

**Die „Berichte aus dem Institut für Meereskunde“  
erscheinen in unregelmäßiger Folge und sind ge-  
dacht als Arbeitsunterlagen für den sich mit dem  
jeweiligen Thema befassenden Personenkreis. Die  
Hefte werden fortlaufend numeriert. Sie sind un-  
redigierte Beiträge und geben allein die Meinung  
des Verfassers wieder.**

**D 2300 Kiel 1, Düsterbrooker Weg 20**

LS

7802

29x.

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

Nr. 174

1987



DOI 10.3289/1FM-BER-174

DIE BEDEUTUNG DER GRÖßENSTRUKTUR UND DES STOFFUMSATZES  
DES ZOOPLANKTONS FÜR DEN ENERGIETRANSFER IM PELAGISCHEN  
ÖKOSYSTEM DER AUFTRIEBSREGION VOR NW - AFRIKA

VON

GERALD SCHNEIDER und JÜRGEN LENZ

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

ISSN 0341-8561

THE SIGNIFICANCE OF ZOOPLANKTON SIZE STRUCTURE AND METABOLISM FOR THE ENERGY TRANSFER WITHIN THE PELAGIC ECOSYSTEM OF THE NORTHWEST AFRICAN UPWELLING AREA

Summary

- Zooplankton biomass and activity (respiration and nutrient excretion) were measured during an expedition of RV "Meteor" to the upwelling area off Northwest Africa at 18 Stations between Cap Blanc and Cap Verde in spring 1983. Zooplankton was split into 4 size fractions (20 - 100  $\mu\text{m}$ , 100 - 500  $\mu\text{m}$ , 500 - 1000  $\mu\text{m}$  and  $\gt$  1000  $\mu\text{m}$ ). Data on hydrography, chemistry and phytoplankton were collected by other working groups. All data were compiled in a data volume Lenz et al. 1985).
- During the entire investigation period no freshly upwelled water bodies were detected due to the absence of north-easterly trade winds. The isopleths of environmental parameters indicated a more stratified water column than to be expected under upwelling conditions, and surface temperatures never dropped below 17° C.
- A cluster analysis of all data suggested that there were two different groups of stations. Mainly due to the occurrence of characteristic zooplankton species the first one was described as "upwelling-influenced" whereas the second exhibited typical features of the subtropical open ocean.
- Net plankton biomass ( $\gt$  100  $\mu\text{m}$ ) was considerably higher in the upwelling- influenced region than in the open ocean. Nevertheless, the values were about one order of magnitude lower than reported by earlier investigators. This was apparently due to the low upwelling intensity in spring 1983. The activity measurements correspond to the biomass distribution.
- Within the net plankton, the fraction 100 - 500  $\mu\text{m}$  was predominant at the open ocean stations, whereas in the upwelling-influenced region either the smallest size class (100 - 500  $\mu\text{m}$ , nearshore stations) or the macroplankton ( $\gt$  1000  $\mu\text{m}$ , offshore stations)

was the most important size fraction in regard to biomass and activity.

- The chemical composition of net zooplankton revealed a higher lipid and lower protein content in the zooplankton from the upwelling influenced area than in the open ocean zooplankton. This points to a higher importance of storage products in the upwelling area.
- The biomass of microzooplankton (20 - 100  $\mu\text{m}$ ) outweighed all other zooplankton size classes at most stations. The microplankton : net plankton ratio was significantly higher in the open ocean than in the upwelling region. However, absolute standing stock of microplankton was within the same range in both station groups and the observed difference in the biomass ratio between micro- and larger zooplankton result from the above-mentioned variations in the latter. The smallest size fraction was found to be responsible for two - thirds (range: 26 - 94 %) of total metabolic activity measured for zooplankton. It may therefore be concluded that also in the NW African upwelling area the metabolism of the system is dominated by the activity of microzooplankton.

## Zusammenfassung

- Im NW - afrikanischen Auftriebsgebiet wurde zwischen Cap Blanc und Cap Verde im März 1983 auf 18 Stationen der Bestand und die Stoffwechselaktivität (Respiration und Exkretion) von vier Größenklassen des Zooplanktons untersucht. Diese Größen - Fraktionen wurden folgendermaßen festgelegt: 20 - 100, 100 - 500, 500 - 1000 und  $\gg 1000 \mu\text{m}$ . Die Stationen waren auf 4 küstennormalen Schnitten angeordnet, die sich seewärts bis etwa  $20^\circ \text{W}$  erstreckten. Parallel zu den Zooplanktonuntersuchungen wurden von anderen Arbeitsgruppen Daten zur Hydrographie, Chemie und zu den Phytoplanktonbeständen gesammelt. Diese Daten wurden in einem Datenband (Lenz et al. 1985) vereint.
- Während des Untersuchungszeitraumes wurden keine frischen Auftriebswasserkörper angetroffen, da der NE - Passat ausblieb und wechselnde Winde mit geringen Geschwindigkeiten vorherrschten. Die Isoplethen der verschiedenen Parameter in der Wassersäule zeigten nur ein geringes Aufsteilen, und es traten selbst im küstennächsten Bereich niemals Oberflächentemperaturen  $\leq 17^\circ \text{C}$  auf.
- Die Zusammenschau aller Daten zeigte, daß in dem Untersuchungsgebiet 2 Stationsgruppen vorhanden waren, wovon die eine vor allem auf Grund charakteristischer Organismen als auftriebsbeeinflusst angesehen wurde, die andere aber die Ausprägungen der Hochsee zeigte.
- Die Biomasse des Netzplanktons ( $\gg 100 \mu\text{m}$ ) war an den Auftriebsstationen deutlich höher als in der tropisch - subtropischen Hochsee, lag aber doch etwa eine Größenordnung unter denen der Literatur. Dies kann durch die geringe Auftriebsintensität erklärt werden. In den gleichen Relationen lag die Höhe der Respiration und der Exkretion.  
Innerhalb des Netzplanktons herrschten an den Hochseestationen die kleinsten Formen vor (100 - 500  $\mu\text{m}$ ), wohingegen in der anderen Gruppe sowohl Stationen mit Makroplanktondominanz ( $\gg 1000 \mu\text{m}$ ) als auch Stationen mit Vorherrschen der kleinsten Fraktion (100 - 500  $\mu\text{m}$ ) gefunden wurden. Das kleinere Zooplankton dominierte den Schelf bzw. die schelfnahen Stationen, das Makroplankton hatte seinen größten Anteil weiter seewärts.

größten Anteil weiter seewärts.

- Untersuchungen zur chemischen Zusammensetzung des Netzplanktons ergaben für die auftriebsbeeinflusste Region höhere Lipid- und niedrigere Proteinanteile als an den Hochseestationen, so daß eine größere Bedeutung von Speicherstoffen in der zuerst genannten Region naheliegt.
- Das Mikroplankton (20 - 100 µm) erreichte fast immer höhere Bestände als das Netzplankton. Die absoluten Werte unterlagen jedoch einer sehr hohen Variabilität, so daß signifikante Unterschiede zwischen den Stationsgruppen nicht nachzuweisen waren. Das Verhältnis Mikro- zu Netzplankton war aber in der Hochsee signifikant höher als in der anderen Stationsgruppe, was aus den niedrigeren Netzplanktonbeständen resultierte.

Die Stoffwechsellleistung des Mikroplanktons machte rund 2/3 des gesamten Zooplanktonmetabolismus aus, wobei allerdings wieder eine hohe Variabilität auftrat (26 - 94 %). Die Untersuchung bestätigte erneut die wichtige Rolle des Mikroplanktons im Stoffhaushalt des Pelagials. Die in neuerer Zeit viel diskutierten "Seitenwege" des Nahrungsgefüges (über Bakterien oder Phytoplankter, Protozoen, Mikrometazoen zum größeren Zooplankton) sind somit auch im Auftriebsgebiet vor NW - Afrika sehr bedeutend.

Inhalt

Vorwort	3
<u>Einleitung</u>	5
1.1 Kurze Einführung in das Untersuchungsgebiet	5
1.2 Grundlagen und Ziele der Untersuchung	23
<u>2. Material und Methoden</u>	26
2.1 Untersuchungsgebiet und hydrographische Parameter	26
2.2 Biologische Untersuchungen	26
<u>3. Ergebnisse</u>	33
<u>3.1 Die Rahmenbedingungen der Zooplankton - Untersuchungen</u>	33
3.1.1 Großräumige hydrographische und meteorologische Situation	33
3.1.2 Verteilung der Nährstoffe	33
3.1.3 Andere Parameter und Phytoplanktonbestände	36
<u>3.2 Zooplanktonbestände im Untersuchungsgebiet</u>	42
3.2.1 Chlorophyll - Korrektur der Rohdaten	42
3.2.2 Die Gesamtbioasse und das Verhältnis Mikro- zu Netzplankton	44
3.2.3 Die Größenaufteilung des Netzplanktons	49
3.2.4 Die Protein- und Lipidgehalte des Zooplanktons	55
3.2.5 Zur taxonomischen Zusammensetzung und trophischen Organisation des Zooplanktons	59
<u>3.3 Der Metabolismus des Zooplanktons vor NW - Afrika</u>	67
3.3.1 Die Respiration als Gesamtparameter des Metabolismus und die $\text{NH}_4$ - N und $\text{PO}_4$ - P Exkretion	67

3.3.2 Die Abschätzung der Nährsalzregeneration durch das Zooplankton	79
3.3.3 Zur Frage der Fehleinschätzung der metabolischen Raten - Die gewichtsspezifischen Metabolismusraten als Beurteilungskriterium	85
<u>3.4 Untersuchungen zum Tag - Nacht - Rhythmus des Zooplanktons</u>	94
<u>3.5 Clusteranalyse und Charakterisierung der Stationsgruppen</u>	98
<u>4. Diskussion</u>	109
<u>5. Literaturverzeichnis</u>	124

Vorwort

Die vorliegende Arbeit stellt die Ergebnisse der im Frühjahr 1983 unternommenen Zooplanktonuntersuchungen im Auftriebsgebiet vor NW - Afrika dar ("Meteor" - Reise 64, Expedition "Biozirkel", 4. Fahrtabschnitt).

Das Vorhaben stand unter dem Thema: Größenstruktur und Stoffumsatz in Planktongemeinschaften als Indikator für Produktionsleistung und Energiefluß im Pelagial. Es sollte hierbei herausgearbeitet werden, wie sich die Größenstruktur des Zooplanktons und dessen Aktivität (Respiration, Exkretion) in Abhängigkeit von der Umweltsituation verändert, wobei die küstennahe Auftriebssituation und die angrenzende subtropisch - tropische Hochsee als gegensätzliche Teile des pelagischen Ökosystems angesehen wurden. Außerdem sollte die Rolle des Mikroplanktons vor NW - Afrika und die Bedeutung der Größenabhängigkeit metabolischer Prozesse besonders beachtet werden.

Die Untersuchungen wurden durch folgende Arbeitsgruppe ausgeführt:

J. Lenz	- Wissenschaftlicher Leiter
G. Schneider	- Bestände des Zooplanktons und chemische Zusammensetzung, Gesamtauswertung der Untersuchungen
T. Weisse	- Aktivitätsbestimmungen des Zooplanktons
K.G. Barthel	- Mitarbeit bei den Aktivitätsbestimmungen
P. Fritsche	- Bestands - und Aktivitätsmessungen, Technische Betreuung der Expedition

Die hier vorgelegte Auswertung basiert auf den Meßergebnissen, die in einem 1985 erschienenen Datenband niedergelegt sind:

Lenz, J., Schneider, G., Elbrächter, M., Fritsche, P., Johannsen, H., Weiße, T.:

Hydrographic, chemical and planktological data from the North - West - African upwelling area obtained from February to April 1983 ("Ostatlantik - Biozirkel")

Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Universität Kiel, Nr. 140, 105 pp (1985)

An dieser Stelle sei nun all jenen gedankt, die bei der Vorbereitung, Durchführung und Auswertung der Expedition geholfen und einen Großteil zum Gelingen der Arbeiten beigetragen haben.

An erster Stelle ist hierbei die DEUTSCHE FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT zu nennen, ohne deren finanzielle Unterstützung es nie zu dieser Expedition gekommen wäre, und die auch den Gang der Auswertung im Rahmen der Sachbeihilfe Le 232 / 14 unterstützte. Weiterer Dank geht an Prof. G. Siedler und Dr. H. Weikert, die Koordinatoren der Expedition, an Prof. Dr. D. Schnack, den Fahrtleiter während unserer Untersuchungen, sowie an Kapitän und Mannschaft von F.S. "Meteor", die für kleinere und größere Probleme immer ein offenes Ohr hatten. Während der verschiedenen Phasen des Projektes waren noch behilflich: Dr. M. Elbrächter, B. Hartung, H. Johannsen, U. Junghans, R. Laschefski, E. Mempel, R. Neuhaus, W. Rook, H. Vogel, R. Werner und U. Wolf.

Auch ihnen gilt unser aufrichtiger Dank.

## 1. Einleitung

### 1.1 Kurze Einführung in das Untersuchungsgebiet

Das Auftriebsgebiet an der Ostflanke des Nordatlantiks erstreckt sich von Portugal im Norden entlang der Marokkanischen und Mauretanischen Küste bis etwa in die Region von Cap Verde im Süden.

