwei Tagen abgefahren.

Es ergibt sich für alle Schnitte das gleiche Muster in der Verteilung der hydrographischen Variablen (Abb. 18a-c). Die geringsten Salzgehalte wurden küstennah gemessen und lagen hier um 34%. Das salzarme Wasser breitet sich oberflächennah unter zunehmender Beimischung von atlantischem Wasser bis in die Nähe des Kontinentalhanges aus. Hier wurden in der gesamten Wassersäule Salzgehalte größer als 35% erreicht. Während des Frühjahres war das Küstenstromwasser mit Temperaturen um $5,5^{\circ}\text{C}$ an der Oberfläche bis zu $1,6^{\circ}\text{C}$ kälter als das des Norwegenstromes. Trotz der prinzipiellen Übereinstimmung der Schnitte in der Wassermassenverteilung ist die räumliche Variabilität in der Salzgehaltsverteilung entlang der Nord-Süd-Achse groß, wie die Unterschiede in den Verläufen der Isohalinen auf den Schnitten zeigt. Die Dynamik des Frontensystemes zwischen beiden Wassermassen kann über das Mäandrieren der Front zur Ausbildung von Wirbelstrukturen führen, wie sich aus Satellitenaufnahmen der Oberflächentemperaturen belegen läßt (Audunson et al., 1981). Die Verläufe der Isohalinen, z.B. auf Schnitt I und III deuten an, daß derartige Wirbelstrukturen durchfahren wurden.

Nährsalze und Phytoplankton

Die großräumige Verteilung der produktionsbiologischen Parameter auf dem nordnorwegischen Schelf zeigt das Bild einer intensiven, an die hydrographischen Variablen gekoppelten, Patchiness im 10sm-Bereich, die alle planktologischen Parameter erfaßt.

Für Schnitt I liegen nur für die Oberflächenproben Meßwerte vor; als Indikator für die Vertikalverteilung der autotrophen Biomassen dient hier die in vivo- Fluoreszenz des Chlorophyll a (Abb. 19). Die Abweichung der spektralphotometrisch gemessenen Chl.a- Werte von den über die in vivo- Fluoreszenz errechneten resultiert aus der Kalibrierung der Fluoreszenzsonde mit Phytoplanktonproben aus der Kieler Bucht. Diese haben mit Sicherheit ein unterschiedliches Fluoreszenz : Chl.a- Verhältnis als das Phytoplankton vor der norwegischen Küste und den spektralphotometrisch gemessenen Werten ist daher größeres Vertrauen zu schenken.

Es zeigt sich, daß auf den küstenfernen Stationen mit ozeanischem Salzgehalt noch winterlich hohe Nährsalzgehalte mit niedrigen Chlorophyll a - Werten zusammenfallen, während hohe Pigmentkonzentrationen, zusammen mit deutlich herabgesetzten Nährsalzwerten, auf der Schelfmitte und küstennah zu beobachten waren. Die Phytoplanktonbiomassen, ausgedrückt als Chl.a-

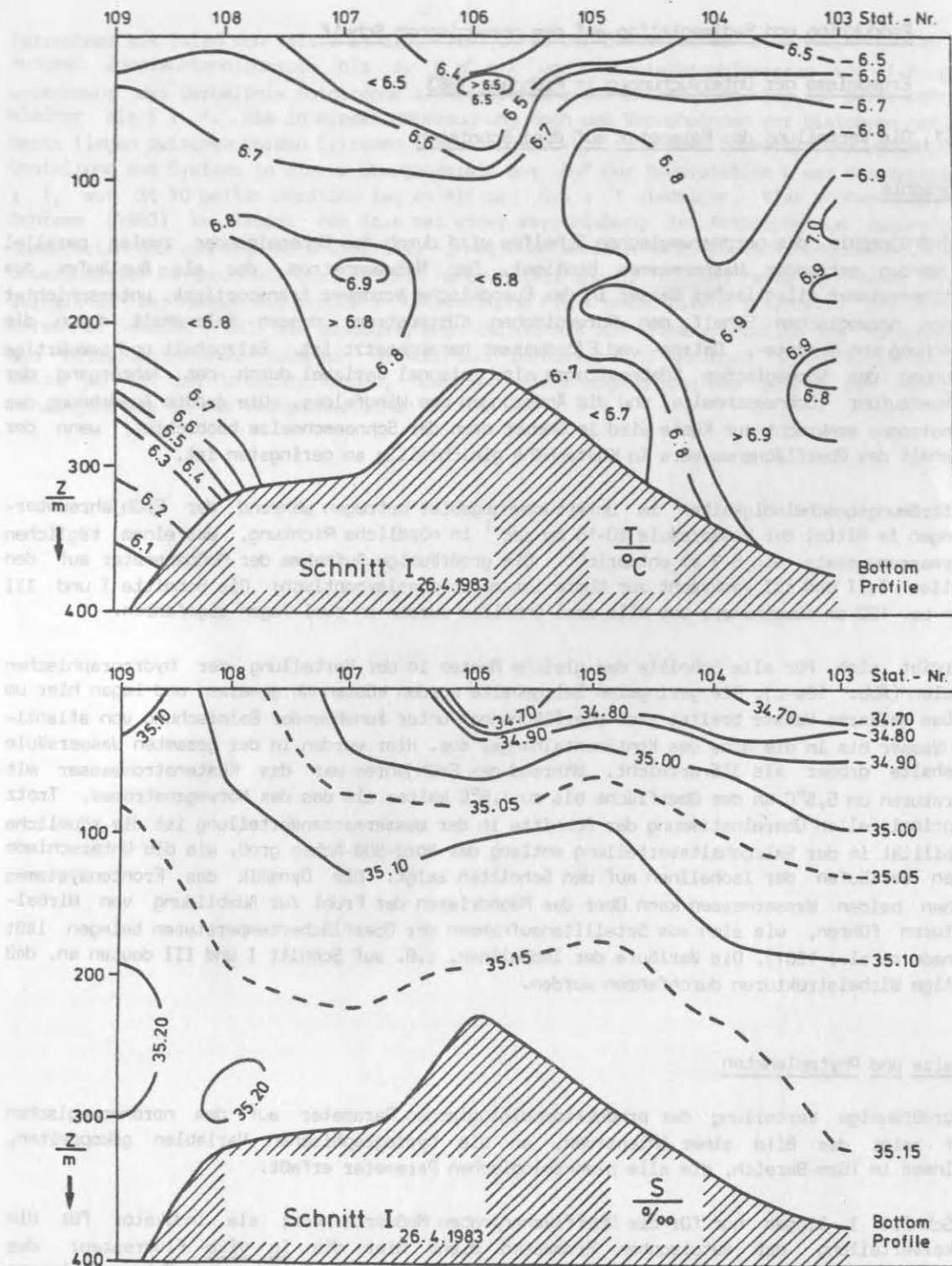


Abb.18a : Isoplethen für Temperatur und Salzgehalt für Schnitt I auf dem norweg. Schelf: küstennahe Station rechts, Station an der Schelfkante links (nach Wittstock, unveröff. Daten).



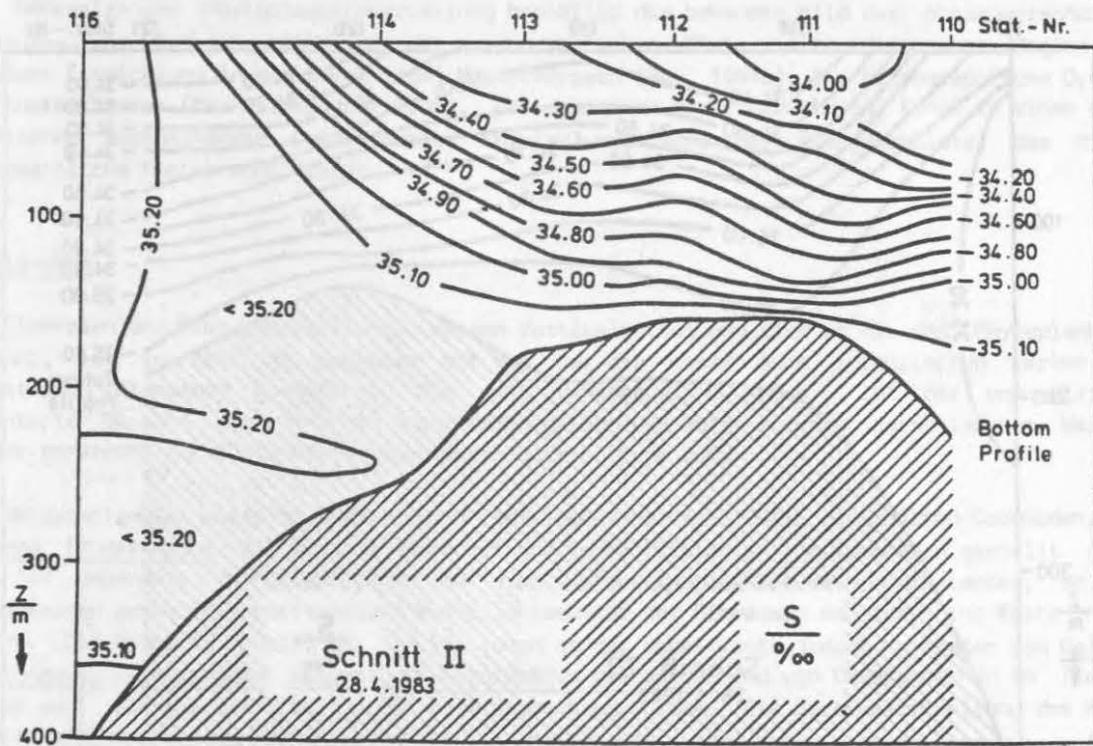
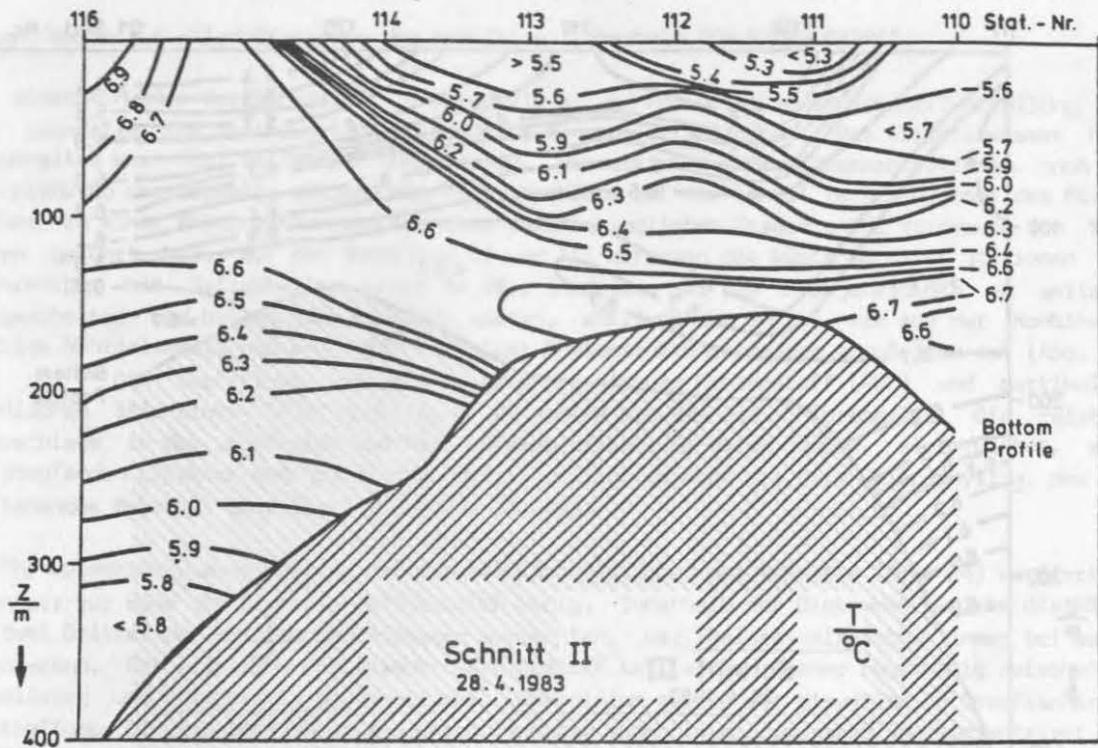


Abb.18b : Isoplethen für Temperatur und Salzgehalt für Schnitt II auf dem norweg. Schelf (nach Wittstock, unveröff. Daten).

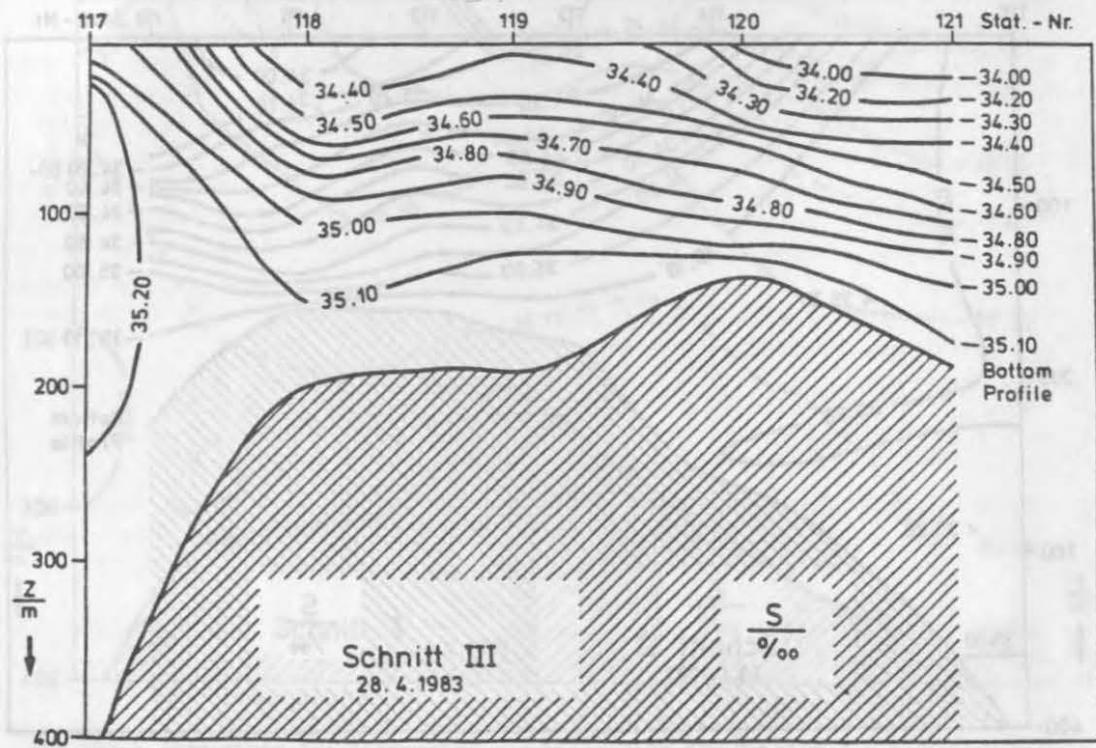
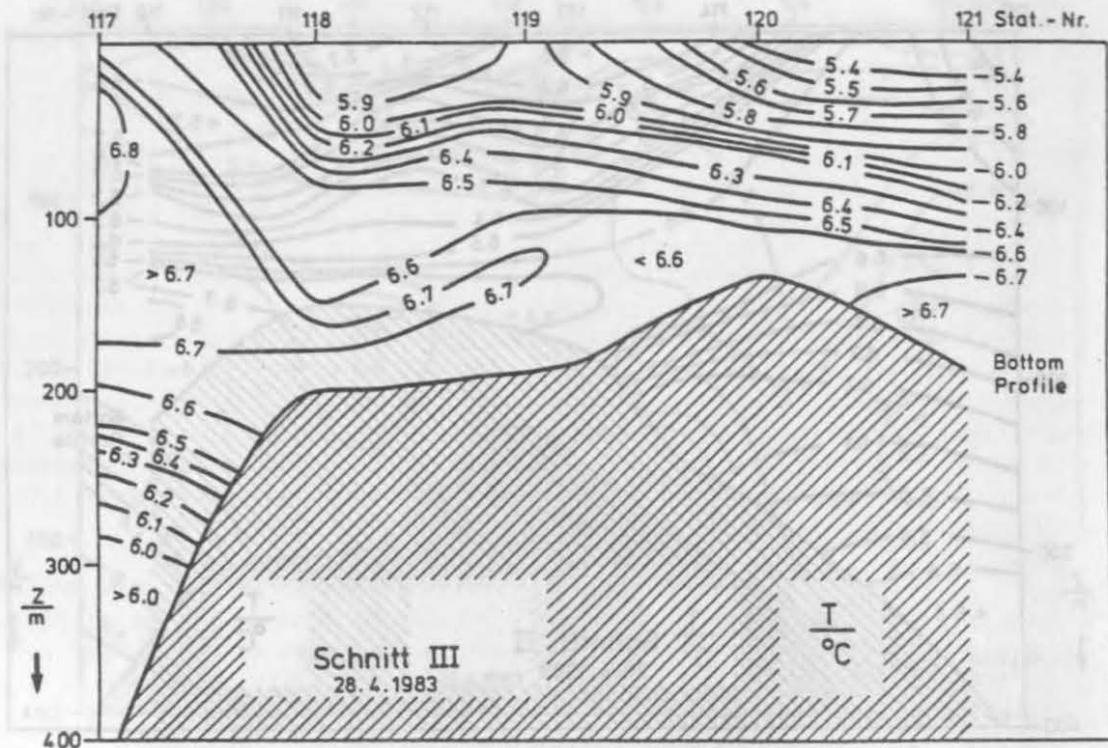


Abb.18c : Isoplethen für Temperatur und Salzgehalt für Schnitt III auf dem norweg. Schelf (nach Wittstock, unveröff. Daten).

Mengen, waren auf allen Stationen des Schnittes I oberhalb 50m konzentriert.

Das gleiche Muster der Nährsalz-, Chlorophyll a- und Phytoplanktonkohlenstoffverteilung läßt sich ebenfalls für die nördlicheren Schnitte II und III aufzeigen: Das Atlantikwasser hohen Salzgehaltes war - bei weitgehend unberührten, winterlichen Nährsalzkonzentrationen- noch vom Phytoplankton unbesiedelt, während die Frühjahrsblüte auf dem Schelf im Mischwasser des Küstenstromes zu einer Akkumulation von Biomasse unterschiedlichen Grades unter Verbrauch von Nährsalzen geführt hat. Auf den Schnitten II und III erfassen die küstennächsten Stationen auch Wasserkörper mit Salzgehalten unter 34,0‰. In diesen war die Frühjahrsblüte am weitesten fortgeschritten und befand sich in einer späten, abklingenden Phase, wie aus der Kombination niedrige Nährsalzwerte und ebenfalls niedriger Phytoplanktonbiomassen abzuleiten ist (Abb. 20, 21). Die Verteilung von partikulärem organischem Kohlenstoff (POC) und partikulärem organischem Stickstoff (PON) deckt sich weitgehend mit der des Chlorophylls. Die relativen Unterschiede in der vertikalen und horizontalen Verteilung waren jedoch, wie erwartet, wegen des dämpfenden Effektes des organischen Detritus nicht so hoch wie beim Chlorophyll a, das eher mit lebendem Material assoziiert ist. (Abb. 22, 23).

Die Phytoplanktonzusammensetzung der ausgewählten Stationen der Schnitte (Abb. 24) variierte im Gegensatz zur Höhe der Biomassen erstaunlich wenig. Innerhalb der Diatomeen, welche die Hälfte bis zwei Drittel der autotrophen Biomasse ausmachten, war Thalassiosira spp. immer bei weitem dominierend. Der restliche Phytoplanktonkohlenstoff teilte sich ebenso regelmäßig zwischen μ -Flagellaten und Phaeocystis pouchetii auf. Mesodinium rubrum war bisweilen in Oberflächennähe anzutreffen. Die Hauptbiomassen des Phytoplanktons waren in den obersten 50m konzentriert und betragen über die 100m Wassersäule integriert maximal 3 gC m^{-2} und lagen häufig unter 2 gC m^{-2} .

Die Nährsalz- und Phytoplanktonverteilung bestätigt das bekannte Bild des phasenverschobenen Verlaufes der Frühjahrsblüte vor der nordnorwegischen Küste, mit küstennahem Beginn und späterer Entwicklung in den seewärtigen Wasserkörpern (Rey, 1981a). Die hydrographische Dynamik des Küstenstromes (Mäandrieren der Front, Erzeugung von Wirbelstrukturen) führt zu einem engen räumlichen Nebeneinander verschiedener Entwicklungsstadien der Frühjahrsblüte, das dieses grundsätzliche Muster modifiziert.

Zooplankton

Die Biomassen des Protozooplanktons, dessen Vertikalverteilung sich an die des Phytoplanktons anlehnt, ist in Abb. 25 zusammen mit den über die Wassersäule integrierten Werten der autotrophen Biomassen aufgeführt. Mit weit weniger als $0,5 \text{ gC m}^{-2}$ ist der von Ciliaten dominierte Bestand gegenüber den Autotrophen gering und weist für die verschiedenen Wasserkörper senkrecht zur Küste keine bedeutenden Unterschiede auf.

Das Netzzooplankton wurde in Biomasse und Individuenzahl fast 100%ig von adulten Copepoden, mit Calanus finmarchicus als dominierender Art und Copepoditstadien von Copepoden gestellt (Abb. 26). Im Gegensatz zum Phytoplankton läßt sich für das Zooplankton kein konsistentes, an die Wassermassen gebundenes horizontales Verteilungsmuster der Biomassen senkrecht zur Küste nachweisen. Die Artenliste weist für die Stationen an der Schelfkante jedoch Vertreter von Calanus hyperboreus, Pleuromamma robusta, Heterorhabdus norvegicus und von Chaetognathen im Tiefenwasser auf, die auf dem Schelf sonst kaum beobachtet wurden. Die Vertikalverteilung des Metazooplanktons ist auf den Schnitten nicht eindeutig. Wie weiter unten gezeigt wird, war auf den Stationen der Boxen hingegen eine klare Bevorzugung der oberen 50m der Wassersäule zu beobachten. Eier, Nauplien und Copepodite der Copepoden hielten sich ausschließlich hier auf. Die maximalen Zooplanktonkohlenstoffwerte - als mittlere Konzentrationen in den durchfischten Tiefenstufen angegeben - lagen für beide Tiefenintervalle unter 15 mgC m^{-3} , die geringsten waren um 2 mgC m^{-3} .

Für das Makrozooplankton, dessen Biomasse speziell bei schwarmbildenden Organismen schwer zu bestimmen ist, liegen keine Werte vor. Die Anwesenheit von Euphausiaceen läßt sich jedoch, wie weiter unten gezeigt wird, aus dem Vorkommen ihrer Kotballen in den Sinkstoffen ableiten.

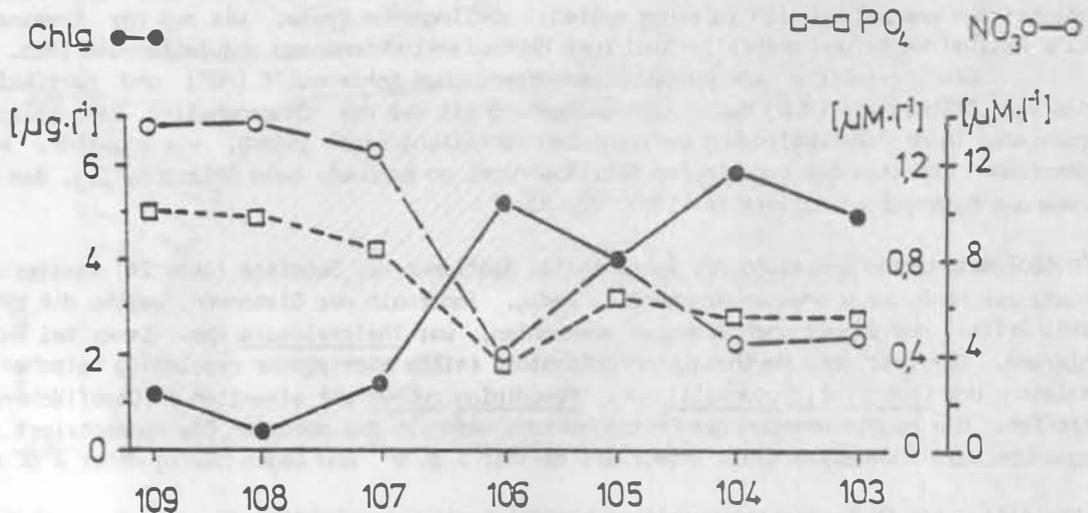


Abb.19a : Chlorophyll a - und Nährsalzgehalt (Chl.a, NO_3 , PO_4) des Oberflächenwassers auf Schnitt I.

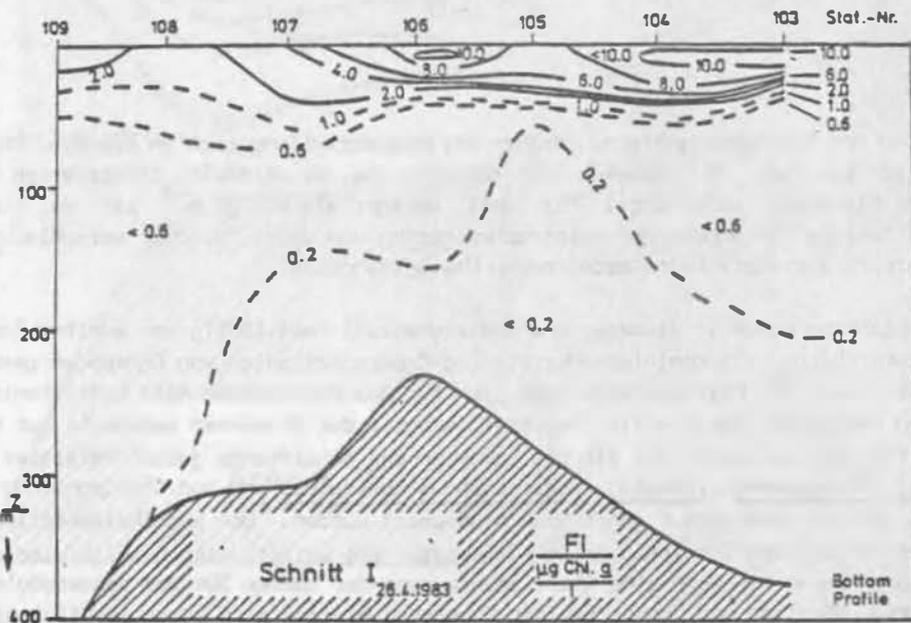


Abb.19b : Isoplethen für Chlorophyll a (Chl.a, errechnet aus der in vivo-Fluoreszenz) auf Schnitt I, (nach Wittstock, unveröff. Daten).

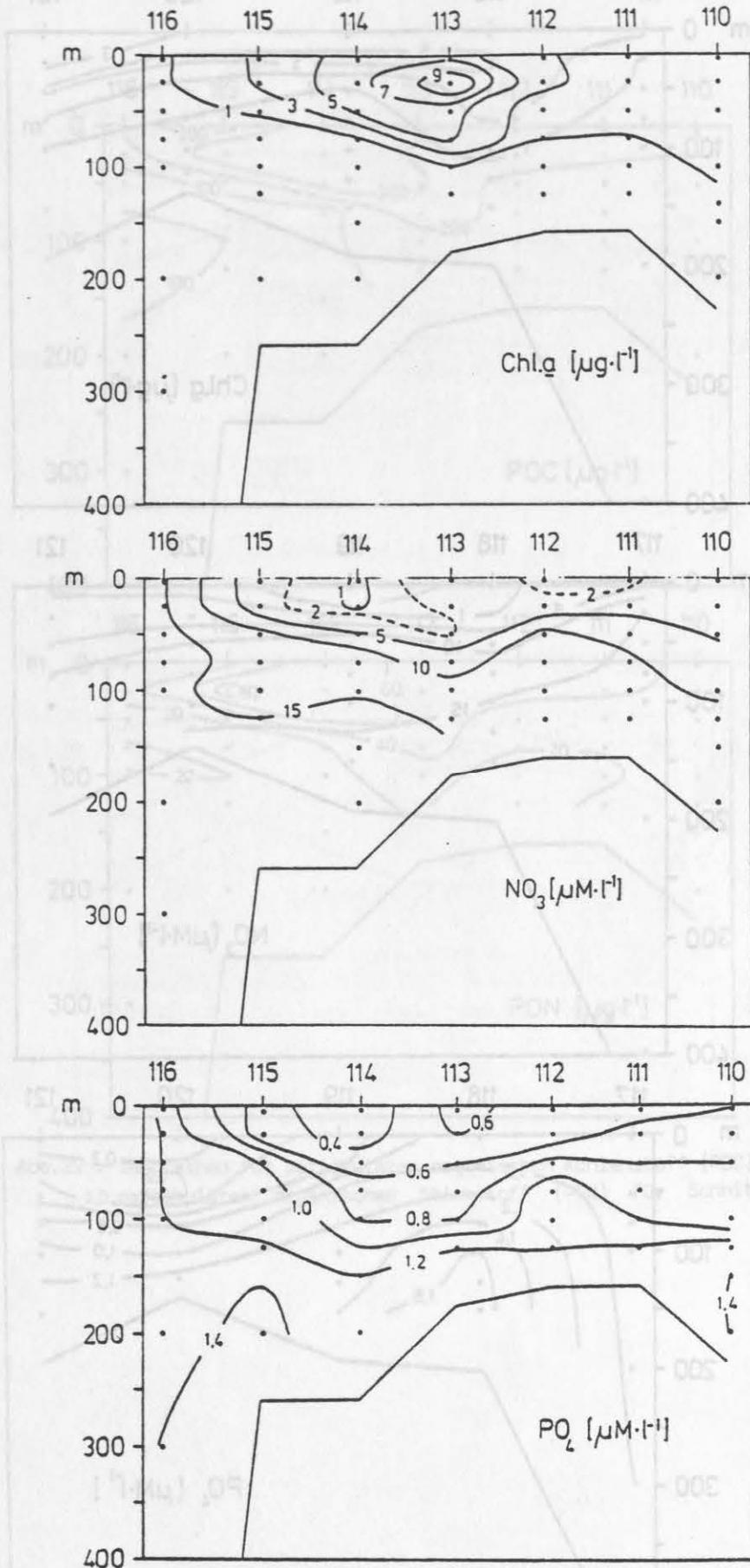


Abb.20 : Isoplethen für Chlorophyll a (Chl.a), Nitrat (NO₃) und Phosphat (PO₄) für Schnitt II.

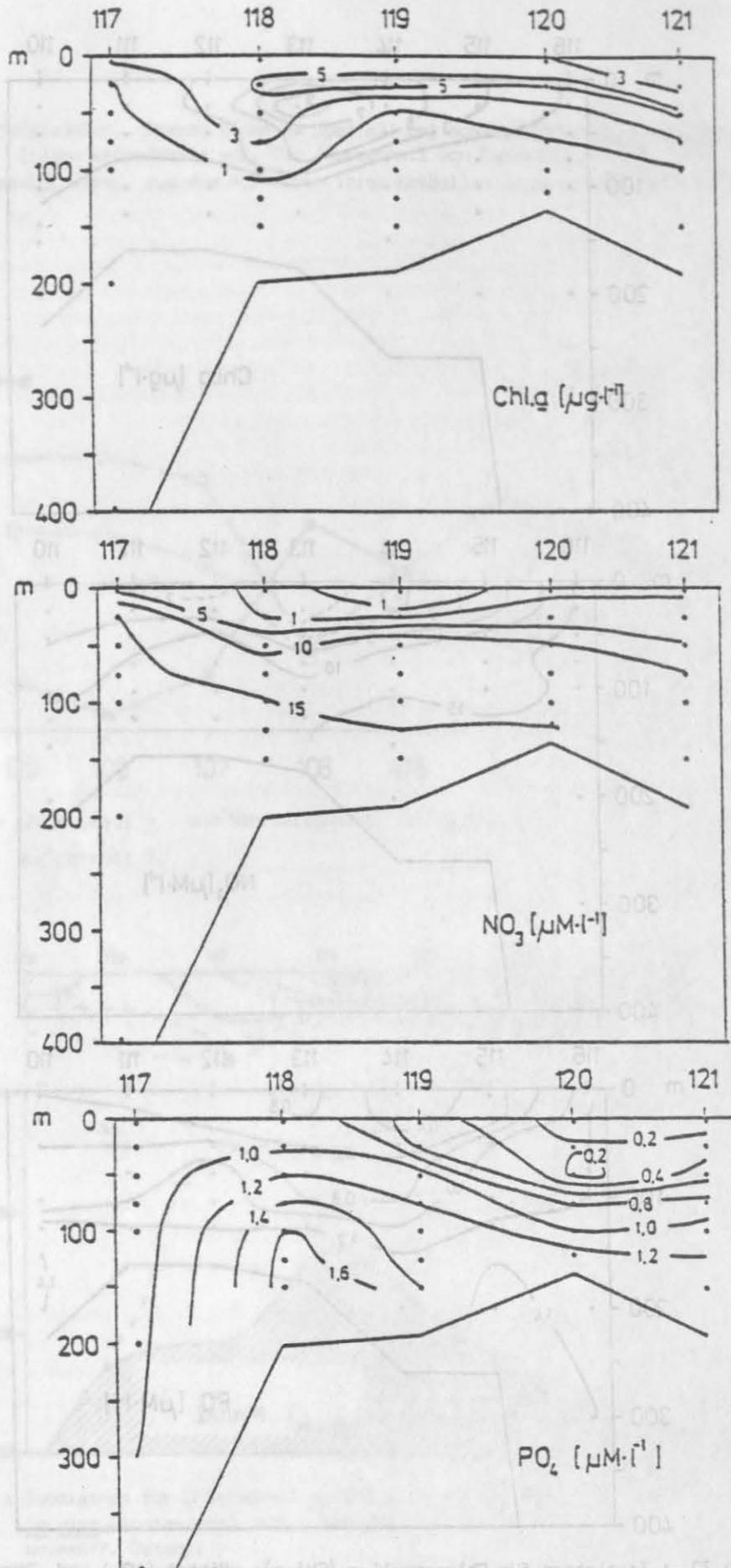


Abb.21 : Isoplethen für Chlorophyll a (Chl.a), Nitrat (NO₃) und Phosphat (PO₄) für Schnitt III.

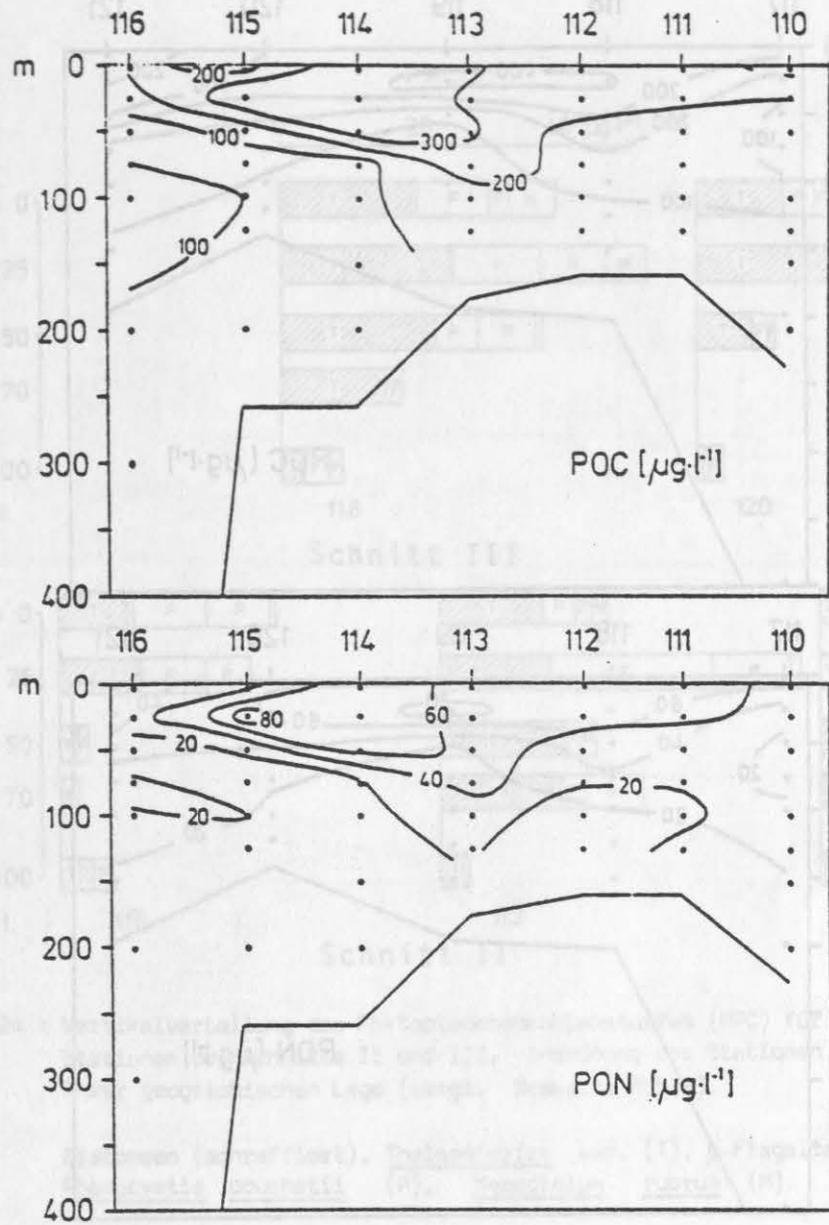


Abb.22 : Isoplethen für partikulären organischen Kohlenstoff (POC) und partikulären organischen Stickstoff (PON) für Schnitt II.

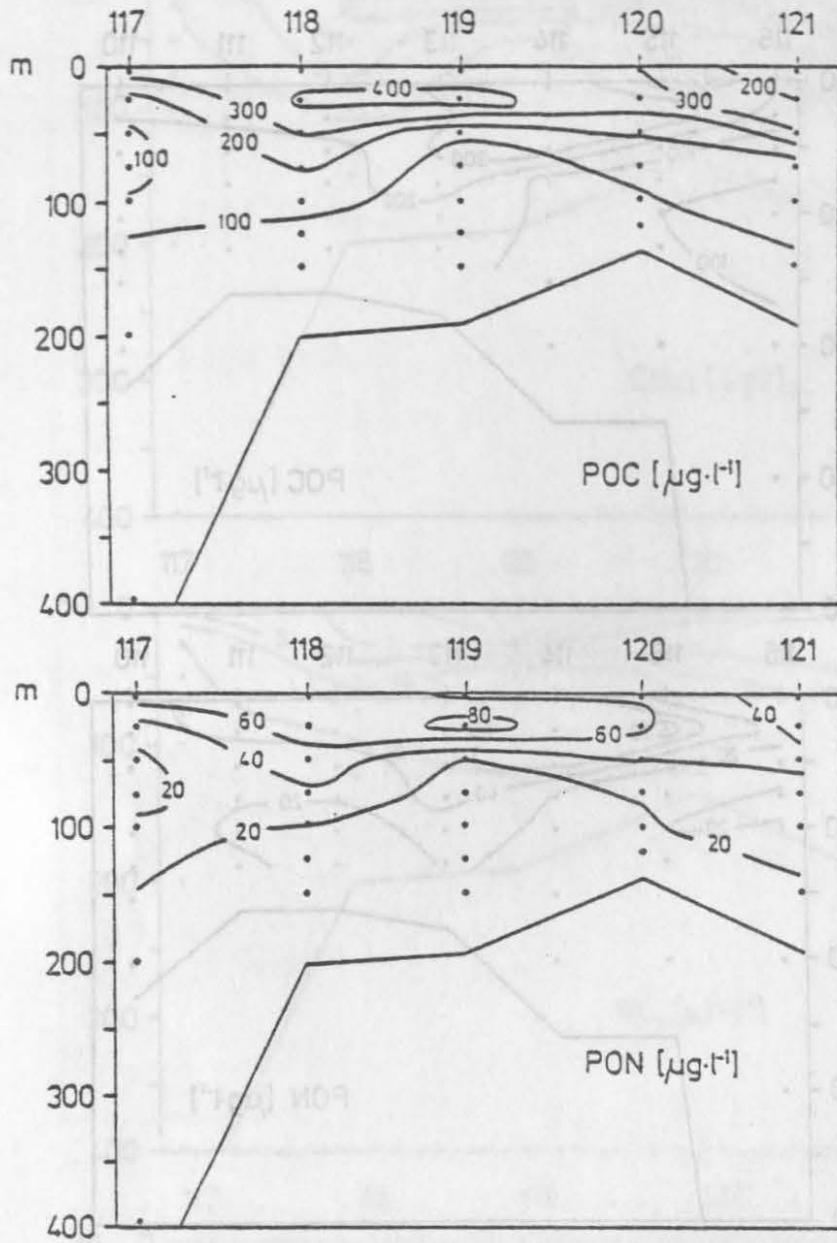


Abb.23 : Isoplethen für partikulären organischen Kohlenstoff (POC) und partikulären organischen Stickstoff (PON) für Schnitt III.