Wie in fast allen Küstenauftriebsgebieten verursachen die Passatwinde das Aufquellen von kaltem und nährstoffreichem Tiefenwasser (Ekman - Trift). Durch die saisonale Verlagerung des Azorenhochs tritt im Jahreszyklus eine Süd - Nord - Verschiebung der stärksten Auftriebszone statt. Im Januar/Februar liegt der stärkste Auftrieb südlich von  $20^{\circ}$  N, wo die Passatwinde ihre südlichste Ausdehnung erreichen (Wooster et al. 1976). Dem Nordwärts - Wandern der Windzone entspricht eine Verlagerung der Auftriebszone in den Bereich zwischen  $20^{\circ}$  N und  $43^{\circ}$  N. Das Auftriebszentrum liegt zwischen  $20$  und  $25^{\circ}$  N. In der Region von Cap Blanc ist daher ganzjährig mit Auftrieb zu rechnen.

Das Strömungssystem im Untersuchungsgebiet ist noch nicht vollständig bekannt, doch können die wichtigsten Wasserbewegungen kurz charakterisiert werden. Wie Abb. 1 zeigt, ist das Strömungsbild an der Oberfläche im Sommer bestimmt durch den südwärts setzenden Kanarenstrom und einen nordwärts setzenden Gegenstrom in Küstennähe. Im Winter tritt ein weiterer Strom hinzu, der direkt vor der Küste nach Süden fließt (Mittelstaedt 1983). Starke Beachtung muß auch ein polwärtiger Unterstrom finden (Mittelstaedt 1982 und 1983), dessen Kern südlich von Cap Blanc in 100 - 200 m Tiefe liegt. Nördlich von Cap Blanc sinkt dieser Unterstrom in größere Tiefen ab.

Solche polwärts gerichteten Unterströme finden sich auch in den anderen Küstenauftriebsgebieten (SW - Afrika, Peru, Oregon: Barber und Smith 1981, Mittelstaedt 1982)

Das Auftriebswasser selbst kommt aus Tiefen von 200 - 300 m (Defant 1937) und entstammt im südlichen Teil des NW - afrikanischen Auftriebsgebietes dem polwärts gerichteten Unterstrom, der also mithin ein wichtiges Auftriebsreservoir darstellt. Im Gebiet nördlich von Cap Blanc sind hingegen nordatlantische Wassermassen am Auftrieb beteiligt, da der Unterstrom in größere Tiefen abgesunken ist.

Abb. 2 gibt schematisch die Vorstellungen über die mittleren Strömungslagen und die hypothetischen Querkulationen wieder.

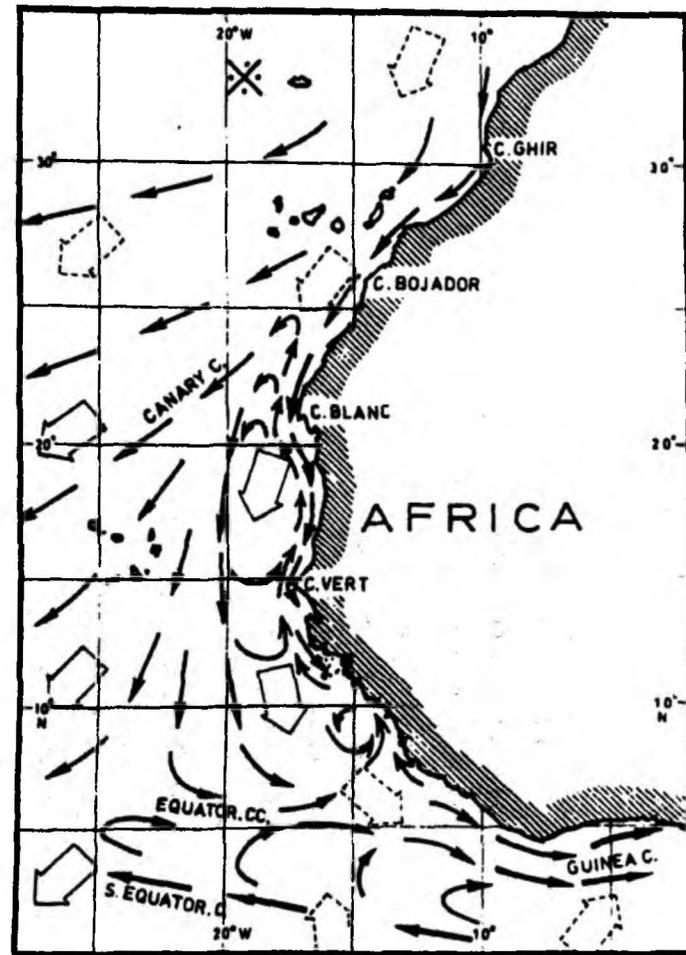
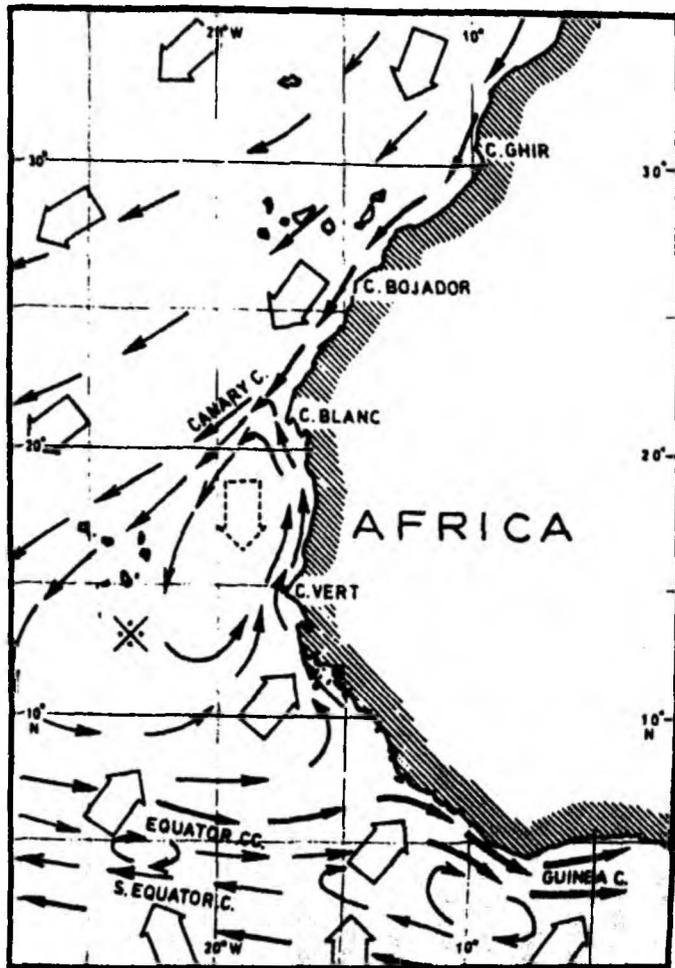
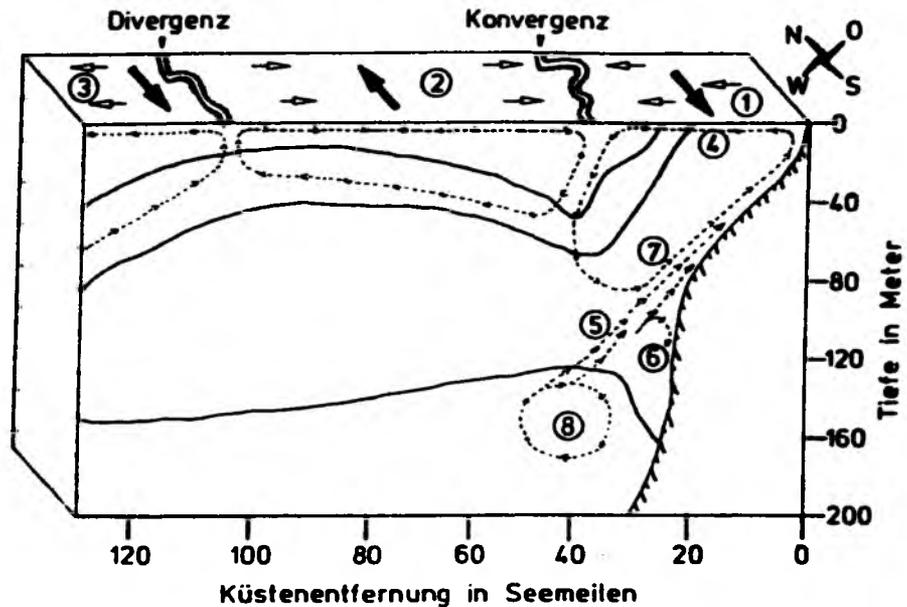


Abb. 1: Idealierte Darstellung der Oberflächenströmungen im Auftriebsgebiet vor NW - Afrika. Links während des Sommers, rechts im Winter ((ams: Mittelstaedt, 1983)

Abb. 2: Schematische Darstellung der Zirkulationsmuster in den oberflächennahen Wasserschichten vor Mauretania (Aus: Hiller, 1985)



Die Pfeile zeigen die Komponenten der dreidimensionalen Querkirkulation :

- ➔ küstenparallele, mesoskalige Strömungen
- küstensenkrechte Oberflächenströmungen
- Zirkulationssysteme in tieferen Wasserachichten
- ~ typischer Verlauf der Isopycnen
- Fronten an den Strömungsscherungszonen

Die Ziffern kennzeichnen die Hauptkomponenten des Strömungs- und Zirkulationssystems :

- ① Die primäre Auftriebszone mit küstennaher, südwärts gerichteter Strömung
- ② Entlang der Schelfkante nordwärtssetzender Gegenstrom, der das Auftriebssystem seewärts begrenzt.
- ⑦ Schwacher Ausläufer des großskaligen Zirkulationssystems des Atlantiks - südwärtsfließender Kanarenstrom
- ④ Windinduzierte ablandige Ekmanströmung
- ⑤ Zum Schelf gerichteter Kompensationsstrom, der die Haupttriebfeder des großskaligen Auftriebs ist.
- ⑥ Abwärtsgerichtete Komponente des Kompensationsstromes
- ⑦ Aufwärtsgerichtete Komponente des Kompensationsstromes
- ⑧ Nordwärtssetzender Unterstrom, mit Kernbereich in 150 m Tiefe, der das Auftriebsreservoir darstellt.

Das Auftriebswasser entstammt dem Unterstrom und erreicht vor der Küste die Oberfläche. Die ablandige Querkomponente des Gegenstromes bilden eine Konvergenz, die zu abwärtsgerichteten Wasserbewegungen führt ("downwelling") wodurch der Küstenauftrieb seewärts begrenzt wird. Die Stromscherungszone zwischen dem Gegenstrom und den Ausläufern des Kanarenstromes wird als Divergenz gedeutet, wobei das auftriebende Wasser nur aus geringen Tiefen stammen soll. Grob gesagt, kann man die Auftriebszone vor NW - Afrika mit der Schelfzone gleichsetzen, während sich seewärts die Gegenstromregion anschließt (Mittelstaedt 1982).

Die hier dargestellten Verhältnisse sind Idealisierungen, die vor allem durch Fluktuationen der Passatwinde stark verändert werden können. Sie kann sich bei schwachen Passatwinden der Gegenstrombereich bis auf den Schelf ausbreiten, wobei der Auftrieb bis auf Reste unterdrückt wird. Häufig treten in solchen Perioden kontinentale Winde auf, die staubreiche Saharaluft auf See transportieren (Harmattan - Wind). Weiterhin kann es zu Schwankungen kommen, die im Tagesbereich liegen (Land - See - Wind Zirkulationen, Gezeitenströme, interne Wellen). Wie oben angedeutet, kann das Auftriebsgebiet vor NW - Afrika in 2 Untergebiete geteilt werden, wobei das breite und sehr dynamische Übergangsbereich im Bereich von Cap Blanc liegt. Im Norden entstammt das Auftriebswasser nordatlantischen Wassermassen, das NACW - Wasser ist dominierend (Nordatlantisches Zentralwasser), wohingegen im Süden der polwärtsgerichtete Unterstrom das Auftriebsreservoir darstellt, das SACW - dominiert ist (Südatlantisches Zentralwasser). Das SACW ist salzärmer ( $\approx 36 \text{ ‰}$ ) und nährstoffreicher als das NACW, wobei für die Nährstoffe gilt:

NACW :  $\text{NO}_3 = 8 - 33 \text{ } \mu\text{mol dm}^{-3}$ ,  $\text{PO}_4 = 0.4 - 1.9 \text{ } \mu\text{mol dm}^{-3}$   
SACW :  $\text{NO}_3 = 23 - 47 \text{ } \mu\text{mol dm}^{-3}$ ,  $\text{PO}_4 = 1.6 - 2.7 \text{ } \mu\text{mol dm}^{-3}$

(Fraga et al. 1985).

Diese nur grob skizzierten Unterschiede führen dazu, daß der südliche Teil des Untersuchungsgebietes die höheren Nährstoffe und die reichere Produktion ausweist (Fraga 1974, Manriquez und Fraga 1982, Minas et al. 1982).

Allgemein gesprochen ist der Nährstoffgehalt im NW - afrikanischen Auftriebsgebiet niedriger als z. B. vor Peru oder Oregon. Dies liegt daran, daß sowohl der Pazifik als auch der Indik höhere Nährstoffgehalte im Tiefenwasser aufweisen als der Atlantik, was wiederum auf die globale Zirkulation zurückzuführen ist (Codispoti et al. 1982).

Die chemischen und physikalischen Charakteristika der aufgetriebenen Wassermassen verändern sich in der Zeit durch physiko - chemische Prozesse. Sonneneinstrahlung einerseits und Vermischung mit angrenzenden Wasserkörpern andererseits erhöhen sowohl die Temperatur als auch den Salzgehalt des Auftriebswassers. Die zunächst niedrigen pH - und Sauerstoffwerte steigen an, wohingegen der Gehalt an Nährstoffen durch die biologische Produktion sinkt. Die Abb. 3 aus Weichart (1980) mag als Beispiel für diese Veränderungen angesehen werden.

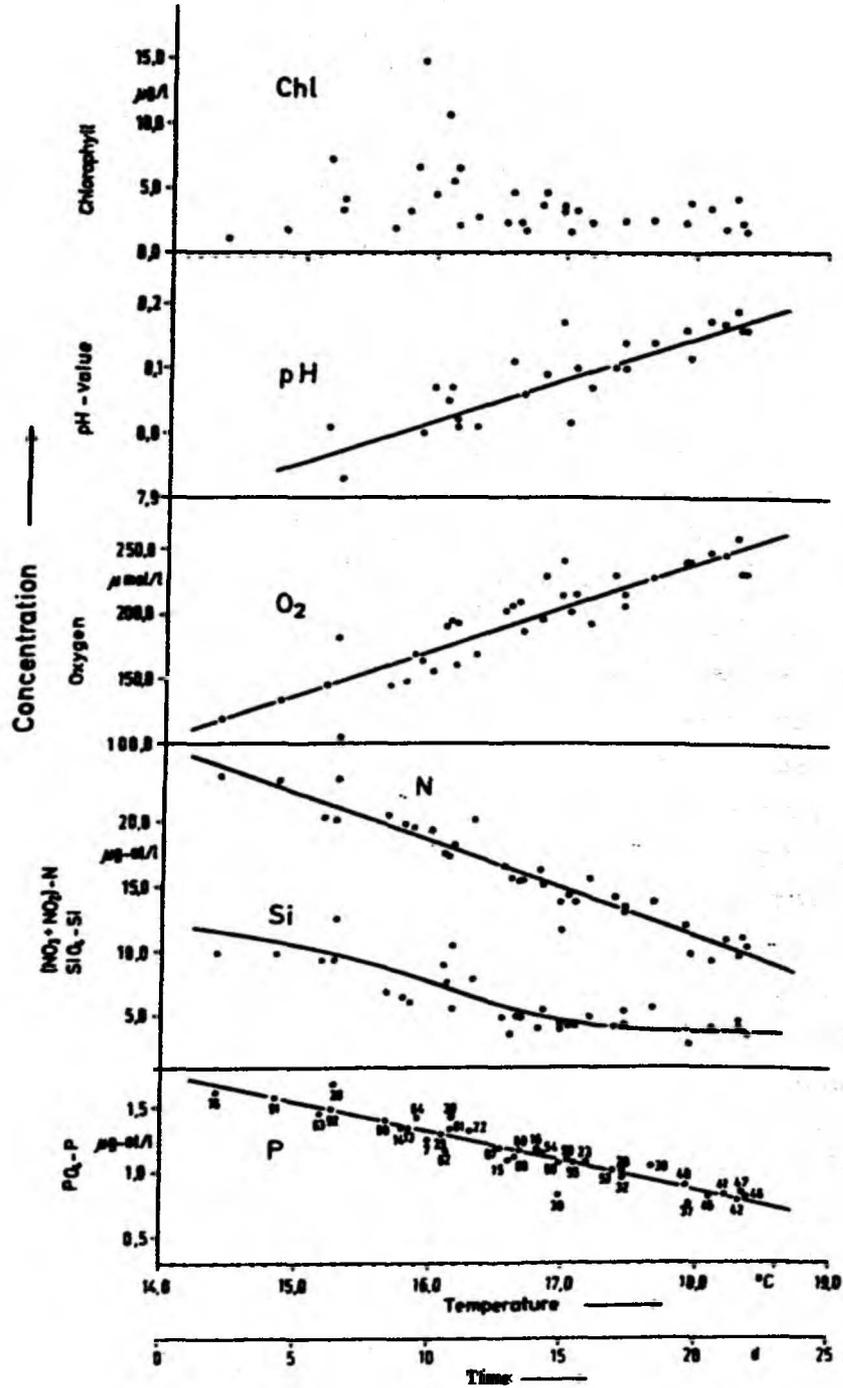
Es mag hier ein kleiner Exkurs erlaubt sein, der sich mit der Frage beschäftigt, welche Kriterien Auftriebsphänomene kennzeichnen. Großskalige Phänomene, die allgemein ein Auftriebsgebiet anzeigen, sind Verfärbungen und verminderte Transparenz des Wassers, große Seevogelscharen, von Vogelmist weiß getünchte Felsen u. dgl. (Lenz 1981). Mehr mesoskalig - sowohl was räumliche als auch zeitliche Maßstäbe angeht - wirken bestimmte Zooplanktonarten. Das viel zitierte Paradebeispiel für NW -Afrika ist der Copepode Calanoides carinatus, dessen Auftreten im Epipelagial als Auftriebsindikator gewertet wird. Dabei muß man aber vorsichtig sein, denn das Auftreten dieser Art in oberflächennahen Schichten ist zwar mit Auftriebsvorgängen verknüpft, doch können diese schon geraume Zeit zurückliegen (Brenning 1981). Die konsistentesten Kriterien, die in einer konkreten Situation (etwa während einer Expedition) Auftriebsvorgänge anzeigen, sind aber hydrographisch - chemischer Natur. Nimmt man die Angaben von Weichart (1980) als repräsentativ für das NW - afrikanische Gebiet an, so kann man zusammenfassend sagen, daß relativ frischer Auftrieb angezeigt wird durch:

- Wassertemperaturen  $\leq 16^{\circ}$  C im Oberflächenbereich
- Salzgehalten an der Oberfläche  $\leq 36$  o/oo
- pH - Werten  $\leq 8.1$
- Sauerstoffgehalten  $\leq 4.5$  ml  $\text{dm}^{-3}$
- hohen Nährstoffgehalten

Diese Werte können natürlich nicht als absolute Kriterien gelten, da erstens die Festlegung von Grenzen eine Definitionsfrage ist, zweitens das Gebiet großskalige Unterschiede aufweist und drittens Variationen der Auftriebsintensität solche Werte beeinflussen.

Doch kehren wir zur Kurzbeschreibung der Phänomene vor NW - Afrika zurück.

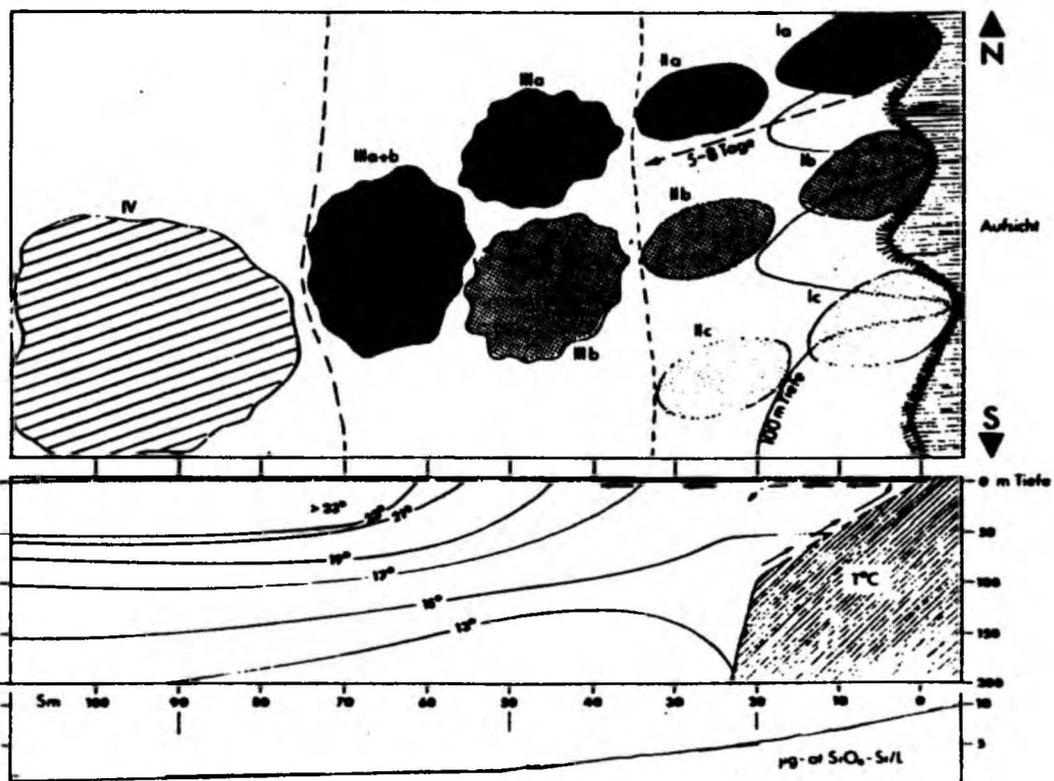
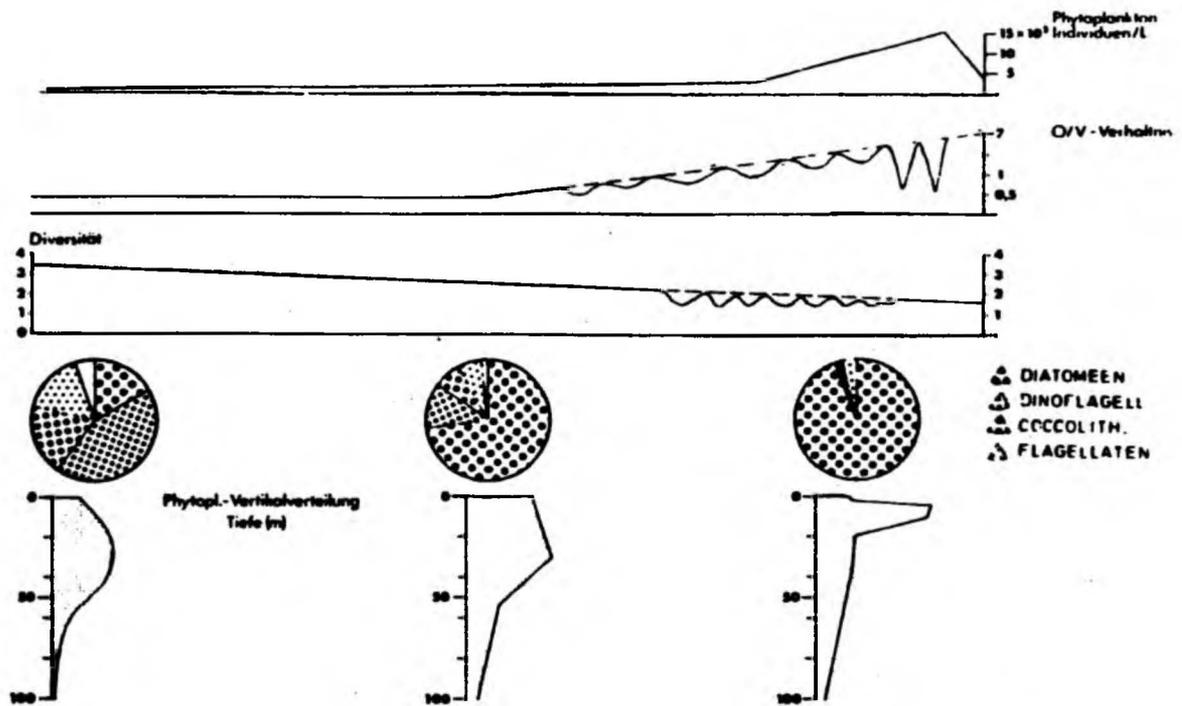
Abb. 3: Veränderungen hydrographisch - chemischer Parameter eines Auftriebswasserkörpers in der Zeit  
(Aus: Weichert, 1980)



Die Höhe der pflanzlichen Primärproduktion wurde zu 1.1 - 3.4 gC / m<sup>2</sup> / d ermittelt (Lloyd 1971, Estrada 1974, Huntsman und Barber 1977, Estrada 1980). Wie sich gezeigt hat, ist die Höhe der Primärproduktion zeitlich wie örtlich sehr variabel, wobei die Nährstoffkonzentrationen zwar eine wichtige, aber nicht unbedingt entscheidende Rolle spielen. Huntsman und Barber (1977) konnten zeigen, daß die Assimilationszahlen des Phytoplanktons auch von den auftretenden Windgeschwindigkeiten abhängen. Die Autoren schließen, daß sich sowohl sehr starke, als auch schwache Winde negativ auf die Höhe der Primärproduktion auswirken. Sehr starke Winde erzeugen eine tiefe durchmischte Schicht, so daß die Pflanzenpopulation lichtlimitiert ist, wohingegen bei sehr schwachen Winden der Auftriebsprozess zum Erliegen kommt, was Nährstofflimitation bedeutet. Die Variabilität der Primärproduktion und mittelbar der Planktonbestände ist Ausdruck der Dynamik des Auftriebsgeschehens allgemein, letztendlich also der auftriebserzeugenden Kräfte. Die Art und Weise wie "externe Energie" - in erster Linie Wind dem System zugeführt und im System "verarbeitet" wird, ist nach Margalef's Meinung (Margalef 1978, 1981, 1985) die strukturierende Komponente in Auftriebs - Ökosystemen, sowohl in nicht - biologischer Hinsicht, als auch bei den biologischen Prozessen. Die angeschnittene Problematik Untersuchungen der Phytoplanktonorganismen vor NW - Afrika (Richert 1975, Estrada 1978, Margalef 1978, Blasco et al. 1981, Estrada und Blasco 1985) zeigten, daß es zur Ausbildung von Artgemeinschaften kommt. Eine Zuordnung der Organismengruppen zu bestimmten Umweltparametern (im Sinne einer Prognose) ist allerdings sehr schwierig. Die Ausbildung bestimmter Gemeinschaften ist ganz offensichtlich nicht nur von der physikalisch - chemischen Umwelt abhängig, sondern auch von der "Vorgeschichte" des auftreibenden Wasserkörpers. Estrada und Blasco (1979) konnten zeigen, daß im kalifornischen Auftriebsgebiet das Phytoplankton von Diatomeen beherrscht wird, wenn das aufquellende Wasser aus dem polwärtigen Unterstrom stammt. In Wassermassen dagegen, die einen höheren Anteil des Kalifornienstromes enthalten, dominieren Dinoflagellaten. Wenn Richert (1975) vor NW - Afrika findet, daß frisch aufgetriebenes Wasser bereits  $9 \times 10^5$  Zellen / l enthält, so bedeutet dies, daß bereits in größeren Tiefen der Grundstock für die spätere Artengemeinschaft vorhanden ist. Dieser