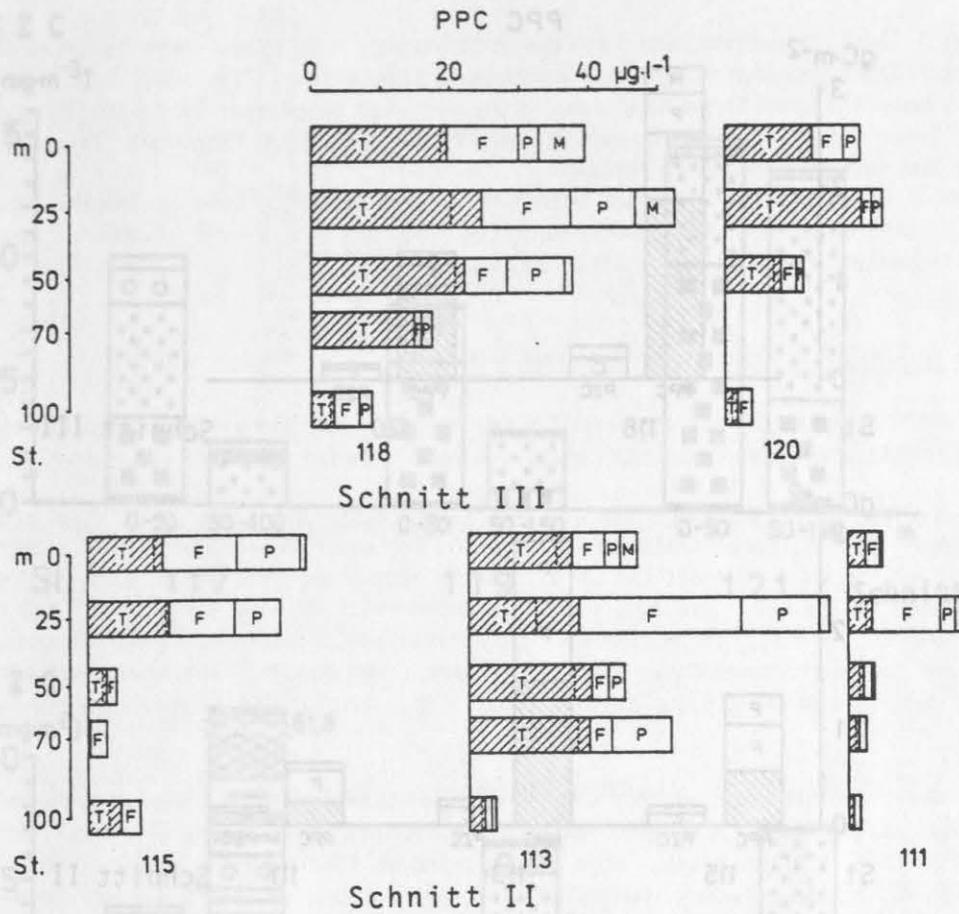


Abb.24 : Vertikalverteilung des Phytoplanktonkohlenstoffes (PPC) für ausgewählte Stationen der Schnitte II und III. Anordnung der Stationen entsprechend ihrer geographischen Lage (vergl. Seekarte Abb.2).

Diatomeen (schraffiert), *Thalassiosira* spp. (T), μ -Flagellaten (F), *Phaeocystis pouchetii* (P), *Mesodinium rubrum* (M).

- | | |
|---|---|
| [Hatched Box] HARPACTICODA | [Box with 2 dots] Euchaeta norvegica |
| [Box with 3 dots] CALANUS FINMARCHICUS & C. HYPERBOREUS | [Box with 4 dots] CALANUS HYPERBOREUS |
| [Box with 4 dots] METRIDIA LONGA | [Box with 5 dots] CALANUS HELGOLANDICUS |
| [Box with 5 dots] MICROCALANUS PUSILLUS | [Box with 6 dots] CALANUS FINMARCHICUS |
| [Box with 6 dots] PROBUSTA & M. NORVEGICUS | [Box with 7 dots] LIMACINA spp. |
| [Box with 7 dots] COPEPODIDS | [Box with 8 dots] POLYCHAETA |
| [Box with 8 dots] COPEPOD-NAUPLII | [Box with 9 dots] GNAETDONATHA |
| | [Box with 10 dots] REST |

Abb.25 : Artenschlüssel für das Planktonnetzwerk auf dem norwegischen Schelf.

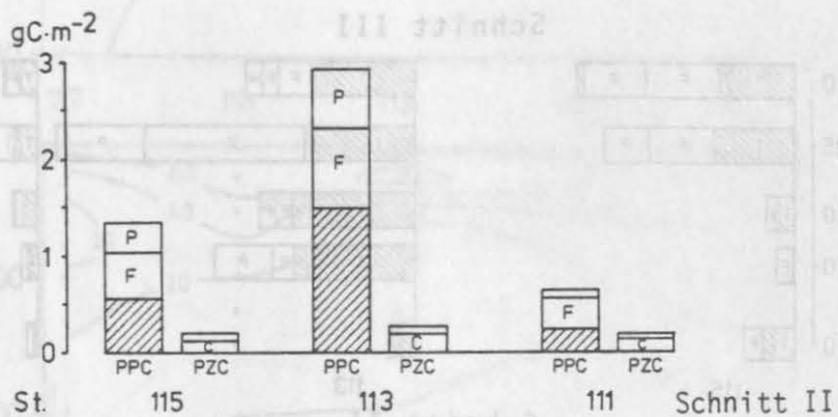
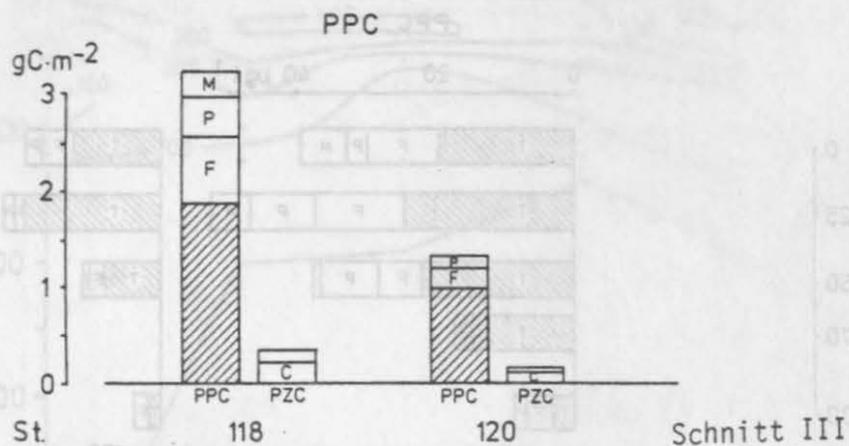


Abb.25 : Phytoplanktonkohlenstoff (PPC, Diatomeen schraffiert, *Thalassiosira* spp. (T), μ -Flagellaten (F), *Phaeocystis pouchetii* (P), *Mesodinium rubrum* (M)) und Protozooplanktonkohlenstoff (PZC, Ciliaten (C)) über 100m Tiefe integriert, für ausgewählte Stationen der Schnitte II und III. Anordnung der Stationen entsprechend ihrer geographischen Lage (siehe Seekarte Abb.2).

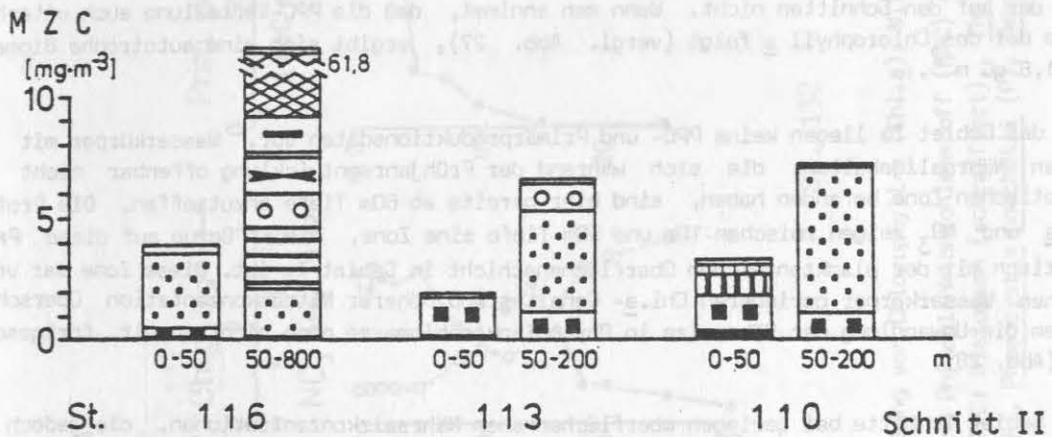
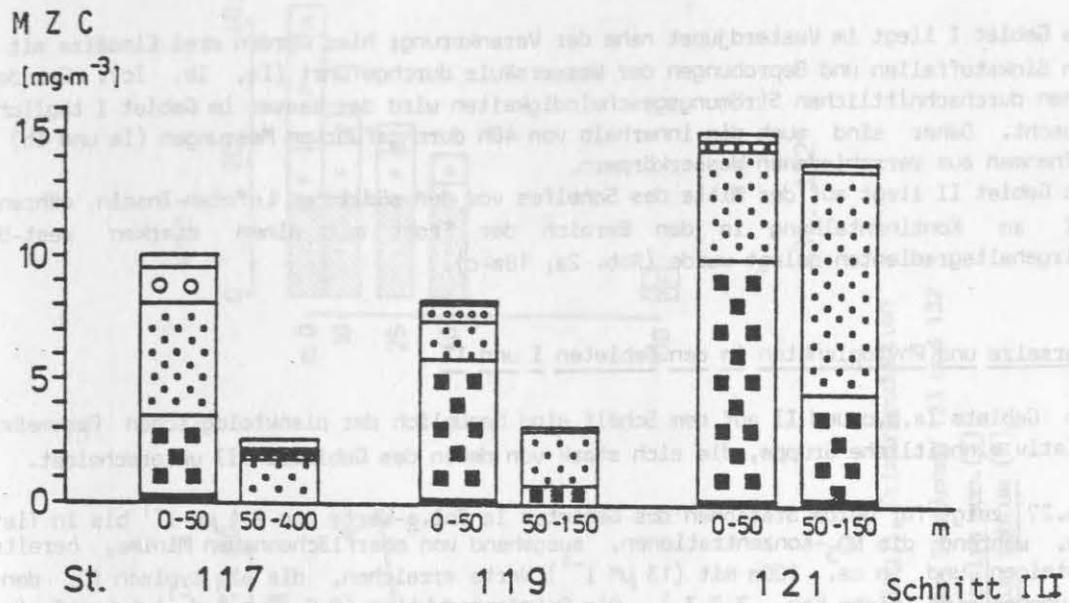


Abb.26a : Metazooplanktonkohlenstoff (M Z C), als mittlere Konzentrationen in zwei Tiefenstufen für ausgewählte Stationen von Schnitt II (südlich von Schn.III, unten) und Schnitt III.

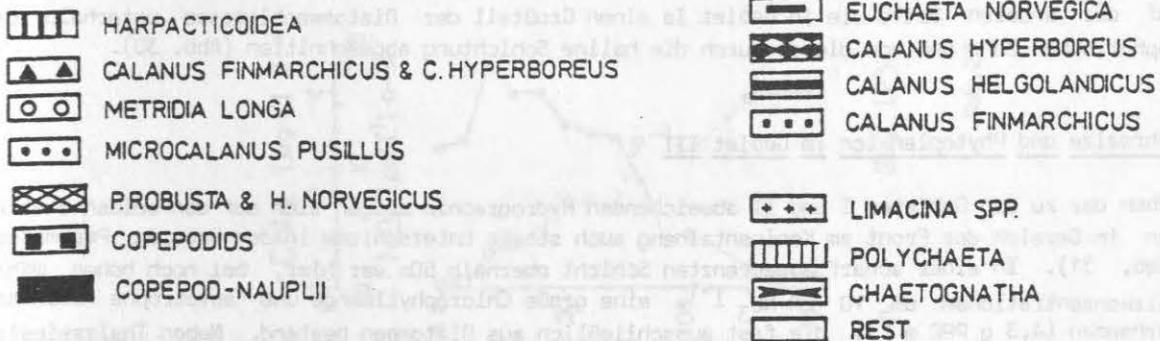


Abb.26b : Artenschlüssel für das Metazooplankton auf dem norwegischen Schelf.

3.2.1.2 Untersuchungen in den Gebieten I, II und III

Das Gebiet I liegt im Vesterdjupeet nahe der Verankerung; hier wurden drei Einsätze mit treibenden Sinkstofffallen und Beprobungen der Wassersäule durchgeführt (Ia, Ib, Ic). Bei den gemessenen durchschnittlichen Strömungsgeschwindigkeiten wird das Wasser im Gebiet I täglich ausgetauscht. Daher sind auch die innerhalb von 48h durchgeführten Messungen (Ia und Ib) Momentaufnahmen aus verschiedenen Wasserkörpern.

Das Gebiet II liegt auf der Mitte des Schelfes vor den südlichen Lofoten-Inseln, während Gebiet III am Kontinentalhang in den Bereich der Front mit einem starken west-östlichen Salzgehaltsgradienten gelegt wurde (Abb. 2a, 18a-c).

Nährsalze und Phytoplankton in den Gebieten I und II

Die Gebiete Ia,b,c und II auf dem Schelf sind bezüglich der planktologischen Parametern eine relativ einheitliche Gruppe, die sich stark von denen des Gebietes III unterscheidet.

Abb.27 zeigt für beide Stationen des Gebietes Ia Chl.a-Werte von 2-4 $\mu\text{g l}^{-1}$ bis in Tiefen von 75m, während die NO_3 -Konzentrationen, ausgehend von oberflächennahen Minima, bereits ab 25m ansteigen und in ca. 100m mit ($13 \mu\text{M l}^{-1}$) Werte erreichen, die als typisch für den Winter anzusehen sind (siehe Kap. 3.2.3.). Die Primärproduktion ($0,6 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) ist auf eine flache Oberflächenschicht von nur 5m beschränkt. Die Phytoplanktonzusammensetzung unterscheidet sich von der auf den Schnitten nicht. Wenn man annimmt, daß die PPC-Verteilung auch unterhalb 40m Tiefe der des Chlorophyll a folgt (vergl. Abb. 27), ergibt sich eine autotrophe Biomasse von ca. $1,6 \text{ gC m}^{-2}$.

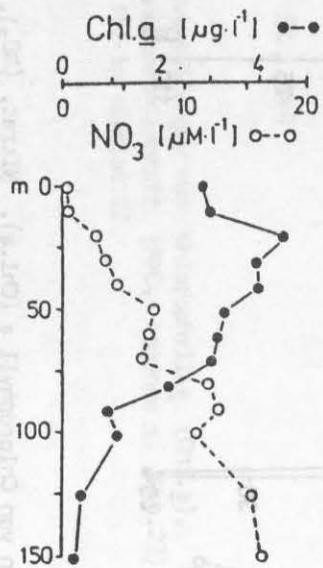
Für das Gebiet Ib liegen keine PPC- und Primärproduktionsdaten vor. Wasserkörper mit winterlichen Nährsalzgehalten, die sich während der Frühjahrsentwicklung offenbar nicht in der euphotischen Zone befanden haben, sind hier bereits ab 60m Tiefe anzutreffen. Die Profile von Chl.a und NO_3 zeigen zwischen 10m und 50m Tiefe eine Zone, die in Bezug auf diese Parameter identisch mit der planktonreichen Oberflächenschicht in Gebiet Ia ist. Diese Zone war von einem flachen Wasserkörper geringeren Chl.a- Gehaltes und höherer Nitratkonzentration überschichtet, in dem die Umwandlung der Nährsalze in Phytoplanktonbiomasse noch nicht soweit fortgeschritten war (Abb. 28).

Das Gebiet Ic hatte bei geringen oberflächennahen Nährsalzkonzentrationen, die jedoch bereits ab 25m Tiefe steil anstiegen, eine sehr geringe autotrophe Biomasse ($0,6 \text{ gC m}^{-2}$) und mit $0,4 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ eine geringe Primärproduktion. In der nährsalzverarmten Zone waren Diatomeen kaum vorhanden (Abb. 29), da vermutlich bereits sedimentiert, wie weiter unten diskutiert wird.

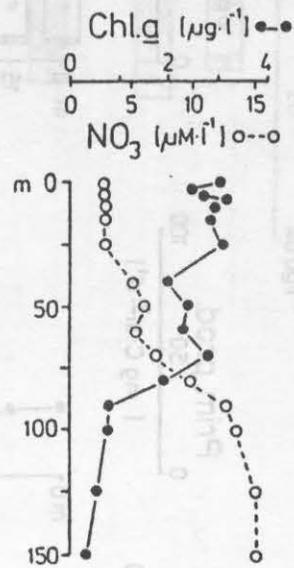
Im Gebiet II hatte St. 152 durch die geringen Chl.a- Konzentrationen in der gesamten Wassersäule Ähnlichkeit mit Gebiet Ic. Die Vertikalverteilung des Phytoplanktons auf St. 144 zeigt auf der anderen Seite wie in Gebiet Ia einen Großteil der Diatomeenbiomasse unterhalb der euphotischen Zone und von dieser durch die haline Schichtung abgeschnitten (Abb. 30).

Nährsalze und Phytoplankton im Gebiet III

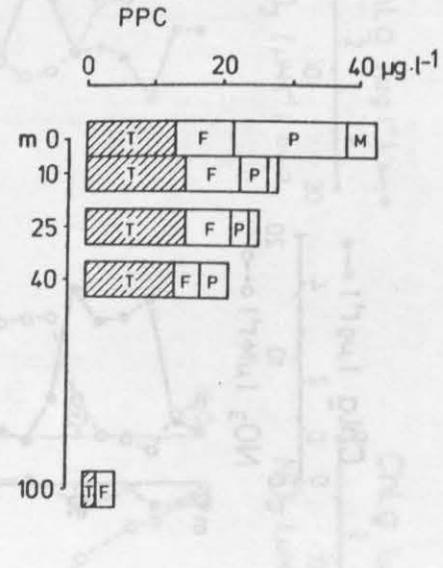
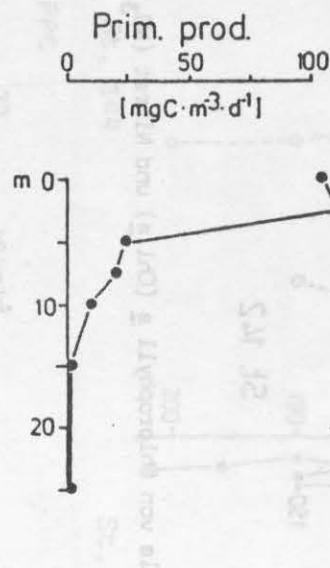
Neben der zu den Gebieten I und II abweichenden Hydrographie zeigen sich auf den beiden Stationen im Bereich der Front am Kontinentalhang auch starke Unterschiede in den anderen Parametern (Abb. 31). In einer scharf abgegrenzten Schicht oberhalb 50m war hier, bei noch hohen Nährsalzkonzentrationen um $10 \mu\text{M NO}_3 \text{ l}^{-1}$, eine große Chlorophyllmenge und autotrophe Biomasse vorhanden ($4,3 \text{ g PPC m}^{-2}$), die fast ausschließlich aus Diatomeen bestand. Neben Thalassiosira spp., die in den anderen Gebieten fast ausschließlich die Diatomeen beherrschen, waren auch Skeletonema costatum und Chaetoceros spp. anwesend. Phaeocystis pouchetii und μ -Flagellaten hingegen, die auf dem Schelf stets auftraten, waren kaum vorhanden. Die Primärproduktion war



St. 123



St. 132



St. 132

Abb.27 : Vertikalverteilung von Chlorophyll a (Chl.a), Nitrat (NO₃), Primärproduktion (Prim. prod.) und Phytoplanktonkohlenstoff (PPC) auf den Stationen 123 und 132 im Gebiet Ia. (PPC: Diatomeen (schraffiert), Thalassiosira spp.(T), μ-Flagellaten (F), Phaeocystis pouchetii (P), Mesodinium rubrum (M).

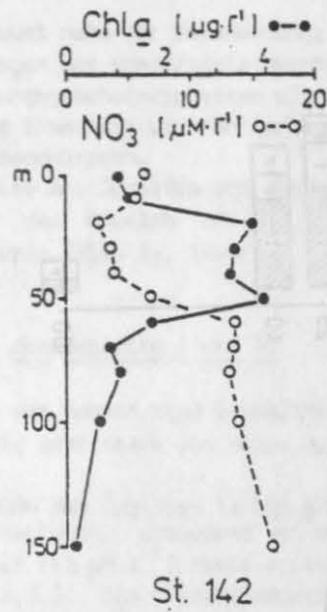


Abb. 28 : Vertikalprofile von Chlorophyll a (Chl.a) und Nitrat (NO₃) auf Station 142 im Gebiet Ib.

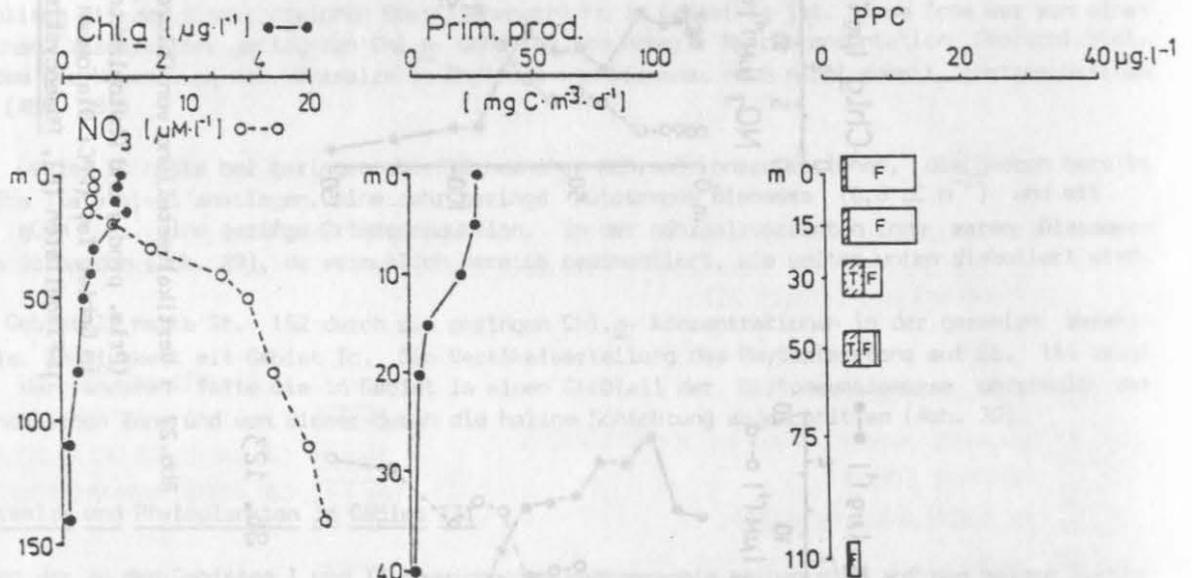


Abb. 29 : Vertikalverteilungen von Chlorophyll a (Chl.a), Nitrat, (NO₃), Primärproduktion (Prim. prod.) und Phytoplanktonkohlenstoff (PPC, Legende s. Abb. 27) auf Station 173 im Gebiet Ic.

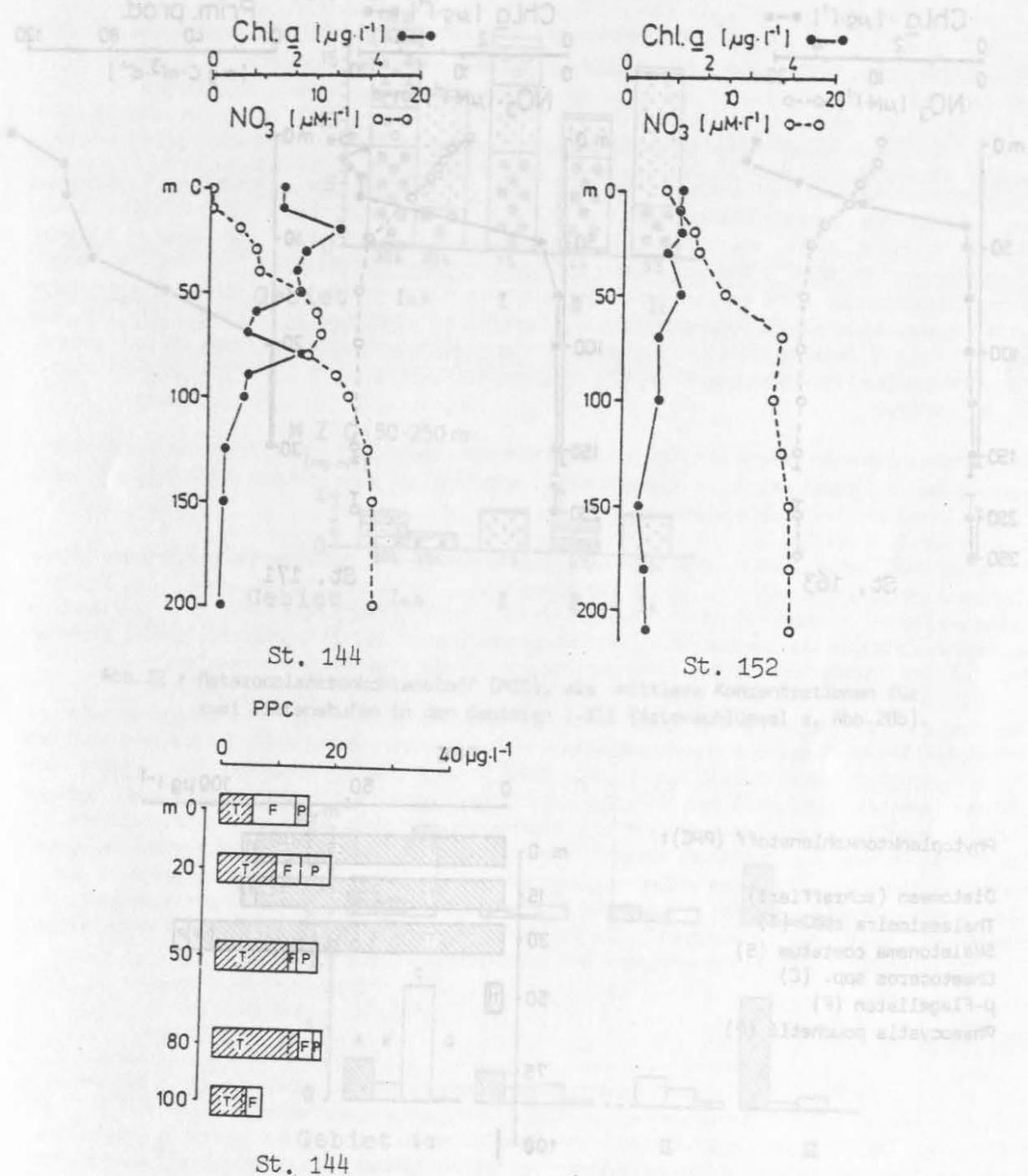
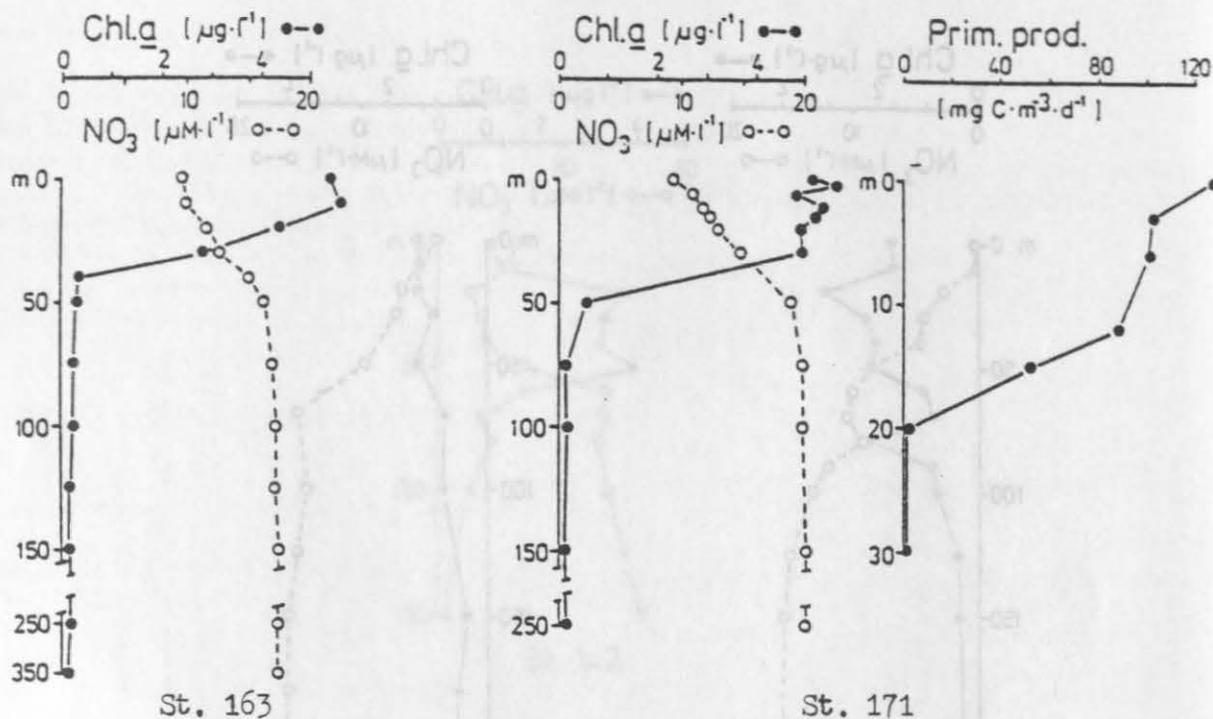
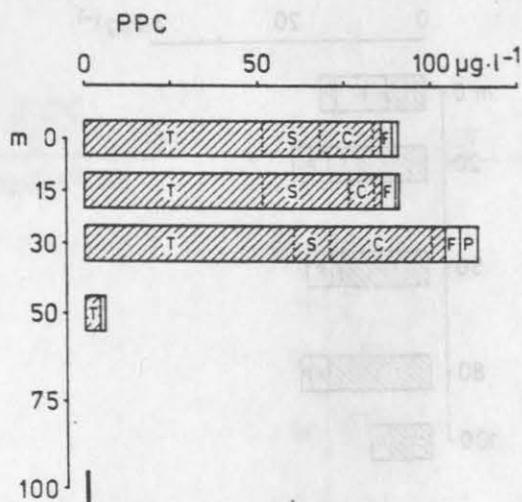


Abb.30 : Vertikalverteilungen von Chlorophyll a (Chl.a), Nitrat (NO_3) und Phytoplanktonkohlenstoff (PPC, Legende s. Abb.23) auf den Stationen 144 und 152 im Gebiet II.



Phytoplanktonkohlenstoff (PPC):

- Diatomeen (schraffiert)
- Thalassiosira spp. (T)
- Skeletonema costatum (S)
- Chaetoceros spp. (C)
- μ -Flagellaten (F)
- Phaeocystis pouchetii (P)



St. 171

Abb.31 : Vertikalverteilungen von Chlorophyll a (Chl.a), Nitrat (NO₃), Primärproduktion (Prim.prod.) und Phytoplanktonkohlenstoff (PPC) auf den Stationen 163 und 171 im Gebiet III.

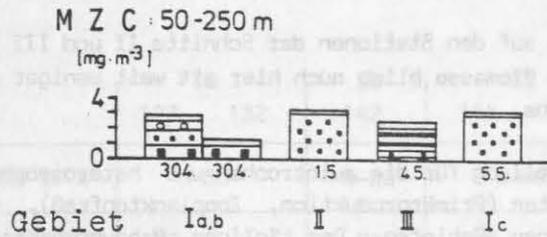
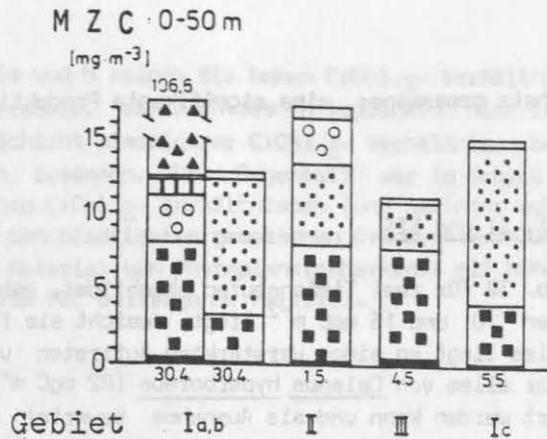


Abb.32 : Metazooplanktonkohlenstoff (M Z C), als mittlere Konzentrationen für zwei Tiefenstufen in den Gebieten I-III (Artenschlüssel s. Abb.26b).

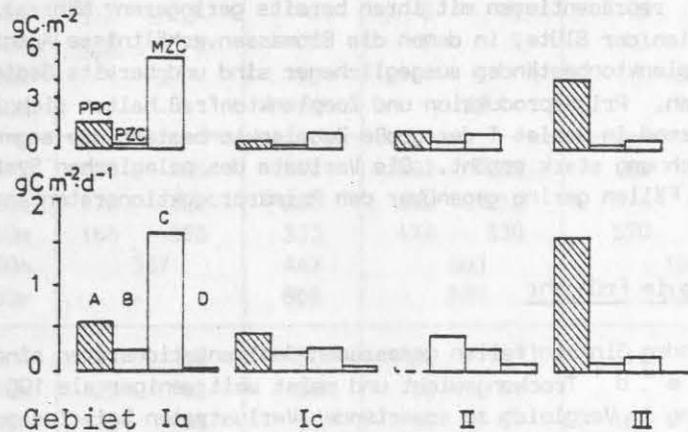


Abb.33 : Biomassen und Umsatzraten für die Gebiete I-III

oben : Kohlenstoffmengen (integriert über 60m Tiefe) von Phytoplankton (PPC, schraffiert), Protozooplankton (PZC) und Metazooplankton (MZC)

unten : Primärproduktion (integriert über die euphotische Zone, schraffiert), Freßraten von Protozooplankton (B) und Metazooplankton (C; B und C integriert über 60m Tiefe), tägliche Sedimentationsraten (D).

hier mit $1,6 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ die höchste gemessene; eine signifikante Produktion fand bis in 15m Tiefe statt.

Das Zooplankton in den Gebieten I, II und III

Der Zooplanktonbestand ist in Abb. 32 für zwei Tiefenstufen abgebildet. Während die Biomasse in den oberen 50m meist zwischen 10 und 15 mgC m^{-2} liegt, weicht sie für das Gebiet Ia als einzige Ausnahme stark ab. Dies liegt an einem verstärkten Auftreten von adulten Calanus finmarchicus (32 gC m^{-2}) und vor allem von Calanus hyperboreus (62 mgC m^{-2}), das im Rahmen dieser Untersuchung nicht erklärt werden kann und als Ausnahme bewertet wird. C. hyperboreus wurde außer in diesem Fall nur noch ein einziges Mal am Schelfrand in größerer Tiefe als 50m gefunden, in allerdings erheblich geringerer Konzentration und nicht den Bestand dominierend. Die Metazooplanktonbiomasse zwischen 50m und 250m Tiefe war in allen Fällen mit weniger als 3 mgC m^{-2} gering.

Das Protozooplankton folgte wie auf den Stationen der Schnitte II und III in der Vertikalverteilung dem Phytoplankton. Seine Biomasse blieb auch hier mit weit weniger als $0,5 \text{ gC m}^{-2}$ immer unterhalb der des Metazooplanktons.

Abb. 33 gibt eine Zusammenstellung für die autotrophen und heterotrophen Biomassen (ohne Euphausiaceen) und die Umsatzraten (Primärproduktion, Zooplanktonfraß), sowie die Sedimentationsverluste in den einzelnen Gebieten. Der tägliche Nahrungsbedarf des Zooplanktons wurde, wie für die Untersuchungen in der Ostsee und in Kap. 3.1.3 begründet, wieder pauschal mit 100% des Körperkohlenstoffes für Protozoen und 30% für die Metazoen angesetzt.

Das Gebiet III (Schelfkante) kommt in diesem Überblick einer typischen Frühjahrsblüte am nächsten. So ist hier das Biomassenverhältnis Phytoplankton : Zooplankton (4:1) sehr hoch und die Primärproduktion überwiegt die Verluste durch Grazing und Sedimentation bei weitem. Die anderen Gebiete repräsentieren mit ihren bereits geringeren Nährsalzkonzentrationen spätere Entwicklungsstadien der Blüte, in denen die Biomassenverhältnisse Autotrophe : Heterotrophe bei geringeren Phytoplanktonbeständen ausgeglichener sind und bereits Sedimentationsverluste eingetreten sein müssen. Primärproduktion und Zooplanktonfraß halten sich in den Gebieten Ic und II die Waage, während in Gebiet I der große Zooplanktonbestand die angenommenen Fressraten durch die Art der Berechnung stark erhöht. Die Verluste des pelagischen Systems durch Sedimentation blieben in allen Fällen gering gegenüber den Primärproduktionsraten.

Die Sedimentation im Frühjahr

Die mit treibenden Sinkstofffallen gemessenen Sedimentationsraten sind in allen drei Gebieten mit $50 - 500 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ Trockengewicht und meist weit weniger als $100 \text{ mg Kohlenstoff m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Abb. 34) gering im Vergleich zu erwartenden Verlustraten beim Zusammenbruch von Blüten hoher Biomasse. Massive Sedimentationsereignisse mit Raten größer als $1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ wurden nicht beobachtet. Die relativ höchsten Sedimentationsraten wurden in der 60m-Falle in den Gebieten II und Ic gemessen; bei der 150m-Falle fällt nur der Wert im Gebiet Ic auf. Dasselbe Muster ist bis auf Ausnahmen ebenfalls bei den anderen Meßparametern zu sehen.

Es soll im Folgenden die Zusammensetzung der Sinkstoffe mit der der suspendierten Partikel in den Gebieten verglichen werden. Tabelle 3 ermöglicht durch diesen Vergleich eine Beurteilung des Sinkverhaltens der Partikel in den Wassersäulen über den Sinkstofffallen und führt so zu einer weiteren Differenzierung. In diesem Zusammenhang ist es wichtig, daß sich die 60m-Fallen in den Gebieten Ia,b und II innerhalb, bzw. im unteren Bereich der planktonreichen Oberflächenschicht der Wassersäule befanden, während sie in den Gebieten Ic und III deutlich darunter waren. Die 150m-Fallen waren in allen Fällen unterhalb dieser Schicht.

Für die Gebiete Ia und b zeigen die hohen C:Chl._a- Verhältnisse der Sinkstoffe gegenüber den Partikeln der Wassersäule, daß sich das Phytoplankton hier in Schwebelage hielt, obwohl sich die 60m-Fallen in der Schicht niedrigerer C:Chl._a- Verhältnisse befanden. Dies fällt mit niedrigen Sedimentationsraten zusammen. Das Gegenteil war im Gebiet Ic zu beobachten, wo aus einer Wassersäule mit hohen C:Chl._a- Verhältnissen (und geringer autotropher Biomasse) Sinkstoffe in großer Menge und den niedrigsten gemessenen C:Chl._a- Verhältnissen sedimentierten. Hier war selektiv frisches Material von Phytoplanktonherkunft mit höherer Sinkgeschwindigkeit sedimentiert als andere, zum POC beitragende Partikel.

Tab. 3: Biochemische Zusammensetzung von in der Wassersäule suspendierten Partikeln (WS) und Sinkstoffen in den Gebieten I, II und III. (Zeile 3: Bereich der Wassersäule (m), der bei der Berechnung der Mittelwerte (WS \bar{x}) zugrunde gelegt wurde).