Grundstock aber wird bestimmt durch frühere Blütensituationen, der Sedimentation von Zellen und Dauerstadien sowie dem advektiven Transport von Organismen. Das frisch aufgetriebene Wasser wird nach Richert (1975), Gillbricht (1977) und Estrada (1978) von Diatomeen beherrscht. Erst in älteren und küstenferneren Wasserkörpern ersetzen andere Gruppen (Dinoflagellaten, Flagellaten, Coccolithophoriden) die Diatomeen. Die Abb. 4 mag die Verhältnisse des Phytoplanktons vor NW - Afrika in der Tendenz darstellen. Eine Besonderheit in küstennahen Auftriebsgebieten sind gallertbildende Diatomeen. Vor NW - Afrika sind dies die kleine zentrische Diatomee Minidiscus triaculatus, vor allem aber Thalassiosira partheneia und einige andere Thalassiosiren (Richert 1975). Die Einzelzellen von Th. partheneia haben einen Durchmesser von 7 - 15  $\mu\text{m}$ , und einige Hundert bis zu 25000 Zellen bilden eine Kolonie, die bis 5 cm lang werden kann (Elbrächter und Boje 1978). Eine weitere Beobachtung der eben zitierten Autoren ist nicht weniger interessant. Sie fanden bei lichtmikroskopischen Untersuchungen in den Kolonien die Flagellaten Prorocentrum phaeocysticola, Amphidinium phaeocysticola, Gymnodinium heterostriatum und Glenodinium sp. Hinzu kamen bis zu 43 Amöben, 5 Euplotes und vier andere hypotriche Ciliaten, die an den Diatomeen fressen sollen. Weiter waren auf den Kolonien Nitzschia - ähnliche Diatomeen (Nitzschia bicapitata nach Richert 1975) und mehrere Tausend Bakterien zu beobachten. Richert (1975) beschreibt, daß in kaltem, frischem Auftriebswasser zunächst Minidiscus triaculatus dominiert. Später (im Driftexperiment) wird diese Form von Th. partheneia abgelöst. Gleichzeitig mit dem Artenwechsel geht eine Temperaturerhöhung einher, und die Chlorophyllwerte steigen steil an. Sowohl M. triaculatus als auch Th. partheneia sind in rein ozeanischem Wasser nicht zu finden. Der Anstieg der heterotrophen Aktivität folgt dem der Primärproduktion und der Phytoplanktonbestände mit der sehr kurzen Zeitverzögerung von 1 - 2 Tagen nach Herbland et al. (1973) und Herbland (1978). Die Autoren sehen in dieser ungewöhnlich kurzen Zeitspanne einen Ausdruck der engen Kopplung der Mitglieder des Ökosystems, die bereits im polaren Unterstrom, also in der latenten Phase vorhanden ist. Die von den bereits zitierten Autoren durchgeführten Driftexperimente, die sich vor NW - Afrika über 9 bzw. 6 Tage hingen, ließen eine Sukzession der planktologischen Phänomene erkennen. Kurz nach Beginn der Untersuchung stiegen die Primärproduktions- und

**Abb. 4: Schematische Darstellung der Entwicklung von Phytoplanktongemeinschaften vor NW - Afrika**



**Erklärender Text zu dieser Abbildung auf der nächsten Seite**

Erklärender Text zu Abb. 4. Sowohl Bild als auch Text wurden aus Richert (1975) entommen.

"Schematische Darstellung der zeitlichen Entwicklung von Phytoplanktongemeinschaften im N.W.-afrikanischen Auftriebsgebiet. Die Entwicklung ist in drei Abschnitte gegliedert: Im küstenanhen Bereich wird das junge Auftriebswasser zu 90% von Diatomeen mit einem großen Oberflächen / Volumen - Verhältnis besiedelt. Die meisten Individuen befinden sich in den oberen 25 m der Wassersäule, die Diversität liegt unter 2.0. Mit zunehmender Entfernung von der Küste werden die Nährstoffe (als Beisp. Silikat) abgebaut, die Individuenzahlen steigen rasch an und die Diatomeenartenzusammensetzung ändert sich (von I und II). Die kleinen Buchstaben a, b und c bezeichnen die kleinräumig voneinander unterschiedlichen Artengemeinschaften. In dem zweiten Bereich (III) sind die Diatomeen prozentual zurückgegangen, die ursprünglich scharf voneinander getrennten Artengemeinschaften werden durchmischt und es kommt zu einem Anstieg der Diversität. Die Individuenzahlen haben rasch abgenommen und die O/V - Verhältnisse sind kleiner als 0.5. Im letzten Bereich (IV) sind die Diatomeen von den Dinoflagellaten prozentual verdrängt, das Maximum der Gesamtphytoplanktonvertikalverteilung liegt unterhalb von 20 m Tiefe und die Diversität liegt über einem Wert von 3.0. Die Temperaturen (23° C) zeigen den Einfluß ozeanischen Wassers, das sich aber noch durch höhere Nährstoffgehalte als auftriebsbeeinflußt auszeichnet."

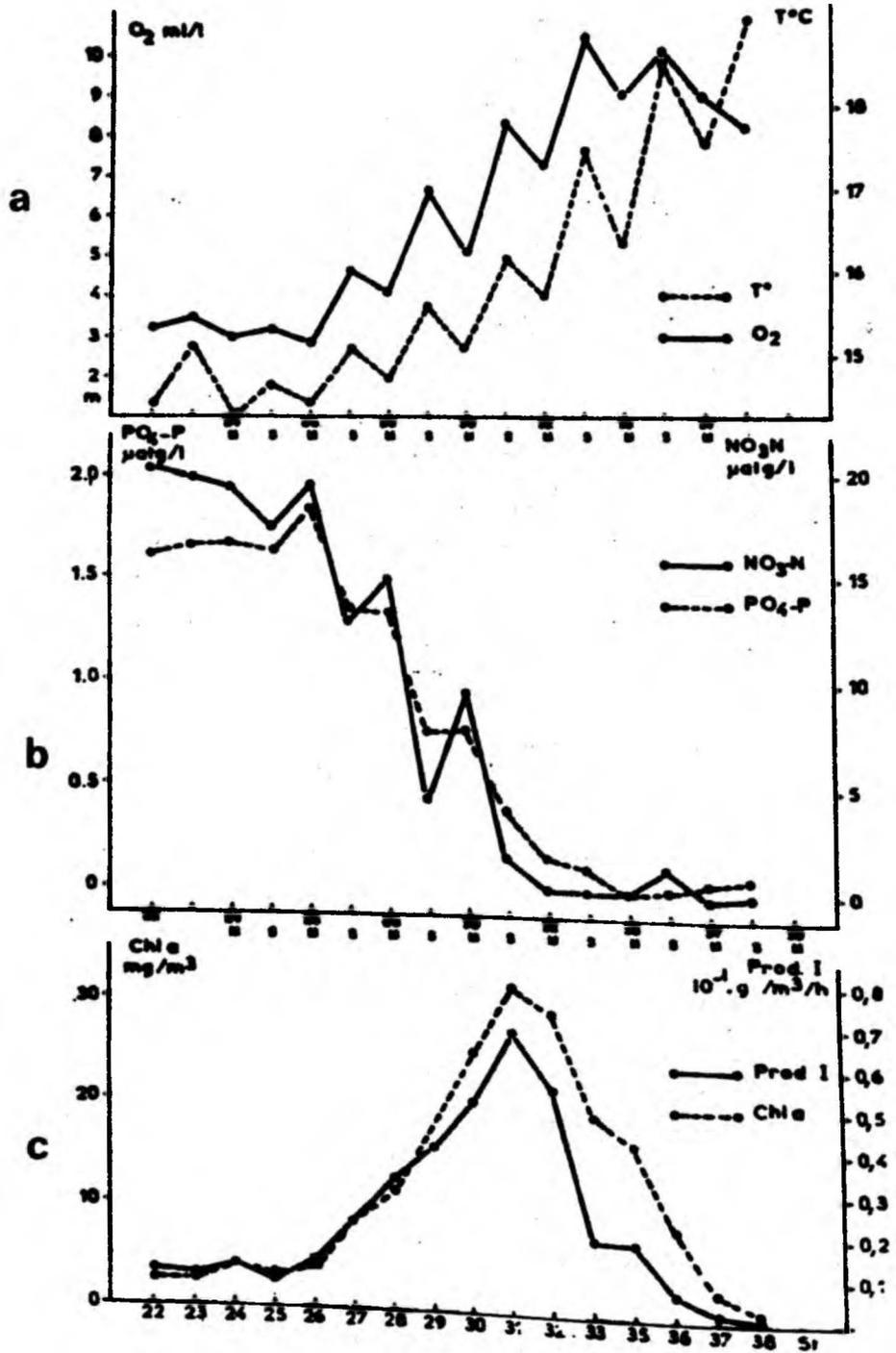
Chlorophyllwerte an, denen etwa 1 Tag später die bakterielle Aktivität und das Zooplankton nachfolgten. Nach einer Woche wurden Maximalwerte gemessen danach sanken die Aktivitäten und Bestände ab. Von den abiotischen Parametern zeigten die O<sub>2</sub>-Sättigung und die Temperatur einen durchgehenden Anstieg, während die Nährstoffe bis auf minimale Konzentrationen abnahmen (Abb. 5). Die Zunahme der bakteriellen Aktivität war in den genannten Studien mit dem Anstieg der Phytoplanktonexudation gekoppelt. Insgesamt gesehen sind wir aber über die Rolle der Bakterien im Haushalt des Auftriebsökosystems vor NW - Afrika schlecht informiert. Watson (1978) unternimmt den Versuch einer Abschätzung der Bestände im Gebiet. Die Biomasse der Bakterien liegt danach in den oberen 20 m der Wassersäule zwischen 170 und 800 mgC / m<sup>2</sup>. Dies sind an den Schelfstationen im Mittel 14 % der Phytoplanktonbestände, an den Hangstationen mit Wassertiefen zwischen 130 und 800 m aber etwa 40 %. Ein signifikanter Schelf - Ozean - Gradient war in der Bakterienbiomasse nicht feststellbar, wohl aber dürfte sich die relative Bedeutung der Mikroorganismen ändern, da andere Organismengruppen im Bestand abnehmen. Smith et al. (1977) untersuchten im Mai 1974 die Phytoplanktonexudation und die bakterielle Aufnahme in der Region von Cap Blanc. Nach dieser Untersuchung liegt die Exudation bei rund 9 % der <sup>14</sup>C -Fixierung. Hiervon werden nur etwa 18 % von Bakterien aufgenommen, so daß weniger als 2 % der Primärproduktion über die Bakterien ins Nahrungsnetz gelangen. Untersuchungen im peruanischen Auftriebsgebiet (Sorokin 1978 zitiert in Azam 1984) erbrachten eine bakterielle Produktion von 3 - 75 % der Primärproduktion.

Die sich widersprechenden Ergebnisse und die beobachtete Spannbreite der Werte zeigt deutlich, daß noch viel Arbeit zu leisten ist, bevor die Rolle der Bakterien in Auftriebsgebieten hinreichend beleuchtet ist.

Das Zooplankton baut während der aktiven Auftriebsperioden hohe Bestände auf, wobei die Copepoden über 90 % des Zooplanktons ausmachen können. Die Diversität der pelagischen Gemeinschaft ist in solchen Phasen geringer und der Anteil der carnivoren Organismen niedriger als in auftriebslosen Perioden (Seguin 1970, Bainbridge 1972, Binet 1972, 1973).

Die Untersuchung von Bainbridge (1972) zeigte, daß bestimmte Zooplanktonarten wie z.B. die Cladocere Penilia avirostris nur während der

Abb. 5: a - c, Erläuterungen siehe nächste Seite



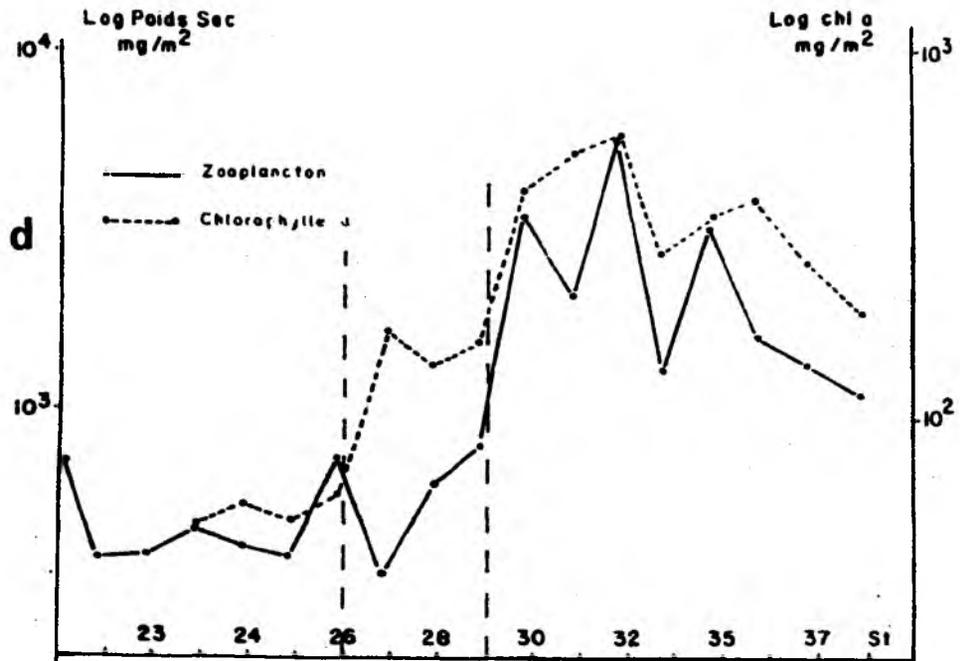


Abb. 5: Die Veränderungen der wichtigsten Parameter während eines Driftexperimentes (Aus. Herbland et al., 1973)

- a - Temperatur und Sauerstoffgehalt: steigend mit Tagesrhythmus
- b - Nährstoffkonzentrationen, fallend
- c - Primärproduktion und Biomasse des Phytoplanktons als Chl. a: zunächst langsamer Anstieg der Werte, Erreichen eines Maximums nach etwa einer Woche, dann fallend
- d - Zooplanktontrockengewicht und Chl. a - Gehalt der Wassersäule: langsamer Anstieg, Maximum nach einer Woche, dann sinkende Werte. Man achte auf die Zeitverzögerung zwischen dem Anstieg der Phytoplankton- und Zooplanktonbiomasse

Die Untersuchung zog sich über neun Tage hin, wobei die Abfolge der Stationen (22 - 38) als Zeitreihe gesehen werden kann.

Auftriebsperioden in hohen Zahlen vorkommen. Andere Arten sind sowohl während als auch außerhalb der Auftriebsperioden in etwa gleichen Anteilen vorhanden (z.B. Oncaea venusta), wohingegen bestimmte Arten nur in der auftriebsfreien Jahreszeit vorhanden sind, wie z.B.: Calocalanus pavo oder Euchaeta marina.

Das Zooplankton vor NW - Afrika unterliegt bestimmten Verteilungsmustern. So steigt nach der Arbeit von Blackburn (1979) die Zooplanktonbiomasse vom inneren Schelf zur Kontinentalhangregion an. Die Schelfstationen werden von Organismen in der Größenklasse 100 - 500 µm, die Hangstationen von Tieren > 1000 µm dominiert. Ähnliches wurde auch von Smith und Whitley (1977) beobachtet.

Auch die taxonomische Zusammensetzung verändert sich beim Übergang vom Schelf zum Hang. An den Stationen des inneren Schelfes machen die Copepoden 60 - 78 % der Zooplanktonbiomasse aus. Auf dem inneren Schelf liegt ihr Anteil nur noch bei 46 - 61 %, und an den Hangstationen sind sie im Mittel nur mit 40 % vertreten. Der Anteil der Euphausiden steigt demgegenüber deutlich an und erreicht über dem Kontinentalhang Werte, die mit den Copepoden vergleichbar sind. Ein ähnlicher Gradient findet sich auch bei den Thaliaceen, wenn auch auf niedrigerem Niveau (Blackburn 1979).

Unter den Copepoden - trotz aller Einschränkungen die wichtigste Zooplanktongruppe im Auftriebsgebiet vor NW - Afrika - ist in erster Linie Calanoides carinatus zu nennen, eine Art, die in den Auftriebsregionen des ganzen westlichen Afrikas (Nord und Süd, aber ohne Marokko) auftritt (Thiriou 1978) und einen großen Anteil der Zooplanktonbiomasse ausmacht. Das Auftreten ist an die südlichen Wassermassen gebunden (SACZ und südliches Tiefenwasser: Brenning 1985), was auch das Fehlen vor Marokko erklärt, da diese Wassermassen am Auftrieb vor Marokko nicht beteiligt sind. Vives (1974) sieht den Copepoden als Indikatorart für Auftriebsereignisse vor der afrikanischen Küste an, doch wird dies durch Brenning (1981) relativiert.

Calanoides carinatus unternimmt eine ausgeprägte saisonale (= ontogenetische) Wanderung. Als C 5 Stadium wird er in Tiefen von 500 - 800 m gefunden, wo er aktiv in das Gebiet des polaren Unterstromes einwandern soll und mit dem Auftrieb in die oberflächennahen Schichten gelangt (Binet und De Sainte Claire 1975). Hier findet die Vermehrung statt, wobei das Weibchen bis zu 70 Eier pro Tag produzieren kann, was

rund dreimal mehr ist als z.B. bei Calanus helgolandicus oder Calanus marshallae (Borchers und Hutchings 1986). Die Art hat einen großen Ölsack, eine Hungertoleranz von 14 Tagen bei 15° C und einem Monat bei 8° C, sie ist herbivor, kann sowohl kleinere Diatomeen als auch Dinoflagellaten fressen, scheint aber insgesamt gesehen besser als andere Copepoden geeignet zu sein, große Diatomeen zu fressen, und leitet die gewonnene Energie direkt in die Geschlechtsprodukte. Die ungünstige, d.h. auftriebslose Zeit, verbringt der Hauptteil der Population wieder in größerer Tiefe (Bainbridge 1972, Binet und De Sainte Claire 1975, Schnack und Elbrächter 1981, Schnack 1982, Borchers und Hutchings 1986).

Neben Calanoides carinatus spielen im Auftrieb vor NW - Afrika noch die folgenden Copepoden eine größere Rolle bei der biologischen Produktion: Temora stylifera, T. turbinata, Centropages chierchiae, C. brachiatus, Paracalanus parvus und Clausocalanus sp. (Brenning 1985). Aus anderen Zooplanktongruppen sind die Euphausiden ebenfalls für Auftriebssituationen charakteristisch. Cladoceren (Penilia avirostris, Evadne tergestina), Appendicularien und Salpen erreichen zeitweise ebenfalls hohe Bestandswerte. Sowohl die Cladoceren als auch die Salpen können reiche Phytoplanktonblüten sehr effektiv nutzen, da durch asexuelle Vermehrung ein schneller biologischer Zyklus durchlaufen wird (Bainbridge 1972, Heron 1972 a und b, Binet 1972, Blackburn 1979).

Das Studium der Zooplanktodynamik wird allerdings durch advective Vorgänge erheblich beeinflusst, wobei sowohl küstenparallele als auch küstennormale Wasserbewegungen berücksichtigt werden müssen. Untersuchungen zu dieser Thematik sind rar, aber die Arbeiten von Blackburn (1979), Bernal und Mc Gowan (1981) und Smith et al. (1981) zeigen, daß der Einfluß der Wasserbewegungen sehr erheblich sein kann. So schätzt Blackburn (1979) für sein Untersuchungsgebiet vor NW - Afrika ab, daß der Einfluß der Advektion bei der täglichen Variation der Zooplanktonbiomasse 1 - 2 Zehnerpotenzen größer ist, als die Veränderung durch biologische Prozesse. Dasselbe gilt natürlich auch für Phytoplanktonuntersuchungen.

Arbeiten zum Metabolismus des Zooplanktons im NW - afrikanischen Auftriebsgebiet wurden z.B. von Herbland et al. 1973, Packard et al. 1974, Smith und Whitley 1977, Packard 1979 und Smith und Whitley

1982 vorgelegt. Wir wollen an dieser Stelle auf die genannten Arbeiten nicht eingehen, da in der Abschlusdiskussion die metabolischen Verhältnisse genauer betrachtet werden.

Zieht man ein Resumee über die Zooplanktonliteratur, so stellt man fest, daß wir recht gut über die Verteilung, die Zyklen und die metabolischen Verhältnisse des größeren Zooplanktons unterrichtet sind. Dagegen fehlen fast völlig Angaben zur Bedeutung des Mikroplanktons, also z.B. des Größenbereiches zwischen 20 und 100 µm. Hier finden sich eine Reihe von Organismen, von denen aus theoretischen Gründen ein hoher Beitrag zum Stoffwechsel des pelagischen Ökosystems erwartet werden kann.

Diese Lücke in unseren Kenntnissen über das NW - afrikanische Auftriebsgebiet war ein Gesichtspunkt unserer Arbeitsplanung für die Expedition von 1983.

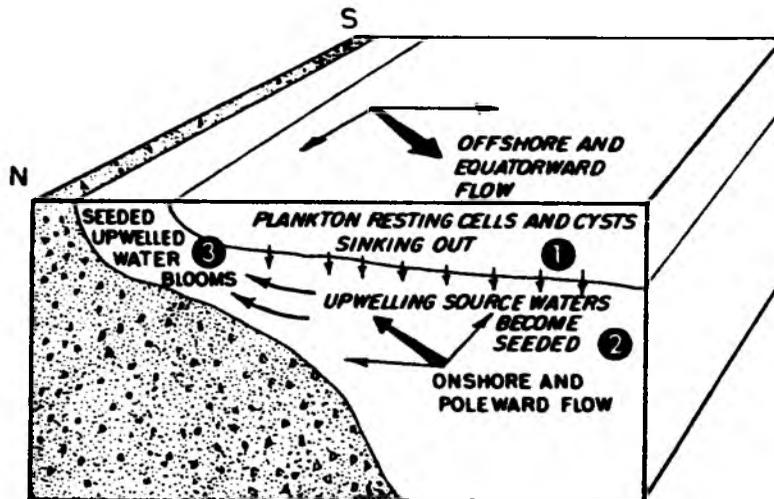
Bevor wir aber die Grundideen und die angestrebten Ziele unserer Arbeiten näher skizzieren, wollen wir in dieser kurzen Einführung noch auf ein Problem eingehen, das in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Expeditionsteil "Biozirkel" - wenn auch nicht direkt mit unseren Unterprogramm - steht.

Die durch Auftriebsvorgänge in die oberflächennahen Schichten gelangten Organismen werden durch das allgemeine Strömungsmuster äquatorwärts verdriftet, was als eine Gefährdung der Auftriebspopulation angesehen werden kann. Es hat sich daher die Frage nach möglichen Rücktransportmechanismen und Verhaltensweisen der betroffenen Organismen gestellt, die dieser Verdriftung entgegen wirken. Modellvorstellungen über diesen Rücktransport kombinieren Verhaltensweisen der Organismen und die hydrographischen Verhältnisse in den Auftriebsgebieten. Danach wäre ein Rücktransport möglich bei Ausnutzung der nachgewiesenen Gegenströmungen, die die Organismen aktiv oder indirekt (Sinken von Dauerstadien, Cysten u. dgl.) aufsuchen.

Peterson et al. (1979) konnten zeigen, daß im Auftrieb vor Oregon Acartia longiremis und Calanus marshallae aktiv einen unter der Oberfläche gelegenen, landwärts gerichteten Unterstrom aufsuchen und dadurch in das Gebiet mit hohen Phytoplanktonbeständen rücktransportiert werden.

Eine andere - größerskalige - Modellvorstellung sieht im polwärtsgerichteten Unterstrom den Mechanismus des Rücktransportes (Abb. 6).

Abb. 5: Modellvorstellung der Verdriftungskompensation mittels des polwärtigen Unterstroms am Beispiel einer Auftriebsregion auf der Südhalbkugel der Erde. (Aus: Packard et al., 1984)



Die Organismen der oberflächennahen Schichten werden durch die Strömungen in Richtung Äquator und offenen Ozean verdriftet. Das Heraussinken von Dauerstadien und Cysten und die aktive Migration läßt die Organismen in den Bereich des polwärtigen Unterstromes gelangen, der sie wieder in Küstennähe und die Bereiche der aktiven Auftriebserscheinungen transportiert. Die mit Lebewesen angereicherten Wassermassen können zur Oberfläche gelangen, wo sich neue Blüten und Bestände aufbauen, die die Population erhalten.

Entsprechend diesem Gedankengang hat man sich eine Kreisbewegung vorzustellen, wobei die oberflächennahen Pflanzen und Tiere zunächst aus dem eigentlichen Auftriebsgebiet herausdriften, durch Sinken oder aktiver Wanderung den Wirkhorizont des polwärtigen Unterstromes erreichen und durch diesen wieder in die engere Auftriebsregion rücktransportiert werden. Hier können sie prinzipiell von neuen Auftriebsereignissen erfasst werden, so daß sich der Kreislauf schließt und neue Populationen aufgebaut werden können.

Dieses hier nur grob skizzierte Zirkulationsmuster ist aber weder voll verstanden noch endgültig bewiesen; es gab der "Meteor" - Expedition Nr. 64 von 1983 Name und Aufgabe.