Gebiet St.Nr.	Ia		Ib	II		III		Ic	
	123	132	142	144	152	163	171	173	
Bereich (m) des WS \bar{x}	0-60		0-60	0-60		0-30		0-20	
C:Chl._a	WS \bar{x}		91	108	130	45	56	151	
	WS 60m		82	97	116	301	129	107	
	WS 150m		182	153	203	527	505	-	
	Sinkstoff 60m		125		84		81	67	
	Sinkstoff 150m		-	184	63		60	70	
C:N	WS \bar{x}		6	6	6	6	6	5	
	WS 60m		7	5	6	6	5	5	
	WS 150m		6	6	7	7	3	8	
	Sinkstoff 60m		9	10	9		8	7	
	Sinkstoff 150m		-	13	10		7	8	
C:P	WS \bar{x}		155	172	162	269	82	86	163
	WS 60m		175	200	232	212	-	580	215
	WS 150m		166	333	474	338	570	421	-
	Sinkstoff 60m		337	442	603		164	255	
	Sinkstoff 150m		-	869	506		330	428	
N:P	WS \bar{x}		27	30	27	48	15	18	35
	WS 60m		25	36	37	41	-	96	44
	WS 150m		29	51	66	67	169	71	-
	Sinkstoff 60m		37	44	69		21	33	
	Sinkstoff 150m		-	69	51		44	46	
PPC %v.POC	WS \bar{x}		-	-	8	-	-	33	6
	WS 60m		-	-	-	-	-	12	10
	WS 150m		-	-	-	-	-	-	-
	Sinkstoff 60m		6	5	10		3	7	
	Sinkstoff 150m		-	6	35		6	12	

Das Gebiet III weist in den oberen 30m der Wassersäule mit Werten unter 60:1 die niedrigsten C:Chl.a- Verhältnisse im Untersuchungszeitraum auf. Auch hier ist selektiv, wenn auch in sehr geringen Mengen phytoplanktonhaltiges Material sedimentiert, wie aus den Werten der Sinkstoffe und des die Falle umgebenden Wassers folgert. Im Gebiet II unterscheiden sich die Werte für die Sinkstoffe der 60m-Falle nicht so stark von dem die Falle umgebenden Wasser und dem Mittelwert für die phytoplanktonreiche Zone. Die 150m-Falle fängt allerdings ebenfalls Material dieser Qualität, das eindeutig nicht aus dieser Tiefe stammt und daher aus den oberen 60m sedimentiert sein muß.

Die C:N- Verhältnisse lassen weder eine Unterscheidung innerhalb der suspendierten Partikel, noch innerhalb der Sinkstoffe zu. Die Sinkstoffe wiesen jedoch in allen Fällen gegenüber dem suspendierten Material der oberen Wasserschichten in der Tendenz höhere Werte auf, was verstärkt ebenfalls für die C:P- Verhältnisse gilt. Zusammen mit demselben Muster für die N:P- Verhältnisse zeigt es daß die essentiellen Elemente Stickstoff und Phosphor tendenziell im Pelagial zurückgehalten werden und daß Phosphor hier, bei offenbar schnellerer Umsatzrate gegenüber Stickstoff schneller freigesetzt wird. Die C:N:P- Verhältnisse der obersten, planktonreichen Schicht im Gebiet III (\bar{x} 84:16:1) sind sehr ähnlich denen, die Redfield et al.(1963) als Mittel für Phytoplankton aufführen. Durch den hohen Anteil des Phytoplanktons am POC (33%) ist der Einfluß der biochemischen Zusammensetzung des Phytoplanktons auf die C:N:P- Verhältnisse hier stärker als in anderen Gebieten und deutet auf einen guten physiologischen Zustand der Mischpopulation an der Front.

Die taxonomische Zusammensetzung des sedimentierten Phytoplanktons, das zwischen 3% und 22% des sedimentierten Kohlenstoffes ausmacht, wich bemerkenswerterweise stark von der des Wassers über den Sinkstofffallen ab, indem alle Sinkstoffproben, außer die aus dem Gebiet III, Chaetoceros spp. Dauersporen in bisweilen sehr hohen Anteilen am PPC enthielten (Abb. 35). Dies ist erstaunlich, da bis auf Gebiet III keine Dauersporen und nur selten vegetative Zellen von Chaetoceros spp. in den Wassersäulen vorhanden waren, und gerade hier keine Dauersporen sedimentierten. Die Biomasse von Thalassiosira sp., welche die Diatomeen außer in Gebiet III zu fast 100% dominierte, trat in den Sinkstoffen deutlich hinter den Chaetoceros-Ruhesporen zurück. Dies wird als Anzeichen dafür gewertet, daß auch auf dem Schelf vor Untersuchungsbeginn Chaetoceros-spp. an der Frühjahrsblüte beteiligt gewesen sind. Der größte Anteil dieser Spezies muß jedoch bereits aus der Wassersäule sedimentiert gewesen sein.

Kotschnüre von Euphausiaceen waren in fast allen Sinkstoffen in unterschiedlicher, aber geringerer Anzahl als im Sommer vorhanden. Die Unsicherheit bei der Abschätzung ihres Anteil am Kohlenstofftransport ist groß. Der verwendete Umrechnungsfaktor von Kotballenvolumen auf Kohlenstoff ist der für lebendes Phytoplankton (0,11, nach Strathmann, 1976) und überschätzt daher den Kotballenkohlenstoff auf jeden Fall. Er wurde dennoch gewählt, da er den größten, theoretisch denkbaren Kohlenstoffwert/Kotballen ergibt, und daher alle möglichen Variationen, z.B. durch Nahrungsangebot, selektives Fressen und unterschiedliche Verdauungseffizienzen ihn nur verringern können. Dieser Umrechnungsfaktor bewirkt zusammen mit den Unsicherheiten bei der PPC-Bestimmung, daß der in Kotballen sedimentierte Kohlenstoffanteil oft höher erscheint als der in Phytoplanktonzellen gebundene. In einem Fall übertrifft er sogar den Wert des POC, was ein Artefakt ist. Copepodenkotballen traten in den Sinkstoffen kaum auf und waren auch im Gebiet Ia, bei außergewöhnlich hohem Vorkommen von Calanus finmarchicus und C. hyperboreus, zu vernachlässigen. Grazing durch Copepoden hält daher essenzielle Elemente im Pelagial des Untersuchungsgebietes zurück, was den Copepoden eine grundsätzlich andere Rolle bei der Steuerung der Sedimentation als den Euphausiaceen zuschreibt.

Die mit der in 60m Tiefe verankerten automatischen Sinkstofffalle im Vesterdjupe gemessenen Sedimentationsraten stellen speziell im Frühjahr, wegen der unregelmäßigen Verteilung der Biomassen und der nordwärts setzenden Wasserbewegung keine reine Zeitreihe dar, sondern sind ein zeitlich-räumliches Mischintegral der Sedimentation aus verschiedenen Wasserkörpern, in denen sich die Frühjahrsblüte in verschiedenen Entwicklungsstadien befindet. Ein Vergleich mit den treibenden Fallen ist daher nur für das Gebiet I nahe der Verankerung möglich (Ia-c).

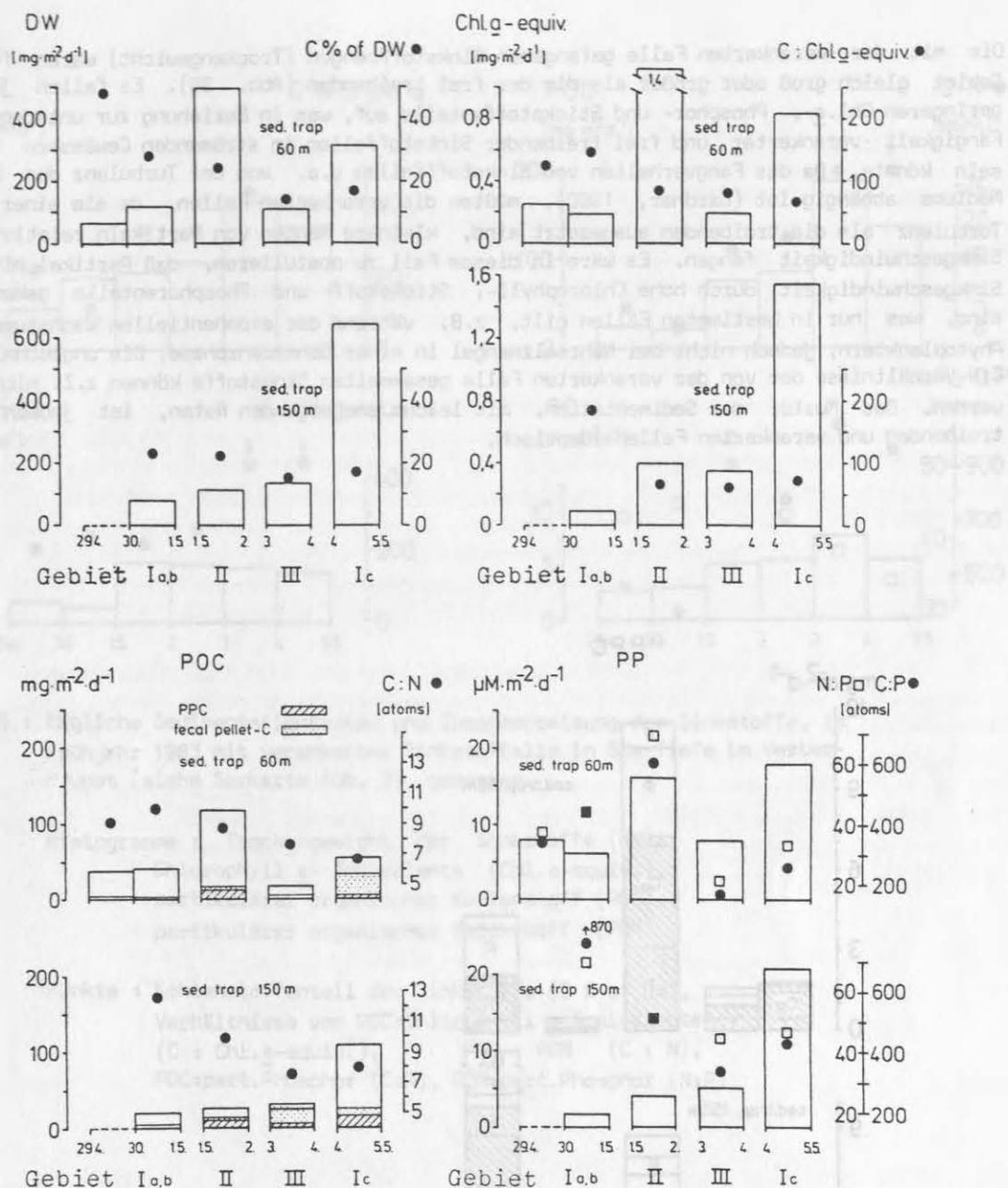


Abb.34 : tägliche Sedimentationsraten und Zusammensetzung der Sinkstoffe in den Gebieten I-III im Frühjahr, mit treibenden Sinkstofffallen in 60m und 150m Tiefe gemessen.

Histogramme : Trockengewicht der Sinkstoffe (DW), Chlorophyll *a*-Äquivalente (Chl.a-equiv.), partikulärer organischer Kohlenstoff (POC, mit Phytoplanktonkohlenstoff = PPC und Kotballenkohlenstoff = fecal pellet-C) und partikulärer Phosphor (PP).

Punkte : Kohlenstoffanteil der Sinkstoffe (C % of DW), Verhältnisse von POC : Chlorophyll *a*-Äquivalenten (C : Chl.a-equiv.), POC : PON (C : N), POC : PP (C : P), PP : PON (N : P)

Die mit der verankerten Falle gefangenen Sinkstoffmengen (Trockengewicht) waren für dieses Gebiet gleich groß oder größer als die der frei treibenden (Abb. 36). Es fallen jedoch die geringeren Chl.a-, Phosphor- und Stickstoffanteile auf, was in Beziehung zur unterschiedlichen Fängigkeit verankerter und frei treibender Sinkstofffallen in strömenden Gewässern zu setzen sein könnte. Da das Fangverhalten von Sinkstofffallen u.a. von der Turbulenz des umgebenden Mediums abhängig ist (Gardner, 1980), müßten die verankerten Fallen, da sie einer größeren Turbulenz als die treibenden ausgesetzt sind, kleinere Mengen von Partikeln relativ geringer Sinkgeschwindigkeit fangen. Es wäre in diesem Fall zu postulieren, daß Partikel mit geringer Sinkgeschwindigkeit durch hohe Chlorophyll-, Stickstoff- und Phosphoranteile gekennzeichnet sind, was nur in bestimmten Fällen gilt, z.B. während der exponentiellen Wachstumsphase von Phytoplanktern, jedoch nicht bei Nährsalzmangel in einer Seneszenzphase. Die ungewöhnlich hohen C:N-Verhältnisse der von der verankerten Falle gesammelten Sinkstoffe können z.Z. nicht erklärt werden. Das Muster der Sedimentation, mit leicht ansteigenden Raten, ist jedoch für die treibenden und verankerten Fallen identisch.

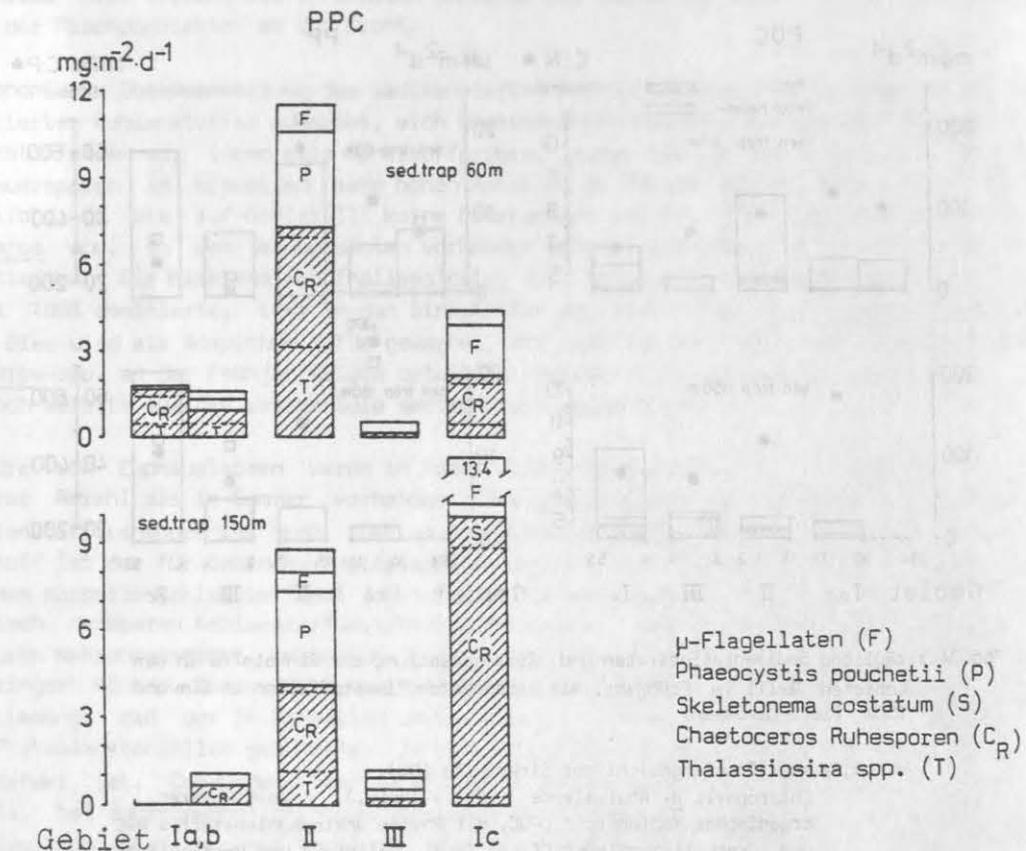


Abb.35 : tägliche Sedimentationsraten für Phytoplanktonkohlenstoff (PPC, Diatomeen schraffiert) im Frühjahr mit treibenden Sinkstofffallen in 60m und 150m Tiefe in den Gebieten I-III gemessen.

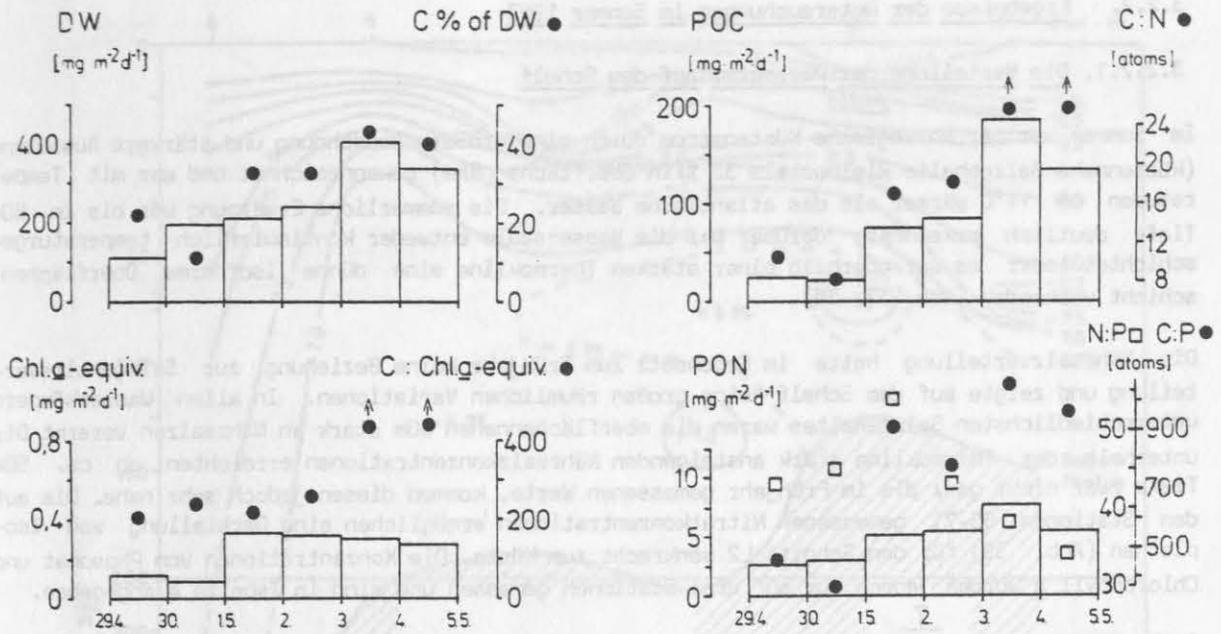


Abb.36 : tägliche Sedimentationsraten und Zusammensetzung der Sinkstoffe, im Frühjahr 1983 mit verankerter Sinkstofffalle in 60m Tiefe im Vesterdjupet (siehe Seekarte Abb. 2) gemessen.

Histogramme : Trockengewicht der Sinkstoffe (DW),
Chlorophyll a- Äquivalente (Chl.a-equiv.),
partikulärer organischer Kohlenstoff (POC),
partikulärer organischer Stickstoff (PON)

Punkte : Kohlenstoffanteil der Sinkstoffe (C % of DW),
Verhältnisse von POC:Chlorophyll a-Äquivalenten
(C : Chl.a-equiv.), POC : PON (C : N),
POC:part.Phosphor (C:P), PON:part.Phosphor (N:P)

3.2.2. Ergebnisse der Untersuchungen im Sommer 1983

3.2.2.1. Die Verteilung der Parameter auf dem Schelf

Im Sommer war der Norwegische Küstenstrom durch eine größere Ausdehnung und stärkere Aussüßung (küstennahe Salzgehalte kleiner als 33 ‰ in Oberflächennähe) gekennzeichnet und war mit Temperaturen um 11°C wärmer als das atlantische Wasser. Die sommerliche Erwärmung war bis in 60m Tiefe deutlich erkennbar; darüber war die Wassersäule entweder kontinuierlich temperaturschichtet oder es war oberhalb einer starken Thermokline eine dünne isotherme Oberflächenschicht vorhanden (Abb. 37, 38).

Die Nährsalzverteilung hatte im Gegensatz zum Frühjahr keine Beziehung zur Salzgehaltsverteilung und zeigte auf dem Schelf keine großen räumlichen Variationen. In allen Wasserkörpern unterschiedlichsten Salzgehaltes waren die oberflächennahen 30m stark an Nährsalzen verarmt. Die unterhalb der Thermokline stark ansteigenden Nährsalzkonzentrationen erreichten ab ca. 50m Tiefe zwar nicht ganz die im Frühjahr gemessenen Werte, kommen diesen jedoch sehr nahe. Die auf den Stationen 65-71 gemessenen Nitratkonzentrationen ermöglichen eine Darstellung von IsoPLETHEN (Abb. 39) für den Schnitt L2 senkrecht zur Küste. Die Konzentrationen von Phosphat und Chlorophyll a wurden jedoch nur auf drei Stationen gemessen und sind in Tabelle 4 angegeben.

Auch die Verteilung des Phytoplanktons auf dem Schelf war sehr viel gleichförmiger als im Frühjahr; Unterschiede in Biomasse und Artenzusammensetzung waren auf dem Schnitt L II kaum festzustellen. Die sehr geringe autotrophe Biomasse von weniger als 0,4 g PPC m⁻² (100m Wassersäule) hielt sich oberhalb, bzw. innerhalb der Thermokline auf, meist mit einem leichten Maximum um 25m Tiefe (max. Chl.a-Konzentrationen 1,5 µg l⁻¹, max. PPC-Konzentrationen 13 µg l⁻¹, Abb. 40). Das Phytoplankton bestand zu annähernd gleichen Teilen aus Diatomeen (fast ausschließlich Corethron criophilum), Dinoflagellaten (überwiegend Ceratium spp.) und µ-Flagellaten.

Tab. 4: Vertikalverteilung von Phosphat (PO₄) und Chlorophyll a (Chl.a) auf drei Stationen des Schnittes L2 senkrecht zur Küste auf dem norwegischen Schelf im Sommer 1983.

Tiefe (m)	St.65		St.70		St.72	
	PO ₄ (µM l ⁻¹)	Chl. <u>a</u> (µg l ⁻¹)	PO ₄ (µM l ⁻¹)	Chl. <u>a</u> (µg l ⁻¹)	PO ₄ (µM l ⁻¹)	Chl. <u>a</u> (µg l ⁻¹)
0	0,24	1,37	0,20	0,70	0,18	1,01
5	0,38	1,29	-	-	-	-
10	-	-	0,33	0,78	0,12	0,84
15	0,27	1,62	-	-	-	-
20	-	-	0,28	1,06	0,08	1,35
25	0,48	1,25	-	-	-	-
35	0,63	0,71	-	-	-	-
40	-	-	0,46	0,41	-	-
50	0,92	0,23	-	-	0,33	0,44
65	-	-	0,47	0,31	-	-
80	-	-	-	-	0,43	0,26
100	0,94	0,11	-	-	0,50	0,13
125	-	-	0,68	0,33	-	-
170	1,05	0,10	-	-	-	-
200	-	-	0,98	0,25	-	-

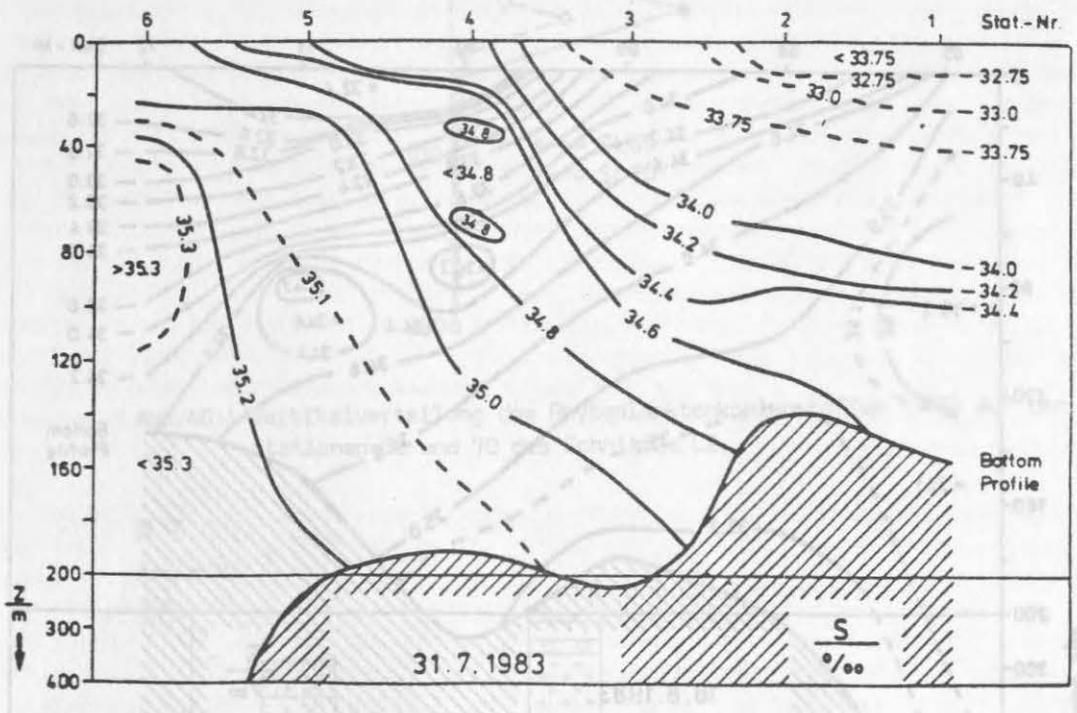
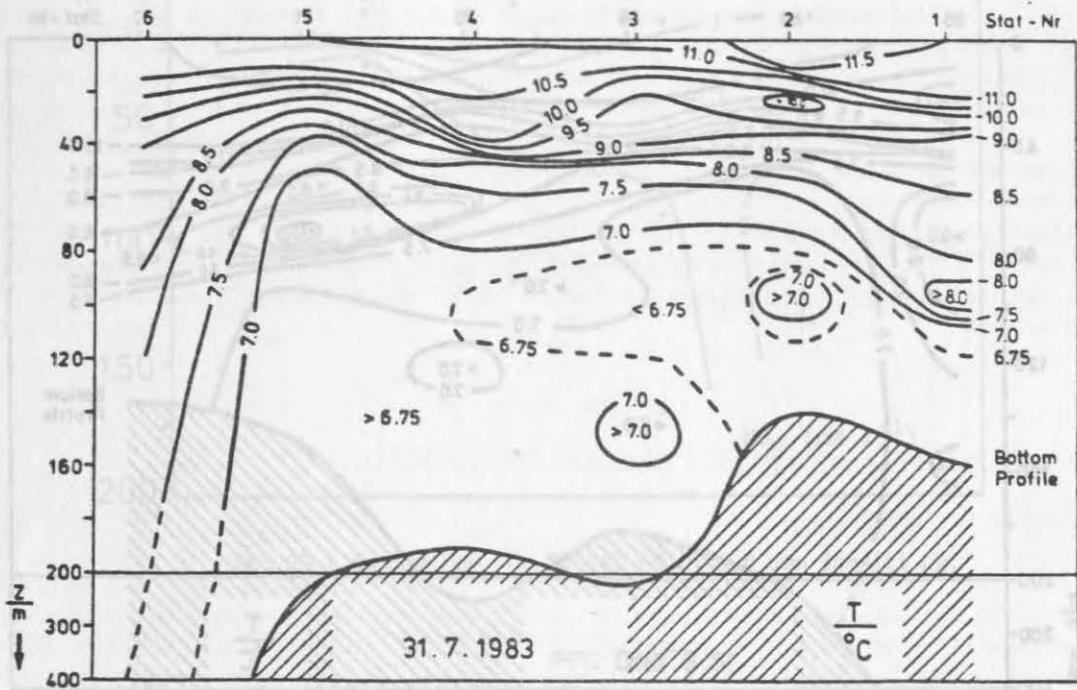


Abb.37 : Isoplethen für Temperatur und Salzgehalt auf dem Schnitt L1 (31.7.1983) auf dem norweg. Schelf im Sommer 1983 (küstennahe Stationen rechts, Stationen an der Schelfkante links), nach Wittstock, (unveröff. Daten).

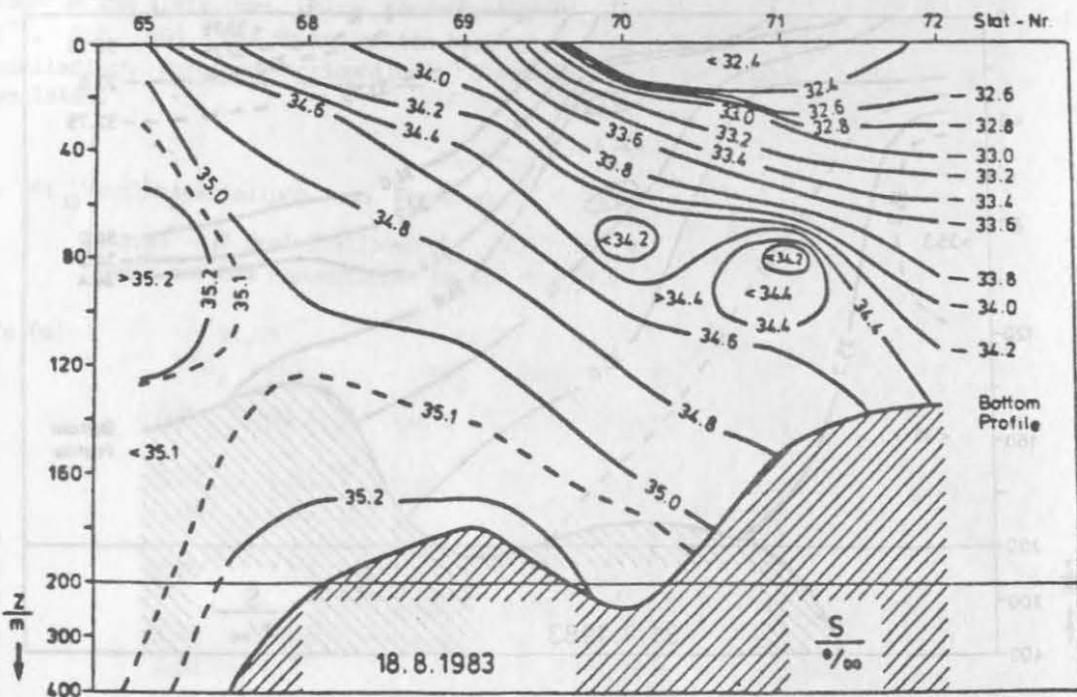
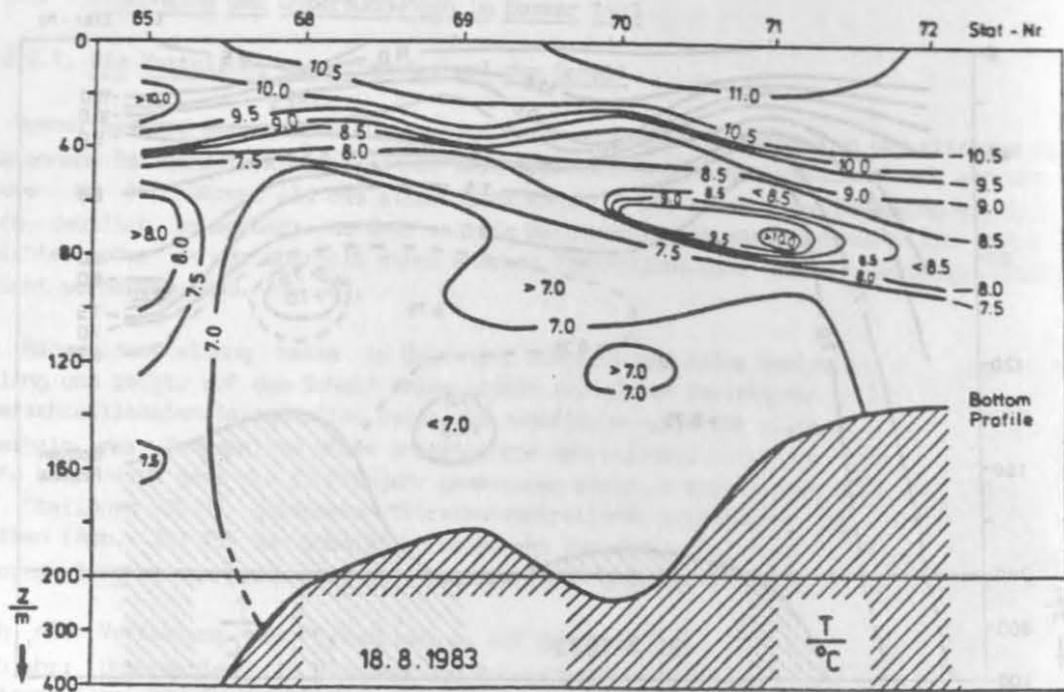


Abb.38 : Isoplethen für Temperatur und Salzgehalt auf dem Schnitt L2 (18.8.8.1983) auf dem norweg. Schelf im Sommer 1983, nach Wittstock (unveröff. Daten).

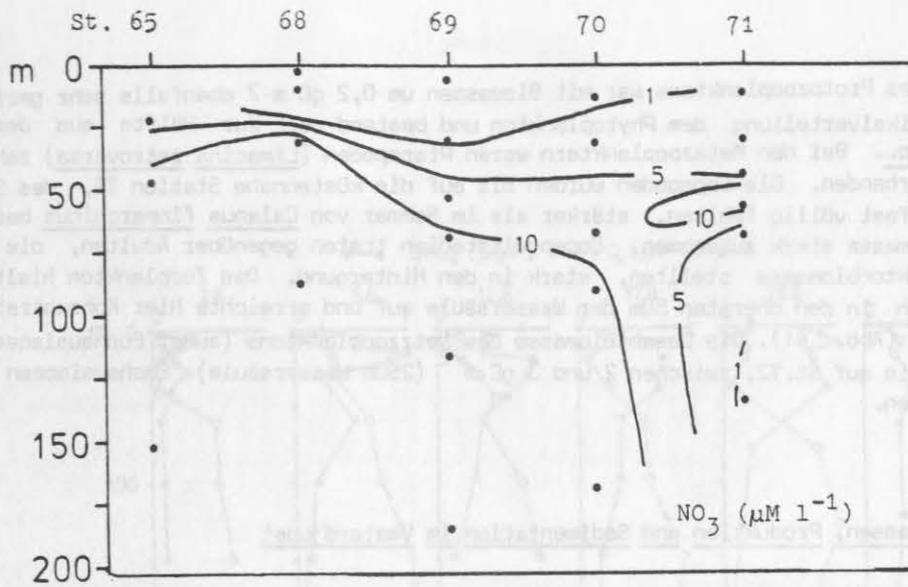


Abb.39 : Isoplethen für Nitrat (NO_3) auf dem Schnitt L2.

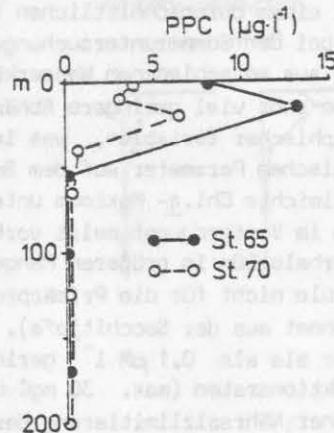


Abb.40 : Vertikalverteilung des Phytoplanktonkohlenstoffes (PPC) auf den Stationen 65 und 70 des Schnittes L2.

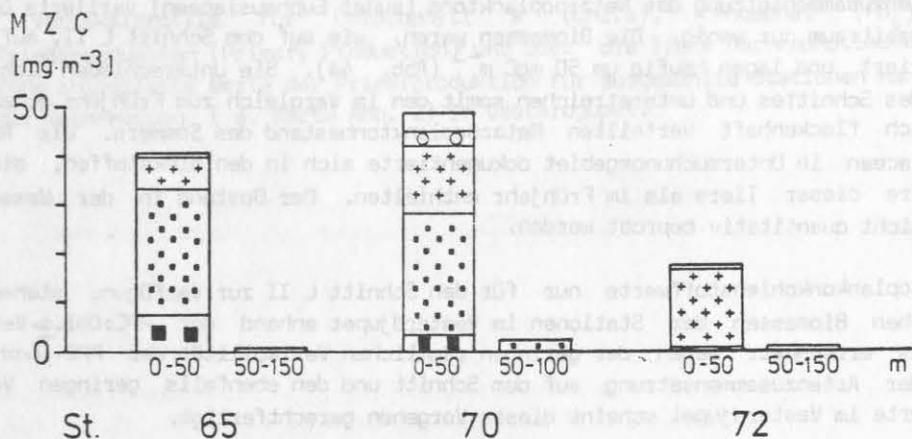


Abb.41 : Metazooplanktonkohlenstoff (MZC), als mittlere Konzentrationen für zwei Tiefenstufen auf den Stationen 65, 70 und 72 des Schnittes L2 (Artenschlüssel s. Abb.26b).

Der Bestand des Protozooplanktons war mit Biomassen um $0,2 \text{ gC m}^{-2}$ ebenfalls sehr gering, folgte in der Vertikalverteilung dem Phytoplankton und bestand ca. zur Hälfte aus der Tintinne Parafavella sp.. Bei den Metazooplanktern waren Pteropoden (Limacina retroversa) zahlreich auf dem Schelf vorhanden. Die Copepoden wurden bis auf die küstennahe Station 72, des Schnittes L II, wo sie fast völlig fehlten, stärker als im Sommer von Calanus finmarchicus bestimmt und hatten an Biomasse stark zugenommen. Copepoditstadien traten gegenüber Adulten, die 50-70% der Gesamtzooplanktonbiomasse stellten, stark in den Hintergrund. Das Zooplankton hielt sich fast ausschließlich in den obersten 50m der Wassersäule auf und erreichte hier Konzentrationen bis zu 50 mgC m^{-3} (Abb. 41). Die Gesamtbiomasse des Netzzooplanktons (außer Euphausiaceen) auf dem Schelf lag, bis auf St.72, zwischen 2 und 3 gC m^{-2} (250m Wassersäule). Euphausiaceen wurden nur wenige gefangen.

3.2.2.2. Biomassen, Produktion und Sedimentation im Vesterdjupet

Messungen in der Wassersäule

Die Chl.a- und Nährsalzprofile (es wurde nur PO_4 gemessen) für die Stationen im Vesterdjupet, bei denen in der Nähe der Verankerung auch jeweils treibende Sinkstofffallen eingesetzt wurden, sind in Abb. 42 aufgeführt. Bei einem durchschnittlichen täglichen Wassermassenversatz von 5-7 sm in nördliche Richtung auch bei den Sommeruntersuchungen (Wittstock, pers. Mitt.), sind diese Stationen Momentaufnahmen aus verschiedenen Wasserkörpern. Im Gegensatz zum Frühjahr zeigen diese Momentaufnahmen eine sehr viel geringere Abhängigkeit der planktologischen Parameter von der Verteilung hydrographischer Variablen, was in Einklang mit der homogeneren großräumigen Verteilung der biologischen Parameter auf dem Schelf steht. Das auf dem Schnitt senkrecht zur Küste angetroffene leichte Chl.a- Maximum unterhalb der Oberfläche, von ca. $1 \mu\text{g l}^{-1}$) ist auch auf den Stationen im Vesterdjupet meist vorhanden und steht in Beziehung zur Thermokline. Phosphat war unterhalb 50m in größeren Mengen vorhanden, stand aber wegen der starken Schichtung der Wassersäule nicht für die Primärproduktion zur Verfügung (Tiefe der euphotischen Zone 30-40m, errechnet aus der Secchitiefe). Die in den oberen 20m vorhandenen PO_4 -Mengen waren mit meist weniger als $0,1 \mu\text{M l}^{-1}$ gering. Es wird jedoch angenommen, daß die relativ niedrigen Primärproduktionsraten (max. $30 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, bzw. $100-400 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, Abb. 42) ihren Grund nicht in einer Nährsalzlimitierung des Phytoplanktons haben, sondern u.U. auf das geringe Lichtangebot des Spätsommers 1983 (Abb. 43) zurückzuführen sind. Zum Vergleich: Werte unter $5000 \text{ KJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, wie sie hier häufig gemessen wurden, sind typische winterliche Einstrahlungswerte für die Kieler Bucht und begrenzen hier, bei durchmischter Wassersäule das Phytoplanktonwachstum.

Die Artenzusammensetzung des Netzzooplanktons (außer Euphausiaceen) variierte über den Untersuchungszeitraum nur wenig. Die Biomassen waren, wie auf dem Schnitt L II, auf die oberen 50m konzentriert und lagen häufig um 50 mgC m^{-3} (Abb. 44). Sie unterschieden sich nur wenig von denen des Schnittes und unterstreichen somit den im Vergleich zum Frühjahr erheblich höheren, wenngleich fleckenhaft verteilten Metazooplanktonbestand des Sommers. Die Anwesenheit von Euphausiaceen im Untersuchungsgebiet dokumentierte sich in den Sinkstoffen, die zahlreichere Kotschnüre dieser Tiere als im Frühjahr enthielten. Der Bestand in der Wassersäule konnte jedoch nicht quantitativ beprobt werden.

Da Phytoplanktonkohlenstoffwerte nur für den Schnitt L II zur Verfügung stehen, wurden die autotrophen Biomassen der Stationen im Vesterdjupet anhand der PPC:Chl.a-Verhältnisse des Schnittes errechnet. Wegen der geringen räumlichen Variabilität der PPC- und Chl.a-Mengen, sowie der Artenzusammensetzung auf dem Schnitt und den ebenfalls geringen Variationen der Chl.a-Werte im Vesterdjupet scheint dieses Vorgehen gerechtfertigt.

Die so errechneten Phytoplanktonbiomassen sind in Abb. 45 denen der Heterotrophen gegenübergestellt und zusammen mit den Umsatzraten im Pelagial und den Verlusten durch Sedimentation

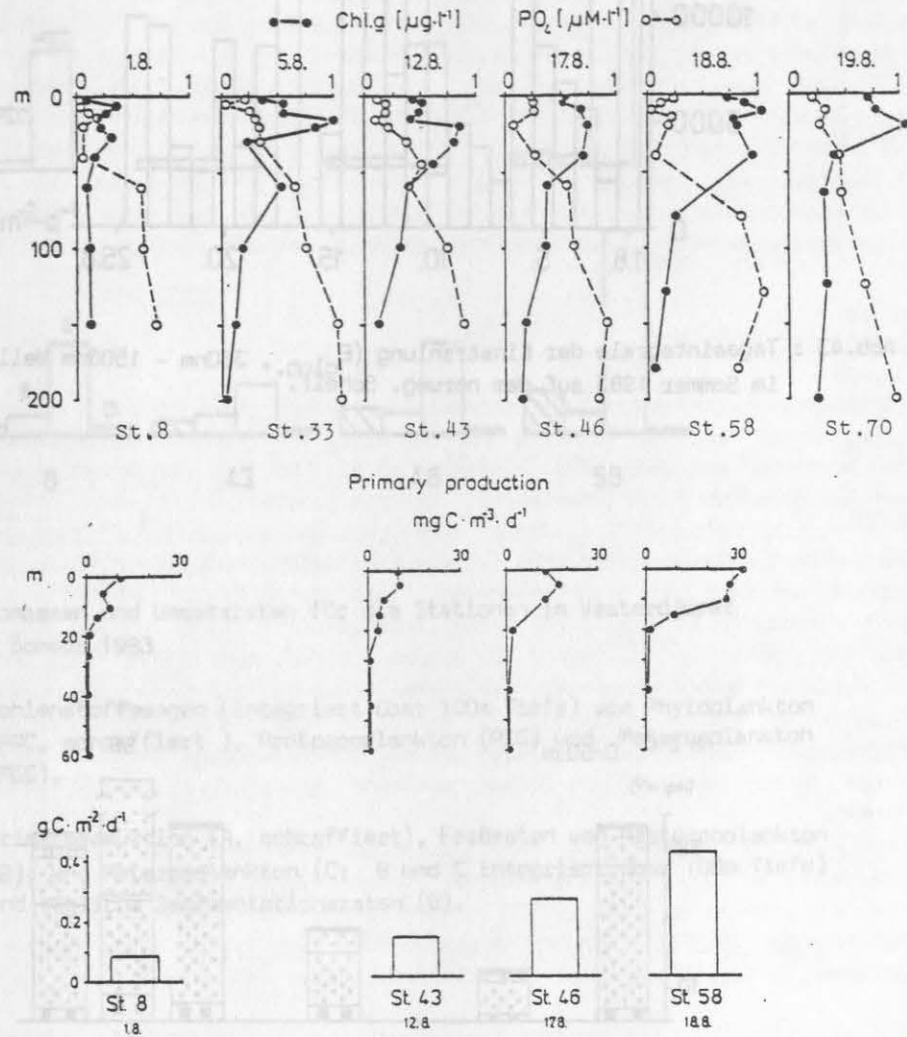


Abb.42 : Vertikalprofile für Chlorophyll a (Chl.a), Phosphat (PO_4), Primärproduktion (Primary Production) und über die Tiefe der euphotischen Zone integrierte Werte der Primärproduktion für ausgewählte Stationen nahe der Verankerung (s. Karte Abb. 2) im Vesterdjupet.

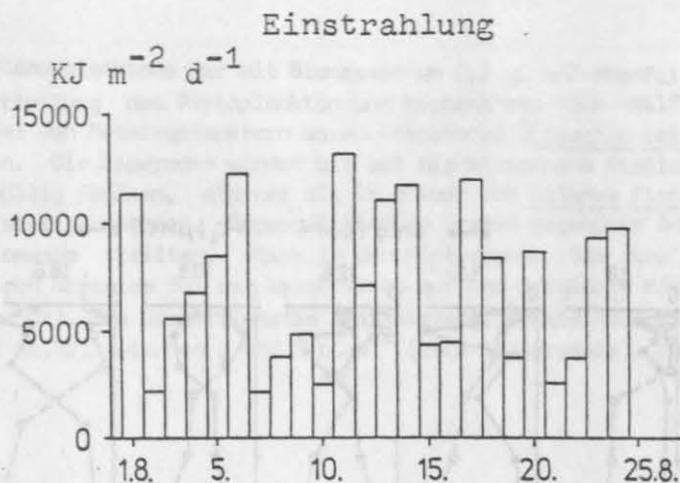


Abb.43 : Tagesintegrale der Einstrahlung ($E_{glob.}$, 350nm - 1500nm Wellenlänge) im Sommer 1983 auf dem norweg. Schelf.

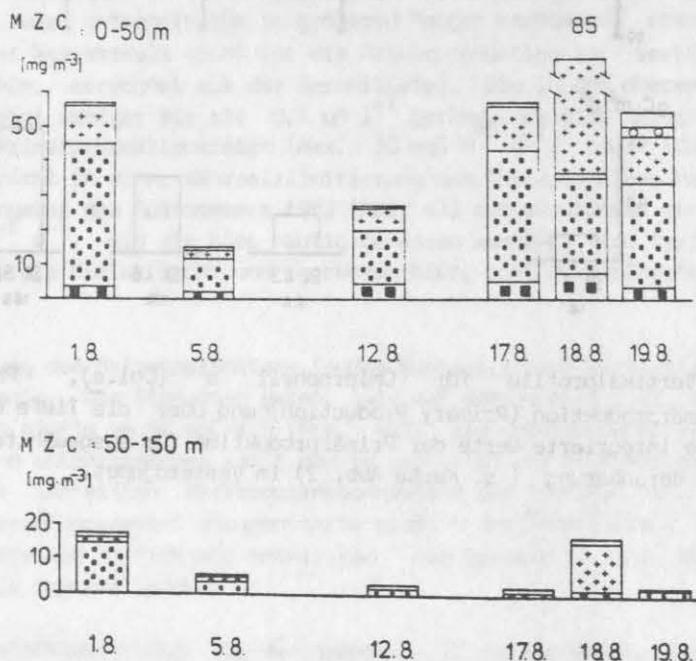


Abb.44 : Metazooplanktonkohlenstoff (MZC), als mittlere Konzentrationen für zwei Tiefenstufen nahe der Verankerung (s. Karte Abb.2) im Vesterdjupeet vor der norweg. Küste im Sommer (Artenschlüssel s. Abb. 26b).

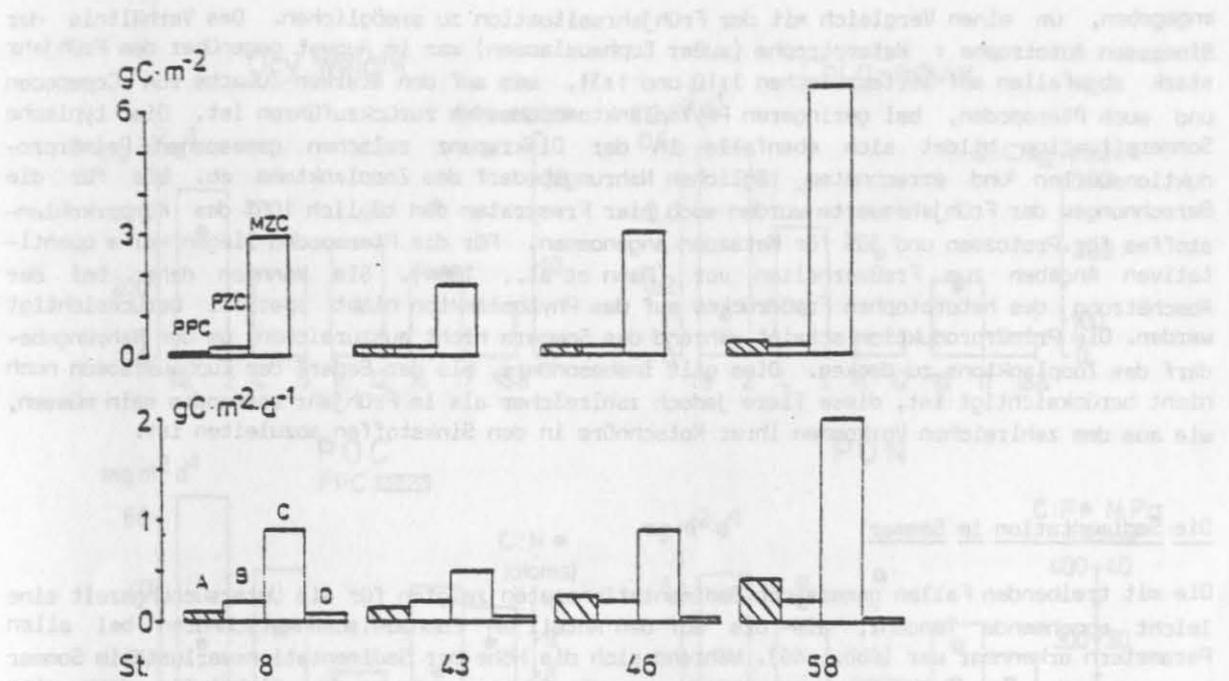


Abb.45 : Biomassen und Umsatzraten für die Stationen im Vesterdijupet im Sommer 1983

oben : Kohlenstoffmengen (integriert über 100m Tiefe) von Phytoplankton (PPC, schraffiert), Protozooplankton (PZC) und Metazooplankton (MZC).

unten: Primärproduktion (A, schraffiert), Freßraten von Protozooplankton (B), und Metazooplankton (C; B und C integriert über 100m Tiefe) und tägliche Sedimentationsraten (D).

angegeben, um einen Vergleich mit der Frühjahrssituation zu ermöglichen. Das Verhältnis der Biomassen Autotrophe : Heterotrophe (außer Euphausiaceen) war im August gegenüber dem Frühjahr stark abgefallen auf Werte zwischen 1:10 und 1:31, was auf den starken Zuwachs von Copepoden und auch Pteropoden, bei geringeren Phytoplanktonbiomassen zurückzuführen ist. Die typische Sommersituation bildet sich ebenfalls in der Diskrepanz zwischen gemessenen Primärproduktionswerten und errechnetem täglichen Nahrungsbedarf des Zooplanktons ab. Wie für die Berechnungen der Frühjahrswerte wurden auch hier Fressraten von täglich 100% des Körperkohlenstoffes für Protozoen und 30% für Metazoen angenommen. Für die Pteropoden liegen keine quantitativen Angaben zum Freßverhalten vor (Mann et al., 1984). Sie konnten daher bei der Abschätzung des heterotrophen Freßdruckes auf das Phytoplankton nicht speziell berücksichtigt werden. Die Primärproduktion scheint während des Sommers nicht auszureichen, um den Nahrungsbedarf des Zooplanktons zu decken. Dies gilt insbesondere, als der Bedarf der Euphausiaceen noch nicht berücksichtigt ist, diese Tiere jedoch zahlreicher als im Frühjahr vorhanden sein müssen, wie aus dem zahlreichen Vorkommen ihrer Kotschnüre in den Sinkstoffen abzuleiten ist.

Die Sedimentation im Sommer

Die mit treibenden Fallen gemessenen Sedimentationsraten zeigten für die Untersuchungszeit eine leicht abnehmende Tendenz, die bis auf den Anteil an Euphausiaceenkotschnüren bei allen Parametern erkennbar war (Abb. 46). Während sich die Höhe der Sedimentationsverluste im Sommer kaum von der des Frühjahrs unterschied, war die Zusammensetzung der Sinkstoffe doch eine andere. So war der Chlorophyll a -Anteil etwas geringer und der Anteil des als in Phytoplanktonzellen sedimentierten Kohlenstoffes hatte zugunsten des Kohlenstofftransportes in Euphausiaceenkotballen an Bedeutung stark abgenommen, wie vor allem die Sinkstoffe vom 16.-18.8.1983 zeigen. In diesen Proben scheint der Kotballenkohlenstoff größer als der Gesamtkohlenstoff der Sinkstoffe (POC) zu sein. Die Gründe für dieses Artefakt sind wieder - wie oben beschrieben - in dem unsicheren Umrechnungsfaktor von Kotballenvolumen auf Kotballenkohlenstoff zu suchen. Wie im Frühjahr waren auch im Sommer, bei erheblich höheren Copepodenbiomassen, die Kotballen dieser Herbivoren in den Sinkstoffen kaum präsent und bestätigen die schon im Frühjahr auf dem norwegischen Schelf und in der Ostsee gewonnene Erkenntnis, daß Copepodenkotballen kaum sedimentieren.

Pteropoden (Limacina retroversa) waren ein wichtiger Bestandteil der Sinkstoffe. Ebenso waren zahlreiche bewohnte und leere Gehäuse der Tintinne Parafavella sp. vorhanden. Die in den Sinkstoffen enthaltenen Bruchstücke der Tintinnengehäuse stammen aus Euphausiaceenkotballen und lassen auf eine Nahrungskette von Phytoplankton über Tintinnen zu Euphausiaceen schließen, die dem pelagischen System des Sommers essentielle Elemente entzieht.

Der in Phytoplanktonzellen sedimentierte partikuläre org. Kohlenstoff, der nur bei den ersten beiden Sinkstoffalleneinsätzen mit 11%, bzw. 6% des POC bedeutsam war, bestand aus u-Flagellaten, Coccolithophoriden und Phaeocystis pouchetii. Die Artenzusammensetzung der sedimentierten Phytoplankter unterschied sich im Sommer somit deutlich von der Zusammensetzung der Autotrophen in der Wassersäule, wo Coccolithophoriden und P. pouchetii kaum anzutreffen waren.

Tab. 5 zeigt für die Sinkstoffe meist ein deutlich niedrigeres C:Chl.a-Verhältnis als für die suspendierten Partikel (sowohl im Mittel der 60m Wassersäule, als auch in Fallentiefe). Es ist anzunehmen, daß dies auf das Grazing von Euphausiaceen d.h. den Transport von Chlorophyll in Kotschnüren, zurückzuführen ist, da die geringen sedimentierten Phytoplanktonmengen allein den Chl.a-Gehalt der Sinkstoffe nicht derart angereichert haben können. Chlorophyllhaltige Partikel würden demnach durch die Einbindung in Krillfaeces eine höhere Sinkgeschwindigkeit erlangen und könnten selektiv aus der Wassersäule entfernt werden. v.Bodungen (pers. Mitt.) beobachtete dieses in antarktischen Gewässern, wo die Sinkstoffe überwiegend aus Krillkot bestanden und ein C:Chl.a-Verhältnis von 40-60:1 hatten. Das C:N-Verhältnis der Sinkstoffe war, wie auch im Frühjahr, leicht höher als das der suspendierten Partikel. Die C:P-Verhältnisse des sedimentierten Materials hingegen waren nicht nur häufig niedriger als im Frühjahr, sondern lagen vor allem auch unterhalb der Werte für die Wassersäule über den Sinkstoffallen. Beides kommt in den

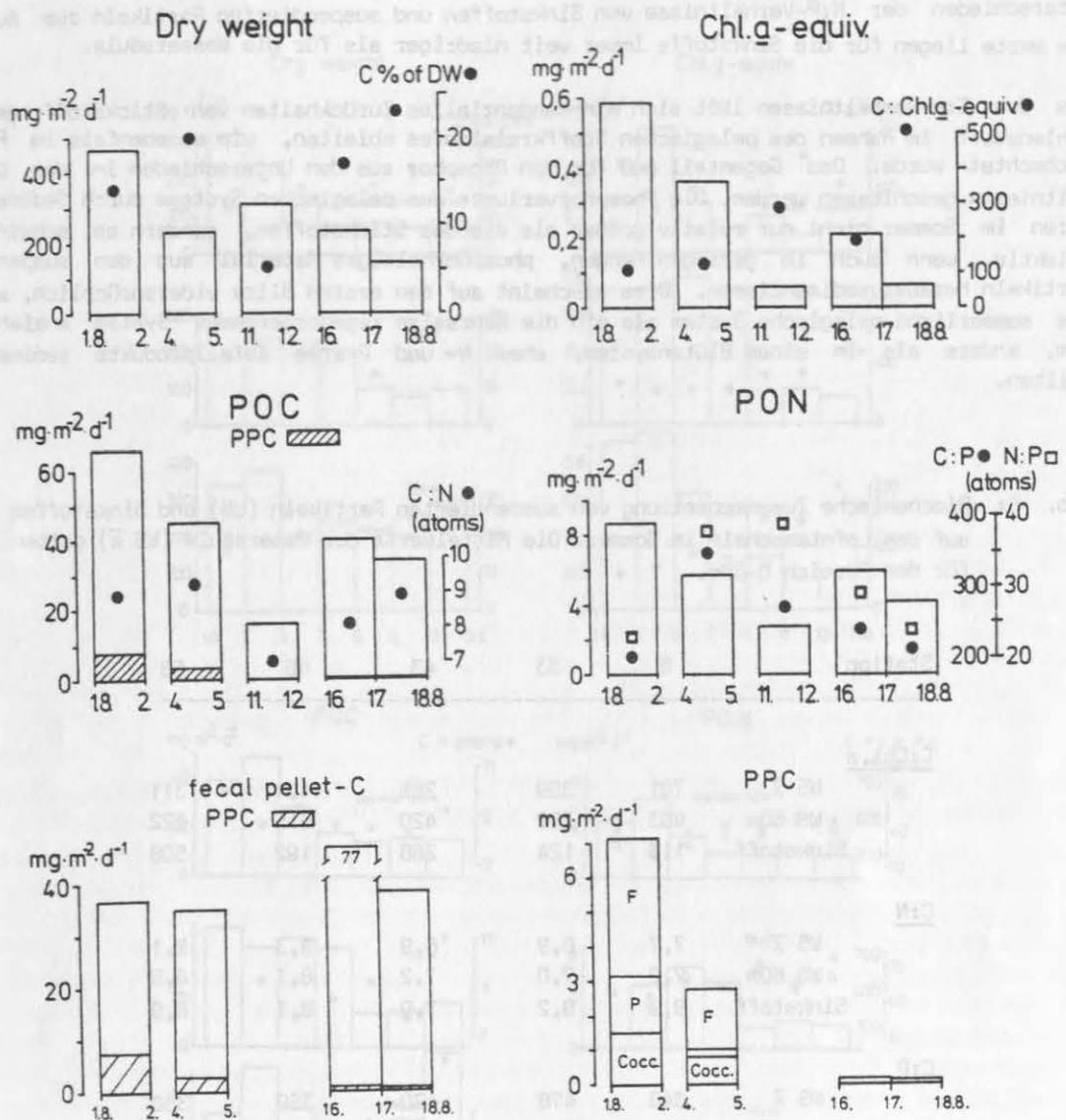


Abb.46 : tägliche Sedimentationsraten und Zusammensetzung der Sinkstoffe, mit treibenden Sinkstofffallen in 60m im Vesterdypet im Sommer 1983 gemessen.

Histogramme : Trockengewicht (DW), Chlorophyll a-Äquivalente (Chl.a-equiv.), partikulärer organischer Kohlenstoff (POC), Phytoplanktonkohlenstoff (PPC: μ -Flagellaten (F)), *Phaeocystis pouchetii* (P), Coccolithophoriden (Cocc.), partikulärer organischer Stickstoff (PON), Kotballenkohlenstoff (fecal-pellet-C).

Punkte : prozentualer Kohlenstoffanteil am Trockengewicht (C% of DW), Verhältnisse POC : Chl.a-equiv. (C:Chl.a-equiv.), POC : PON (C:N), POC : part. Phosphor (C:P), PON : part. Phosphor (N:P).

Unterschieden der N:P-Verhältnisse von Sinkstoffen und suspendierten Partikeln zum Ausdruck: Die Werte liegen für die Sinkstoffe immer weit niedriger als für die Wassersäule.

Aus den C:N-Verhältnissen läßt sich ein tendenzielles Zurückhalten von Stickstoff gegenüber Kohlenstoff im Rahmen des pelagischen Stoffkreislaufes ableiten, wie es ebenfalls im Frühjahr beobachtet wurde. Das Gegenteil muß für den Phosphor aus den Unterschieden in den C:P-Verhältnissen geschlossen werden. Die Phosphorverluste des pelagischen Systems durch Sedimentation waren im Sommer nicht nur relativ größer als die des Stickstoffes, sondern es scheint hier selektiv, wenn auch in geringen Mengen, phosphorhaltiges Material aus den suspendierten Partikeln herauszusedimentieren. Dies erscheint auf den ersten Blick widersprüchlich, wenn man das sommerliche pelagische System als ein die Nährsalze regenerierendes System ansieht, aus dem, anders als in einem Blütensystem, eher N- und P-arme Abfallprodukte sedimentieren sollten.

Tab. 5: Biochemische Zusammensetzung von suspendierten Partikeln (WS) und Sinkstoffen auf dem Lofotenschelf im Sommer. Die Mittelwerte der Wassersäule (WS \bar{x}) gelten für den Bereich 0-60m.

Station		8	33	43	46	58
<u>C:Chl.a</u>						
	WS \bar{x}	701	359	259	427	311
	WS 60m	463	362	420	515	322
	Sinkstoff	113	124	286	192	508
<u>C:N</u>						
	WS \bar{x}	7,7	6,9	6,9	8,3	7,1
	WS 60m	7,2	7,0	7,2	8,1	8,9
	Sinkstoff	8,9	9,2	7,0	8,1	8,9
<u>C:P</u>						
	WS \bar{x}	340	476	420	359	330
	WS 60m	103	799	699	529	257
	Sinkstoff	210	348	269	236	210
<u>N:P</u>						
	WS \bar{x}	44	69	61	43	54
	WS 60m	14	114	97	64	34
	Sinkstoff	23	38	39	29	24
<u>C% v. DW</u>						
	WS \bar{x}	13	20	16	20	34
	WS 60m	8	15	24	17	21
	Sinkstoff	14	20	5	17	23

Nimmt man jedoch die C:N:P-Verhältnisse von 106:16:1, die Redfield et al. (1963) für Planktonorganismen ermittelt haben und nicht die aktuell in der Wassersäule angetroffenen Verhältnisse als Vergleichsmaßstab, so zeigt sich, daß die Sinkstoffe auch im Sommer sehr wohl stickstoffärmer sind und auch deutlich weniger Phosphor enthalten, als die im Pelagial lebenden

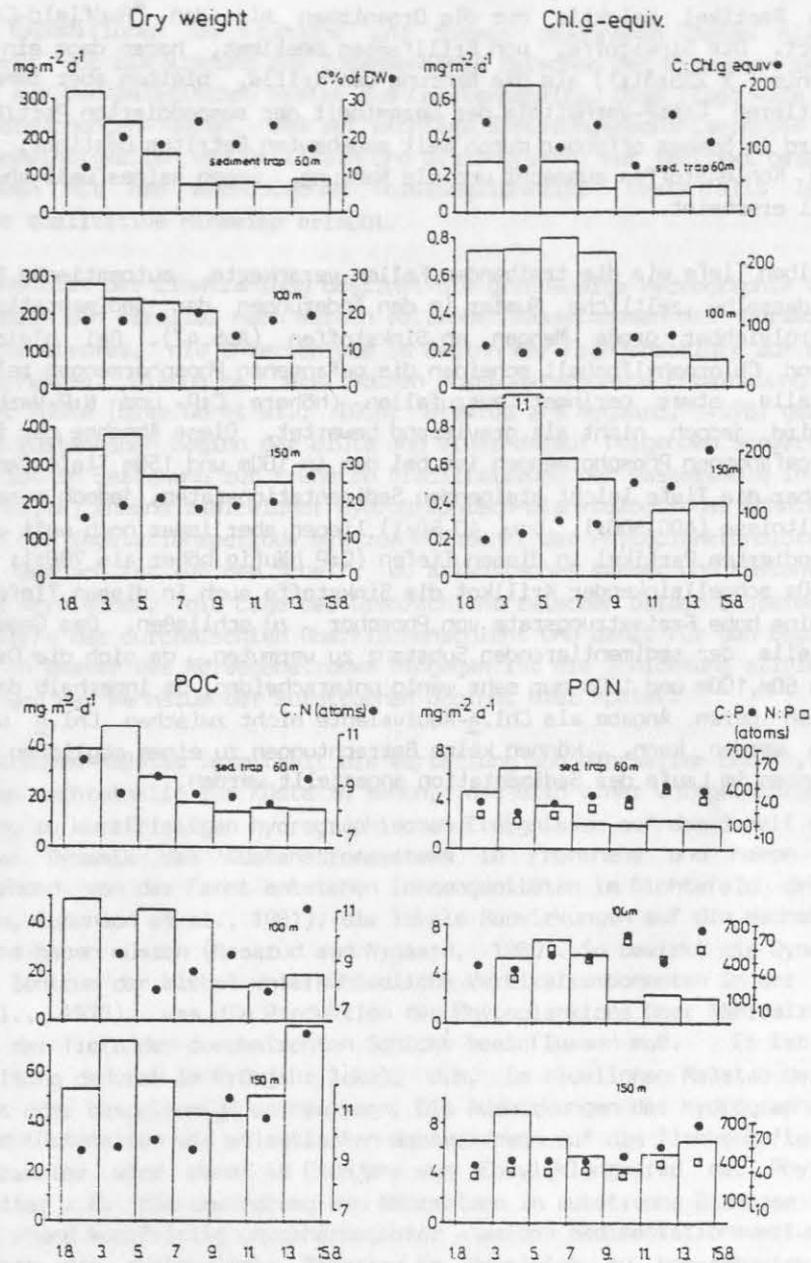


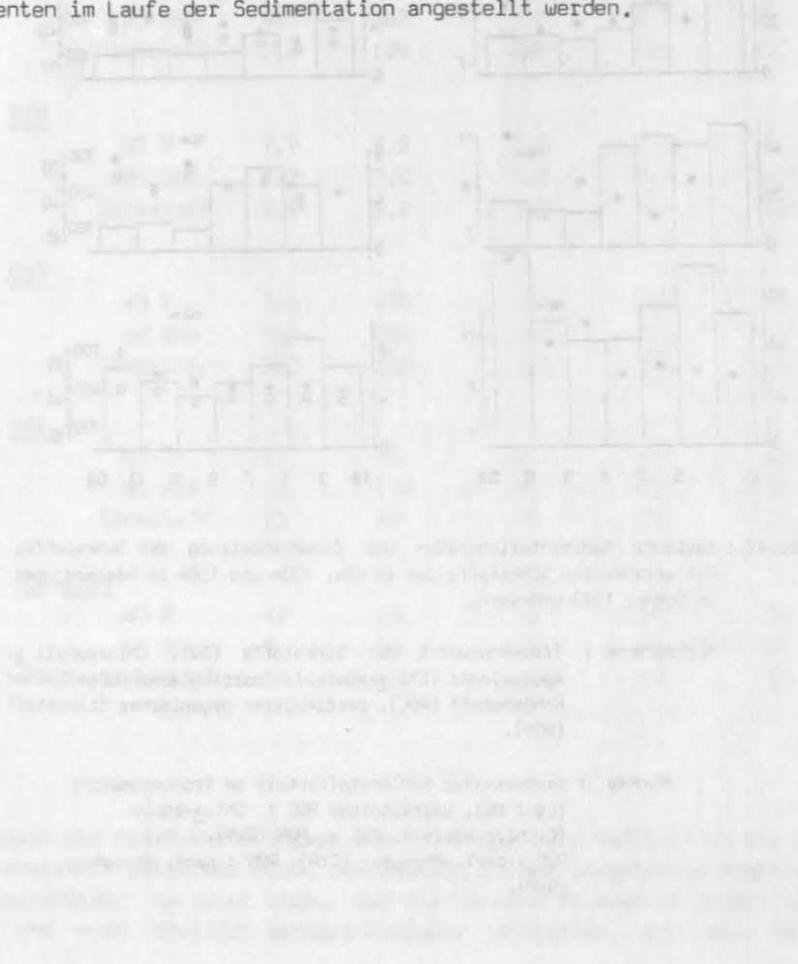
Abb.47 : tägliche Sedimentationsraten und Zusammensetzung der Sinkstoffe, mit verankerten Sinkstoffallen in 60m, 100m und 150m im Vesterdjupeet im Sommer 1983 gemessen.

Histogramme : Trockengewicht der Sinkstoffe (DW), Chlorophyll a-Äquivalente (Chl.a-equiv.), partikulärer organischer Kohlenstoff (POC), partikulärer organischer Stickstoff (PON).

Punkte : prozentualer Kohlenstoffanteil am Trockengewicht (C%of DW), Verhältnisse POC : Chl.a-equiv. (C:Chl.a-equiv.), POC : PON (C:N), POC : part. Phosphor (C:P), PON : part. Phosphor (N:P).

Organismen. Diese Differenzierung ermöglicht eine Klärung des oben aufgezeigten Widerspruches, wenn der Krill -als Organismus, der die Sedimentation im Sommer steuert- aus der Gesamtheit der suspendierten Partikel selektiv nur die Organismen mit den "Redfield-C:N:P-Verhältnissen" herausfiltriert. Die Sinkstoffe, von Krillfaeces bestimmt, haben dann ein sehr viel höheres C:N:P-Verhältnis (\bar{x} 255:31:1) als die Nahrung des Krills, bleiben aber immer noch weit unterhalb des mittleren C:N:P-Verhältnis der Gesamtheit der suspendierten Partikel (\bar{x} 385:54:1). Letzteres wird im Sommer offenbar durch weit abgebauten Detritus bestimmt, der über 95% des suspendierten Kohlenstoffes ausmacht und als Nahrung, wegen seines weit abgebauten Zustandes, wenig wertvoll erscheint.

Die in derselben Tiefe wie die treibenden Fallen verankerte, automatische Sinkstofffalle zeigt prinzipiell dasselbe zeitliche Muster in den Änderungen der Sedimentationsraten und fing ebenfalls vergleichbar große Mengen an Sinkstoffen (Abb.47). Bei gleichem Kohlenstoff-, Stickstoff- und Chlorophyllgehalt scheinen die gefangenen Phosphormengen relativ zu denen der treibenden Falle etwas geringer auszufallen (höhere C:P- und N:P-Verhältnisse). Diese Abweichung wird jedoch nicht als gravierend bewertet. Diese Abnahme der im Verhältnis zum Kohlenstoff gefangenen Phosphormengen ist bei den in 100m und 150m Tiefe fangenden Sinkstoff-fallen, bei über die Tiefe leicht steigenden Sedimentationsraten, jedoch ausgeprägter. Die C:P- und N:P-Verhältnisse (400-500:1, bzw. 40-50:1) liegen aber immer noch weit unterhalb der Werte für die suspendierten Partikel in diesen Tiefen (C:P häufig höher als 700:1; N:P meist größer als 100:1). Da schnell sinkender Krillkot die Sinkstoffe auch in diesen Tiefen dominierte, ist daraus auf eine hohe Freisetzungsrates von Phosphor zu schließen. Das Gegenteil ist für die Stickstoffanteile der sedimentierenden Substanz zu vermuten, da sich die C:N-Verhältnisse der Sinkstoffe in 60m, 100m und 150m nur sehr wenig unterscheiden. Da innerhalb der sedimentierenden Pigmente wegen deren Angabe als Chl.a-Äquivalente nicht zwischen Chl.a und Abbauprodukten unterschieden werden kann, können keine Betrachtungen zu einem möglichen Abbau von Phytoplanktonpigmenten im Laufe der Sedimentation angestellt werden.



3.2.3. Diskussion der Untersuchungen auf dem norwegischen Schelf

Die auf beiden Expeditionen im Frühjahr und Sommer gewonnenen Daten bieten eine nur unvollkommene Basis für die Klärung der Zusammenhänge zwischen den Prozessen im Pelagial und der Sedimentation aus dem pelagischen System des Lofotenschelfs. Dies liegt -wie bei allen hier vorgestellten Untersuchungen- daran, daß auf wichtige Steuerungsmechanismen der Sedimentation (wie z.B. Sinkgeschwindigkeiten von Partikeln und Grazingraten) nur indirekt geschlossen werden kann, was zusammen mit den methodischen Unzulänglichkeiten bestenfalls Indizienbeweise, bisweilen aber nur qualitative Hinweise erlaubt.

Neben der Saisonalität der Einstrahlung bestimmt die großräumige Hydrographie vor der norwegischen Küste, mit den parallel nach Norden setzenden Wassermassen des Norwegenstromes und Norwegischen Küstenstromes, die Unterschiede im Beginn der Frühjahrsblüte auf dem Schelf und jenseits der Schelfkante. Die um ca. drei Wochen phasenverschobene Entwicklung von Süden nach Norden entlang der Küste (Braarud et al., 1958; Braarud and Nygaard, 1978) geht zusammen mit einem jeweiligen küstennahen Beginn der Blüte und einer darauf folgenden seewärtigen Ausbreitung. Letzteres ist in Beziehung zur früheren Stabilisierung der Wassersäule in Küstennähe zu sehen, wie Rey (1981a) anhand zahlreicher hydrographisch-planktologischer Schnitte entlang der Küste zu Beginn der Vegetationsperiode bis zum Höhepunkt der Phytoplanktonblüte für das Jahr 1978 nachweist. Demnach ist auf dem Schelf, wo atlantisches Wasser und Küstenstrom einander überschichten und vermischen, die Lage der Grenzschicht zwischen beiden Wassermassen bestimmend für die Tiefe der durchmischten Oberflächenschicht und damit für den Beginn der Blüte verantwortlich. Im Wasser des Norwegenstromes hingegen ist die Schichtung allein eine Funktion der Einstrahlung und das Wachstum der Autotrophen beginnt hier später.

Im kleineren räumlichen Maßstab vermittelt die Verteilung von Nährsalzen und Phytoplankton, wie auf den Schnitten rechtwinklig zur Küste zu sehen, das Bild einer unregelmäßigen Verteilung, die enge Beziehung zu kurzfristigen hydrographischen Ereignissen auf dem Schelf hat. Diese sind das Resultat der Dynamik des Küstenstromsystems in Fronnähe und haben stochastischen Charakter. Ausgehend von der Front entstehen Inhomogenitäten im Dichtefeld des Küstenstromes (Wirbelstrukturen, Audunson et al., 1981), die lokale Auswirkungen auf die Wachstumsbedingungen des Phytoplanktons haben müssen (Braarud and Nygaard, 1980). So bewirkt die Dynamik von Eddies am Rande und im Zentrum der Wirbel unterschiedliche Vertikalkomponenten in der Wasserbewegung (Dietrich et al., 1975), was die Produktion des Phytoplanktons über Nährsalztransporte und Unterschiede in der Tiefe der durchmischten Schicht beeinflussen muß. Es ist denkbar, daß eine Blütenentfaltung dadurch im Frühjahr lokal, d.h. im räumlichen Maßstab der Wirbelstrukturen, verzögert oder beschleunigt werden kann. Die Auswirkungen der hydrographischen Wechselwirkung zwischen Küstenstrom und atlantischen Wassermassen auf die fleckenhafte Verteilung der biologischen Parameter wird dabei im Frühjahr vom Entwicklungsgrad der Phytoplanktonblüte abhängen. Je weiter z.B. die Umwandlung von Nährsalzen in autotrophe Biomasse fortgeschritten ist, desto eher - und kurzfristig unvorhersagbarer - werden Sedimentationsverluste eintreten. Diese können dann die suspendierte Biomasse im Vergleich zu benachbarten Wasserkörpern verringern, in denen u.U. noch keine Sedimentation stattgefunden hat und tragen dann zu einer Inhomogenität der räumlichen Verteilung biochemischer Parameter bei. Da Sedimentationsverluste, wie über Indizien zu vermuten, nicht proportional alle Komponenten des Phytoplanktons im Verhältnis ihrer Biomassenanteile betreffen, kann sich damit auch eine Verschiebung im Artenspektrum eines Wasserkörpers ergeben. Ausgehend von einer räumlich homogenen Verteilung der biologisch wichtigen Parameter auf dem Schelf im Winter, wird die Frühjahrsblüte, als Durchgangsstadium des pelagischen Systems mit großen Veränderungen in kurzer Zeit, durch die kurzfristige hydrographische Inhomogenität des Untersuchungsgebietes besonders intensiv beeinflusst werden können. Dies wird dadurch ermöglicht, daß die Zeitskalen der biologischen Umsatzprozesse in dieser Phase kürzer als der zeitliche Bestand der hydrographischen Strukturen sind. Es konnte gezeigt werden, daß die biologische Patchiness im Sommer, bei gleichem hydrodynamischem Regime, deutlich geringer war, was über die in dieser Jahreszeit zeitlich stabileren Beziehungen im pelagischen Nahrungsnetz zu erklären ist.

Es gibt keine eindeutigen und verlässlichen Angaben zu den während des Winters im Untersuchungsgebiet eingestellten Nährsalzkonzentrationen, welche die obere Begrenzung der maximal möglichen Produktion von Biomasse durch das Phytoplankton während der Frühjahrsblüte darstellen würden. Im Atlantikwasser jenseits der Schelfkante, das während der Frühjahrsuntersuchungen noch weitgehend vom Phytoplankton unbesiedelt war, lag der Nitratgehalt um $16 \mu\text{M l}^{-1}$ und Werte zwischen 10 und $15 \mu\text{M l}^{-1}$ wurden auf dem Schelf, unterhalb 100m gefunden. Da die Nährsalze im Küstenstromwasser durch die Frühjahrsproduktion bereits herabgesetzt waren, konnten die vor der Blüte in diesen Wasserkörpern eingestellten Ausgangswerte nicht bestimmt werden. Nach Føyn und Rey (1981) stammt die überwiegende Menge der Nährsalze, die der Blüte im Frühjahr zur Verfügung stehen, auch auf dem Schelf aus dem atlantischen Wasser, in welchem sie allerdings (weiter südlich auf der Haltenbank) deutlich geringere Nitratwerte als diese Untersuchung feststellten. Die Fjorde und das Winterwasser des Skagerrak, als mögliche weitere Nährsalzquellen, liefern hingegen nur unbedeutende Beträge. Dasselbe muß dann ebenfalls für das Untersuchungsgebiet im Küstenstrom vor den Lofoten-Inseln gelten, da hier die Beimischung von atlantischem Wasser in den Küstenstrom noch größer als auf der südlicheren Haltenbank ist. Für die überschlägigen Nährsalzbilanzrechnungen weiter unten werden für das atlantische Wasser die gemessenen $16 \mu\text{M NO}_3 \text{ l}^{-1}$ als Winterkonzentrationen verwendet; für das Küstenstromwasser hingegen werden differenzierte Werte angenommen, unter Berücksichtigung, daß Føyn und Rey (1981) für den Küstenstrom relativ zum atlantischen Wasser herabgesetzte Nitratwerte angeben.

Die maximalen, auf dem Schelf im Frühjahr auf einigen Stationen angetroffenen Chl._a -Konzentrationen um $6 \mu\text{g l}^{-1}$ stimmen mit den Angaben von Rey (1981) für die Frühjahrsblüte vor den Lofoten, bei bereits nitratverarmter Oberflächenschicht der Wassersäule überein. Sie werden als Anhaltspunkt für die maximalen zu beobachtenden Pigmentmengen während der Frühjahrsblüte im Untersuchungsgebiet genommen. Thalassiosira sp., als Hauptgattung bei den Diatomeen, ist hier schon in früheren Jahren, auch in Vergesellschaftung mit Chaetoceros spp., beobachtet worden (Braarud and Nygaard, 1980; Føyn, 1929; Gran, 1902). Die Anwesenheit zahlreicher Ruhesporen von Chaetoceros spp. in den Sinkstoffen der Schelfmitte, läßt auf eine nur kurz zurückliegende selektive Sedimentation dieser Phytoplankter schließen, deren letzte Ausläufer, bei bereits fast entleerter Wassersäule, noch erfaßt wurden. Wenn die Artenzusammensetzung an der Schelfkante mit zahlreichen Chaetoceros spp. repräsentativ für ein frühes Stadium der Frühjahrsblüte im ganzen Schelfbereich ist, so wäre u.U. auch dort, wie auf der Schelfmitte, später eine selektive Sedimentation dieser Phytoplanktonkomponente zu erwarten.