## 1.2 Grundlagen und Ziele der Untersuchung

Die von uns zu Beginn der 80er Jahre durchgeführte Zusammenschau der Literatur über die biologischen Phänomene in den Küstenauftriebsgebieten der niederen Breiten ließ erkennen, daß ganz allgemein ein recht guter Kenntnisstand über die Phytoplankton- und Zooplanktonbestände und deren Dynamik vorhanden war.

Als Mangel wurde demgegenüber empfunden, daß nur das Zooplankton > 100 µm untersucht war, das Mikroplankton hingegen bei den verschiedensten ausländischen und deutschen Forschungsvorhaben in diesen hochproduktiven Meeresgebieten entweder gar nicht oder nur in Ansätzen berücksichtigt wurde.

Dies wurde als besonders schmerzlich empfunden, da sich innerhalb der marinen Planktonforschung etwa in der zweiten Hälfte der 70er Jahre ein Wandel vollzogen hatte. Die manchmal sehr starre Konzentration der Forschung auf die "klassische" Nahrungskette Phytoplankton - Zooplankton - kleiner Fisch - großer Fisch - Mensch wurde zunehmend durch die Beachtung von sogenannten Seitenwegen ergänzt. Gemeint ist hierbei die Bedeutung von Protozoen, kleinen Metazoen, aber auch von Bakterien im Stoffkreislauf des Pelagials. Theoretische Überlegungen, etwa zur Höhe des Stoffwechsels, und die Wachstumseffizienzen dieser Organismen, aber auch direkte Messungen und Abschätzungen zu diesem Komplex (z.B. Ikeda 1979, oder der sehr anregende Artikel von Williams 1981) ließen erkennen, daß der Beitrag dieser Größenkategorie im ökologischen Geschehen des marinen Pelagials sehr groß sein dürfte. Der Übersichtsartikel von Sorokin (1981) zeigt die Bedeutung des Mikroplanktons für die Auftriebsgebiete vor Peru und am Äquator. Es fehlten demgegenüber entsprechende Untersuchungen aus dem NW - afrikanischen Auftrieb.

Aus dieser allgemeinen Situation heraus entstand der Wunsch, diesen Fragenkomplex durch eine eigene Untersuchung zu beleuchten.

Es war uns hierbei klar, daß neben der Fraktion des Mikroplanktons auch das übrige Zooplankton untersucht werden mußte, damit ein direkter Vergleich möglich wurde. Es bot sich außerdem an, die vorgesehenen Parameter - also die Bestände und die metabolischen Raten - an

verschiedenen Größenklassen des Zooplanktons zu untersuchen. Metabolische Prozesse hängen in ihrer Höhe ganz entscheidend von der Größe der betrachteten Organismen ab (z.B. Hemmingsen 1960), und es konnte erwartet werden, daß die Bestimmung der Größenstruktur und der metabolischen Raten in den einzelnen Größenfraktionen der Zooplanktonpopulation ein differenzierteres Bild der heterotrophen Prozesse im Auftrieb vor Afrika ermöglichten. Zu diesem Fragenkomplex lag zu jener Zeit lediglich die Arbeit von Smith und Whitley (1977) vor, die die Ammonium - Exkretion in verschiedenen Größenklassen des Zooplanktons vor NW - Afrika behandelt. Dagegen fehlten Daten zur Phosphor - Exkretion und zur Respiration völlig. Die Respirationsdaten von Herbland et al. (1973), Packard et al (1974) und Packard (1979) gelten summarisch für das ganze Zooplankton, ohne daß hierbei die Größenstruktur beleuchtet wurde. Die auf den Artikel von Brooks und Dodson (1965) einsetzende Diskussion über die Größenstrukturen pelagischer Gemeinschaften hatte aber gezeigt, wie wichtig Kenntnisse hierüber für das Verständnis von Struktur und Funktion pelagischer Systeme sind (siehe z.B. Sheldon et al. 1972, Kerr 1974, Greve und Parsons 1977, Landry 1977, Platt und Derman 1978).

Hinzu kam eine weitere Überlegung. Die Untersuchungen in verschiedensten Auftriebsgebieten hatten gezeigt, daß das Auftriebsgeschehen nicht nur räumlich sehr variabel ist, sondern daß auch die Auftriebswasserkörper verschiedene Stadien durchläuft, die etwa folgendermaßen charakterisiert werden können: Ein nährstoffreicher Wasserkörper gelangt in den Oberflächenbereich des Meeres, wo das Zusammenspiel zwischen Nährstoffen, Licht und Turbulenz eine Blütensituation ermöglicht. Die Primärproduktion kann Werte erreichen, die 50 bis 70 x höher sind als in den benachbarten oligotrophen Hochseegebieten. Das Verhältnis von Produktion zu Respiration ist zunächst hoch, d.h. die autotrophen Prozesse dominieren (siehe hierzu z.B. Vinogradov und Shushkina 1978). Mit einer gewissen Zeitverzögerung steigt die heterotrophe Aktivität an, die Werte der Primärproduktion beginnen zu sinken und die Nährstoffe werden aufgebraucht. Die heterotrophen Prozesse nehmen derweil an Bedeutung zu und dominieren schließlich. Diese Sukzession wird sich - das war eine unserer Grundannahmen - auch in der Größenverteilung des Zooplanktons und somit im Metabolismus widerspiegeln. Ein Hinweis für diese Grundannahme war durch die

Arbeit von Blackburn (1979) gegeben. Die Untersuchung erbrachte in den küstennahen Schelfregionen eine Dominanz des kleineren Mesozooplanktons, während an den Hangstationen Formen  $\gt 1000 \mu\text{m}$  den Hauptteil der Biomasse ausmachten.

Der Hauptpunkt unserer Arbeit sollte darin bestehen, das Verhältnis von Biomasse zu Stoffumsatz in den verschiedenen Größenklassen des Netzplanktons und des Mikroplanktons im Auftrieb vor NW - Afrika zu untersuchen. Die Ergebnisse sollten dann dazu beitragen, Strukturunterschiede als Indikatoren für Energietransfer und Produktionsleistung im Pelagial des NW - afrikanischen Auftriebsgebietes und der angrenzenden subtropisch - tropischen Hochsee herauszuarbeiten.

Ein weiterer Gesichtspunkt unserer Planung lag darin, einen Beitrag zu der Gesamtfragestellung der Expedition zu leisten, die unter dem Namen "Biozirkel" stand. Hierbei sollte untersucht werden, mit welchen Mechanismen die Plankter einer bestandsgefährdenden Verdriftung durch die vorherrschenden Oberflächenströmungen entgegenwirken.

Aus den hier in aller Kürze skizzierten Gedanken entstand ein wohldefinierter Fragenkomplex, der die Untersuchungsweise, wie sie in "Material und Methoden" dargestellt ist, begründete.

1. Welche Rolle spielt das Mikrozooplankton im Auftriebsgebiet vor NW - Afrika? Wie hoch sind die Bestände und deren Aktivität (Respiration und Nährsalzsekretion)
2. In welchem Verhältnis stehen die Bestände und die Aktivitäten des Mikroplanktons zu anderen Komponenten des Zooplanktons, also zu Meso- und Makrozooplankton?
3. Wie verändert sich die Größenstruktur des Zooplanktons beim Übergang von der Auftriebsituation zur oligotrophen Hochsee? Gibt es Veränderungen innerhalb verschiedener Phasen des Auftriebsgeschehens und wie sieht der Metabolismus des Zooplanktons unter diesen Aspekten aus (relativ und absolut)?
4. Gibt es noch andere Parameter, die sich beim Übergang von der auftriebsbeeinflussten Region zur Hochsee verändern, wie z.B. der Gehalt an Speicherstoffen, die Ernährungsmodi oder die taxonomische Zusammensetzung? Sind solche Veränderungen in dem kleinskaligeren Bereich der verschiedenen Auftriebsphasen vorhanden bzw. nachzuweisen.

Der Klärung dieses Fragenkomplexes widmete sich unsere Arbeitsgruppe während des 4. Abschnittes der "Meteor" - Reise Nr. 64 im Frühjahr 1983.

## 2. Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungsgebiet und hydrographische Parameter

Insgesamt wurden in den ersten drei Märzwochen 1983 im Seegebiet zwischen Cap Blanc und Dakar / Senegal 80 Stationen, die auf vier küstennormalen Schnitten angeordnet waren, bearbeitet. Diese 80 Stationen mit den fortlaufenden Nummern 200 - 280 repräsentieren den 4. Fahrtabschnitt der "Meteor" - Reise Nr. 64, Expedition "Ostatlantik - Biozirkel, Ostatlantik - Warmwassersphäre" vom 5. Januar bis 17. Mai 1983. Die Karte auf der nächsten Seite zeigt den Reiseverlauf des 4. Abschnittes, sowie die Lage der Stationen und Schnitte.

An jeder Station wurde mit einer Howaldt Bathysonde die Tiefe, die Temperatur und der Salzgehalt des Meerwassers bestimmt. Gleichzeitig wurden mit 10 l Niskinflaschen, die zusammen mit der Bathysonde einen Rosettenschöpfer bildeten, Wasserproben entnommen. Unterproben aus den Niskinflaschen wurden auf den Gehalt an Nährstoffen, Sauerstoff, Chlorophyll a und Alkalinität, sowie auf die Höhe des pH - Wertes untersucht. Die Konzentrationen der Nährstoffe  $\text{NO}_3$ ,  $\text{PO}_4$  und  $\text{SiO}_4$  wurden nach den Methoden in Grasshoff (1976) bestimmt, wobei ein AKEA - Autoanalyser zum Einsatz kam. Der Sauerstoffgehalt wurde über die Winklertitration ermittelt. Um den Gehalt an Chlorophyll a im Seewasser zu quantifizieren, wurden 0.5 - 1 l Wasser durch Whatman GF/C Glasfaserfilter ( $\varnothing$  2.5 cm) filtriert. Mit der Spektrophotometrischen Methode (UNESCO 1966) wurde kurz nach der Filtration der Chlorophyll a - Gehalt bestimmt. Die Alkalinität und der pH - Wert wurden wieder nach Verfahren bestimmt, die in Grasshoff (1976) niedergelegt sind.

### 2.2 Biologische Untersuchungen

Entsprechend der Arbeitskonzeption, möglichst viele Untersuchungen direkt an Bord durchzuführen, war die Stationsfrequenz der anderen Arbeitsgruppen nicht durchzuhalten.

Es wurden von uns im beschriebenen Seegebiet insgesamt 18 Stationen bearbeitet, deren Lage in der Karte (Abb. 8) dargestellt ist. Auf dem

Abb. 7: Die Stationen im 4. Fahrtabschnitt der Expedition "Biozirkel"