Blüten von Phaeocystis pouchetii sind aus der Lofotengegend ebenfalls bekannt, treten jedoch nach Rey (1981) häufig vor der eigentlichen Frühjahrsblüte, die immer von Diatomeen gestellt wird, auf. Andererseits konstatiert Gran (1902), daß P. pouchetii zur Frühjahrsblüte häufig zusammen mit den Diatomeen wächst und nach deren Ende jedoch noch in der Wassersäule bleiben kann, was im Lofotengebiet Ende April /Anfang Mai zu beobachten sei. Mit den mikroskopisch bestimmten Phytoplanktonbiomassen ergeben sich für das Frühjahr sehr niedrige PPC:Chl_a-Verhältnisse generell unter 20:1, häufig sogar unter 10:1. Dies könnte an einer möglichen Unterschätzung der Biomasse von Phaeocystis pouchetii, als nur schwer quantitativ erfaßbarem Koloniebildner liegen.

Die Primärproduktion zeigt für den norwegischen Schelf im langjährigen Mittel ein Maximum während der Frühjahrsblüte, mit typischen, im Untersuchungsgebiet in dieser Zeit zu erwartenden Frühjahrswerten von $1,8 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Rey, 1981b). Eine Produktion in dieser Höhe wurde nur an der Schelfkante beobachtet, wo die Frühjahrsblüte, bei hoher Biomasse und noch reichlichen Nährsalzvorräten, in der exponentiellen Wachstumsphase angetroffen wurde. Für den weiteren Verlauf des Jahres unterscheidet Rey (1981b) zwischen küstennahen Regionen, in denen nach einem sommerlichen Abfall der Primärproduktion ein erneuter Anstieg zu verzeichnen ist und küstenfernen Wasserkörpern, in denen die autotrophe Produktion ohne dieses zweite Maximum zum Herbst weiter abnimmt. Die im Spätsommer bei geringer Biomasse des Phytoplanktons und geringem Lichtangebot gemessenen Werte zwischen $0,1$ und $0,4 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ sind in guter Übereinstimmung mit den Angaben von Rey (1981b) für diese Jahreszeit.

Eine sommerliche Nährsalzverteilung, mit einer Verarmung der produktiven Oberflächenschicht, mit jedoch noch meßbar vorhandenen restlichen Mengen auch von NO_3^- und einem Anstieg der Konzentrationen direkt unterhalb der durchmischten Schicht (25-40m) fanden auch Sakshaug et al. (1981) auf einem Schnitt über den norwegischen Schelf weiter südlich. Übereinstimmung mit dieser Untersuchung besteht auch bezüglich der Mengen an Chl._a , POC und PON in der Wassersäule und der Beobachtung, daß das Phytoplankton zu dieser Jahreszeit häufig ein Maximum unterhalb der Oberfläche zeigt.

Die Verteilung des Zooplanktons wird auf dem norwegischen Schelf seit langem auf ozeanographischen Dauerstationen verfolgt und der Jahresgang der Biomassen (meist als Verdrängungsvolumen angegeben) und Artenzusammensetzung ist in zahlreichen Arbeiten beschrieben worden (u.a. Lie, 1968, 1965, 1961; Østved, 1955; Wiborg, 1976a, b, 1958, 1955, 1954). Die Autoren heben den herbivoren Copepoden Calanus finmarchicus als wichtigsten Vertreter im Zooplankton hervor, dessen erste Laichperiode nach der winterlichen Diapause an die Frühjahrsblüte des Phytoplanktons gekoppelt ist und daher im Norden später als vor der südnorwegischen Küste stattfindet (Lie, 1965; Wiborg, 1958). Für die Lofotengegend wird März/April als Hauptlaichzeit angegeben, mit küstennahem Beginn, ausgehend von den Überwinterungsorten der Weibchen im Vestfjord und anderen tiefen Fjorden (Skreslet, 1981). Eine zweite Laichperiode kann im Hochsommer stattfinden, deren Bedeutung jedoch mit zunehmendem Breitengrad und Verkürzung der Vegetationsdauer des Phytoplanktons abnimmt. Ein starker Anstieg der Biomasse von C. finmarchicus ist im Mai zu beobachten (Wiborg, 1976a) und das Jahresmaximum fällt in die Monate Mai und Juni. In dieser Zeit halten sich die Tiere, wie auch in dieser Untersuchung bestätigt, bevorzugt in den obersten produktiven 50m der Wassersäule auf, wobei besonders große Mengen nach Lie (1961) im Bereich der Front (Salzgehalt um 35,0‰) anzutreffen sind. Im langjährigen Mittel sind die vor Nordwestnorwegen beobachteten Biomassen des Zooplanktons größer als weiter im Süden (Wiborg, 1976b). Das Vorkommen von Limacina retroversa vor der norwegischen Küste im Sommer ist bekannt, wengleich Wiborg (1955) diesen Pteropoden eher typisch für das küstenferne Atlantikwasser hält.

Ein Vergleich der in dieser Arbeit dargestellten Zooplanktonbiomassen mit den zahlreichen Literaturangaben ist schwierig, da häufig nur das Verdrängungsvolumen als Gesamtparameter, ohne Angaben zu Individuenzahlen und Größenklassen für einzelne taxonomische Gruppen, angegeben ist und eine Umrechnung in Kohlenstoff höchst unsicher ist. Lie (1976b) gibt als Mittelwerte für die Monate Mai, Juni und Juli der Jahre 1963-1972 für eine Station an der Westseite der Lofoten-Inseln Verdrängungsvolumina von jeweils ca. 60 ml m^{-2} . Mit einem Trockengewichtsanteil (mg) am Verdrängungsvolumen (ml) von 10% und einem Kohlenstoffgehalt von 30% des Trockengewichtes (Reymont, 1983) ergäbe sich daraus ein jährliches Zooplanktonmaximum von ca. 2 gC m^{-2} , das in guter Übereinstimmung mit den Befunden dieser Untersuchung steht.

Verluste der Wassersäule durch Sedimentation vor der Untersuchung

Um auf die Sedimentationsverluste der Wasserkörper auf dem norwegischen Schelf seit Beginn der Wachstumsperiode schließen zu können, wurde eine Nährsalzbilanz nach dem für die Ostsee beschriebenen Verfahren (Kap. 3.1.3) auf Stickstoffbasis durchgeführt. In ihr werden wieder die winterlichen Stickstoffgehalte der Wasserkörper mit den aktuellen Werten der gelösten anorganischen und partikulär organischen Bestandteile in Beziehung gesetzt. Für die Summe der vor Frühjahrsbeginn eingestellten Konzentrationen der Stickstoffnährsalze, von Nitrat bestimmt, wurden die im Bereich des atlantischen Wassers an der Schelfkante gemessenen $16 \mu\text{M l}^{-1}$ eingesetzt. Im Küstenstrombereich wurden aus den oben genannten Gründen regional differenzierte Werte zwischen 10 und $15 \mu\text{M l}^{-1}$ angenommen (Tab.6).

Tab. 6 : Angenommene mittlere Konzentrationen der Summe der Stickstoffnährsalze (NO_3 , NO_2 , NH_3) für einzelne Stationen auf dem norwegischen Schelf

Station	116	115	114	113	112	111	110
Konz. ($\mu\text{M l}^{-1}$)	16	15	13	13	13	10	10
Station	117	118	119		120		121
Konz. ($\mu\text{M l}^{-1}$)	16	15	13		13		10

Als winterliche partikuläre Stickstoffracht in Form von Detritus wurden pauschal für alle Stationen und Tiefen jeweils $20 \mu\text{g l}^{-1}$ ($1,4 \mu\text{M l}^{-1}$), in Übereinstimmung mit den Befunden für die Wasserkörper, in denen die Blüte noch nicht begonnen hatte, angenommen. Zu den aktuell gemessenen gelösten Nährsalzstickstoffkonzentrationen und partikulären Mengen (PON) wurden ebenfalls pauschal $0,14 \mu\text{M l}^{-1}$ für das Metazooplankton addiert, dessen N-Anteil aus meßtechnischen Gründen im PON nicht quantitativ enthalten ist. Dieses Vorgehen ist mit der geringen Bedeutung dieser Komponente am gesamten N-Gehalt der Wassersäule zu rechtfertigen.

Die Isoliniendarstellungen der Stickstoffverluste (als % der winterlichen Ausgangsmengen) für die Schnitte II und III auf dem Schelf vor den Lofoten-Inseln zeigen, daß zum Zeitpunkt der Untersuchung Wassertiefen weit über die euphotische Zone hinaus, bis zu 100m Tiefe von einem Stickstoffverlust betroffen waren (Abb. 48). Die maximalen Verluste mit über 70%, bzw. 90% sind oberflächennah und vor allem im Kern des Küstenstomwassers ($S \leq 34\text{‰}$) eingetreten. Aber auch Wassermassen mit erheblich höheren Salzgehalten, wie auf Schnitt III in Nachbarschaft zum atlantischen Wasser (Verlust 0%), können von hohen Verlusten betroffen sein, was die intensive Patchiness in der Entwicklung der Frühjahrsblüte auf dem Lofotenschelf unterstreicht.

In Abb. 49 sind die Verluste für die einzelnen Stationen der Schnitte auf der Basis von über die Tiefe (100m) integrierten Werten zusammen mit einer Umrechnung in hypothetische sedimentierte Kohlenstoffmengen (C:N = 6,6:1, Atome) dargestellt. Demnach sind für die Wasserkörper des Küstenstromes, in denen das Phytoplanktonwachstum nach der Winterpause fortgeschritten ist, Verluste an Stickstoff von 20% bis 45% zu postulieren. Umgerechnet in Kohlenstoff (C:N = 6,6:1, Atome) wären das 20 - 50 gC m^{-2} . Die Berechnungen für die Gebiete auf der Schelfmitte (I, II) und am Schelfrand (III) fügen sich in dieses Bild ein (Tab. 7). So haben auch hier die Stationen im atlantischen Wasser keine Sedimentationsverluste vor Untersuchungsbeginn erfahren, wengleich die Frühjahrsblüte im Gebiet III bereits weiter fortgeschritten ist als auf den seewärtigen Stationen der beiden Schnitte.

Tab. 7: Verluste der Wassersäulen in den Gebieten an Stickstoff im Frühjahr (V%), hypothetische Kohlenstoffsedimentation (sed. C) seit Blütenbeginn und der Berechnung zugrunde liegende winterliche Stickstoffnährsalzkonzentrationen (N-Konz.)

Gebiet Station	Ia		Ib	Ic	II		III	
	123	132	142	173	144	152	163	171
N-Konz. ($\mu\text{M l}^{-1}$)	13	13	13	13	13	13	16	16
V %	52	51	40	31	52	56	11	0
sed. C (g m^{-2})	36	35	28	21	36	39	9	0

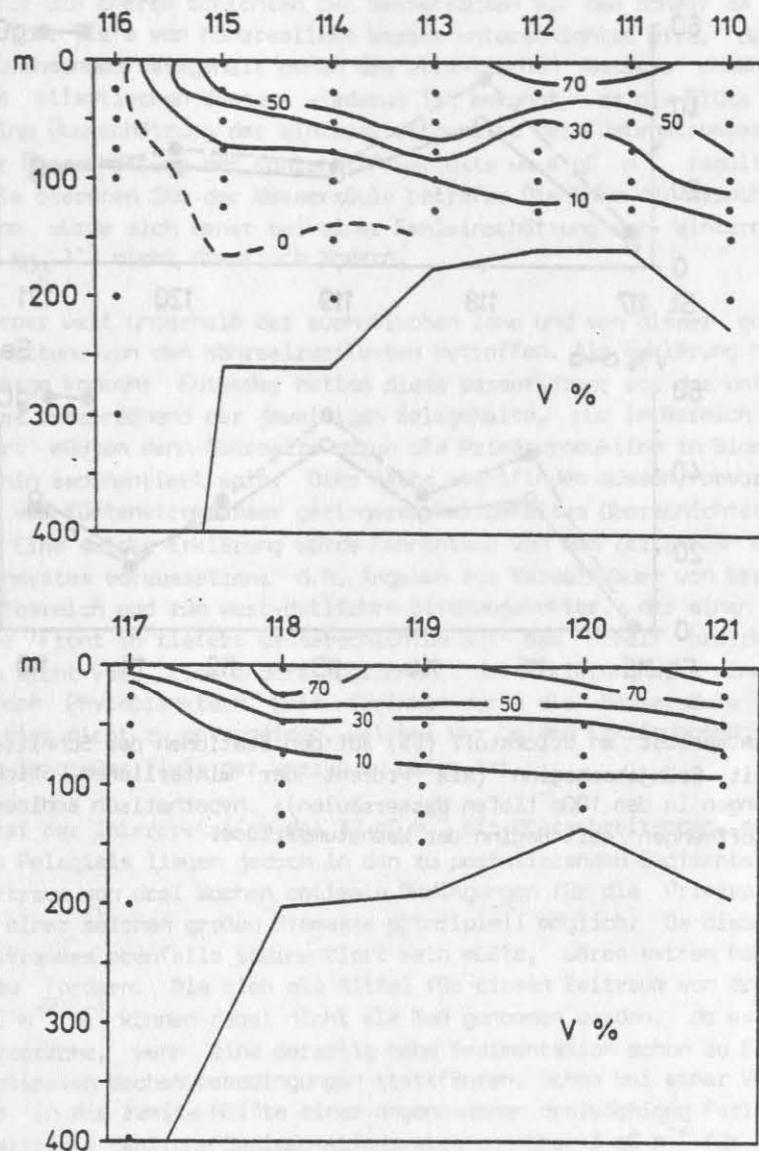


Abb.48 : Isoplethen der Verluste an Stickstoff (V%) seit Beginn der Wachstumsperiode (als Prozente der winterlichen Stickstoffnährsalzkonzentrationen) für die Schnitte II (oben) und III (unten) vor der norweg. Küste im Frühjahr.

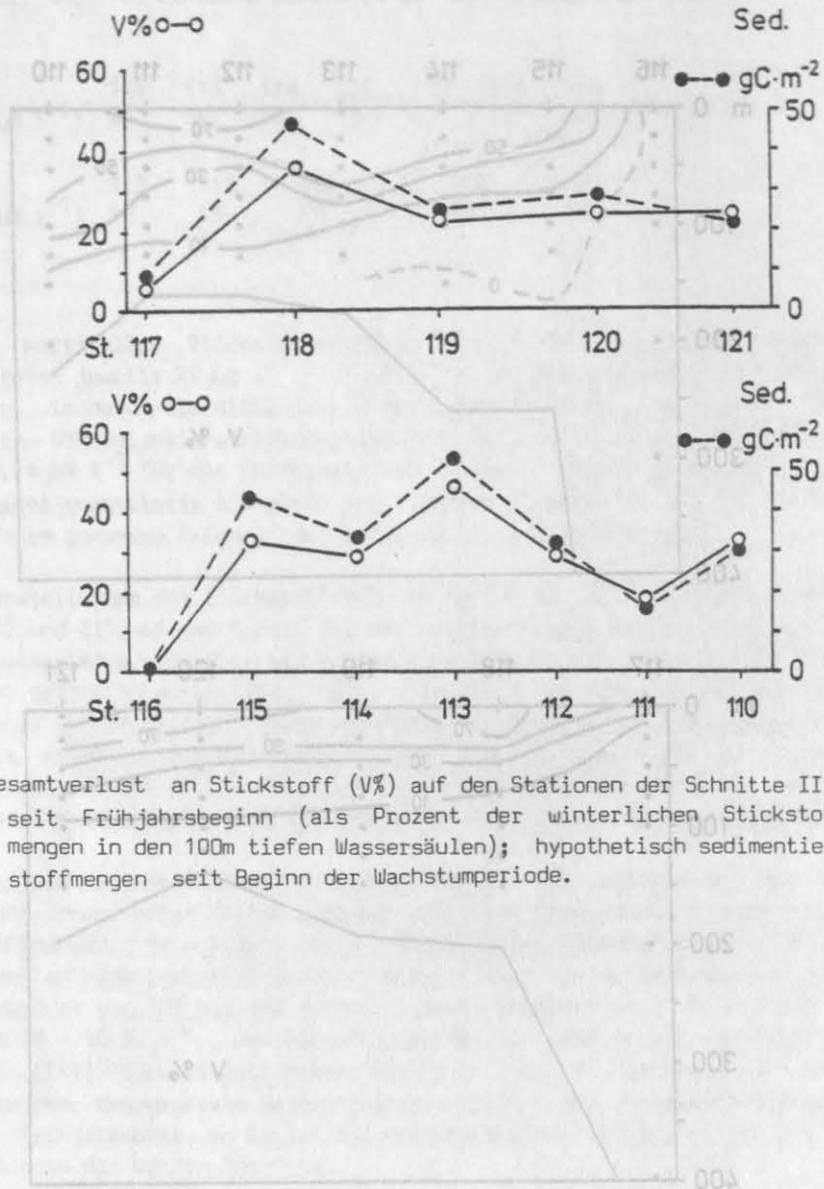


Abb. 49 : Gesamtverlust an Stickstoff (V%) auf den Stationen der Schnitte II und III seit Frühlingsbeginn (als Prozent der winterlichen Stickstoffnährsalzmengen in den 100m tiefen Wassersäulen); hypothetisch sedimentierte Kohlenstoffmengen seit Beginn der Wachstumsperiode.

Abb. 48 : Verlauf des Verlustes an Stickstoff (V%) seit Beginn der Wachstumsperiode (als Prozente der winterlichen Stickstoffnährsalzmengen) für die Schnitte II (oben) und III (unten) vor der norweg. Küste im Frühjahr.

Bei der Interpretation dieser Zahlen muß neben der in Kap. 3.1.3 dargestellten, grundsätzlichen Problematik einer solchen Berechnung besonders die Unsicherheit bei den Annahmen der winterlichen Nährsalzkonzentrationen für den Küstenstrombereich berücksichtigt werden. Diese Unsicherheit muß für die oberen Schichten der Wassersäulen auf dem Schelf am größten sein, da der Küstenstrom in der Tiefe von höhersalinem Wasser unterschichtet wird, dessen Nährsalzgehalte sich mit zunehmendem Salzgehalt denen des atlantischen Wassers annähern müssen. Der Nährsalzgehalt des atlantischen Wassers wiederum ist bekannt, da die Blüte hier noch nicht begonnen hatte. Eine Überschätzung der Winternitratgehalte des Küstenstromwassers würde pro $\mu\text{M NO}_3 \text{ l}^{-1}$ in einer Überschätzung der Kohlenstoffverluste um 4 gC m^{-2} resultieren, wenn die Fehleinschätzung die obersten 50m der Wassersäule beträfe. Die Höhe der hypothetischen Verluste durch Sedimentation würde sich daher bei einer Fehleinschätzung der Winternährsalzkonzentrationen um $1 - 2 \mu\text{M NO}_3 \text{ l}^{-1}$ nicht drastisch ändern.

Es sind Wasserkörper weit unterhalb der euphotischen Zone und von dieser durch die haline Schichtung abgeschnitten, von den Nährsalzverlusten betroffen. Als Erklärung hierfür können nur zwei Prozesse in Frage kommen: Entweder hatten diese Wasserkörper vor der Untersuchung Kontakt zur Oberfläche, was entsprechend der jeweiligen Salzgehalte, nur im Bereich der Front möglich gewesen wäre. Dort müßten dann Nährsalze durch die Primärproduktion in Biomasse umgewandelt worden und darauf hin sedimentiert sein. Dies hätte stattfinden müssen, bevor der Wasserkörper auf dem Schelf, vom Küstenstromwasser geringeren Salzgehaltes überschichtet, in der Tiefe angetroffen wurde. Eine solche Erklärung würde Kenntnisse von den Zeitskalen einer Quercirkulation im Küstenstromsystem voraussetzen; d.h. Angaben zur Verweildauer von Wasserkörpern an der Oberfläche im Frontbereich und zum west-östlichen Strömungsvektor, der einen Transport von der Oberfläche an der Front in tiefere Wasserschichten auf dem Schelf bewirken würde. Diese Kenntnisse liegen nicht vor. Eine andere Möglichkeit der Erklärung wäre eine Nährsalzaufnahme von sedimentierenden Phytoplanktern beim Absinken durch die Wassersäule auf den Schelfstationen. Es ist hier nicht zu entscheiden, welcher der beiden Erklärungsmöglichkeiten für die Stickstoffverluste in großer Tiefe der Vorzug zu geben ist.

Das Hauptproblem bei der Interpretation der 30 gC m^{-2} oft überschreitenden, errechneten Kohlenstoffverluste des Pelagials liegen jedoch in den zu postulierenden Sedimentationsraten. Nimmt man für einen Zeitraum von drei Wochen optimale Bedingungen für die Primärproduktion an, so wäre der Aufbau einer solchen großen Biomasse prinzipiell möglich. Da diese Biomasse jedoch während dieses Zeitraumes ebenfalls sedimentiert sein müßte, wären extrem hohe tägliche Sedimentationsraten zu fordern. Die sich als Mittel für diesen Zeitraum von drei Wochen errechnenden ca. $1,5 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ können dabei nicht als Maß genommen werden, da es allen bisherigen Erfahrungen widerspräche, wenn eine derartig hohe Sedimentation schon zu Beginn des Blütenwachstums, bei optimalen Wachstumsbedingungen stattfände. Schon bei einer Verlegung der Sedimentationsverluste in die zweite Hälfte einer angenommenen dreiwöchigen Periode hoher Produktion würden sich mittlere tägliche Sedimentationsraten von über 3 gC m^{-2} für einen Zeitraum von zehn Tagen ergeben. Werte dieser Höhe sind jedoch nie beobachtet worden, sie stehen auch in Widerspruch zu den im Frühjahr gemessenen Sedimentationsraten, die $0,1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ nicht überschritten und müssen im Rahmen dieser Arbeit ungeklärt bleiben.

Eine entsprechende Verlustbilanzrechnung mit den im Sommer gewonnenen Daten ist nur für eine Station an der Schelfkante (St. 65, Schnitt L II) möglich, da nur hier alle notwendigen Parameter gemessen wurden. Wieder bezogen auf die winterlichen Nährsalzmengen errechnet sich hier für die 100m Wassersäule ein Verlust von nur 15% dieser winterlichen Stickstoffnährsalzmenge mit einer entsprechenden hypothetischen Kohlenstoffsedimentation von 17 gC m^{-2} für den ganzen Zeitraum von der Frühjahrsblüte bis in den August. Diesen Werten kommt deswegen Bedeutung zu, weil sie weit unterhalb denjenigen des Frühjahres liegen. Sie lassen darauf schließen, daß das pelagische System auf dem Lofotenschelf im Jahresverlauf nicht allein auf die im Winter in der Wassersäule akkumulierten Nährsalzmengen angewiesen ist, sondern auch nach der Frühjahrsblüte auf neue Nährsalze zurückgreifen kann. Skreslet (1981) vermutet, daß während der Frühjahrsblüte über "entrainment" ständig nährsalzreiches Wasser vor allem im Bereich der Front in die euphotische Zone gelangt und daß das Phytoplanktonwachstum hier den

Charakter einer Chemostat-Kultur entwickeln kann. Für die Sommersituation kann dies nicht bestätigt werden, da auch im Frontbereich eine kontinuierliche Temperaturschichtung der Wassersäule einen solchen Nährsalztransport verhindert und die obersten Schichten eine deutliche NÄHRESALZVERARMUNG zeigen. Die bereits unterhalb 25m Tiefe im gesamten Schelfbereich ansteigenden Nährsalzkonzentrationen, wie auch von Sakshaug (1981) beschrieben, lassen jedoch auf physikalische Transportprozesse nicht nur an der Front schließen, welche die potentielle Verfügbarkeit dieser Vorräte im Sommer erhöhen.

Saisonalität des pelagischen Systems und Sedimentation auf dem norwegischen Schelf

Das vorliegende Datenmaterial läßt einige, teils spekulative Schlußfolgerungen zur Beziehung von Hydrographie, biologischen Prozessen in der Wassersäule und Sedimentation zu. Die Sedimentation von partikulärer Substanz aus der Frühjahrsblüte muß entsprechend der räumlich-zeitlich sehr heterogenen Blütenentwicklung im Untersuchungsgebiet einen ebenso lokalen, wie zeitlich begrenzten Ereignischarakter haben. Massive Sedimentationsereignisse, wie sie anhand der Nährsalzbilanz, ungeachtet der problematischen Höhe der errechneten Werte zu fordern sind, wurden weder mit treibenden, noch mit verankerten Sinkstoffallen gemessen. Ähnliche Widersprüche sind von v. Bodungen (pers. Mitt.) bei Untersuchungen in der Weddellsee (Antarktis) während des Australssommers zutage getreten. Das Vorkommen solcher lokal und zeitlich begrenzten Sedimentationsereignisse ist dadurch jedoch nicht widerlegt und müßte auf dem norwegischen Schelf durch einen Einsatz von Ketten verankerter Sinkstoffallen rechtwinklig zur Küste über einen ganzen Zeitraum einer Frühjahrsblüte überprüft werden. Während der Frühjahrsblüte geben kurzfristig eingesetzte treibende Sinkstoffallen Auskunft über den Entwicklungsgrad der Blüte in diskreten Wasserkörpern. Die so gewonnenen Daten sind jedoch bei den räumlich-zeitlich heterogenen Frühjahrsbedingungen nicht für einen großen Bereich (räumlich und zeitlich) aussagekräftig. In den nach Norden strömenden Wassermassen verankerte Sinkstoffallen hingegen bilden diese kleinräumigen Ereignisse nur unscharf ab. Sie haben aber größere Aussagekraft über die mittleren Verluste des pelagischen Systems auf dem Schelf in dieser Zeit, da sie ein räumlich-zeitliches Mischintegral der Sedimentation ergeben, wenn sie über den gesamten Zeitraum der Blüte im Einsatz sind.

Der Einfluß des Zooplanktons auf die Frühjahrsblüte ist für verschiedene Organismtypen unterschiedlich. Die Freßaktivität speziell von Copepoden, als wichtigster Gruppe im Zooplankton, trägt offensichtlich zu einer Konservierung biologisch wichtiger Elemente im Pelagial bei, da ihre Kotballen auf dem norwegischen Schelf, wie auch in allen anderen Gebieten dieser Untersuchung, auch bei hohen Biomassen der Copepoden in der Wassersäule kaum in den Sinkstoffen zu finden waren. Copepoden wirken somit einer Sedimentation von primärproduzierter Substanz entgegen, und ihre Kotballen haben eher den Charakter von Zwischenlagern biologisch wichtiger Elemente, als den von schnellen Transportvehikeln. Diese Hypothese bekommt ihre ökologische Plausibilität damit, daß diese Organismen auf die biologisch wichtigen Elemente innerhalb des sie umgebenden Wasserkörpers angewiesen sind, aus dem sie sich nicht durch horizontale Wanderungen wie der Krill entfernen können. Das "Interesse" der Copepoden an einer Verhinderung der Sedimentation dieser essentiellen Elemente ist offensichtlich. In einem kleineren räumlichen Maßstab findet diese Hypothese auch für alle Protozooplankter Anwendung. Bei den Euphausiaceen ist der Krill, als schwarmbildender, horizontal und vertikal wandernder Organismus, der schnell sinkende Faeces produziert (Fowler and Small, 1972), nicht auf die kleinmaßstäbige Erhaltung seiner Weidegründe angewiesen. Im Frühjahr zieht der Krill vermutlich Vorteile aus der kleinräumig fleckenhaften und großräumig phasenverschobenen Entwicklung der Diatomeenblüte. Vor der norwegischen Küste steht ihm -vermittelt durch die Hydrographie- über einen längeren Zeitraum Nahrung zur Verfügung, als es bei einem synchronen, batchkulturartigen Verlauf der Blüte auf dem ganzen Schelf der Fall wäre. Es ist anzunehmen, daß die Fressaktivität des Krills, bei einem Auftreten der Tiere in dichten Schwärmen und Wanderungen im Bereich von Kilometern pro Tag (Hammer et al., 1983), regelrechte Schneisen in die suspendierten Phytoplanktonmengen fressen kann, die durch hohe Sedimentationsraten von Kotschnüren markiert sein müßten. In antarktischen Gewässern gibt es dafür Belege (Schnack, 1985). Dies muß

einen ebenso episodischen Ereignischarakter haben wie "Sedimentationsschauer" intakter Phytoplanktonzellen und die quantitative Bedeutung des Krills bei der Ausfällung partikulärer Substanz ist daher für die Frühjahrsblüte ebensowenig bekannt wie für den Rest der Vegetationsperiode. Ein große Flächen abdeckender Einsatz zahlreicher Sinkstofffallen, mit einer Auswertung der sedimentierten Faecesmenge, wäre für die Zukunft ein vielversprechender Ansatz zur Lösung dieses Problem.

In gemäßigten und borealen Breiten wird mit dem Einsetzen der Temperaturschichtung der Wassersäule im Frühjahr normalerweise die Zufuhr neuer Nährsalze in die euphotische Zone für den Rest der Vegetationsperiode bis in den Herbst hinein unterbunden. Das pelagische System muß dann mit den aus der Frühjahrsblüte übriggebliebenen Mengen an biologisch wichtigen Elementen auskommen, um den typischen pelagischen Stoffkreislauf des Sommers zu organisieren. Unter diesen Bedingungen entscheidet vermutlich die Größe der überwinternden Copepodenpopulation darüber, welcher Anteil der Frühjahrsblütenbiomasse durch die Freßaktivität an einer Sedimentation nach der Erschöpfung der Nährsalzvorräte zum Ende der Blüte gehindert werden kann. Diese Menge an essentiellen Elementen, die über die Frühjahrsblüte hinaus in den Stoffkreislauf des Sommers geschleust wird, wäre ebenfalls von der zeitlichen Abstimmung des Frühjahrsblütenbeginns und dem Ende der winterlichen Diapause der Copepodenpopulation abhängig.

Die Bedingungen auf dem norwegischen Schelf unterscheiden sich in einigen Merkmalen von dem hier skizzierten idealtypischen Beziehungen. Zum einen muß davon ausgegangen werden, daß die Dynamik des Küstenstromsystemes während der Frühjahrsblüte und vor allem auch in der Zeit danach, eine Zufuhr neuer, d.h. nicht im pelagischen System vor Ort regenerierter, Nährsalze in die produktive Zone bewirkt, was eine mögliche Verarmung des pelagischen Systemes durch die Sedimentation von essentiellen Nährstoffen in der Frühjahrszeit und in der Zeit danach ausgleichen kann. Die Copepoden wären dann auf dem norwegischen Schelf nicht allein dafür verantwortlich, wie groß die im Sommer zur Verfügung stehende Menge essentieller Elemente ist und gleichzeitig könnten die oben apostrophierten "Schneisen", die Eupausiaceenschwärme in das sommerliche Nahrungsnetz schlagen könnten und die eine Quelle der biologischen Patchiness wären, wieder geschlossen werden. Zum anderen bewirkt die Patchiness der Frühjahrsblütenentwicklung auf dem Schelf, daß die zeitliche Abstimmung von Beginn des Copepodenwachstums und Frühjahrsblüte weniger kritisch für den großräumigen Erfolg der Copepoden eines Jahres ist. Vor den Lofoten erfolgt die Besiedelung des Schelfes durch die Copepoden sowohl vom Kontinentalhang, als auch von den Überwinterungsorten im Vestfjord und anderen tiefen Fjorden aus, was auch für die Euphausiaceen gilt. Es erscheint klar, daß das Ende der winterlichen Diapause der Copepoden langfristig auf die Zeit des mittleren Eintreffens der Frühjahrsblüte in einem Seegebiet eingestellt ist. Da der Blütenbeginn jedoch aller Erfahrung nach durch meteorologische Einflüsse in einem Zeitbereich von 3-4 Wochen variabel ist und stochastischen Charakter hat, könnte z.B. bei extrem späten Blütenentfaltungen der Erfolg der Copepodenentwicklung eines Jahres in Frage gestellt werden. Die Fleckenhaftigkeit und Phasenverschiebung der Frühjahrsblüte auf dem norwegischen Schelf trägt mit Sicherheit dazu bei, starke Schwankungen in der großräumigen Copepodenbesiedlung des Gebietes zu dämpfen, indem der Erfolg mindestens eines Teiles der überwinternden Population gesichert wird. Es ist anzunehmen, daß die Bevorzugung der Lofotengegend als Laichgebiet für Dorsch und Hering (Skreslet, 1981) ihren Grund in langfristig guten Wachstumsbedingungen für die Fischbrut haben, welche u.U. einen Zusammenhang mit einer möglicherweise ständig hohen Erfolgswahrscheinlichkeiten der Copepodenbrut hat. Skreslet (1981) vermutet, daß die hier skizzierte mögliche Beziehung zwischen Hydrographie und der Dynamik von Phytoplankton- und Copepodenentwicklung und Fischbruterfolg and die Saisonalität der Frischwasserzufuhr aus den norwegischen Fjorden gekoppelt ist. Er verweist auf mögliche Probleme, die in diesem Zusammenhang aus der zunehmenden Flußregulierung zur Gewinnung von elektrischer Energie resultieren könnte.

Die vorliegenden Daten lassen die Rekonstruktion eines Jahresganges der Beziehungen zwischen Produktion und Sedimentation nicht zu, da sie zu kurzfristige Momentaufnahmen der Frühjahrs- und Sommersituation darstellen. Erste Ergebnisse einer Jahresverankerung mit automatischen Sinkstofffallen in 2600m Tiefe im Lofotenbecken weisen jedoch auf eine außerordentlich starke

Saisonalität im vertikalen Partikelfuß hin (Wefer, pers. Mitt.). So wurde nach der Zeit sehr geringer Sedimentationsraten im Winter (November bis April) ein Anstieg im Mai, d.h. mit der Frühlingsblüte zum Beginn der Wachstumsperiode, beobachtet. Werte um $100 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Trockengewicht) wurden danach bis in den Oktober gemessen, allerdings mit einer deutlichen Verschiebung des Spektrums in Richtung großer ($63 \mu\text{m} - 1\text{mm}$) und kalkhaltiger Partikel (Pteropodenschalen) in den Sommermonaten. Zu diesem Zeitpunkt kann hier nur die qualitative Übereinstimmung mit den Daten dieser Untersuchung bezüglich des Auftretens von Pteropoden in der Wassersäule und den Sinkstoffen konstatiert werden. Es ist zu erwarten, daß die weitere Auswertung dieser mit monatlicher Auflösung in großer Tiefe gefangenen Sinkstoffe weitere Einzelheiten der Saisonalität von Produktion und Sedimentation von Partikeln vor der norwegischen Küste aufzeigen wird.

3.3.. Die Gewässer westlich Irlands im Frühjahr 1984

Die Untersuchungen westlich Irlands wurden für einen Vergleich der Frühjahrssituation auf dem nordnorwegischen Schelf und in der Ostsee mit einem Seegebiet anderer hydrographischer und biologischer Struktur durchgeführt.

3.3.1. Die Untersuchungen in der Wassersäule

Gebiet I am Rand der Porcupine Seabight

Die Temperatur betrug hier 11,5-12,0°C an der Oberfläche; sie nahm bis auf 10,7°C in 200m Tiefe ab. Eine Kurzzeitreihe der Temperaturprofile in der Nähe der treibenden Sinkstoffalle zeigt eine Sprungschicht zwischen 50m und 75m Tiefe (Abb. 50). Bei einigen Profilen ist eine deutliche treppenstufenartige Struktur der Temperaturschichtung ausgebildet, die als Indiz für Durchmischungsereignisse in der Vergangenheit gewertet wird, welche nach Beginn der Frühjahrserwärmung sukzessive immer flachere Schichten erfaßt haben. Der Salzgehalt des Wassers lag um 35,6 ‰ und war, bis auf eine häufig zu beobachtende leichte Abnahme um 0,1 ‰ in 100m Tiefe, homogen in der Deckschicht verteilt. Es wird davon ausgegangen, daß der Einfluß der Salzgehaltsunterschiede für das biologische Geschehen ohne Bedeutung ist.

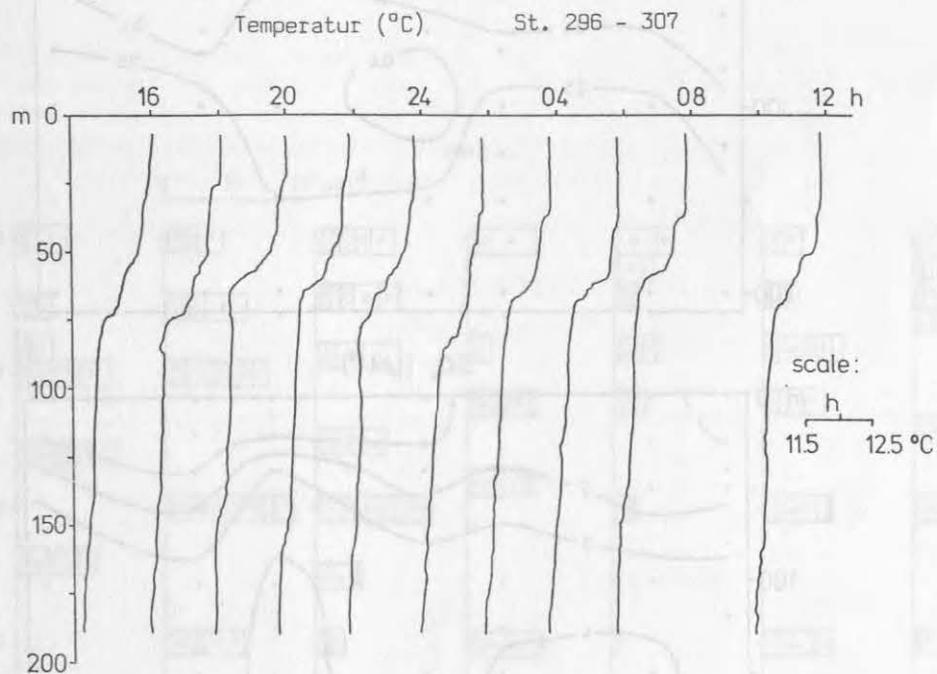


Abb.50 : Kurzzeitreihe der vertikalen Temperaturverteilung im Gebiet I westlich Irlands

Bei allen gemessenen Nährsalzen war im Gebiet I bereits eine Abnahme der Konzentrationen in der euphotischen Zone (40m, errechnet aus der Secchitiefe von 15m) zu verzeichnen. Die Nitratkonzentrationen lagen in Oberflächennähe zwischen 8 und 12 $\mu\text{M l}^{-1}$, während winterliche Werte um 15 $\mu\text{M l}^{-1}$ unterhalb 100m Tiefe gemessen wurden. Nitrit und Ammoniak waren nur in zu vernachlässigenden Mengen vorhanden. Beim Phosphat waren in der euphotischen Zone mit noch ca. 0,3 $\mu\text{M l}^{-1}$ ungefähr die Hälfte der ab 100m Tiefe zu messenden Werte vorhanden, während die Silikatabnahme auf ca. 1 $\mu\text{M l}^{-1}$ relativ größer war (Abb. 51).

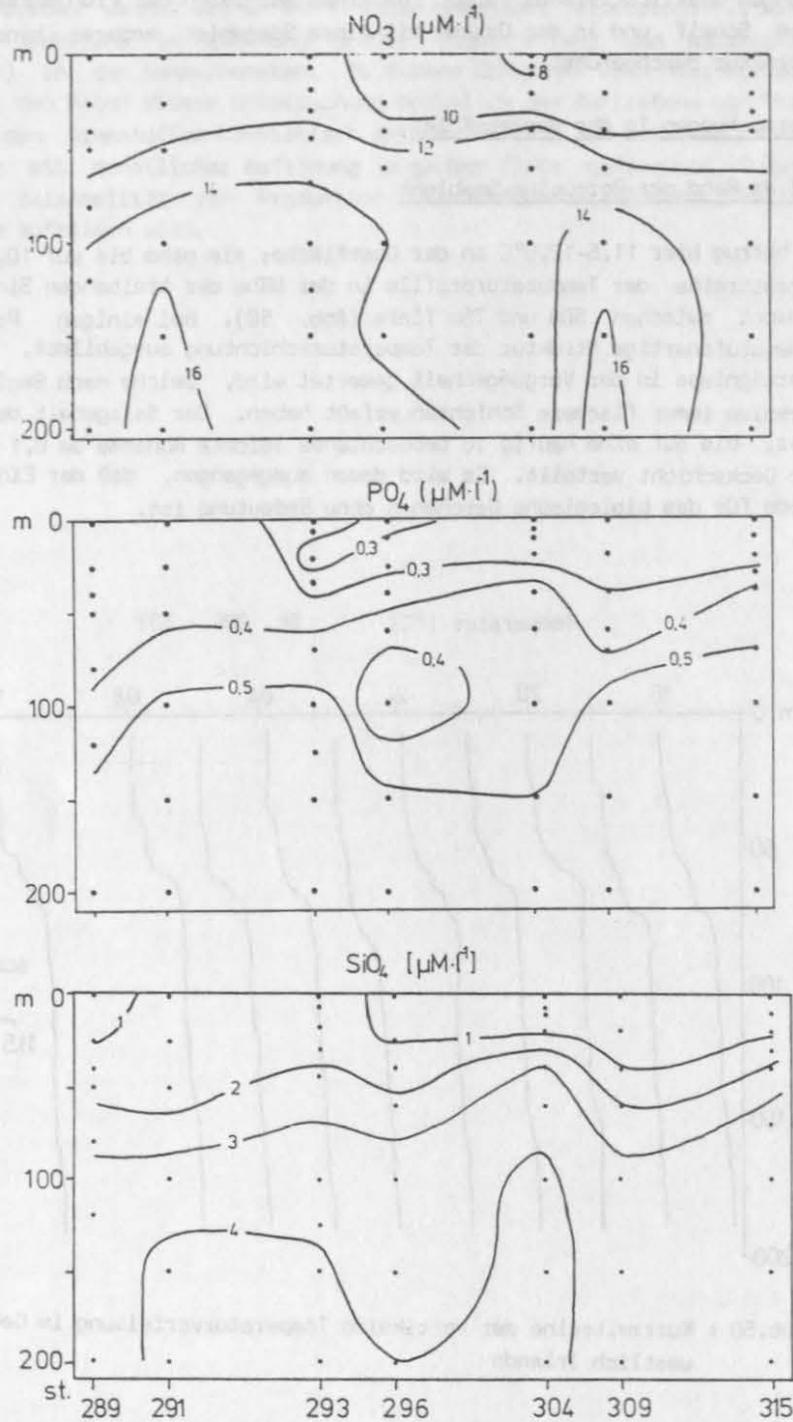


Abb.51 : Isoplethen für Nitrat (NO_3), Phosphat (PO_4) und Silikat (SiO_4) im Gebiet I westlich von Irland.

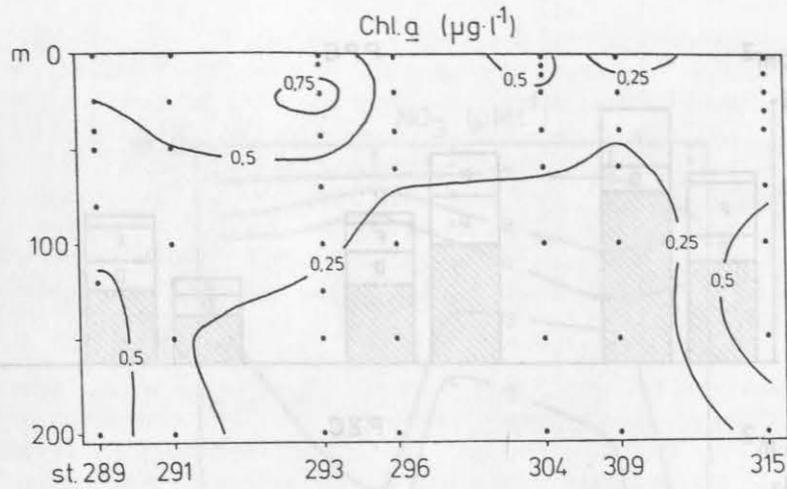


Abb.52a : Isoplethen für Chlorophyll a (Chl.a) im Gebiet I westlich von Irland.

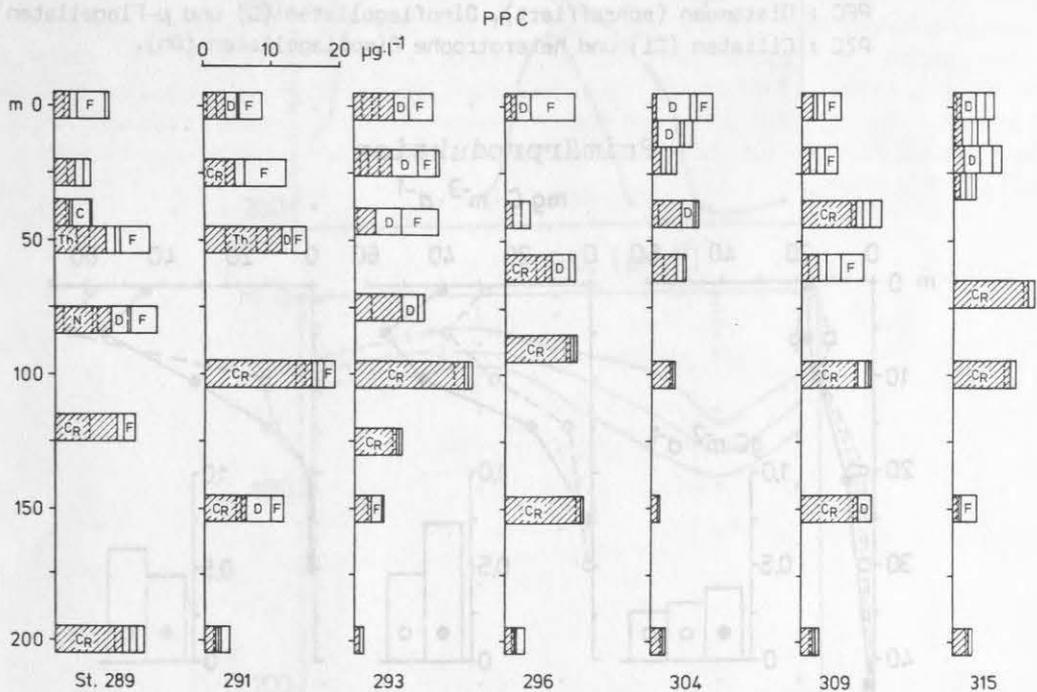


Abb.52b : Vertikalverteilung des Phytoplanktonkohlenstoffes (PPC) im Gebiet I westlich von Irland, mit: Diatomeen (schraffiert), Thalassionema nitzschoides (T), Chaetoceros vegetative Zellen (C_v), -Ruhesporen (C_R) Nitzschia seriata (N), Coccolithophoriden (C), μ -Flagellaten (F), Dinoflagellaten (D).

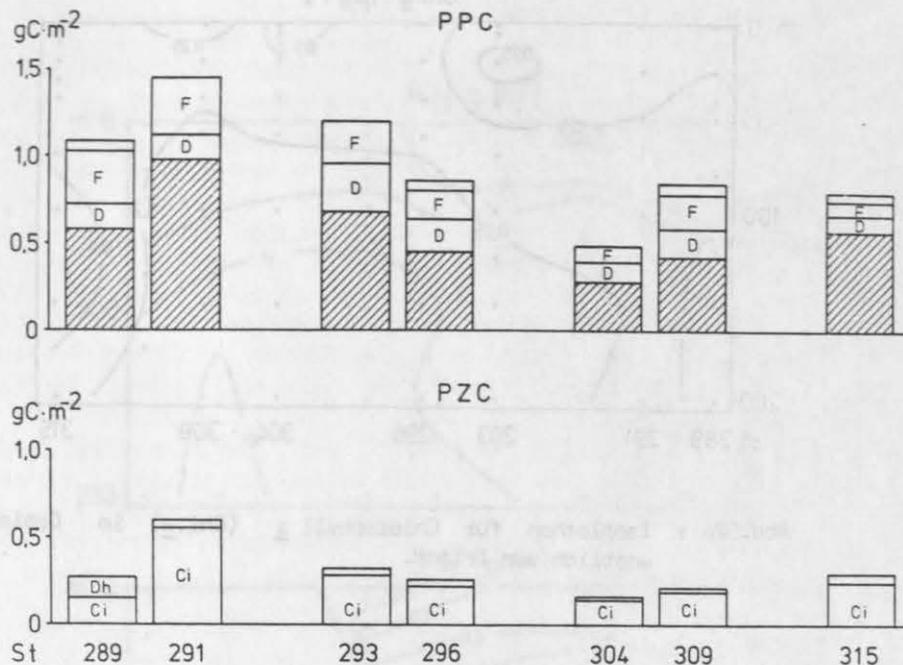


Abb.53 : Phytoplanktonkohlenstoff (PPC) und Protozooplanktonkohlenstoff (PZC) integriert über 100m Tiefe für das Gebiet I westlich Irland, mit PPC : Diatomeen (schraffiert), Dinoflagellaten (D) und μ -Flagellaten (F); PZC : Ciliaten (Ci) und heterotrophe Dinoflagellaten (Dh).

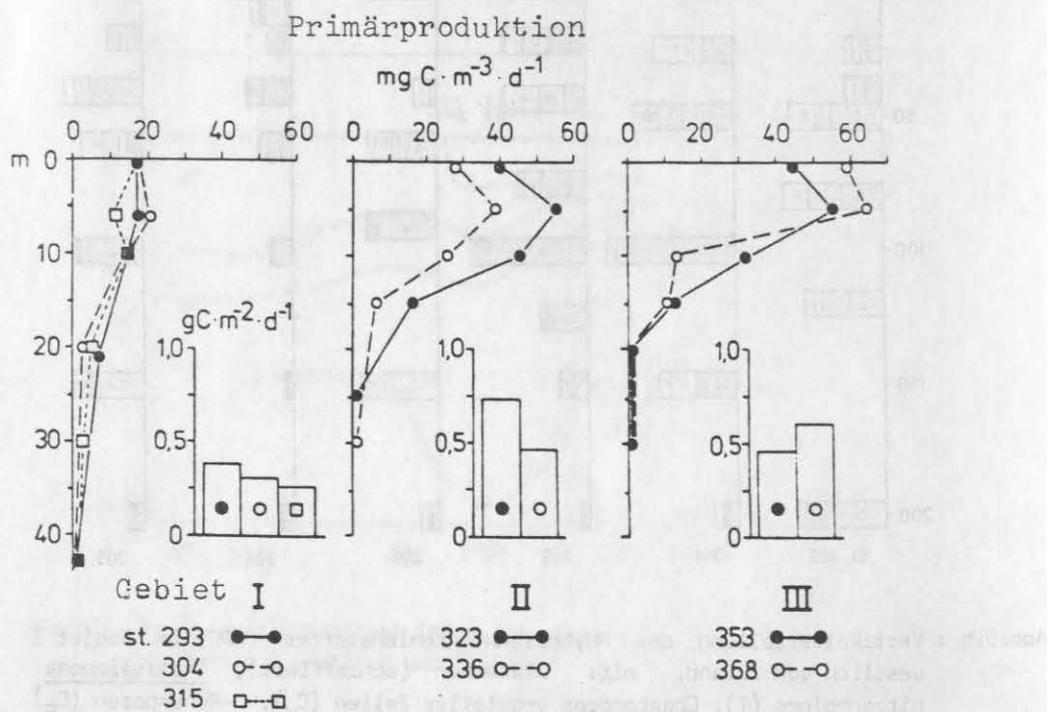


Abb.54 : Primärproduktion des Phytoplanktons in den Gebieten I, II und III westlich von Irland: Vertikalprofile und Integrale über die euphotische Zone.

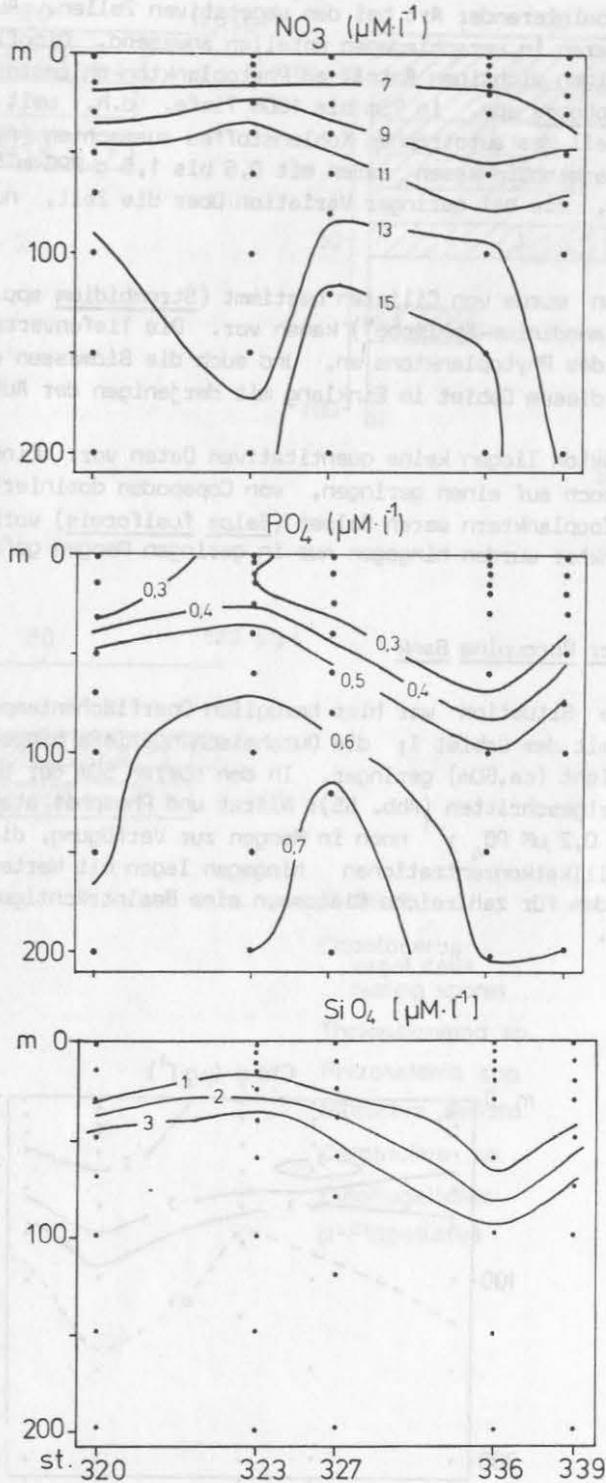


Abb.55 : Isoplethen für Nitrat (NO_3), Phosphat (PO_4) und Silikat (SiO_4) im Gebiet II westlich von Irland.

Die Chlorophyll a -Konzentrationen waren mit $0,3 - 0,6 \mu\text{g l}^{-1}$ oberhalb 50m Tiefe gering. Beim Phytoplankton stellten Diatomeen mehr als die Hälfte der Biomasse, mit Thalassionema nitzschioides als dominierender Art bei den vegetativen Zellen. Auch Nitzschia "seriata" und Rhizosolenia spp. waren in verschiedenen Anteilen anwesend. Dinoflagellaten und u-Flagellaten nahmen ebenfalls einen wichtigen Anteil am Phytoplanktonkohlenstoff ein. Es fällt auf, daß Ruhesporen von Chaetoceros spp. in 75m bis 100m Tiefe, d.h. weit unterhalb der durchmischten Schicht, einen Großteil des autotrophen Kohlenstoffes ausmachten (Abb. 52). Die über 100m Tiefe integrierten Phytoplanktonbiomassen waren mit $0,5$ bis $1,5 \text{ g PPC m}^{-2}$ (Abb. 52) gering, wie auch die Primärproduktion, die bei geringer Variation über die Zeit, nur Werte um $0,3 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ erreichte (Abb. 54).

Das Protozooplankton wurde von Ciliaten bestimmt (Strombidium spp.), aber auch heterotrophe Dinoflagellaten ("Gymnodinium-ähnliche") kamen vor. Die Tiefenverteilung des Protozooplanktons lehnte sich an die des Phytoplanktons an, und auch die Biomassen dieser heterotrophen Komponente schwankten in diesem Gebiet im Einklang mit derjenigen der Autotrophen (Abb. 52).

Für das Netzzooplankton liegen keine quantitativen Daten vor. Eine qualitative Sichtung des Materials deutet jedoch auf einen geringen, von Copepoden dominierten Bestand an Metazoen hin. Bei den größeren Zooplanktern waren Salpen (Salpa fusiformis) vorhanden; Euphausiaceen oder andere große Zooplankter wurden hingegen nur in geringen Mengen gefangen.

Gebiet II südlich der Porcupine Bank

Die hydrographische Situation war hier bezüglich Oberflächentemperatur und Salzgehaltsverteilung identisch mit dem Gebiet I; die Durchmischungstiefe hingegen war durch eine flachere Temperatursprungschicht (ca. 50m) geringer. In den oberen 50m der Wassersäule war die Nährsalzabnahme weiter fortgeschritten (Abb. 55): Nitrat und Phosphat standen mit Konzentrationen um $6 \mu\text{M NO}_3 \text{ l}^{-1}$, bzw. $0,2 \mu\text{M PO}_4 \text{ l}^{-1}$ noch in Mengen zur Verfügung, die die Primärproduktion nicht limitieren. Die Silikatkonzentrationen hingegen lagen mit Werten kleiner als $0,5 \mu\text{M l}^{-1}$ in einem Bereich, in dem für zahlreiche Diatomeen eine Beeinträchtigung des Wachstums zu erwarten ist (Paasche, 1980).

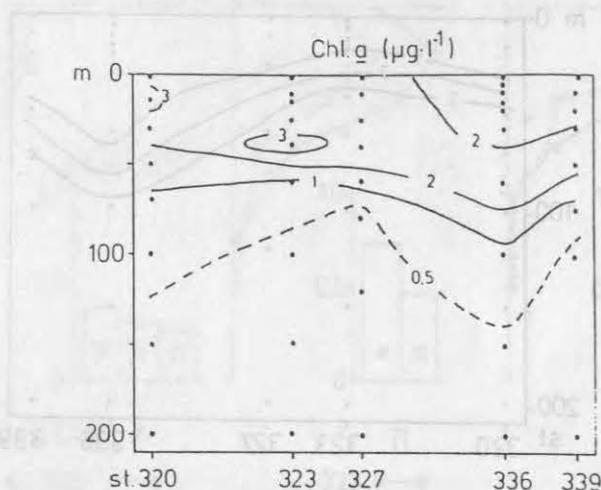


Abb. 56 : Isoplethen für Chlorophyll a (Chl.a) im Gebiet II westlich von Irland.

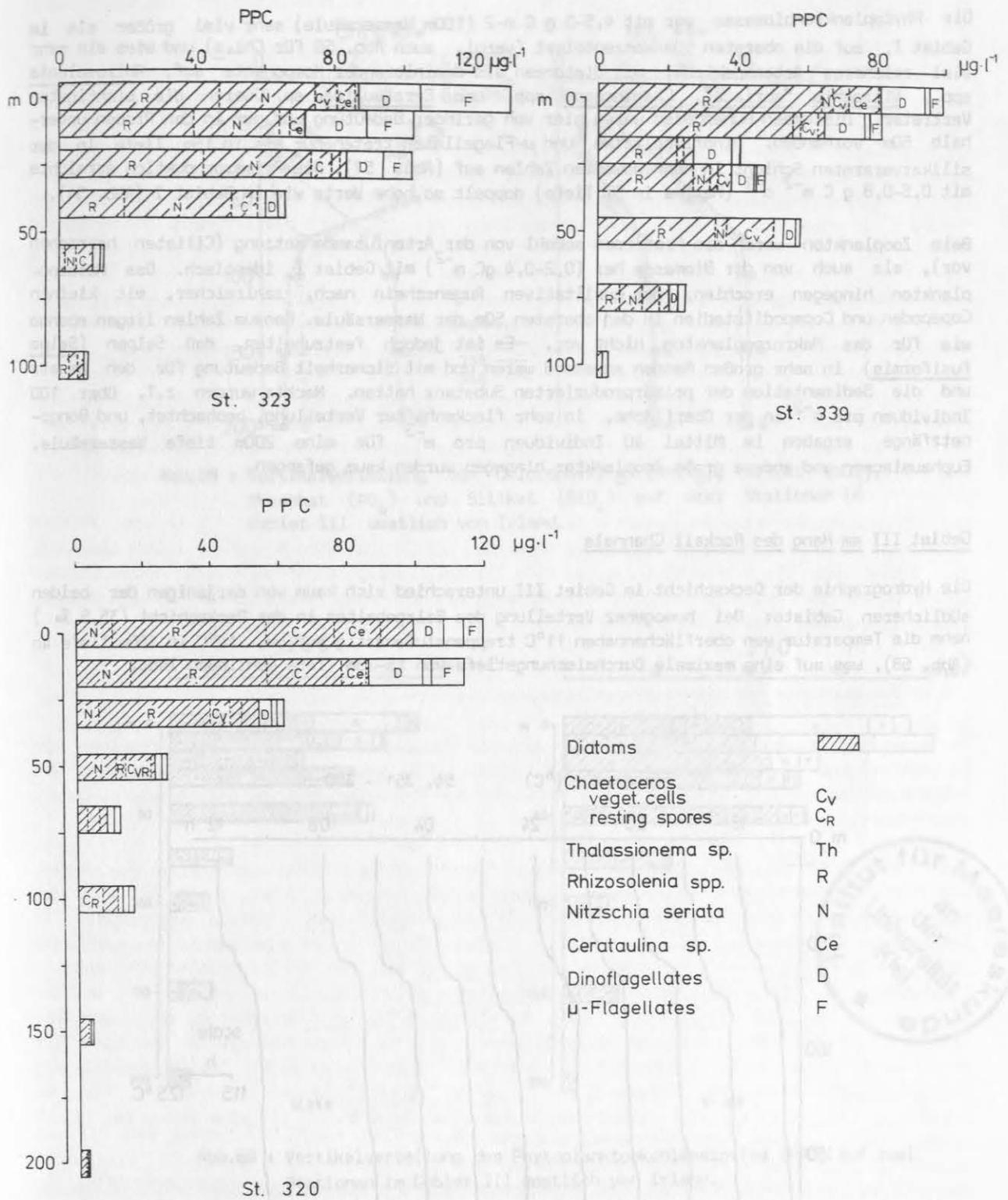


Abb.57 : Vertikalverteilung des Phytoplanktonkohlenstoffes (PPC) auf drei Stationen im Gebiet II westlich von Irland.

Die Phytoplanktonbiomasse war mit 4,5-5 g C m⁻² (100m Wassersäule) sehr viel größer als im Gebiet I, auf die obersten 50m konzentriert (vergl. auch Abb. 56 für Chl.a) und wies ein sehr viel reicheres Artenspektrum, mit Diatomeen als dominierender Komponente auf. Rhizosolenia spp., Nitzschia "seriata", Chaetoceros spp. und Cerataulina sp. waren die wichtigsten Vertreter. Diatomeen-Ruhesporen waren hier von geringer Bedeutung und nur in den Proben unterhalb 50m vorhanden. Dinoflagellaten und μ -Flagellaten traten nur bis in 15m Tiefe in der silikatverarmten Schicht in nennenswerten Zahlen auf (Abb. 57). Die Primärproduktion erreichte mit 0,5-0,8 g C m⁻² d⁻¹ (Maxima in 5m Tiefe) doppelt so hohe Werte wie im Gebiet I (Abb. 54).

Beim Zooplankton waren die Protozoen sowohl von der Artenzusammensetzung (Ciliaten herrschen vor), als auch von der Biomasse her (0,2-0,4 gC m⁻²) mit Gebiet I identisch. Das Metazooplankton hingegen erschien, dem qualitativen Augenschein nach, zahlreicher, mit kleinen Copepoden und Copepoditstadien in den obersten 50m der Wassersäule. Genaue Zahlen liegen ebenso wie für das Makrozooplankton nicht vor. Es ist jedoch festzuhalten, daß Salpen (Salpa fusiformis) in sehr großen Mengen anwesend waren und mit Sicherheit Bedeutung für den Umsatz und die Sedimentation der primärproduzierten Substanz hatten. Nachts wurden z.T. über 100 Individuen pro m⁻² an der Oberfläche, in sehr fleckenhafter Verteilung, beobachtet, und Bongo-netzfänge ergaben im Mittel 40 Individuen pro m⁻³ für eine 200m tiefe Wassersäule. Euphausiaceen und andere große Zooplankter hingegen wurden kaum gefangen.

Gebiet III am Hang des Rockall Channels

Die Hydrographie der Deckschicht im Gebiet III unterschied sich kaum von derjenigen der beiden südlicheren Gebiete: Bei homogener Verteilung des Salzgehaltes in der Deckschicht (35,5 ‰) nahm die Temperatur von oberflächennahen 11°C treppenstufenartig auf ca. 10°C in 100m Tiefe ab (Abb. 58), was auf eine maximale Durchmischungstiefe von 15-25m Tiefe schließen läßt.

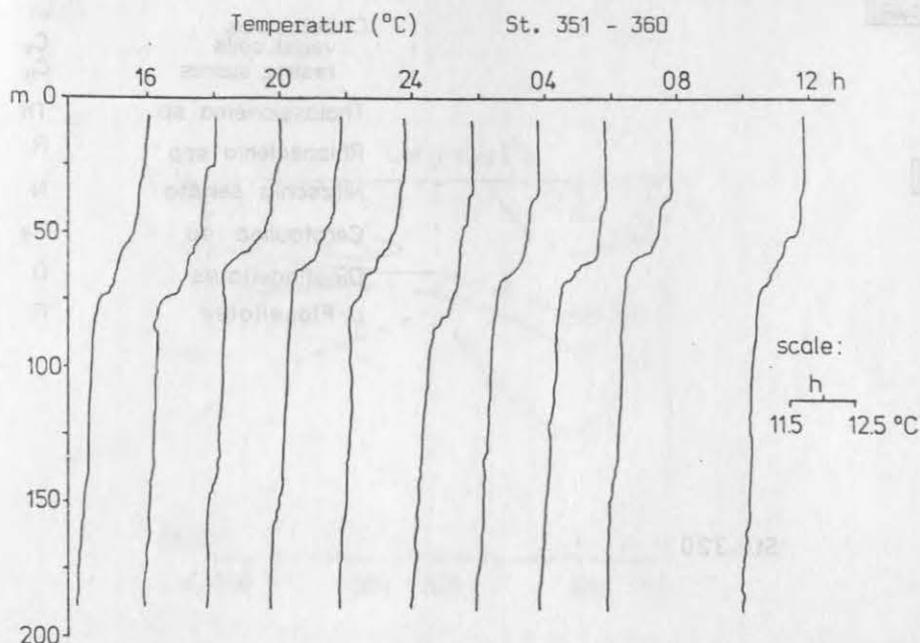


Abb.58 : Kurzzeitreihe der vertikalen Temperaturverteilung im Gebiet III westlich von Irland.

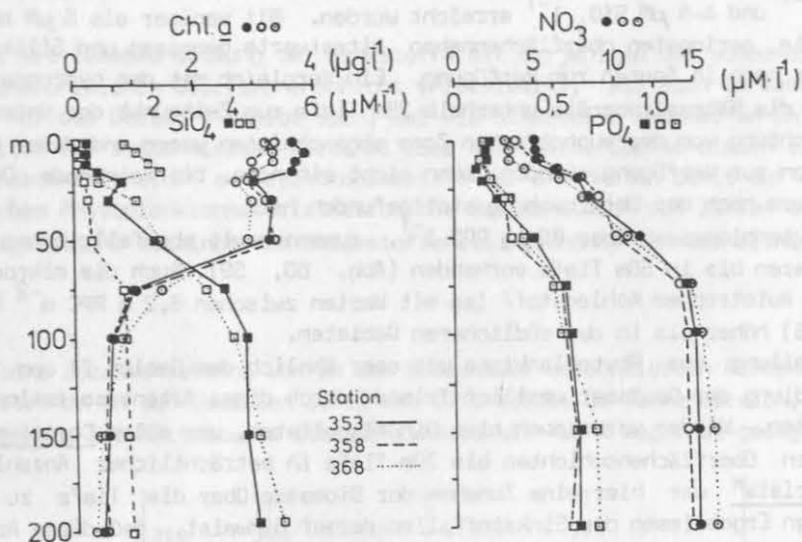


Abb.59 : Vertikalverteilung von Chlorophyll a (Chl.a), Nitrat (NO₃), Phosphat (PO₄) und Silikat (SiO₄) auf drei Stationen im Gebiet III westlich von Irland.

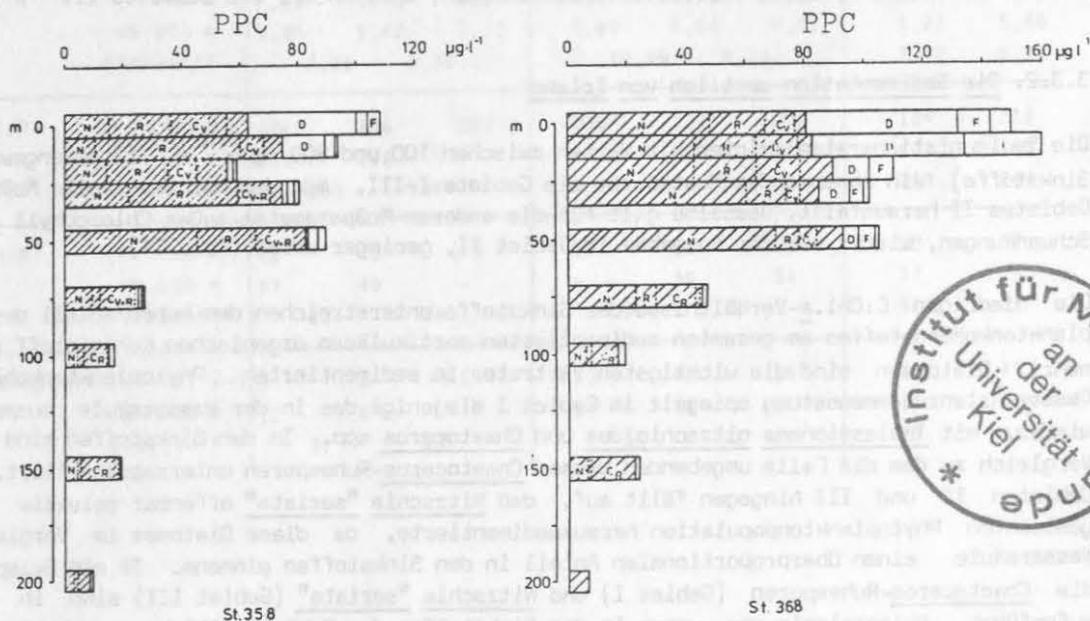


Abb.60 : Vertikalverteilung des Phytoplanktonkohlenstoffes (PPC) auf zwei Stationen im Gebiet III westlich von Irland.

Diatomeen (schraffiert), *Chaetoceros* spp. vegetative Zellen (C_V) und -Ruhesporen (C_R), *Rhizosolenia* sp. (R), *Thalassionema nitzschioides* (T), *Nitzschia "seriata"* (N), µ-Flagellaten (F), Dinoflagellaten (D).



Die Nährsalzprofile (Abb. 59) zeigen auch für dieses Gebiet, daß Wasserschichten bis in 75m Tiefe Nährsalze verloren haben, da erst hier die jeweiligen Maximalwerte von ca. $15 \mu\text{M NO}_3 \text{ l}^{-1}$, $0,5 \mu\text{M PO}_4 \text{ l}^{-1}$ und $4-5 \mu\text{M SiO}_4 \text{ l}^{-1}$ erreicht wurden. Mit weniger als $5 \mu\text{M NO}_3 \text{ l}^{-1}$ wurden im Gebiet III die geringsten oberflächennahen Nitratwerte gemessen und Silikat stand bis auf Station 368 nur noch in Spuren zur Verfügung. Ein Vergleich mit den hydrographischen Profilen erhellt, daß die Nährsalzvorräte unterhalb 25m Tiefe zum Zeitpunkt der Untersuchung durch die Temperaturschichtung von der euphotischen Zone abgeschnitten waren und daher nicht mehr für die Primärproduktion zur Verfügung standen, wenn nicht ein neue, tiefreichende Durchmischung, z.B. durch einen Sturm nach der Untersuchung stattgefunden hat.

Hohe Phytoplanktonbiomassen über $80 \mu\text{g PPC l}^{-1}$, zusammen mit ebenfalls hohen Chl.a-Werten von $4-5 \mu\text{g l}^{-1}$, waren bis in 50m Tiefe vorhanden (Abb. 60, 59). Auch die mikroskopisch bestimmte Gesamtmenge an autotrophen Kohlenstoff lag mit Werten zwischen $6,2 \text{ g PPC m}^{-2}$ (St.158) und $8,9 \text{ g PPC m}^{-2}$ (St.168) höher als in den südlicheren Gebieten.

Die Artenverteilung des Phytoplanktons war sehr ähnlich dem Gebiet II und läßt eine großflächige Besiedlung der Gewässer westlich Irlands durch diese Artenassoziation im untersuchten Frühjahr vermuten. Wieder waren auch hier Dinoflagellaten, vor allem Ceratium lineatum, in den silikatverarmten Oberflächenschichten bis 20m Tiefe in beträchtlicher Anzahl vorhanden. Bei Nitzschia "seriata" war hier eine Zunahme der Biomasse über die Tiefe zu beobachten, die zusammen mit den Ergebnissen der Sinkstoffallen darauf hinweist, daß diese Art im Begriff war, selektiv zu sedimentieren. Die Primärproduktionsraten lagen, auch im Vertikalverteilungsmuster mit Gebiet II vergleichbar, wieder um $0,5 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Abb. 54).

Die Protozooplanktonbiomassen waren mit $0,7 - 0,8 \text{ gC m}^{-2}$ zwar höher als in den anderen Gebieten, bleibt aber auch hier deutlich unterhalb der Phytoplanktonbiomasse. Salpen waren mit ca. 6 Individuen pro m^3 (im Mittel einer 450m tiefen Wassersäule) in geringeren Mengen vorhanden. Euphausiaceen wurden in noch geringerer Menge als in Gebiet II angetroffen und die Copepodenbiomasse scheint, dem qualitativen Anschein nach, ähnlich der des Gebietes II.

3.3.2. Die Sedimentation westlich von Irland

Die Sedimentationsraten zeigten mit Werten zwischen 100 und $800 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Trockengewicht der Sinkstoffe) ein abnehmendes Muster für die Gebiete I-III, aus dem nur der zweite Meßwert des Gebietes II herausfällt. Dasselbe gilt für die anderen Meßparameter außer Chlorophyll a, wo die Schwankungen, wieder mit der Ausnahme im Gebiet II, geringer waren (Abb. 61).

Die niedrigen C:Chl.a-Verhältnisse der Sinkstoffe unterstreichen den hohen Anteil des Phytoplanktonkohlenstoffes am gesamten sedimentierten partikulären organischen Kohlenstoff (30% oder mehr). Diatomeen sind die wichtigsten Vertreter im sedimentierten Phytoplanktonkohlenstoff. Dessen Artenzusammensetzung spiegelt im Gebiet I diejenige des in der Wassersäule suspendierten wieder, mit Thalassionema nitzschioides und Chaetoceros spp. In den Sinkstoffen sind dabei im Vergleich zu dem die Falle umgebenden Wasser Chaetoceros-Ruhesporen unterrepräsentiert. Bei den Gebieten II und III hingegen fällt auf, daß Nitzschia "seriata" offenbar selektiv aus der gemischten Phytoplanktonpopulation heras sedimentierte, da diese Diatomee im Vergleich zur Wassersäule einen überproportionalen Anteil in den Sinkstoffen einnahm. Je ein Beispiel für die Chaetoceros-Ruhesporen (Gebiet I) und Nitzschia "seriata" (Gebiet III) sind in Abb. 62 aufgeführt. Rhizosolenia spp. waren in den Sinkstoffen des Gebietes III kaum vorhanden, obwohl zahlreich in der Wassersäule vertreten.

Das sedimentierte Kotmaterial stammte in allen Gebieten von Salpen; Exkrememente von Copepoden und Euphausiaceen waren nicht von Bedeutung. Die größten Kotmengen wurden im Gebiet I gefangen und nicht im Gebiet II, wo der größte Salpenbestand in der Wassersäule angetroffen wurde. Wieder ist die Bestimmung des Kohlenstoffgehaltes der Kotballen aus oben genannten Gründen unsicher, eine Überschätzung ist wahrscheinlich. Im Gegensatz zu den Euphausiaceenkotschnüren waren im Salpenkot, der locker gepackt und nicht mit einer Membran umhüllt ist, intakte Phytoplanktonzellen in großer Zahl enthalten, die bei der Behandlung der Sinkstoffe u.U. in unterschiedlichen Mengen freigesetzt wurden. Es ist daher kaum möglich, genau zwischen in Kotballen transportierten und individuell oder in Aggregaten sedimentierten Phytoplanktern in den

Sinkstoffen zu unterscheiden.

Tab.8 vergleicht die Zusammensetzung der Sinkstoffe mit derjenigen der suspendierten Partikel sowohl in der planktonreichen Oberflächenschicht (Mittelwert), als auch im Wasser unmittelbar nahe der Falle. Für das Gebiet I ergibt sich, daß die Sinkstoffe reicher an Chl._a und Phosphor waren, als im Mittel die suspendierten Partikel über der Falle. Ebenso wiesen sie einen höheren Anteil Phytoplanktonkohlenstoff am Gesamtkohlenstoff auf und deuten damit auf einen selektiven Verlust von frischem Phytoplanktonmaterial durch die Sedimentation von Zellen und Salpenkotballen, mit allerdings leicht verringertem Stickstoffanteil (erhöhte C:N-Verhältnisse).

Tab. 8: Biochemische Zusammensetzung von in der Wassersäule suspendierten Partikeln (WS) und Sinkstoffen in den Gebieten I, II und III. (Zeile 3: Tiefenbereich, der für die Berechnung der Mittelwerte für die Wassersäule =WS \bar{x} zugrunde gelegt wurde).

Gebiet St.Nr.	I			II			III		
	293	304	315	320	323	339	358	368	
Bereich (m) des WS \bar{x}	0 - 100			0-50	0-40	0-50	0-50		
C:Chl. _a	WS \bar{x}	255	254	282	95	79	140	96	92
	WS 100 m	334	714	111	286	265	275	132	96
	Sinkstoff	107	94		77	35		139	75
C:N	WS \bar{x}	7,24	5,48	6,08	6,07	5,53	6,12	6,08	5,93
	WS 100 m	6,35	5,42	5,22	5,99	5,64	6,21	5,22	5,48
	Sinkstoff	7,86	7,36		10,59	9,13		7,42	6,94
C:P	WS \bar{x}	374	246	262	236	181	204	184	218
	WS 100 m	613	268	-	-	221	214	402	199
	Sinkstoff	183	136		544	378		369	244
N:P	WS \bar{x}	52	45	43	39	33	33	30	37
	WS 100 m	97	49	-	-	39	34	77	36
	Sinkstoff	23	18		51	41		50	35
PPC%v.POC	WS \bar{x}	8	6	7	33	43	24	28	45
	WS 100 m	12	6	14	17	11	5	17	27
	Sinkstoff	37	28		34	46		27	35

In den Gebieten II und III befanden sich die Sinkstofffallen in 100m Tiefe deutlich unterhalb der Schicht hoher autotropher Biomassen und sammelten dennoch auch dort überwiegend Material hohen Chlorophyllgehaltes, das aus eben dieser Zone stammen muß, aber einen geringeren Phosphorgehalt hatte. Der prozentuale Anteil des Phytoplanktonkohlenstoffes am Gesamtkohlenstoff der Sinkstoffe war gleich hoch wie in der produktiven Oberflächenschicht und belegt die Sedimentation von Material aus dieser Schicht, da er deutlich vom Wasser in Fallentiefe abweicht.

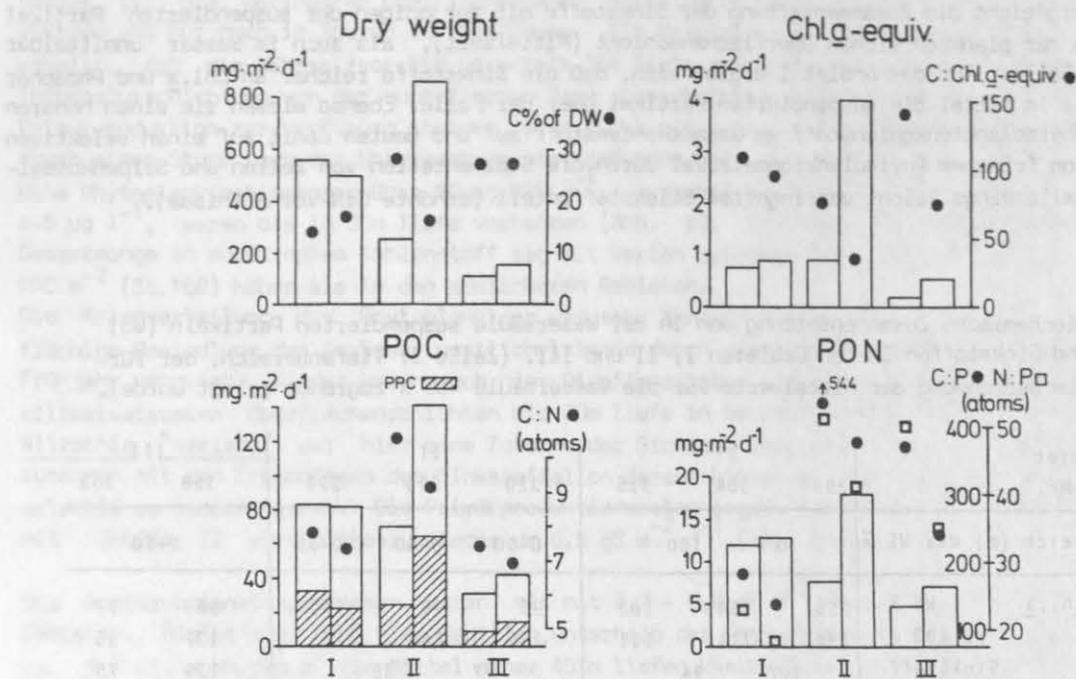


Abb.61 : Sedimentationsraten und Zusammensetzung der Sinkstoffe für die Gebiete I,II und III westlich Irland, gemessen mit treibenden Sinkstofffallen in 100m Tiefe.