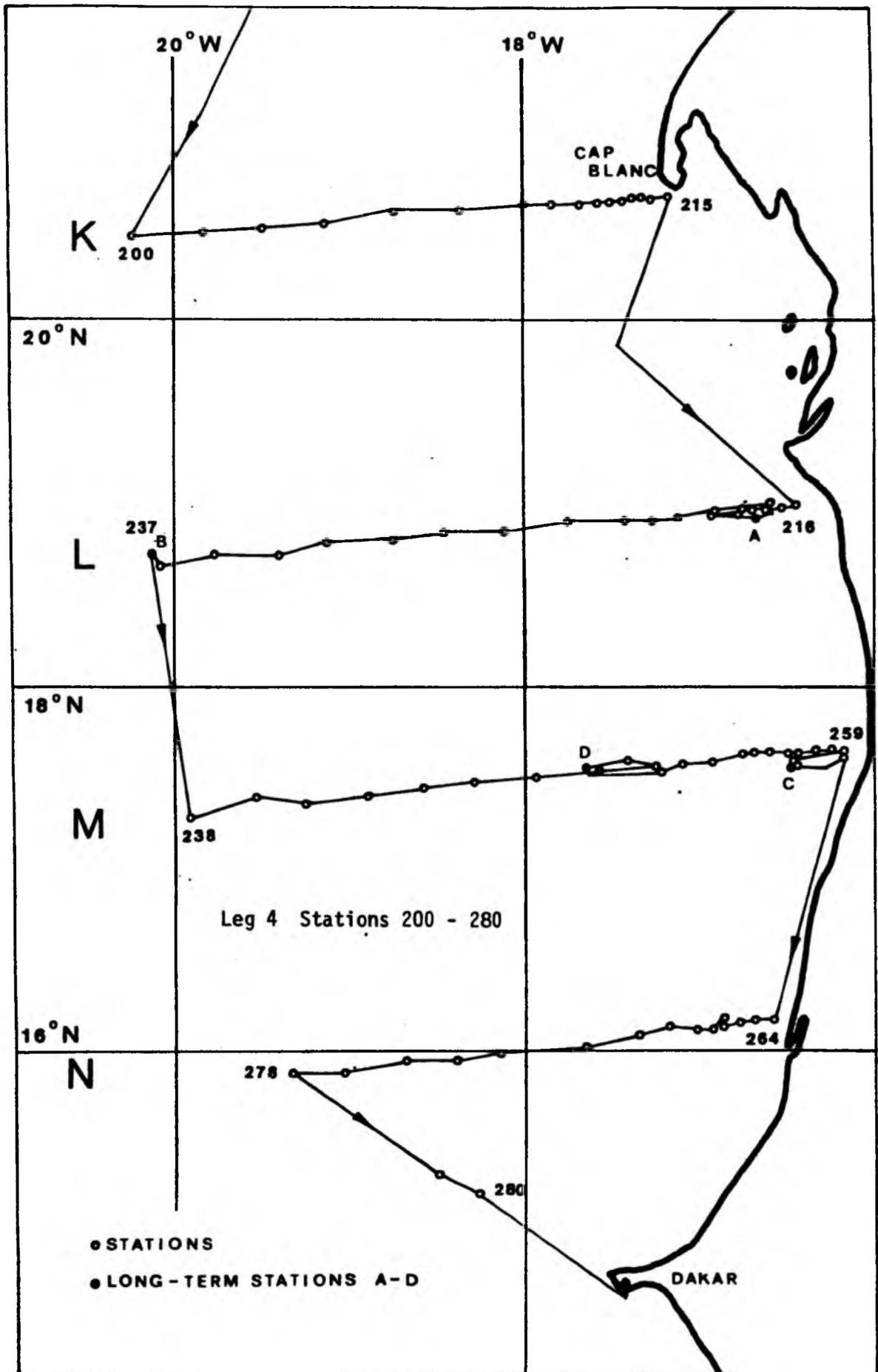
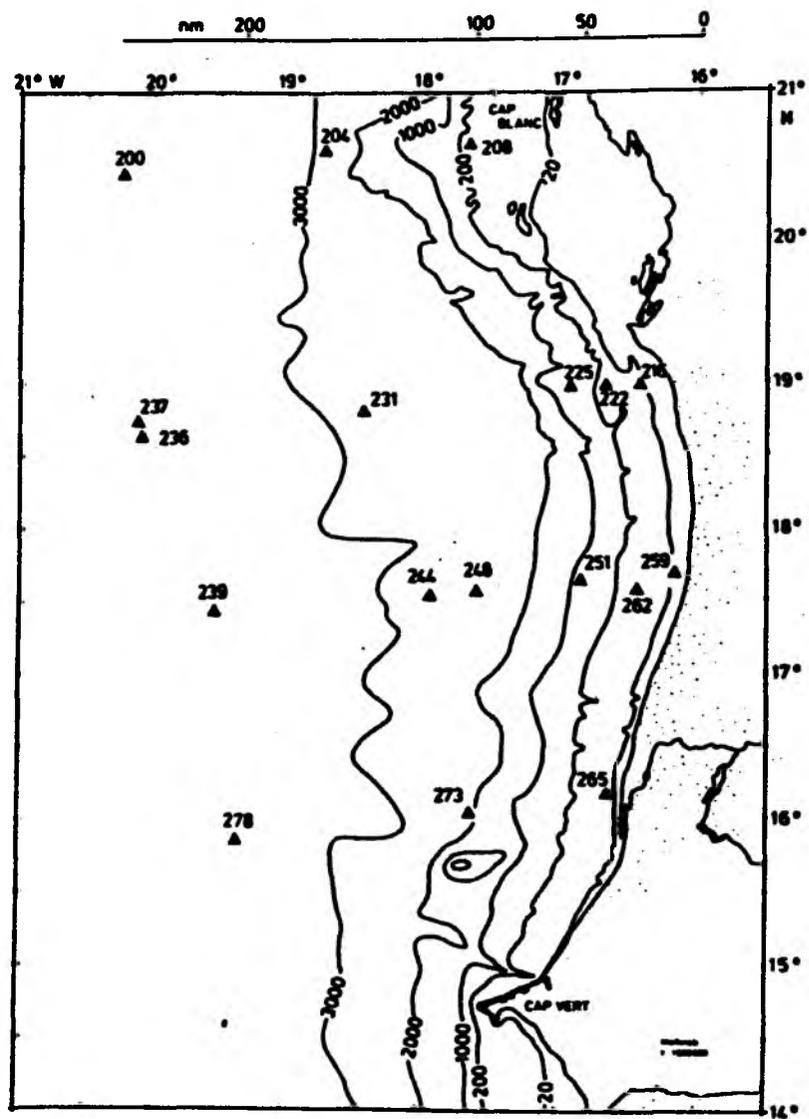


Abb. 8: Die Stationen der von uns durchgeführten Zooplanktonuntersuchungen



nördlichsten und dem südlichsten Schnitt wurden je drei Stationen bearbeitet, während je sechs Stationen auf dem L- und M - Schnitt untersucht wurden. Die biologischen Stationen hatten die Nummern 200, 204, 208, 216, 222, 225, 231, 236, 237, 239, 244, 248, 251, 259, 262, 265, 273 und 278.

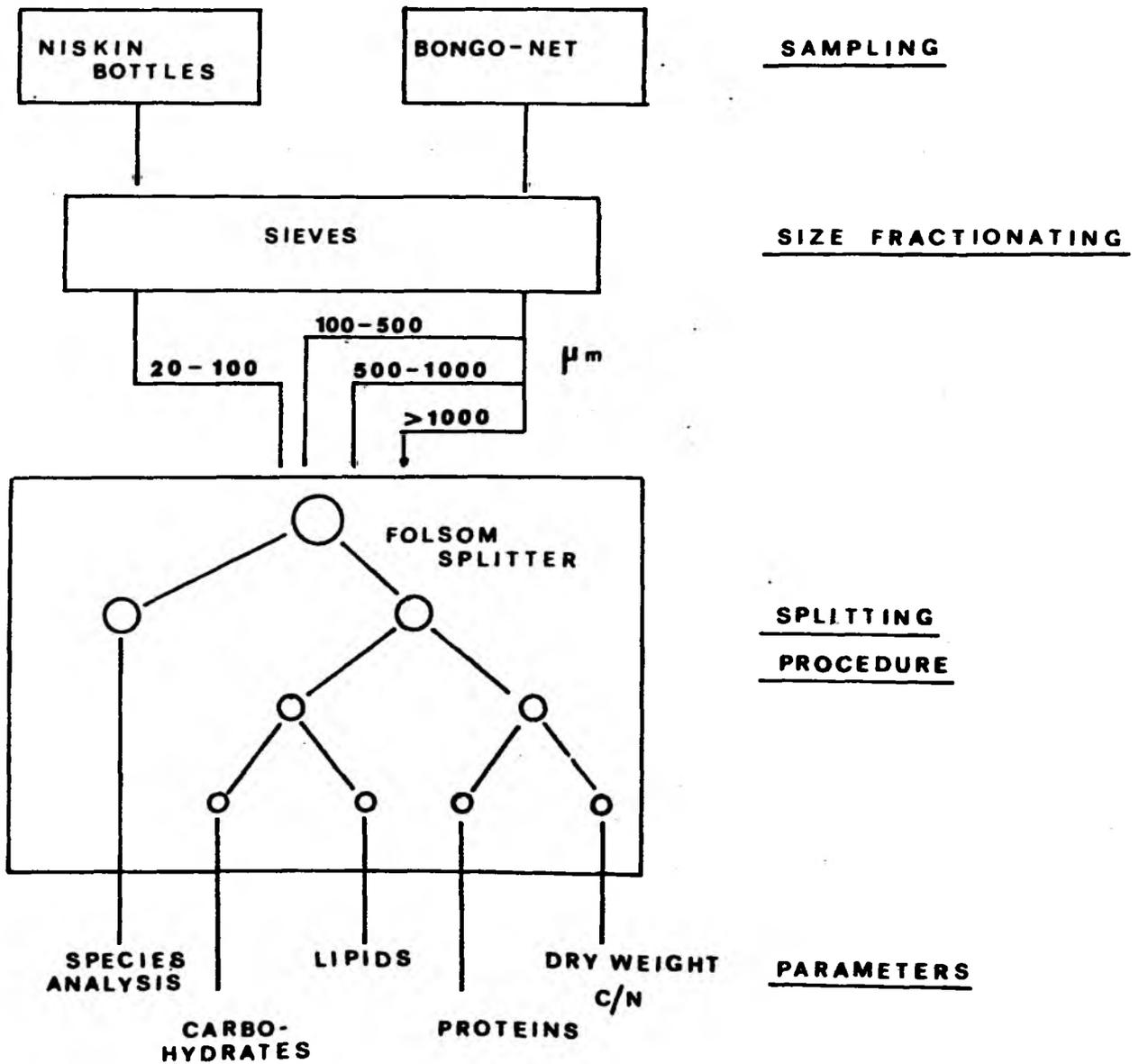
### 2.2.1 Zooplankton - Biomasse

Zur Erfassung des größeren Zooplanktons benutzten wir ein Bongo - Netz (100  $\mu\text{m}$  Gaze), das in Vertikalholz mit  $0.5 \text{ ms}^{-1}$  durch die euphotische Schicht gezogen wurde. Als Untergrenze der euphotischen Schicht wählten wir die 1 % Lichttiefe, die mit einem Strahlungsmesser (Biospherical Instruments QSP 100) vor der Probennahme ermittelt wurde. Der Fang des einen Netzbeutels wurde für die Bestandsanalysen genutzt, der des anderen für die Aktivitätsmessungen.

Die kleinste Fraktion (20 - 100  $\mu\text{m}$ ) wurde mit einem Rosettenschöpfer aus sechs 30 l Niskin - Schöpfern gesammelt, wobei je 2 Schöpfer im oberen, mittleren und unteren Teil der Wassersäule ausgelöst wurden. Da das Ziel der Arbeitsgruppe darin bestand, die Biomasseverteilung und die Aktivitätsparameter in verschiedenen Größenklassen zu bestimmen, wurden Gazesiebe mit 1000, 500 und 100  $\mu\text{m}$  zu einer Filtrations-säule zusammengefügt. Beim Durchfließen des Netzfanges durch diese Säule fraktionierte sich das Zooplankton entsprechend der Siebgrößen, und es ergabne sich die angestrebten Größenklassen: 100 - 500  $\mu\text{m}$ , 500 - 1000  $\mu\text{m}$  und  $\text{> } 1000 \mu\text{m}$ . Der Fang aus den Niskin - Schöpfern wurde zunächst durch ein 100  $\mu\text{m}$  Sieb und anschließend durch ein 20  $\mu\text{m}$  Sieb gegeben. Der Rückstand auf dem 20  $\mu\text{m}$  Sieb stellte die Fraktion des Mikroplanktons dar.

Mit einem Folsom - Planktonteiler erstellten wir für jede Größenklasse wenigstens 5 Unterproben, die dann zur Weiterverarbeitung gelangten (siehe Schema Abb. 9). Eine Unterprobe wurde mit Formalin für die Artenanalyse fixiert (4 %ig). Die anderen Unterproben filtrierten wir durch Whatman GF/C Glasfaserfilter ( 2.5 cm). Extrafilter wurden hergestellt für die Bestimmung des Chlorophyllgehaltes in den beiden kleinsten Zooplanktonfraktionen. Hierdurch sollte uns die Möglichkeit gegeben werden, die "Kontamination" dieser Zooplanktonfraktionen mit

Abb. 9: Schema der Probenaufteilung und - Verarbeitung  
(Aus: Lenz et al., 1985)