Histogramme : Trockengewicht der Sinkstoffe (Dry weight),
 Chlorophyll a-Äquivalente (Chl.a-equiv.),
 partikulärer organischer Kohlenstoff (POC),
 partikulärer organischer Stickstoff (PON),
 Phytoplanktonkohlenstoff (PPC, schraffiert)

Punkte : Kohlenstoffanteil am Trockengewicht (C % of DW),
 Verhältnis von POC : Chlorophyll a-Äquivalenten
 (C : Chl.a-equiv.), POC : PON (C:N), POC : PP (C:P),
 PON : part. Phosphor (N : P).

3.3.3. Diskussion der Untersuchungen in den Gewässern vor Irland

Die Gewässer westlich Irlands sind für eine große Durchmischungstiefe während des Winters bekannt, die im Rockall Channel regelmäßig 600m Tiefe erreicht (Ellett and Martin, 1973) und in deren Verlauf Nährsalze in der produktiven Oberflächenschicht angereichert werden. In diesem Seegebiet findet die Frühjahrsblüte in der Zeit vom späten April bis Mai statt, wie aus langjährigen Einsätzen des Planktonrecorders ersichtlich ist (Colebrook and Robinson, 1965; Robinson, 1970), und wird durch die einstrahlungsbedingte Stabilisierung der Wassersäule aufgelöst. Ellett und Martin (1973) geben als Nährsalzkonzentrationen, die vor der Frühjahrsblüte im Oberflächenwasser des Rockall Channels zu messen sind, Werte um $15 \mu\text{M NO}_3 \text{ l}^{-1}$, $0,5 \mu\text{M PO}_4 \text{ l}^{-1}$ und $6 \mu\text{M SiO}_4 \text{ l}^{-1}$ an, die im Verlauf der Blüte an der Oberfläche auf weniger als $1 \mu\text{M NO}_3 \text{ l}^{-1}$, $0,2 \mu\text{M PO}_4 \text{ l}^{-1}$ und $0,5 \mu\text{M SiO}_4 \text{ l}^{-1}$ reduziert werden. Die in dieser Untersuchung gemessenen Nährsalzkonzentrationen fügen sich, auch in ihrer Verteilung, die ab 100m Tiefe die winterlichen Ausgangskonzentrationen zeigen, in dieses Bild ein, wengleich die Silikatgehalte in allen Gebieten stärker als die der anderen Nährsalze abgenommen hatten.

Die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons in den Gebieten II und III weist eine große Übereinstimmung mit den Angaben von Robinson (1965) für das im langjährigen Mittel dort anzutreffende Frühjahrsplankton auf. So sind Thalassionema nitzschioides und Nitzschia "seriata" regelmäßig während der Frühjahrsblüte anzutreffen, letztere meist in rein ozeanischem Wasser jenseits der Schelfkante. Auch Rhizosolenia alata kommt häufig vor, hat jedoch ihr Maximum später im Jahr. Dasselbe gilt für Ceratium lineatum, das im Untersuchungsgebiet in der silikatverarmten Oberflächenschicht zahlreich anwesend war.

Aus der starken Silikatverarmung der Oberflächenschichten besonders im Gebiet II und III, bei zwar herabgesetzten, aber noch reichlich vorhandenen Mengen der anderen Nährsalze, muß geschlossen werden, daß die Diatomeenblüte vor Irland sehr viel stärker als vor der norwegischen Küste durch Silikat limitiert wird und sich zum Zeitpunkt der Untersuchung in einem späten Stadium der Entwicklung befand. Eine Verminderung des Diatomeenwachstums durch die geringen Silikatgehalte teils unter $0,5 \mu\text{M l}^{-1}$ erscheint sehr wohl möglich, wenn man die von Paasche (1980) zusammengestellten Werte für die Halbsättigungskonstante (K_s) von Diatomeen für die Silikataufnahme berücksichtigt, die oft über den hier in situ gemessenen Konzentrationen liegen. Einen weiteren Beleg für den Einfluß von Silikatmangel, bei ausreichender Versorgung mit anderen Nährsalzen, auf das Verhalten von Diatomeen liefern Bienfang et al. (1982). Sie stellten bei vier Diatomeenarten eine deutliche Erhöhung der Sinkgeschwindigkeit speziell bei Mangel an Silikat fest und erhöhte Sinkgeschwindigkeiten werden bei Diatomeen generell zum Ende von Blüten beobachtet (Lännergren, 1979; Eppley et al., 1967; Smayda, 1970). Die Hypothese, daß sich die Diatomeen bereits in einem späten Stadium der Blütenentwicklung befanden, wird im Gebiet III durch das zahlreiche Vorkommen von Ceratium lineatum unterstützt, das ein typischer Vertreter des Phytoplanktons in der Zeit nach der Frühjahrsblüte ist und nur im am stärksten silikatverarmten Oberflächenwasser vorkam. Auch die im Vergleich zum nordnorwegischen Schelf große Biomasse von Ciliaten besonders im Gebiet III deutet in diese Richtung, wenn eine Zunahme der Protozooplanktonbiomasse zum Ende und kurz nach der Frühjahrsblüte, wie in der Kieler Bucht zu beobachten (Smetacek, 1981; Stegmann und Peinert, 1984), ein generelles Phänomen ist.

Auch die Ergebnisse einer, nach derselben Art wie für den norwegischen Schelf und die offene Ostsee im Frühjahr durchgeführten Nährsalzbilanz auf Stickstoffbasis deutet auf ein spätes Stadium der Frühjahrsblüte, da die Wassersäulen in allen Gebieten seit Beginn der Vegetationsperiode bereits starke Stickstoffverluste erfahren haben. Diese setzen eine entsprechende vorherige Primärproduktion, d.h. eine Umwandlung der gelösten Nährsalze in partikuläre Biomasse voraus, wenn die Verluste über die Sedimentation zu erklären sind, wofür alle Anzeichen, wie in Kap. 3.1.3. erläutert, sprechen. Die Nährsalz- und partikulären org. Stickstoffmengen in der Wassersäule vor der Frühjahrsblüte wurden, wie bei den anderen Bilanzrechnungen dieser Art, unter Zuhilfenahme der Werte unterhalb der Tiefe, bis in welche Nährsalze bereits verbraucht worden waren, rekonstruiert. Für Nitrat wurden so $15 \mu\text{M l}^{-1}$ und als Wert für die partikuläre org. Stickstofffracht (PON) im Winter wurden $1,4 \mu\text{M l}^{-1}$ angenommen. Mangels quantitativer Daten

für den Metazooplankton-Stickstoff, der im PON nicht enthalten ist und wegen seines immer geringen Anteils am gesamten Stickstoffgehalt der Wassersäule im Frühjahr (meist unter $0,2 \mu\text{M l}^{-1}$) wurde diese Fraktion hier nicht berücksichtigt. Nach dem in Kap. 3.1.3. beschriebenen Verfahren errechnen sich mit den aktuell gemessenen Nitrat- und PON-Konzentrationen dann die in Tab. 9 angegebenen mittleren prozentualen Stickstoffverluste für die drei Gebiete und die darauf basierenden hypothetischen Sedimentationsverluste seit Beginn der Wachstumsperiode.

Tab. 9 : Mittlere prozentuale Stickstoffverluste (V%) der Wassersäulen (100m) in den Gebieten I, II und III westlich Irlands, hypothetische Sedimentation an Kohlenstoff (gC m^{-2}) seit Beginn der Vegetationsperiode, jeweils mit Standardabweichung der Mittelwerte angegeben; Anzahl der Meßpunkte (n).

Gebiet	I	II	III
V%	20 ± 5	29 ± 7	19 ± 3
Sed. C (g m^{-2})	26 ± 7	38 ± 9	25 ± 3
n	7	5	3

In allen Gebieten waren die für einzelne Wassertiefen errechneten Verlustprozente mit 40%-50% an der Oberfläche am größten und Werte kleiner als 10% Verlust an Stickstoff waren ab 75m-100m Tiefe zu finden. Wie bei den Berechnungen für die Frühjahrssituation auf dem norwegischen Schelf, so treten auch hier die im Rahmen dieser Arbeit nicht zu klärenden Widersprüche zwischen den aktuell gemessenen und aufgrund der Nährsalzbilanz zu postulierenden Sedimentationsraten auf. Sie sind hier deshalb auch offensichtlich, weil die Diatomeenblüte wegen des Silikatmangels kurz vor ihrem Ende stehen muß und höhere Sedimentationsraten in den Gebieten II und III mit hoher Phytoplanktonbiomasse daher zu erwarten gewesen wären. Die Sinkstoffalleneinsätze ergaben für dieses Seegebiet zwar höhere tägliche Kohlenstoffverluste durch Sedimentation als für den norwegischen Schelf; diese lagen jedoch immer noch um eine Größenordnung unterhalb der Werte von $1-3 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, welche zur Erklärung eines Verlustes von $20-40 \text{ gC m}^{-2}$ seit Blütenbeginn nötig wären. Derartig hohe Sedimentationsraten müßten sich ergeben, wenn der Blütenbeginn, im Einklang mit den langjährigen Messungen von Colebrook und Robinson (1965), nicht länger als einen Monat zurückläge und eine bedeutende Sedimentation erst in der zweiten Hälfte der Blüte stattfinden würden.

Eine massive und kurzfristige Sedimentation von Phytodetritus und Phytoplanktonzellen zum Meeresboden der Porcupine Seabight wiesen Billett et al. (1983) und Lampitt (in press.) für mehrere Jahre mit dort aufgestellten Tiefseekameras nach. Die Autoren postulieren dabei Sinkgeschwindigkeiten von $100-150 \text{ m d}^{-1}$ für die in Tiefen bis zu 4000m angetroffene sedimentierte Substanz, die nur über eine Aggregatbildung zu erklären ist. Für individuelle Zellen werden in Laborversuchen generell nur Geschwindigkeiten unter 10 m d^{-1} gemessen (Smayda, 1970), wengleich v. Bodungen et al. (1981) für eine in nur kurzen Zellketten sedimentierende Blüte von Skeletonema costatum Sinkgeschwindigkeiten von 50m pro Tag errechnen. Lampitt (pers. Mitt.) wies auch im Frühjahr 1984 für das Gebiet der Porcupine Seabight nach, daß Bestandteile der Frühjahrsblüte den Meeresboden in 4500m und 2000m erreichten. Aus dem Pelagial stammende Sinkstoffe waren hier am 25.5.1984 in 2000m Tiefe am Meeresboden in großer Menge akkumuliert. Eine Abnahme der Bodenbedeckung mit dieser flockigen Substanz war danach bis Anfang Juni zu verzeichnen, die auf die Aktivität des Benthos zurückgeführt wird. Eindeutiger Beleg für die Herkunft dieser Sinkstoffe aus dem Pelagial ist die Übereinstimmung der enthaltenen Phytoplanktonarten mit denen, die bei dieser Untersuchung in den Gebieten II und III angetroffen wurden (Thalassionema nitzschioides und Nitzschia "seriata"). Auch am Hang des Rockall Channels

wurde nach dem 13.5.1984 Material am Meeresboden angetroffen, das aus der Frühjahrsblüte des Gebietes stammte (Rice, pers. Mitt.). Es ist somit qualitativ belegt, daß die Sedimentation der Frühjahrsblüte stattfindet und den Meeresboden auch in größerer Tiefe außerhalb des Schelfes erreichen kann. Daraus ist abzuleiten, daß das Benthos auch in dieser Tiefe durch die kurzfristige und große Zufuhr von Nahrung aus der sedimentierten Frühjahrsblüte von der Saisonalität des pelagischen Systems beinflußt wird.

Eine quantitative Beziehung zwischen den Beobachtungen von Lampitt für das Frühjahr 1984 und den hier vorgestellten Untersuchungen kann jedoch nicht hergestellt werden, da das sedimentierte Material mit großer Wahrscheinlichkeit bodennah horizontal transportiert wurde und dabei eine lokale Akkumulation nicht auszuschließen ist. Wie auch auf dem norwegischen Schelf wären Messungen mit in verschiedenen Tiefen verankerten Sinkstofffallen über den gesamten Zeitraum der Blüte nötig gewesen, um die ungelösten Probleme der Nährsalzbilanz mit ihren hohen zu postulierenden Sedimentationsraten zu klären und auch den Weg der sedimentierten Substanz nach dem Verlassen der Deckschicht weiter zu verfolgen.

Neben der großräumig einheitlicheren Hydrographie der Deckschicht ist ein wesentlicher Unterschied zwischen dem norwegischen Schelf und den Gewässern westlich von Irland die offensichtliche Limitierung der in der Frühjahrsblüte aufgebauten Biomasse durch Silikat. Während die Silikatabnahme in der euphotischen Zone des norwegischen Schelfes parallel zu der von Nitrat und Phosphat verlief, waren hier, in der silikatverarmten Oberflächenschicht, noch größere Mengen der beiden anderen Nährsalze vorhanden. Ausgehend von einem $\text{NO}_3:\text{SiO}_4$ -Verhältnis von ca. 3:1 (Atome) im Winter, war das Verhältnis an der Oberfläche aller drei Gebiete hier meist auf Werte höher als 10:1 gestiegen. Es muß angenommen werden, daß eine Silikatlimitierung der Frühjahrsblüte bedeutsam ist sowohl für die saisonale Sukzession des Phytoplanktons, als auch für das saisonale Muster in der Sedimentation aus dem pelagischen System. Bei einer Beendigung der Frühjahrsblüte durch Silikatmangel stehen den danach wachsenden -und nicht auf Silikat angewiesenen- Phytoplanktern des Sommers (Dinoflagellaten) sehr viel größere aus dem Winter stammende NO_3 - und PO_4 -Mengen zur Verfügung. Dies wird bedingt durch eine geringere maximal mögliche Diatomeenbiomasse, die hier, bei gleicher Nitratkonzentration wie auf dem norwegischen Schelf, produziert werden kann. Entsprechend geringer kann dann ebenfalls nur die maximale Sedimentation an frisch produzierter Biomasse und Phytodetritus während und zum Ende der Diatomeenblüte ausfallen.

Das weitere Schicksal der über die Frühjahrsblüte hinaus in der Wassersäule vorhandenen Nitrat- und Phosphatmengen hängt entscheidend von den Wachstumscharakteristika der in der Sukzession auf die Diatomeen folgenden Phytoplankter ab und der Fähigkeit der in dieser Zeit an Biomasse zunehmenden Copepoden, den pelagischen Stoffkreislauf zu schließen. Zwei Möglichkeiten sind als Extrema denkbar: Zum einen könnte das pelagische System diese Nährsalze durch erhöhte Umsatzraten oder in Form erhöhter autotropher und heterotropher Biomassen in der Wassersäule halten, d.h. die gesamte Menge an Stickstoff und Phosphor wäre in der Zeit nach der Frühjahrsblüte, bei geschlossenem Stoffkreislauf, höher als in Gebieten, in denen die Frühjahrsblüte nicht durch Silikat limitiert wird (gleich hohe NO_3 - und PO_4 -Konzentrationen vorausgesetzt). Oder aber die nach der Blüte noch vorhandenen Nährsalzmengen würden ebenfalls als partikuläre Stickstoff- und Phosphormengen sedimentieren, allerdings nach der Diatomeenfrühjahrsblüte und dann ohne einen entsprechenden Silikatverlust der Wassersäule, da Diatomeen dann als Primärproduzenten von Dinoflagellaten und auch Coccolithophoriden abgelöst werden. Über die Geschwindigkeit, mit der z.B. die Dinoflagellaten in den Gebieten II und III die NO_3 - und PO_4 -Mengen im silikatverarmten Oberflächenwasser in Biomasse umsetzen, ist nichts bekannt. Vor allem ist nicht abzuschätzen, wie schnell im Verhältnis dazu der Freßdruck der in dieser Zeit wachsenden Copepodenpopulationen zunimmt. Die Frage nach dem weiteren Verbleib der von der Diatomeenblüte nicht verwerteten Nährsalze ist daher hier nicht zu klären.

Der Vergleich der Artenzusammensetzung der Diatomeen in den Sinkstoffen und in der Wassersäule über den Sinkstoffallen gab Hinweise auf ein unterschiedliches Sinkverhalten bei den Diatomeen. Die Tiefenverteilung der (geringen) Phytoplanktonbiomasse im Gebiet I ist entweder

das Resultat einer Vermischung in einer früheren Phase der Blütenentwicklung, oder aber die Zellen sind die tiefen Wasserschichten unterhalb der euphotischen Zone sedimentiert. In beiden Fällen ist es denkbar, daß die durch die Temperaturschichtung von der euphotischen Zone abgeschnittenen Zellen im Fall von Chaetoceros spp. mit der Bildung von Ruhesporen auf den kontinuierlichen Lichtmangel in nährsalzreicher Umgebung reagierten. Ähnliches vermuten v. Bodungen et al. (1985) für eine Diatomeenpopulation in der Antarktis. Mit zunehmender Tiefe war ein zunehmender Teil der Chaetoceros-Ruhesporen ohne die Schalen der sie ursprünglich umgebenden vegetativen Zellen anzutreffen, was über die Verringerung der Größe zu einer Verringerung der Sinkgeschwindigkeit geführt haben muß. Zusammen mit der Tatsache, daß die Ruhesporen in den Sinkstoffen dieses Gebietes stark unterrepräsentiert waren, d.h. eine geringere Sinkgeschwindigkeit als die anderen Phytoplankter hatten, ist dies ein Beleg dafür, daß es sich um "Schwebesporen" einer oder mehrerer ozeanischer Chaetocerosart(en) im Sinne von Karsten (1905) handelt. Im Gebiet III hingegen war eine selektive Sedimentation speziell von Nitzschia "seriata" zu beobachten, wofür sowohl die Tiefenverteilung, als auch der überproportional hohe Anteil dieser Art in den Sinkstoffen spricht. Die Unterscheidung ozeanischer und neritischer Blütendiatomeen durch ihre unterschiedliche Positionierung von Ruhestadien oder Ruhesporen im Pelagial oder auf dem Meeresboden (Karsten, 1906) ist für eine Betrachtung der Sedimentation aus einem pelagischen Blütensystem ohne Bedeutung: Beide Formen entziehen dem pelagischen System essentielle Elemente, wenn sie sedimentieren. Für das Benthos hingegen ist diese Unterscheidung sehr wohl wichtig, da bevorzugt neritische Blütendiatomeen bei der Sedimentation den Meeresboden erreichen und als Nahrung zur Verfügung stehen.

Der Einfluß von Salpen auf die Sedimentation der Frühjahrsblüte ist vermutlich ähnlich, aber nicht identisch wie der von schwarmbildenden Euphausiaceen. Beide entziehen -im Gegensatz zu Copepoden, deren Kotballen auch in diesem Seegebiet kaum zur Sedimentation beitragen- dem Pelagial essentielle Stoffe durch die Produktion schnell sinkenden Kotmaterials. Für Salpenkot sind sehr hohe Sinkgeschwindigkeiten bis zu 2000 m d^{-1} nachgewiesen worden (Madin, 1982). Die schwierige quantitative Erfassung von Salpenschwärmen und ihre Fähigkeit zu einer intensiven täglichen Vertikalwanderung stehen der genauen Abschätzung ihrer Bedeutung bei der Steuerung der Sedimentation von Partikeln aus dem Pelagial im Wege. Untersuchungen zur Kotballenproduktion und Mortalität in Salpenschwärmen (Wiebe et al., 1979) und Messungen der Kotballensedimentation mit treibenden Sinkstofffallen (Iseki, 1981) lassen jedoch den Schluß zu, daß diese pelagischen Tunikaten die Sedimentation lokal stark dominieren können und wegen ihrer effektiven Filtration auch bei niedriger Populationsdichte einen größeren Einfluß auf das Phytoplankton ausüben können als alle anderen Herbivoren zusammengenommen (Alldredge, 1984).

Während eine intensive Vertikalwanderung für Salpen bis in große Tiefen bekannt ist (Wiebe et al., 1979), unterscheiden sie sich von Euphausiaceenschwärmen dadurch, daß sie keine größeren horizontalen Wanderungen vornehmen können. Die Wahrscheinlichkeit, daß Salpen sich über längere Zeit in einem Wasserkörper aufhalten, ist daher größer als für Euphausiaceen. Es ist denkbar, daß sie die Diatomeen im Frühjahr, selbst bei günstigen hydrographischen Voraussetzungen für das Wachstum, durch intensives, ständiges Grazing, das Euphausiaceenschwärme wegen ihrer horizontalen Wanderungen, nicht ausüben würden, am Aufbau einer hohen Biomasse hindern können. Bei großem Nahrungsangebot, in einem weiter fortgeschrittenen Blütenstadium mit hoher Biomasse, wäre ein weiterer Unterschied zu den Euphausiaceen der, daß viele gefressene Zellen, bei geringer Verdauungseffizienz intakt in den Kotballen verpackt, aus der produktiven Zone entfernt werden und in größerer Tiefe wieder freigesetzt werden könnten, wenn das locker gepackte Kotmaterial dort zerfällt. Im Rahmen einer Lebensstrategie ozeanischer Blütendiatomeen, die vermutlich eine Positionierung von Ruhesporen in der Wassersäule unterhalb der Deckschicht vorsieht, wäre es dann von Vorteil, zum Höhepunkt der Frühjahrsblüte von Salpen und nicht von Euphausiaceen gefressen zu werden.

4. Allgemeine Diskussion

Die Produktion, Modifikation und Sedimentation von Partikeln im Meer wird in hohem Maße von der physikalischen Energiezufuhr und der Wechselwirkung zwischen den Organismen bestimmt. Aus einer zeitlichen und räumlichen Kombination von Kausalketten aus diesen Prozessen ergeben sich typische, wiederkehrende Muster, die spezifische Organisationsformen des Stoffkreislaufes charakterisieren. Diese Muster können auf einer Raumskala z.B. im Nebeneinander von Auftriebssystemen und den Systemen in den geschichteten zentralozeanischen Wirbeln zu finden sein, sich aber genauso auf einer Zeitskala in einer saisonalen Sukzession verschiedener Systemtypen innerhalb eines Wasserkörpers ablösen.

Bei der Suche nach derartigen Unterscheidungsmerkmalen für pelagische marine Systeme kann zur Zeit nicht auf ein umfassendes theoretisches Gebäude zurückgegriffen werden. Es sind jedoch Ansätze vorhanden, die hier aufgegriffen werden sollen. So hat es sich als hilfreich erwiesen, pelagische Systeme unter Verwendung der Definitionen von Dugdale und Goering (1967) zu beschreiben. Die Primärproduktion läßt sich so anhand der Herkunft der nötigen Nährsalze unterscheiden. Blütensysteme basieren demnach auf "neuen" Nährsalzen, die nicht im System selbst regeneriert werden (Auftrieb, Akkumulation im Winter). In "Gleichgewichtssystemen" hingegen werden die Nährsalze im System selber aus der primärproduzierten organischen Substanz wieder regeneriert. Beide Systemtypen sind miteinander in Beziehung zu bringen, wenn man Margalefs (1978) Vorstellungen über die saisonale Sukzession von verschiedener Typen von Phytoplanktern bei sich ändernden physikalischen Rahmenbedingungen aufgreift. Demnach werden Diatomeen, die bei nährsalzreichen, turbulenten Bedingungen wachsen, in einer geschichteten Wassersäule und Nährsalzverarmung von Dinoflagellaten abgelöst. Eine Anwendung dieser Kategorien auf das Flachwassersystem der Kieler Bucht (Peinert et al., 1982; Smetacek et al. 1985) hat über die regionalen Eigenarten dieses Gewässers hinaus die prinzipiellen Unterschiede zwischen beiden Systemtypen auch in Bezug auf die Sedimentation von Partikeln hervorgehoben, wie sie verallgemeinert in Abb. 63 zusammengefaßt sind.

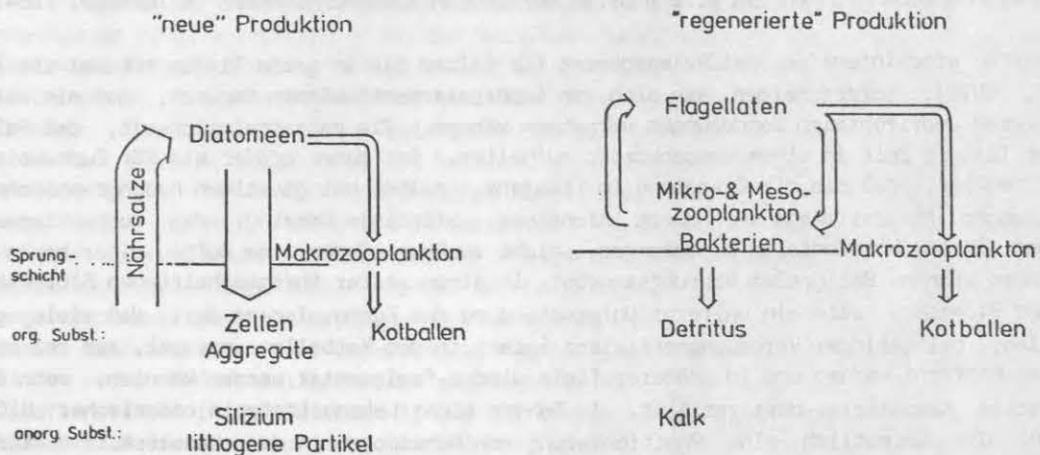


Abb.63 : Schematische Darstellung typischer Produktionsbedingungen im Blütensystem und Gleichgewichtssystem.

Im Typ des Blütensystems gelangen Nährsalze durch die physikalische Bewegungsenergie des Wassers in die produktive Zone des Pelagials, wo sie dann in partikuläre Biomasse (von Diatomeen) umgewandelt werden. Die zur Entfaltung einer Blüte notwendige Verringerung der Bewegungsenergie des Wassers (Verringerung der Durchmischungstiefe) bedingt eine Abnahme der Zufuhr rate, bei gleichzeitiger steigender Verbrauchsrate von Nährsalzen durch die wachsende Phytoplanktonbiomasse und zeigt, daß Blütensysteme keinen dauerhaften zeitlichen Bestand haben können. Die Nährsalzverarmung der produktiven Zone löst eine Sedimentation großer Teile der produzierten Biomasse aus und die Sinkstoffe aus Blütensystemen enthalten organische Substanz in großen Anteilen in Form von lebenden Zellen und frischem Phytodetritus und sind durch einen hohen Silikatgehalt charakterisiert. Diese Art von Produktionsbedingungen herrschen zeitlich im Verlauf des Jahresganges pelagischer Systeme in Frühjahrsblüten vor und kommen räumlich stationär in Auftriebsgebieten vor.

Bei geschichteter Wassersäule in Gleichgewichtssystemen (geringe Bewegungsenergie des Wassers im Verhältnis zur eingestrahlten Energie) basiert die Primärproduktion überwiegend auf Flagellaten und eventuell auch auf Coccolithophoriden, und die Nährsalze werden in einem geschlossenen Stoffkreislauf in der produktiven Zone remineralisiert. Bei einem Gleichgewicht zwischen Produktion und Remineralisierung sind die Verluste des Systemes an biogenen Substanzen durch die Sedimentation hier geringer als in Blütensystemen, und die Sinkstoffe haben eine andere Zusammensetzung (kaum Phytoplanktonzellen, schwer abbaubarer Detritus, Kalk). Das Vorkommen von Makrozooplanktern, die schnell sinkende Kotballen produzieren, kann in beiden Systemtypen die Verluste biologisch wichtiger Substanzen durch Sedimentation erhöhen.

Mit Blick auf die Sedimentation sind beide Systemtypen durch unterschiedliche Kombinationen von Prozeßketten, die sich aus dem Beziehungsgeflecht zwischen Plankton und Umwelt herauslösen lassen, beschreibbar. Diese kausalen Prozeßketten sollen hier "Sedimentationsketten" oder "Retentionsketten" genannt werden (in Anlehnung an den Begriff der Nahrungsketten), je nachdem ob sie den vertikalen Partikelfluß fördern oder ihm entgegenwirken. In der Wechselwirkung zwischen beiden liegt eine wesentliche Antriebskraft für die Entwicklung pelagischer Systeme und ihre relativen Bedeutungen sind wichtige Strukturmerkmale für deren Charakterisierung.

Zu den Sedimentationsketten gehört die in der Frühjahrsblüte typische Umwandlung von "neuen" Nährsalzen in Diatomeenbiomasse und deren Sedimentation nach einer Nährsalzverarmung der Wassersäule. Die Existenz dieser Kausalkette läßt sich aus den hier vorliegenden Daten klar ablesen. Sie ist ebenfalls in zahlreichen anderen Untersuchungen belegt, die Angel (1984) in einem ausführlichen Überblick zusammenfaßt. Für die norwegische Küste berichten Wassmann (1983) und Lutter (1984) -allerdings aus Fjorden und nicht vom Schelf- von einer direkten Sedimentation von Diatomeen während des Frühjahres. Eine weitere Sedimentationskette läßt sich aus den Daten von Honjo (1982) ablesen, der am Rande des peruanischen Auftriebsgebietes die Massensedimentation einer Coccolithophoridenblüte hoher Biomasse bis in Tiefen von 3800m mit Sinkstoffallen verfolgt hat.

Beispiele für längere Sedimentationsketten sind der Weg der Nährsalze über das Phytoplankton und eventuell auch über das Protozooplankton zu Makrozooplanktern (Euphausiaceen und Salpen, wie hier dargestellt) und herbivoren, pelagischen Fischen (Anchovis; Staresinic et al., 1984), deren schnell sinkender Kot biogene Elemente sedimentieren läßt.

Eindeutig als Retentionskette hat sich der Weg der Nährsalze über das Phytoplankton zu den Copepoden erwiesen. Copepoden stellten bei den hier vorgestellten Untersuchungen stets die Hauptbiomasse der Herbivoren dar, trotzdem wurden nie signifikante Mengen ihrer Kotballen in den Sinkstoffallen gefangen. Eine Beziehung zwischen Nahrungskonzentration bzw. -qualität und Kotballensedimentation scheint daher nicht zu bestehen. Weder bei den Untersuchungen im Frühjahr, bei großem Nahrungsangebot und Diatomeenplankton, noch im Sommer, bei geringerem Angebot und Flagellaten/Diatomeenplankton sind Kotballen aus der Deckschicht heraus sedimentiert. Dies steht in Widerspruch zu den Angaben zahlreicher Autoren, von Angel (1984) zusammengefaßt, die häufig aus in Laborversuchen höheren Sinkgeschwindigkeiten einen größeren Materieverlust durch

die Sedimentation von Kotballen ableiten. Oft auf Schraders (1971) Darstellung der Sedimentation von Kotballen basierend herrschte zunächst die Meinung vor, daß Kotballen von pelagischen Herbivoren den vertikalen Partikelfluß entscheidend beeinflussen (z.B. Honjo und Roman, 1978). Neuere Untersuchungen lassen jedoch vermuten, daß bei den Herbivoren differenziert werden muß und daß die direkte Sedimentation von Copepodenkotballen nicht von großer Bedeutung ist. Darauf deuten die Ergebnisse von Krause (1981) aus der Nordsee und auch neuere Befunde von Honjo et al. (1982) und Fellows et al., (1981) aus verschiedenen Tiefseegebieten hin. Die Bedeutung von Aggregaten, aus kleineren Partikeln verschiedener Herkunft zusammengesetzt, wird hier hervorgehoben. Die Mechanismen, die ein Absinken der Copepodenkotballen verhindern, sind nicht hinreichend bekannt. Deren ökologischer Sinn ist von Smetacek (1985) beschrieben worden, der gleichzeitig auch die von Schrader als Kotballen bezeichneten Partikel als Aggregate von Diatomeen identifiziert. Demnach sind Copepoden, im Gegensatz zu Euphausiaceen, auf eine Konservierung essentieller Elemente in der Wassersäule, in der sie leben, angewiesen und ihre Fressaktivität wirkt einer Sedimentation von Diatomeen während einer Frühjahrsblüte entgegen. Dasselbe gilt für die Retentionskette von den Phytoplanktern zu den Protozoen und ihren Remineralisationsprodukten, wengleich diese hier nicht mit besonderem Augenmerk untersucht wurde.

Die Organismen haben an der typischen saisonalen und regionalen Kombination dieser Kausalketten Anteil, indem ihr Verhalten teilweise unmittelbar von den aktuellen Umweltbedingungen abgerufen werden kann. Als Beispiele für die im System selbst steuerbaren Faktoren lassen sich die aktuellen Photosyntheseraten von Phytoplanktern in Abhängigkeit von Licht, Nährsalzkonzentration, aktuelle Fraß- und Reproduktionsraten von Zooplanktern als Funktion von Nahrungsangebot, Temperatur, etc. aufführen.

Andererseits aber sind den Verhaltensmöglichkeiten der Organismen Grenzen gesetzt, die nur im Rahmen der Evolution, d.h. auf einer völlig anderen Zeitskala veränderbar sind. Beispiele für die langfristig eingestellten Grenzen des Verhalten sind maximale Photosyntheseraten und das Verhältnis von Produktion : Respiration von Phytoplanktern, die Entwicklung von Lebensstrategien mit oder ohne Ruhestadien und deren Überlebensdauer; das Überwinterungsverhalten und die minimale Zeitdauer von Reproduktionszyklen bei Zooplanktern, ihr Vertikalwanderungs- und Schwarmverhalten. Veränderungen dieser Charakteristika der biologischen Komponenten pelagischer Systeme lassen sich auf der Zeitskala, auf der Fragen des Stoffkreislaufes meist erörtert werden, nicht abbilden und werden z.B. in mathematischen Modellen generell als Konstanten behandelt.

In pelagischen Systemen haben diese als Konstanten behandelten Verhaltensweisen jedoch Auswirkungen auf die jahreszeitliche und regionale Bedeutung der jeweiligen Sedimentations- und Retentionsketten. Das läßt sich am anschaulichsten anhand von Beispielen aus den Zeitabschnitten im Jahresgang pelagischer Systeme darstellen, in denen nichtlineare Wechselwirkungen das Geschehen kennzeichnen, was in Frühjahrsblüten und beim Übergang von Blütensystemen in Gleichgewichtssysteme besonders deutlich der Fall ist.

Im Verlauf von Frühjahrsblüten entscheidet die hydrographische Entwicklung zusammen mit einer Sedimentationskette ("neue" Nährsalze - Diatomeenwachstum - Diatomeensedimentation) und einer Retentionskette (Diatomeen - Copepodenfraß - Produktion von nicht sedimentierenden Kotballen) darüber, wie groß die Verluste des pelagischen Systemes an biologisch wichtigen Elementen durch Sedimentation sind und welcher Anteil im Pelagial gehalten wird. Verschiedene Möglichkeiten sind theoretisch denkbar und regional zu beobachten.

Je flacher sich die Sprungschicht in einem Seegebiet im Frühjahr ausbildet, umso wirksamer kommt die Sedimentationskette zur Entfaltung, da die Umwandlung von Nährsalzen in Biomasse im Extremfall mit der maximal möglichen Wachstumsrate der Diatomeen erfolgt. Eine Nährsalzverarmung wird dann im Laufe von 2-3 Wochen erreicht und eine Massensedimentation der Population ist die Folge. Die Nährsalzzufuhr aus tieferen Wasserschichten ist in diesem Fall sehr früh unterbunden und damit kann die über die Zeit der Blüte integrierte Primärproduktion und auch die Menge an sedimentierter Substanz nur relativ gering sein. Die Effizienz der Retentionskette

ist von der Größe der Überwinternden Copepodenpopulationen und der zeitlichen Koordinierung der Reproduktionszyklen mit der Frühjahrsblüte abhängig. Je geringer dieser Bestand ist und je schlechter das Reproduktionsverhalten auf den mittleren Zeitpunkt der Frühjahrsblüte in einem Seegebiet abgestimmt ist, desto weniger kann der Ablauf der Prozeßkette, die zur Sedimentation der Diatomeen führt, beeinflußt werden. Eine fast ungestörte Wirksamkeit dieser Sedimentationskette ist typisch für Flachwassergebiete wie die Kieler Bucht, in der die Sedimentation der Frühjahrsblüte in ruhigen Jahren den Charakter eines kurzen, intensiven "Hagelschauers" von Diatomeenzellen auf den Meeresboden hat.

In stürmischen Frühjahren und in exponierteren, offenen Seegebieten wird die Dynamik des Blütenverlaufes, bei größerer Durchmischungstiefe, modifiziert sein, da durch die Nutzung von Nährsalzvorräten aus größeren Tiefen mehr Biomasse produziert werden kann und die Blütendauer gleichzeitig verlängert wird. Wenn auch in diesem Fall die Wirksamkeit der Retentionskette über die Copepoden gering bleibt, wird nur das zeitliche Muster der Sedimentation aus der Frühjahrsblüte verändert, indem insgesamt größere Mengen, jedoch über einen längeren Zeitraum verteilt, sedimentieren werden und tiefere Wasserschichten nach der Frühjahrsblüte an Nährsalzen verarmt sind. Die Fähigkeit der Copepoden, die für die Entfaltung der Population nach der Blüte wichtigen Elemente im Pelagial zu konservieren, steigt, wenn die erste nach dem Winter geschlüpfte Kohorte bei einer Verlängerung der Blütendauer noch Zugang zu den Ressourcen dieser Blüte hat. Es ist jedoch anzunehmen, daß die Größe der Copepodenpopulation während des Sommers in einem Seegebiet eher von der Größe des Überwinternden Bestandes abhängt, als von dem jährlich vermutlich höchst variablen Anteil der Frühjahrsblüte, der genutzt werden kann (Colebrooke, 1985; Franz and Gieskes, 1984). Dies gilt besonders für Schelfgebiete, die große regionale Unterschiede bezüglich des Zeitpunktes und der Dynamik der Frühjahrsblüte aufweisen. Eine Ausnahme, die zugleich ein Beispiel für eine überragende Bedeutung der Copepoden-Retentionskette über die Sedimentation der Diatomeen im Frühjahr ist, stellt das System des nordpazifischen zyklonischen Wirbels dar, in dem es zu keiner deutlichen Frühjahrsblüte kommt (Parsons et al. 1977). Sakshaug und Holm-Hansen (1984) weisen darauf hin, daß ein blütenartiges Phytoplanktonwachstum erst bei geringeren Durchmischungstiefen als 40-50m erfolgen kann. Zusammen mit einer entsprechend großen Durchmischungstiefe, die ein nur langsames Diatomeenwachstum erlaubt, verhindert hier das Reproduktionsverhalten der dominanten Copepodenarten Calanus cristatus und Calanus plumchrus den Aufbau einer großen autotrophen Biomasse. Diese Copepoden brauchen als Adulte vor der Eiproduktion keine Nahrung aufzunehmen und können daher sehr viel früher und ohne auf die Frühjahrsblüte angewiesen zu sein, laichen. Die neue Generation ist dann in der Lage, die Primärproduktion durch ihre Fressaktivität am Aufbau einer großen Biomasse zu hindern. Damit wird eine Sedimentation, wie sie für das entsprechende Seegebiet des Nordatlantik, wo Calanus finmarchicus bestandsbildend bei den Copepoden ist, im Frühjahr vermutlich verhindert.

Die Bedeutung der Copepoden beim Übergang von Blütensystemen zu typischen Gleichgewichtssystemen liegt somit darin, daß sie die Mengen an biologisch wichtigen Substanzen, die in einem geschlossenen pelagischen Stoffkreislauf maximal gehalten werden kann, entscheidend mitbeeinflussen. Der noch weitgehend ungeklärten Beziehung zwischen Makrozooplanktern und Copepoden muß nach diesem Übergang besondere Aufmerksamkeit gewidmet werden, da hier wieder eine Sedimentationskette mit einer Retentionskette um essentielle Elemente konkurriert, indem Euphausiaceen und Salpen durch ihre schnellsinkenden Kotballen Substanz, auf welche die Copepoden angewiesen sind, aus dem Pelagial entfernen.

Für die Untersuchungsgebiete in der Ostsee, vor der norwegischen Küste und westlich Irlands lassen sich aus den vorliegenden Daten typische, in die jeweiligen hydrographischen Bedingungen eingebettete, Kombinationen von Sedimentations- und Retentionsketten herauslesen, für deren eindeutigen Nachweis jedoch in den meisten Fällen weitere Untersuchungen erforderlich sind.

In der offenen Ostsee war das pelagische System zur Zeit der Untersuchungen offenbar im Begriff, sich von der Frühjahrsblüte zum regenerierenden System des Sommers zu entwickeln, und

weder das eine noch das andere wurde in seiner typischen Ausformung angetroffen. Aus dem im Vergleich zum Sommer noch relativ hohen Biomassenverhältnis von Phytoplankton : Copepoden ist zu schließen, daß die Retentionsfähigkeit des pelagischen Systems für die biologisch wichtigen Elemente nach der abgeschlossenen Sedimentation der Frühjahrsblüte noch nicht voll ausgebildet war. Ein spezielles Merkmal der Ostsee ist das Fehlen von Makrozooplanktern (bis auf Mysidaceen und Fischlarven), sodaß die oben erwähnte Sedimentationskette durch schnell sinkende Kotballen hier weder während der Frühjahrsblüte, noch im Sommer stark ausgeprägt ist. Weiter begrenzt die starke haline Schichtung die winterliche Durchmischungstiefe und limitiert dadurch in der Frühjahrsblüte die maximal zur Primärproduktion verfügbaren Nährsalzmengen. Der maximalen Sedimentation im Verlauf der Frühjahrsblüte, bei geringer Fähigkeit der Copepoden Substanz in dieser Zeit im Pelagial zu konservieren, ist dadurch ebenfalls eine obere Grenze gesetzt. Auf die Fähigkeit von Mesodinium rubrum, die unter einer flachen Sprungschicht befindlichen Nährsalze mittels seiner Vertikalwanderung in die euphotische Zone zu transportieren, ist eingegangen worden. Diese Wiederanreicherung von biologisch wichtiger Substanz im Pelagial geht über die Fähigkeit der Copepoden, biogene Elemente zurückzuhalten, weit hinaus und stellt geradezu das Gegenteil einer Sedimentationskette dar.

Auf dem norwegischen Schelf haben die Ergebnisse der Untersuchungen auf die zentrale Rolle der Hydrographie bei der Steuerung von Produktion und Sedimentation von Partikeln hingewiesen. Die Rekonstruktion eines Jahresganges der wirksamen Kombinationen von Sedimentations- und Retentionsketten ist aus den vorliegenden Daten nicht möglich; einige Aussagen lassen sich jedoch treffen. Auch in diesem hydrographisch komplexen und im Frühjahrsblütenverlauf sehr heterogenen Seegebiet überwiegt augenscheinlich die Diatomeensedimentationskette im Frühjahr. Die überwinterten Copepodenpopulationen, von Calanus finmarchicus bestimmt, kann die Sedimentation der Diatomeenbiomasse nicht verhindern. Die Bedeutung dieser Retentionskette muß jedoch lokal variieren und ist vermutlich dort, wo die Copepoden nach der Winterruhe an die Oberfläche kommen und die Blüte zu einem späteren Zeitpunkt als küstennah beginnt, besonders hoch (Schelfkante, Vestfjord). Da auf dem norwegischen Schelf auch im Sommer in Tiefen nur wenig unterhalb der euphotischen Zone große Nährsalzmengen vorhanden waren, ist anzunehmen daß diese mit nur wenig Aufwand an physikalischer Bewegungsenergie in die produktive Zone zu transportieren sind und daß damit auch dem Sommersystem "neue" Nährsalze zur Verfügung stehen. Die Effizienz der Copepoden bei der Konservierung von essentiellen Elementen im Frühjahr wäre dann, bei einer Wiederauffüllung der Nährsalzvorräte, nicht von so zentraler Bedeutung für den sommerlichen Stoffkreislauf. Das System könnte sich einen verschwenderischeren Umgang mit den Nährsalzen im Sinne höherer Sedimentationsverluste durch Kotballen von Makrozooplanktern auch im Sommer "leisten". Die Makrozooplanktern müßten in diesem Fall nicht um die Verarmung ihrer Weidegründe fürchten. Dies gilt sowohl für Euphausiaceen, als auch für Salpen, die vor der norwegischen Küste jedoch nur sporadisch in Massen vorkommen (Brattström, 1972). Auch das Benthos könnte damit über die Frühjahrsblütensedimentation hinaus mit Nahrung versorgen werden. Für die Copepoden ist zu vermuten, daß die intensive Patchiness und die Phasenverschiebung der Frühjahrsblüte rechtwinklig zur Küste auf dem norwegischen Schelf das Risiko mindern, daß die gesamte überwinterte Population in einem Jahr mit z.B. wetterbedingter verspäteter Frühjahrsblüte einen nur geringen Fortpflanzungserfolg hat, da mit hoher Wahrscheinlichkeit irgendwo zum richtigen Zeitpunkt hohe Phytoplanktonbiomassen anzutreffen sind.

Auch für die Gewässer westlich von Irland ist im Frühjahr das Überwiegen der Diatomeensedimentation über die Retention von Substanz durch Copepoden klar aus den Daten abzulesen. In diesem Seegebiet war mit den Salpen, deren Kotballen signifikante Anteile der Sinkstoffe stellten, eine weitere, sehr wirksame Sedimentationskette vorhanden, deren relative Bedeutung im Verhältnis zur direkten Sedimentation von Diatomeen nicht genau abzuschätzen ist, da beide eine Sedimentation intakter Phytoplanktonzellen aus dem Pelagial bewirkten. Im Gegensatz zum norwegischen Schelf hinterließ die zur Hauptmenge bereits vor der Untersuchung aus Silikatemangel sedimentierte Diatomeenblüte bedeutende Mengen "neuer" Nährsalze in der produktiven Zone. Aus völlig anderen Gründen als vor Norwegen und mit Sicherheit nicht über den gesamten Zeitraum des Sommers, sondern nur als "Starthilfe" stehen dem sommerlichen Gleichgewichtssystem daher noch aus dem Winter stammende Nitrat und Phosphatmengen zur Verfügung. Über das weitere

Schicksal dieser Nährsalze, wie auch der noch im Pelagial befindlichen partikulären Substanz entscheidet, bei geringerer Bedeutung von Euphausiaceen in diesem Seegebiet, wieder das Verhältnis von Sedimentation durch Salpenkotballen und Remineralisierung durch Copepoden und andere Heterotrophe.

Die Charakterisierung pelagischer Systeme in den Kategorien von Sedimentations- und Retentionsketten erfaßt nur einige Aspekte der Wechselwirkung zwischen Plankton und Umwelt bei der Organisation des marinen Stoffkreislaufes. Sie eröffnet jedoch eine Sichtweise der Ozeane als ökologische Felder (Margalef, 1978b), in denen latitudinale, longitudinale und saisonale Unterschiede der physikalischen Rahmenbedingungen verschiedene Kombinationen von Sedimentations- und Retentionsketten zur Wirkung kommen lassen. Dies wird deutlich von neueren Arbeiten unterstützt, aus denen sich die Notwendigkeit ableiten läßt, zwischen neuen und regenerierten Nährsalzen und entsprechend zwischen "neuer" und "regenerierter" Primärproduktion zu differenzieren (Eppley and Petersen, 1979; Eppley et al., 1983; Betzer et al., 1984; Bishop and Marra, 1984; Hargrave, 1984).

Die Schelfregionen der Meere besonders in höheren Breiten sind dann im Vergleich zu den subtropischen zentralozeanischen Wirbeln durch größere Anteile "neuer" Produktion an der Gesamtjahresproduktion und eine größere Bedeutung der Prozeßketten, die zur Sedimentation führen, gekennzeichnet. Dies steht im Einklang mit Walsh (1983), der in den heutigen Schelfen Ablagerungszentren mit großer Bedeutung für den globalen Kohlenstoffkreislauf sieht. Die Auftriebsgebiete der Subtropen und am Äquator stellen in diesem großräumigen Bild Inhomogenitäten des ökologischen Feldes dar, die durch physikalische Transportprozesse aufrechterhalten werden. Auf einem im Vergleich zum Ozean kleinen Raum vollzieht sich in den Auftriebswasserkörpern eine Sukzession von einem Blütensystem (große Bedeutung von Sedimentationsketten) zu dem Gleichgewichtssystem, das für die benachbarten Wasserkörper des jeweiligen Breitengrades typisch ist (Überwiegen von Retentionsketten). Auf einem Schnitt von den Tropen bis in polare Breiten müssen entsprechend der zunehmenden Saisonalität der physikalischen Umweltbedingungen auch die saisonalen Unterschiede der Bedeutung der verschiedenen Prozeßketten zunehmen. Für die subtropischen Ökosysteme der zentralozeanischen Wirbel ist ein Jahresgang der Sedimentation in Abhängigkeit von der Struktur des pelagischen Systems bis in große Tiefen für die Sargasso See nachgewiesen (Deuser and Ross, 1980; Deuser et al., 1981). In polaren Breiten, mit dem ausgeprägtesten Jahresgang, lokalisieren Sakshaug und Holm-Hansen (1984) in den Gewässern am Eisrand günstige Bedingungen für das Phytoplanktonwachstum, die dort saisonal zu einer direkten Sedimentation von Zellen führen müssen, gefolgt von einer kurzen Ausbildung eines hochsommerlichen Gleichgewichtssystems bei nährsalzverarmtem Oberflächenwasser (Arktis). Die antarktischen Gewässer sind demgegenüber durch besondere Bedingungen gekennzeichnet, da hier eine direkte Sedimentation von Diatomeen stattfindet, ohne daß die großen Nährsalzvorräte durch das Phytoplanktonwachstum erschöpft werden (v. Bodungen et al., eingereicht) und dem Krill ebenfalls eine große Bedeutung bei der Sedimentation zukommt.

Die vorliegende Arbeit hat bei dem Versuch, einige Kriterien zur Charakterisierung pelagischer Systeme unter Einbeziehung der Sedimentation zu erarbeiten, nur die Verluste an Partikeln aus der Deckschicht untersucht und die biogeochemischen Modifikations- und Abbauprozesse in tieferen Wasserschichten nicht verfolgt. Die hier untersuchten sedimentierenden Partikel sind daher nicht zwangsläufig identisch mit denen, die den Meeresboden erreichten und die Ernährungsgrundlage des Benthos darstellen. Unter bestimmten Bedingungen jedoch, allgemein in Flachwassergebieten und speziell z.B. bei einem Massenabsinken von Diatomeen, ist wegen der hohen anzunehmenden Sinkgeschwindigkeiten zu vermuten, daß die Abbauprozesse in der Wassersäule die Qualität des sedimentierenden Materials nur wenig verändern können. Das Benthos wäre dann auch in der Tiefsee an die Saisonalität der jeweiligen pelagischen Systeme gekoppelt, und zukünftige Untersuchungen müßten zeigen, wie die Reaktion von Tiefseelebensgemeinschaften auf einen jahreszeitlichen Wechsel von kurzfristigem Überfluß an Nahrung und Hungerphasen reagieren.

Die Produktionsbedingungen im Pelagial kontrollieren neben der Nahrungszufuhr für das Benthos auch das Material, das für eine endgültige geologische Ablagerung zur Verfügung steht, nachdem die Substanzen die biogeochemischen Prozesse auf und in dem Meeresboden durchlaufen haben. Dabei entscheiden die Prozesse in pelagischen Systemen über die Auswahl von potentiellen geologischen Signalträgern. Die verschiedenen rezenten Prozeßketten, die zu einer Sedimentation von Partikeln aus dem Pelagial führen, sind daher auch von geologischem Interesse. So gelangt z.B. bei einer direkten Sedimentation von Diatomeen aus einem Blütensystem neben dem Silikatsignal auch Information über das intakte Schalenmaterial zum Meeresboden, was bei sedimentierenden Krillfaeces nicht der Fall ist. Aus Systemen, die Nährsalze regenerieren, werden eher kalkige Bestandteile sedimentieren und die Zufuhraten sind geringer. Gleichermaßen von Interesse für Geologie und Marine Planktologie ist das von Honjo (1982) beobachtete Phänomen, daß eine sedimentierende Phytoplanktonblüte große Mengen suspendierter lithogener Partikel aus der Wassersäule durch eine Aufnahme in die absinkenden Aggregate "ausgefällt" hat. Avnimelech et al. (1982) weisen in Laborversuchen nach, daß die Wechselwirkung von Algenzellen und Tönen zu einer Verklumpung der Zellen zu Aggregaten führt. Dieser Mechanismus erklärt zum einen den schnellen vertikalen Transport von sehr kleinen Partikeln, die einzeln äußerst geringe Sinkgeschwindigkeiten kleiner als 1 m d^{-1} haben, wie z.B. Tone, aber gleichzeitig in Aggregaten eine Dichteerhöhung bewirken. Zum anderen wird über eine periodische Reinigung der Wassersäule von terrigenen Partikeln gewährleistet, daß sich das Lichtklima im Pelagial nicht langfristig durch eine Erhöhung der Trübung verschlechtert und so die Primärproduktion verringert.

Eine Auswertung geologischer Befunde in Sedimentkernen könnte auf der anderen Seite wertvolle Informationen über die Struktur pelagischer Systeme vergangener Zeiten liefern. Unter der Voraussetzung, daß die rezenten Beziehungen zwischen Produktion und Sedimentation von Partikeln aus der Deckschicht besser bekannt sind und Wissen um die Modifikation der Sinkstoffe bis zu einer endgültigen Einlagerung im Sediment vorhanden ist, könnten pelagische Systeme zurückliegender Zeiten über ihre Abbilder in tieferen Sedimentschichten und darüber hinaus die jeweilig dazugehörigen klimatischen Bedingungen rekonstruiert werden. Dies eröffnet ein Feld fruchtbarer interdisziplinärer Zusammenarbeit, in deren Rahmen diese Arbeit von der marinen Ökologie her ihren Platz sucht.

5. Zusammenfassung

1. Die Beziehungen zwischen physikalisch-chemischen Umweltbedingungen, Primärproduktion, Modifikation und Sedimentation von Partikeln werden in verschiedenen pelagischen Systemtypen untersucht. Dabei wird unterschieden zwischen Systemen, die auf "neuer" Produktion (Blüten-systeme des Frühjahres) und solchen, die auf "regenerierter" Produktion (Gleichgewichtssysteme des Somers) basieren. In der mittleren Ostsee, auf dem nordnorwegischen Schelf und in den Gewässern westlich von Irland wurden dazu produktionsbiologische Messungen vorgenommen und die Sedimentation von Partikeln direkt mit Sinkstofffallen und indirekt über Nährsalzbilanzen untersucht.

2. In der mittleren Ostsee war die Wassersäule an Nährsalzen verarmt und ein geringer, abnehmender Bestand an Phytoplankton vorhanden. Die Hauptsedimentation der Frühjahrsblüte war zur Zeit der Untersuchung bereits vorüber. Eine selektive Sedimentation von Resten dieser Diatomeenblüte wurde beobachtet. Die zunehmende Bedeutung des Zooplanktons zeigte den Übergang des pelagischen Systems von der Frühjahrsblüte in das sommerliche Gleichgewichtssystem. Anhand einer Nährsalzbilanz wird die Sedimentation seit Beginn der Frühjahrsblüte errechnet. Es wird auf die Bedeutung von Mesodinium rubrum beim Transport von Nährsalzen in das pelagische System des Frühsommers hingewiesen.

3. Die Frühjahrsblüte auf dem nordnorwegischen Schelf verläuft entsprechend der komplexen Hydrographie des Norwegischen Küstenstromes fleckenhaft, während das Phytoplankton im Sommer homogener verteilt war. Hohe Sedimentationsraten wurden im Frühjahr mit Sinkstofffallen nicht gemessen, die Nährsalzbilanz weist jedoch auf große Verluste vor der Untersuchung hin. Die Sinkstoffe enthielten intaktes Phytoplankton und -in geringeren Mengen als im Sommer- auch Kotschnüre von Euphausiaceen. Bei geringem Bestand an Autotrophen und stark angewachsener Biomasse von Copepoden sedimentierten im Sommer weder intakte Phytoplanktonzellen noch Copepodenkotballen, sondern Kotmaterial von Euphausiaceen dominierte die Sinkstoffe. Es wird vermutet, daß das pelagische System auf dem norwegischen Schelf durch die besonderen hydrographischen Bedingungen auch im Sommer Zugang zu Nährsalzen aus Tiefen unterhalb der euphotischen Zone hat und daher große Makrozooplanktonbestände mit Nahrung versorgen kann.

4. In den Gewässern westlich von Irland war die Frühjahrsblüte durch Silikatmangel limitiert und befand sich in einem späten Stadium, obwohl noch große Nitrat- und Phosphatvorräte in der euphotischen Zone vorhanden waren. Aus der Nährsalzbilanz wird auch hier auf hohe Verluste durch Sedimentation vor der Untersuchung geschlossen. Die Sinkstoffe enthielten hier überwiegend intaktes Phytoplankton und Kotballen von Salpen. Ein artspezifisches Sinkverhalten wurde beim Diatomeenplankton beobachtet, das Unterschiede in den Lebensstrategien ozeanischer und neritischer Arten widerspiegelt.

5. Aus den Ergebnissen werden typische saisonale und regionale Muster in der Organisation des pelagischen Stoffkreislaufes und der Sedimentation abgeleitet. Es wird zwischen "Blüten-systemen" und "Gleichgewichtssystemen" unterschieden, in denen bei unterschiedlichen physikalischen Rahmenbedingungen unterschiedliche Prozeßketten dominieren, die entweder zur Sedimentation von Partikeln führen (Sedimentationsketten) oder biologisch wichtige Substanzen im pelagischen System halten (Retentionsketten). Die Prozesse, die zur Sedimentation von Frühjahrsblüten führen, sowie die Freßaktivitäten von Euphausiaceen und Salpen werden als Sedimentationsketten beschrieben und ihre Bedeutung für pelagische Systeme diskutiert. Der Weg der Nährsalze über das Phytoplankton zu den Copepoden, deren Kotballen kaum sinken, wird im Gegensatz dazu als Retentionskette dargestellt, die essentielle Elemente in pelagischen Systemen konserviert.

6. Literaturverzeichnis

- Angel, M.V., 1984: Detrital organic fluxes through pelagic ecosystems. in: Flows of energy and materials in marine ecosystems, M.J.R. Fasham (ed.), Nato conference series IV, Vol.13, Plenum Press, N.Y., pp 475-516.
- Audunson, T., V. Dalen, H. Krogstad, U. Lie and P. Steinbakke, 1981: Some observations of ocean fronts, waves and currents in the surface along the Norwegian coast from satellite images and drifting buoys. in: The Norwegian Coastal Current, R.Saetre and M.Mork (eds.), Bergen, pp 20-57.
- Aldredge, A.L., 1984: The quantitative significance of gelatinuous zooplankton as pelagic consumers. in: The flows of energy and materials in marine ecosystems, M.J.R. Fasham (ed.), Plenum Press, N.Y., pp 407-434.
- Avnimelech, T., B.W. Troeger and L.W. Reed, 1982: Mutual flocculation of algae and clay: evidence and implications. Science 216, 63-65.
- Bathmann, U., 1984: Struktur und Bedeutung des Zooplanktons beim Übergang von der Frühjahrs- zur Sommerphase in der zentralen Ostsee. Dipl. Arbeit, Univ. Kiel, 76 pp.
- Bauerfeind, S., 1982: Versuche zum Abbau von Plankton- und Detritusmaterial durch natürliche Bakterienpopulationen der Schlei und der Ostsee. Diss., Univ. Kiel, 116 pp.
- Beers, J.R. and G.L. Stewart, 1970: Numerical abundance and estimated biomass of microzooplankton. in: The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September 1967, Part IV, J.D.H. Strickland (ed.), Bull. Scripps Inst. Oceanography, (New Ser.) 17, 67-87.
- Bienfang, P.K., P.J. Harrison and L.M. Quarmby, 1982: Sinking rate response to depletion of nitrate, phosphate and silicate in four marine diatoms. Mar. Biol. 67, 295-302.
- Billett, D.S.M., R.S. Lampitt, A.L. Rice, R.F.C. Mantoura, 1983: Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos, Nature 302, 520-522.
- Bodungen, B.v., V. Smetacek, M. Tilzer and B. Zeitzschel, (submitted): Primary production and sedimentation during austral spring in the Antarctic peninsula region. Deep-Sea Res.
- Bodungen, B.v., K.v.Bröckel, V. Smetacek and B. Zeitzschel, 1981: Growth and sedimentation of the phytoplankton spring bloom in the Bornholm Sea (Baltic Sea). Kieler Meeresforsch., Sonderheft 5, 49-60.
- Braarud, T., Gaarder, K.R. and O. Nordli, 1958: Seasonal changes in the phytoplankton at various points off the Norwegian West Coast. Fisk. Dir. Skr. Ser. Havsunders. 12, 1-77.
- Braarud, T. and I. Nygaard, 1978: Phytoplankton observations in offshore Norwegian coastal waters between 62° and 69°N. I. Variation in time of the spring diatom maximum (1968-71). Fisk. Dir. Skr. Ser. Havsunders. 16, 489-505.
- Braarud, T. and I. Nygaard, 1980: Phytoplankton observations in offshore Norwegian coastal waters between 62° and 69°N. 2. Diatom societies from Møre to Vesteralen, March-April 1968-1971. Sarsia 65, 93-114.
- Brattström, H., 1972: On Salpa fusiformis Cuvier (Thaliaceae) in Norwegian coastal and offshore waters. Sarsia 48, 71-90.

- Bruland, K.W. and M.W. Silver, 1981: Sinking rates of fecal pellets from gelatinous zooplankton (Salps, Pteropods, Doliolids), *Mar.Biol.* 63, 295-300.
- Colebrook, J.M., 1985: Continuous plankton records: overwintering and annual fluctuations in the abundance of zooplankton. *Mar. Biol.* 84, 261-265.
- Colebrook, J.M. and G.A. Robinson, 1965: Continuous plankton records: Seasonal cycles of phytoplankton and copepods in the northeastern Atlantik and the North Sea. *Bull.Mar.Ecol.* 6, 123-139.
- Deuser, W.G. and E.H. Ross, 1980: Seasonal change in the flux of organic carbon to the deep Sargasso Sea. *Nature* 283, 364-365.
- Deuser, W.G., E.H. Ross and R.F. Anderson, 1981: Seasonality in the supply of sediments to the deep Sargasso Sea and implications for the rapid transfer of matter to the deep ocean. *Deep-Sea Res.* 28A, 495-505.
- Dietrich, G., K. Kalle, W. Krauss und G. Siedler, 1975: *Allgemeine Meereskunde*, Gebrüder Borntraeger, Berlin, 593 pp.
- Dugdale, R.C. and J.J. Goering, 1967: Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* 12, 196-206.
- Edler, L. (ed.), 1979: Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. *Phytoplankton and Chlorophyll. The Baltic Marine Biologist. Publ. Nr.5*, 38 pp.
- Ellett, D.J. and J.H.A. Martin, 1973: The physical and chemical oceanography of the Rockall Channel. *Deep-Sea Res.* 20, 585-625.
- Eppley, R.W., R.W. Holmes and J.D. Strickland, 1967: Sinking rates of marine phytoplankton measured with a fluorometer. *J. exp. mar. Bio. Ecol.* 1, 191-208.
- Fasham, M.J.R., P.M. Holligan and P.R. Pugh, 1983: The spatial and temporal development of the spring phytoplankton bloom in the Celtic Sea, April 1979. *Progr. Oceanogr.* 12, 87-145.
- Fellows, D.A., D.M. Karl and G.A. Knauer, 1981: Large particle fluxes and the vertical transport of living carbon in the upper 1500m of the northeast Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.* 28A, 921-936.
- Forsskåhl, M., A. Laakkonen, L. Leppänen, A. Niemi, A. Sundberg and G. Tamelander, 1982: Seasonal cycle of production and sedimentation of organic particulate matter at the entrance to the Gulf of Finland. *Neth. J. Sea Res.* 16, 290-299.
- Fowler, S.W. and L.F. Small, 1972: Sinking rates of euphausiid fecal pellets. *Limnol. Oceanogr.* 17, 293-296.
- Føyn, B.R., 1929: Investigations of the phytoplankton off Lofoten March-April, 1922-1927. *Skr. norske Vidensk.Akad.I. Mat.-Nat. Kl.* 1928 (10), 1-71.
- Føyn, B.R. and F. Rey, 1981: Nutrient distribution along the Norwegian Coastal Current. in: *The Norwegian Coastal Current*, R.Saetre and M. Mork (eds.), Bergen, pp 629-639.
- Fransz, H.G. and W.W.C. Gieskes, 1984: The unbalance of phytoplankton and copepods in the North Sea. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* 183, 218-225.
- Frost, B.W., 1980: Grazing. in: *The physiological ecology of phytoplankton*, I.Morris (ed.), Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp 469-491.

- Gamble, J.C., 1978: Copepod grazing during a declining spring phytoplankton bloom in the North Sea. *Mar. Biol.* 49, 303-315.
- Gardner, W.D., 1980: Sediment trap dynamics and calibration: a laboratory evaluation. *J. mar. Res.* 38(1), 17-39.
- Gran, H.H., 1902: Das Plankton des norwegischen Nordmeeres von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. *Rep. on Norw. Fish. and Mar. Inv.*, 2, 222 pp.
- Graßhoff, K. (ed.), 1976: *Methods of seawater analysis*. Verlag Chemie, Weinheim, 317 pp.
- Hamner, W.M., P.P. Hamner, S.W. Stand and R.W. Gilmer, 1983: Behaviour of Antarctic krill, *Euphausia superba*: Chemoreception, feeding, schooling and molting. *Science* 220, 433-435.
- Hargrave, B.T., 1984: Sinking of particulate matter from the surface water of the ocean. in: *Heterotrophic activity in the sea*. I.E. Hobbie and P.J. leB Williams (eds.), Plenum Press, N.Y., pp 155- 178.
- Heinbokel, J.F., 1978a: Studies on the functional role of Tintinnids in the southern California Bight. I. Grazing and growth rates in laboratory cultures. *Mar. Biol.* 47, 177-189.
- Heinbokel, J.F., 1978b: Studies in the functional role of Tintinnids in the southern California Bight. II. Grazing rates of field populations. *Mar. Biol.* 47, 191-197.
- Hendrikson, P., 1975: Auf- und Abbauprozesse partikulärer organischer Substanz anhand von Seston- und Sinkstoffanalysen. *Diss. Univ. Kiel*, 160 pp.
- Hernroth, L. and H. Ackefors, 1977: The zooplankton of the Baltic Proper. A long term investigation of the fauna, its biology and ecology. *Institut of Marine Research, Lysekil, Sweden*, 58 pp.
- Honjo, S., 1982: Seasonality and interaction of biogenic and lithogenic particulate flux at the Panama Basin. *Science* 218, 883-884.
- Honjo, S., S.J. Manganini and J.J. Cole, 1982: Sedimentation of biogenic matter in the deep ocean. *Deep-Sea Res.* 29, 609-625.
- Honjo, S. and M.R. Roman, 1978: Marine copepod fecal pellets: production, preservation and sedimentation. *J. mar. Res.* 36, 45- 57.
- Iseki, K., 1981: Particulate organic matter transport to the deep sea by salp fecal pellets. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 5, 55-60.
- Jeffrey, S.W. and G.F. Humphrey, 1975: New spectrophotometric equations for determining Chlorophylls a , b , c_1 and c_2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 167, 191-194.
- Jensen, A., 1984: Excretion of organic carbon as a function of nutrient stress. in: *Marine phytoplankton productivity*, O.Holm-Hansen, L. Bollis and R. Gilles, (eds.), Springer Verlag, Heidelberg, pp 61-72.
- Kaiser, W., H. Renk und S. Schulz, 1981: Phytoplankton und Primärproduktion in der Ostsee: Die Primärproduktion in der Ostsee. *Geodätische und geophysikalische Veröffentlichungen, Reihe IV, Heft 33*, pp 27-52.
- Karsten, G., 1905: *Das Phytoplankton des antarktischen Meeres nach dem Material der deutschen Tiefsee-Expedition 1898-1899. Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition 2*, 1-136.

- Krause, M., 1981: Vertical distribution of fecal pellets during FLEX '76. Helgoländer Meeresunters. 34, 313-327.
- Lännergren, C., 1979: Buoyancy of natural populations of marine phytoplankton. Mar.Biol. 54, 1-10.
- Lampitt, R.S., 1985: Evidence for the seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension. Deep-Sea Res., in press.
- Lenz, J., 1977: On detritus as a source for pelagic filter feeders. Mar. Biol. 41, 39-48.
- Lenz, J., 1971: Zur Methode der Sestonbestimmung. Kieler Meeresforsch. 27, 180-193.
- Lie, U., 1968: Variations in the quantity of zooplankton and the propagation of Calanus finmarchicus at station "M" in the Norwegian Sea, 1959-1966. Fisk.Dir.Skr.Ser. Havsunders. 14, 121-128.
- Lie, U., 1965: Quantities of zooplankton and propagation of Calanus finmarchicus at permanent stations on the Norwegian coast and at Spitsbergen, 1959-1962. Fisk. Dir. Skr. Ser. Havsunders. 13, 1-19.
- Lie, U., 1961: Zooplankton in relation to herring in the Norwegian Sea, June 1959. Fisk. Dir. Skr.Ser.Havsunders. 13, 5-14.
- Lindholm, T., 1981: On the ecology of Mesodinium rubrum (Lohmann) (Ciliata) in a stagnant brackish basin on Åland, SW Finland. Kieler Meeresforsch., Sonderheft 5, 117-123.
- Lorenzen, C.J., 1967: Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectralphotometric equations. Limnol. Oceanogr. 12, 343-346.
- Lutter, S., 1984: Quantitative Untersuchungen zur Sedimentation der Frühjahrsblüte im Balsfjord, Nordnorwegen. Dipl. Arbeit, Univ. Kiel, 75 pp.
- Madin, L.P., 1982: Production, composition and sedimentation of salp fecal pellets in oceanic waters. Mar.Biol. 67, 39-45.
- Mann, K.H., B. Frost, L. Gugliemo, M. Huntley, B.O. Jansson, A.R. Longhurst, G. Radach and R. Williams, 1984: Herbivory. in: Flows of energy and materials in marine ecosystems, M.J.R. Fasham (ed.), Plenum Press, N.Y., pp 671-684.
- Margalef, R., 1978a: Lifeforms of phytoplankton as survival alternative in an unstable environment. Oceanologica Acta 1, 493-509.
- Margalef, R., 1978b: What is an upwelling ecosystem? in: Upwelling ecosystems, R. Boje and M. Tomczak (eds.), Springer, Heidelberg, pp 12-14.
- Mills, E.L., 1975: Benthic organisms and the structure of marine ecosystems. J. Fish. Res. Board. Can. 32, 1657-1663.
- Nehring, D. und E. Francke, 1981: Hydrographisch-chemische Untersuchungen in der Ostsee 1969-1978. I. Die hydrographischen Bedingungen und ihre Veränderungen. Geodätische und geophysikalische Veröffentlichungen, Reihe IV, Heft 35, pp 5-38.
- Østvedt, O.-J., 1955: Zooplankton investigations from weather ship M in the Norwegian Sea, 1948-49. Hvalradets Skr. 40, 93pp.
- Paasche, E., 1980: Nutrient dynamics: Silicon, in: The physiological ecology of phytoplankton, Studies in Ecology 7, I. Morris (ed.), Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp 259-284.

- Paffenhöfer, G.-A., 1971: Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodites and adults of the marine planktonic copepod Calanus helgolandicus. Mar. Biol. 1, 286-298.
- Paffenhöfer, G.-A. and S.C. Knowles, 1979: Ecological implications of fecal pellet size, production and consumption by copepods. J. mar. Res. 37, 35-49.
- Packard, T.T., D. Blasco and R.T. Barber, 1978: Mesdinium rubrum in the Baja California upwelling system. in: Upwelling systems, R.Boje and M. Tomczak (eds.), Springer, Heidelberg, pp 73-89.
- Parsons, T.R., M. Takahashi and B.T. Hargrave, 1977: Biological oceanographical processes, 2nd ed., Pergamon Press, Oxford, 322 pp.
- Peinert, R., A. Saure, P. Stegmann, C. Stienen, H. Haardt and V. Smetacek, 1982: Dynamics of primary production and sedimentation in a coastal ecosystem. Neth. J. Sea Res. 16, 276-289.
- Petipa, T.S. 1979: Trophic relationship in communities and the functioning of marine ecosystems: I. Studies in the trophic relationships in pelagic communities of the southern seas of the USSR and in the tropical Pacific. in: Marine production mechanisms, M.J. Dunbar (ed.), Cambridge Univ. Press, London, pp 233-250.
- Platt, T., K.H. Mann and R.E. Ulanowicz, 1981: Mathematical models in biological oceanography. Paris, The UNESCO Press, 156 pp.
- Pomeroy, L.R. and D. Deibel, 1980: Aggregation of organic matter by pelagic tunicates. Limnol. Oceanogr. 25, 643-652.
- Poulet, S.A.: Feeding of Pseudocalanus minutus on living and nonliving particles. Mar. Biol. 34, 117-125.
- Redfield, A.C., B. Ketchum and F.A. Richards, 1963: The influence of organisms on the composition of sea water. in: The Sea, 2, M.N. Hill (ed.), Wiley, N.Y., 26-77.
- Rey, F., 1981a: The development of the spring phytoplankton outburst at selected sites off the Norwegian coast. in: The Norwegian Coastal Current, R. Saetre and M. Mork, (eds.), Bergen, pp 649-680.
- Rey, F., 1981b: Primary production estimates in the Norwegian Coastal Current between 62°N and 72°N. in: The Norwegian Coastal Current, R. Saetre and M. Mork (eds.), Bergen, pp 640-648.
- Raymont, J.E.G., 1983: Plankton and productivity in the oceans. Vol II, Zooplankton, 2.Ed., Pergamon Press, Oxford, 824 pp.
- Robinson, G.A., 1965: Continuous plankton records: Contributions towards a plankton atlas of the North Atlantic and the North Sea. Part IX: Seasonal cycles of phytoplankton. Bull. Mar. Ecol. 6: 104-122.
- Robinson, G.A., 1970: Continuous plankton records: Variation in the seasonal cycle of phytoplankton in the North Atlantic. Bull. Mar. Ecol. 6, 333-345.
- Sakshaug, E. and O. Holm-Hansen, 1984: Factors governing pelagic production in polar oceans. in: Marine phytoplankton and productivity, O. Holm-Hansen, L. Bolis and R. Gilles (eds.), Lecture notes on coastal and estuarine studies, Vol.8., Springer Verlag, Heidelberg, pp 1-18.

- Sakshaug, E., S. Myklestad, K. Andresen, E.N. Hegseth and L. Jørgensen, 1981: Phytoplankton off the Møre coast in 1975-1979: Distribution, species composition, chemical composition and conditions for growth. in: The Norwegian Coastal Current, R.Saetre and M. Mork (eds.), Bergen, pp 681-712.
- Sanders, H.L., 1968: Marine benthic diversity: a comparative study. Amer. Nat. 102, 243-282.
- Schnack, S., 1985: A note on the sedimentation of particulate matter in Antarctic waters during summer. Polar Biol., in press.
- Schneese, W. and R. Heerkloss, 1978: Nutritional-biological studies on the zooplankton of the chain of Boddens south of the Darß-Zingst Peninsula: Determination of feeding and assimilation rates by means of ^{14}C under field conditions. Kieler Meeresforsch., Sonderheft 4, 267-274.
- Schrader, H.J., 1971: Fecal pellets: role in sedimentation of pelagic diatoms. Science 174, 55-57.
- Schramm, G., 1983: Der Aufbau der Phytoplanktongemeinschaft in der mittleren Ostsee nach der Sedimentation der Frühjahrsblüte. Dipl. Arbeit, Univ. Kiel, 55 pp.
- Schulz, R., 1983: Die Wirkung von Sedimentationsereignissen auf die benthische Lebensgemeinschaft. Diss., Univ. Kiel, 116 pp.
- Skreslet, S., 1981: Informations and opinions on how freshwater outflow to the Norwegian Coastal Current influences biological production and recruitment of fish stocks in adjacent seas. in: The Norwegian Coastal Current, R.Saetre and M.Mork (eds.), Bergen, 712-748.
- Smayda, T.J., 1970: The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. Oceanogr. mar. Biol. A. Rev. 8, 353-414.
- Smetacek, V., 1981: The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. Mar. Biol. 63, 1-11.
- Smetacek, V., 1985: Role of sinking in diatom life-cycles: ecological, evolutionary and geological significance. Mar. Biol. 84, 239-251.
- Smetacek, V., B.v. Bodungen, B. Knoppers, R. Peinert, F. Pollehne, P. Stegmann and B. Zeitzschel, 1984: Seasonal stages characterizing the annual cycle of an inshore pelagic system. Rapp. P.-v. Cons. int. Explor. Mer. 183, 126-135.
- Smetacek, V., K.v.Bröckel, B. Zeitzschel and W. Zenk, 1978: Sedimentation of particulate matter during a phytoplankton spring bloom in relation to the hydrographical regime. Mar. Biol. 47, 211-226.
- Staresinic, N., Hovey Clifford, C. and E.M. Hulburt, 1984: Role of the southern Anchovy, Engaulis ringens, in the downward transport of particulate matter in the Peru coastal upwelling. in: Coastal upwelling: its sedimentary record. E.Suess and J. Thiede (eds.), Plenum Press, N.Y.
- Steele, J.H., 1974: The structure of marine ecosystems, Havard Univ. Press, Cambridge, 128pp.
- Steele, J.H., 1985: A comparison of terrestrial and marine ecological systems. Nature 313, 355-358.
- Steemann-Nielsen, E., 1958: Experimental methods for measuring organic production in the sea. Rapp.P.-v.Cons.int.Explor.Mer. 144, 38-46.

- Stegmann, P. and R. Peinert, 1984: Interrelationships between herbivorous zooplankton and phytoplankton and their effect on production and sedimentation of organic matter in Kiel Bight. *Limnologica* 15, 487-495.
- Strathmann, R.R., 1967: Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.* 12, 411-418.
- Utermöhl, H., 1958: Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 9, 1-38.
- Utermöhl, H., 1931: Über das umgekehrte Mikroskop. *Intern. Verh. Theor. u. Angew. Limnol.* 5, 567-596.
- Walsh, J.J., 1983: Death in the sea: enigmatic phytoplankton losses. *Prog. Oceanog.* 12, 1-86.
- Wassmann, P., 1983: Sedimentation of organic and inorganic particulate material in Lindaspollene, a stratified, land-locked fjord in western Norway. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 13, 237-248.
- Wiborg, K.F., 1954: Investigations on zooplankton in coastal and offshore waters of western and north-western Norway. *Fisk.Dir.Skr.Ser.Havsunders.* 11, 1-246.
- Wiborg, K.F., 1955: Zooplankton in relation to hydrography in the Norwegian sea. *Fisk.Dir. Skr.Ser.Havsunders.* 11, 1-66.
- Wiborg, K.F., 1958: Quantitative variations of the zooplankton in Norwegian coastal and offshore waters during the years 1949-1956. *Fisk.Dir.Skr.Ser.Havsunders.* 12, 1-17.
- Wiborg, K.F., 1976a: Quantitative distribution of zooplankton in the coast and bank areas of western and northwestern Norway during March-June 1959-1966. *Fisk.Dir.Skr.Ser.Havsunders.* 16, 259-277.
- Wiborg, K.F., 1976b: Variations in zooplankton volumes at the permanent oceanographic stations along the Norwegian coast and at weather ship M(ike) in the Norwegian Sea during the years 1949-1972. *Fisk.Dir.Skr.Ser.Havsunders.* 16, 465-487.
- Wiebe, P.H., L.P.Madin, L.R.Haury, G.R.Harbinson and L.M.Philbin, 1979: Diel vertical migration by Salpa aspera and its potential for large-scale particulate organic matter transport to the deep sea. *Mar. Biol.* 53, 249-255.
- Winkler, L.W., 1888: Die Bestimmung des im Wasser gelösten Sauerstoffes. *Ber. dt. Chem. Ges.* 21, 2843-2855.
- Zeitzschel, B., 1965: Zur Sedimentation von Seston; eine produktionsbiologische Untersuchung von Sinkstoffen und Sedimenten der westlichen und mittleren Ostsee. *Kieler Meeresforsch.* 21, 5-80.
- Zeitzschel, B., P. Diekmann and L. Uhlmann, 1978: A new sediment trap. *Mar. Biol.* 45, 285-288.