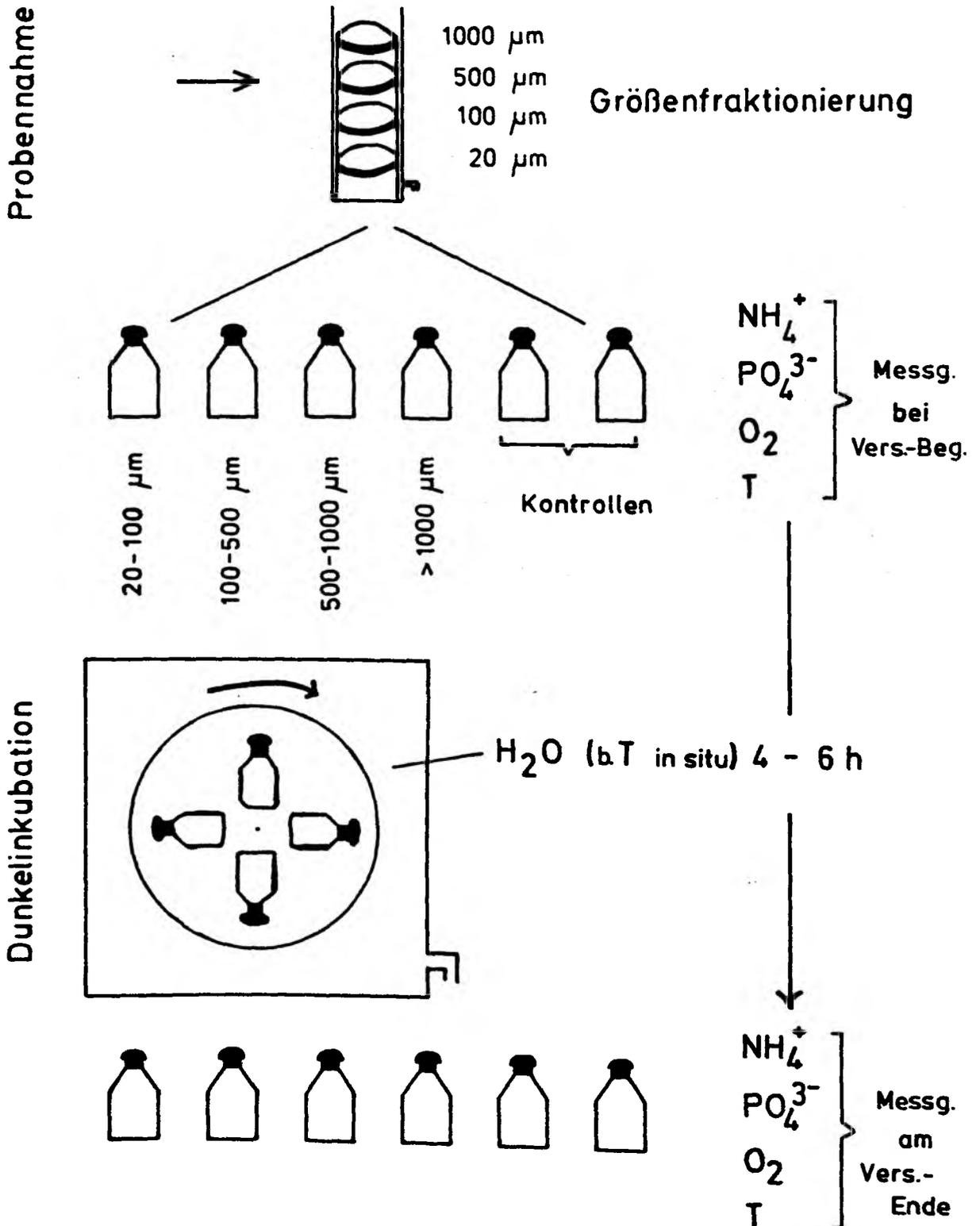


Phytoplankton in ihrer Höhe abzuschätzen. Die biochemischen Bestimmungen wurden kurz nach dem Fang durchgeführt. Für die Proteine benutzten wir die Lowry - Methode (Lowry et al. 1951), für die Kohlenhydrate die Phenolmethode nach Handa (1966) und die Lipide bestimmten wir mit der Sulpho - phospho - vanilin - Methode (Zöllner und Kirsch 1962). Nach der Reise wurde am Institut für Meereskunde das Trockengewicht des Zooplanktons (nach 24 stündiger Trocknung bei 60° C) bestimmt. Diese Filter wurden anschließend im CHN - Analyzer von Perkin Elmer (Model 240 C) verbrannt und der Gehalt an Kohlenstoff und Stickstoff ermittelt. Von der Probennahme bis zu der Verarbeitung wurden diese Filter bei - 18° C tiefgefroren aufbewahrt

#### 2.2.2 Metabolismus - Messungen

Die erstellten Größenfraktionen wurden in 1.2 l Glasflaschen im Dunkeln für 4 Stunden bei in situ Temperatur ( $\pm 1.5^\circ$  C) inkubiert. Dabei benutzten wir zwei Inkubatoren, die 12 Versuchs- und 4 Kontrollflaschen Platz boten. Näheres über die Inkubatoren findet sich bei Weisse 1985. Das Schema auf der nächsten Seite verdeutlicht den Versuchsablauf. Die Konzentrationen der Nährstoffe wurden nach Grasshoff (1976) bestimmt, während für die Sauerstoffmessungen die Winkler-titration benutzt wurde. Die Ergebnisse wurden aus der Differenz der Versuchs- und der Kontrollflaschen bestimmt, wobei in den Kontrollen aufgetretene Veränderungen berücksichtigt wurden.

Abb. 10: Schematische Darstellung der Exkretions- und Respirationsversuche (Aus: Weisse, 1985, verändert)



### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Die Rahmenbedingungen der Zooplankton - Untersuchungen

##### 3.1.1 Großräumige meteorologische und hydrographische Situation

Da meteorologische und hydrographische Daten vor allem von anderen Arbeitsgruppen gesammelt wurden, muß in diesem Abschnitt vorwiegend aus Hiller (1985) und den Berichten der wissenschaftlichen Leiter (Siedler et al. 1983) zitiert werden.

Danach stellt sich die großräumige Situation im Untersuchungszeitraum wie folgt dar.

Der den Auftrieb erzeugende NE - Passat war weitgehend nicht vorhanden, sondern es herrschten kontinentale Winde mit geringen Geschwindigkeiten vor. Im Küstengebiet zwischen  $17^{\circ} 30' N$  und  $16^{\circ} N$  wurden einige Tage (um den 20. 3. 1983) dichte Sahara - Staubwolken beobachtet (Harmattan). Durch das Ausbleiben des NE - Passates war die Auftriebsintensität gering. Zwar zeigen alle Schnitte ein küstenwärtiges Aufsteilen der Isoplethen, doch wurden auch direkt vor der Küste Temperaturen an der Wasseroberfläche von  $\approx 17^{\circ} C$  gefunden.

Die Konzentration des SACW im Unterstrom lag auf  $17^{\circ} 30' N$  (Schnitt M) bei 100 ‰, während im Norden (Schnitt K) nur 40 ‰ beobachtet wurden. Die Tiefe der durchmischten Schicht lag bei 25 m.

##### 3.1.2 Verteilung der Nährstoffe

Aus den in unserem Datenband (Lenz et al. 1985) niedergelegten Meßwerten für die anorganischen Nährstoffe konnte die großräumige Verteilung der integrierten Werte (0 - 50 m oder 0 m - Boden), die für die Zooplankton - Untersuchungen von besonderer Bedeutung sind, dargestellt werden.

Abb. 11 und 12 zeigen die Verteilung für Phosphat und Nitrat. Der Nährstoffgehalt in den oberen 50 m ist in den küstenfernen Bereichen niedrig ( $\approx 100 \text{ mmol m}^{-2}$  für  $\text{NO}_3 - N$ ,  $\approx 10 \text{ mmol m}^{-2}$  für  $\text{PO}_4 - P$ ) und steigt zur Küste an. Beide Parameter zeigen aber nicht nur die erwartete Zunahme zur Küste, sondern auch höhere Werte im südlichen Teil

Abb. 11: Darstellung der integrierten Phosphatwerte  
(0 - 50 m bzw. 0 m bis Boden) im Untersuchungs-  
gebiet

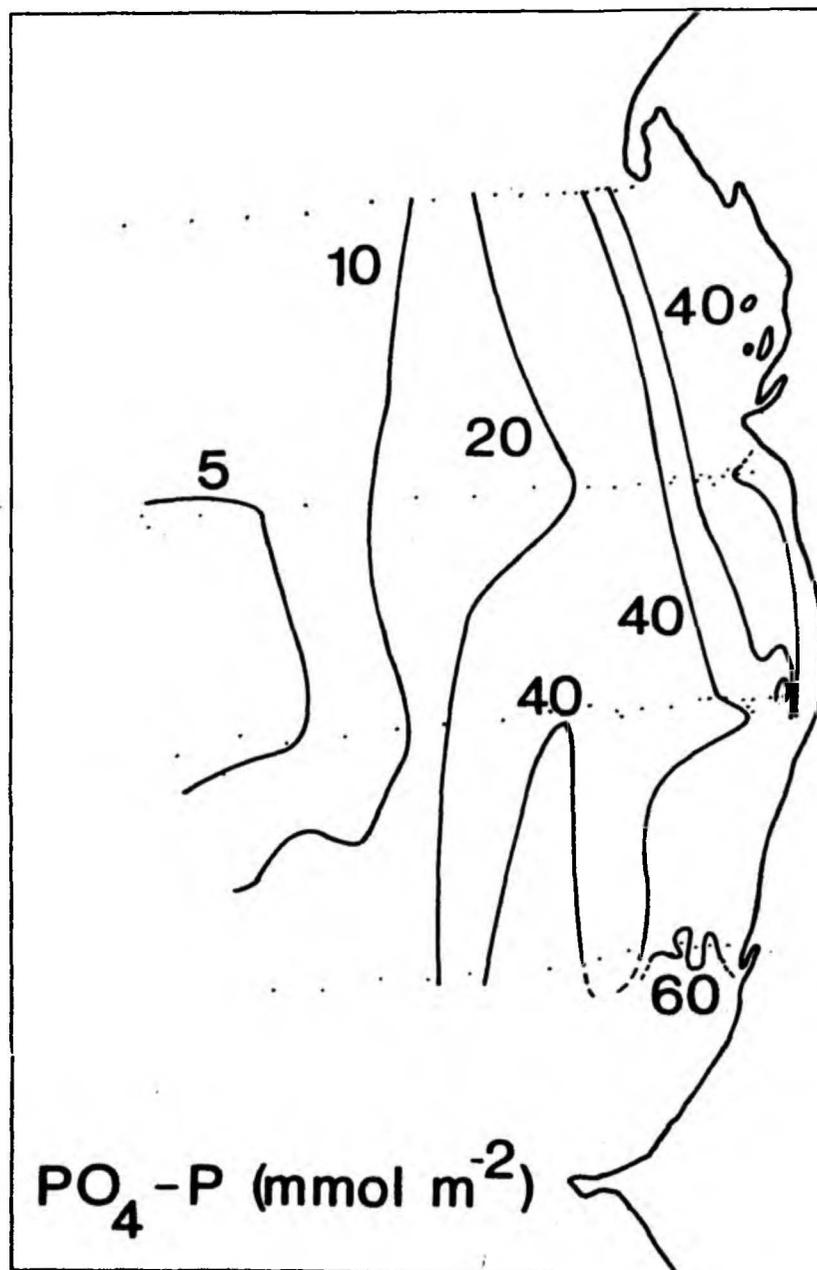
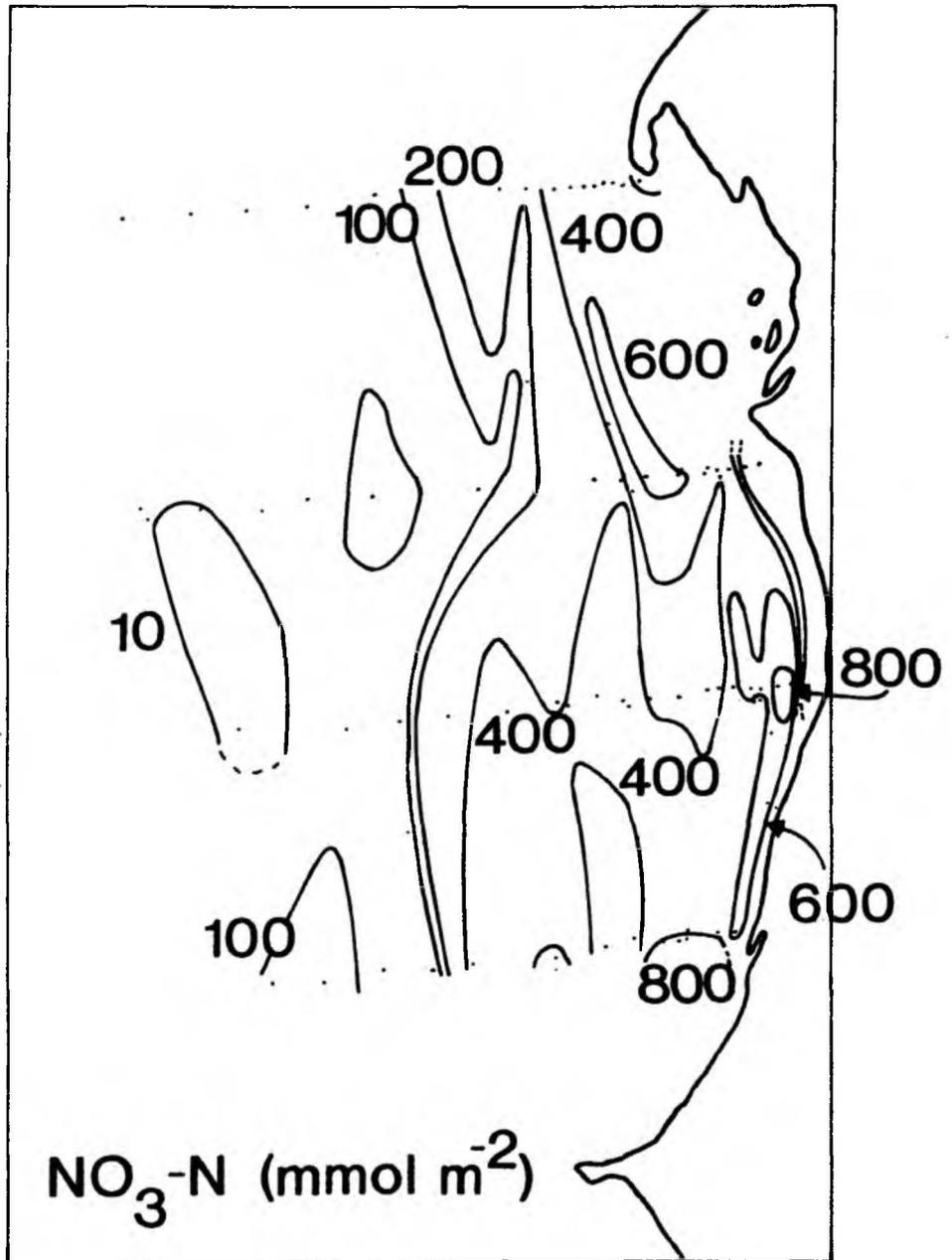


Abb. 12: Darstellung der integrierten Nitratwerte (0 - 50 m bzw. 0 m bis Boden) im Untersuchungsgebiet



des Untersuchungsgebietes. Auf den Schnitten K und L sind Nitratwerte höher als  $400 \text{ mmol m}^{-2}$  in Küstenentfernungen  $\leq 50 \text{ m}$  zu finden, während diese Werte auf den beiden südlichen Schnitten bereits  $100 \text{ m}$  vor der Küste zu beobachten waren. Eine ähnliche Tendenz zeigen auch die Phosphatwerte. Die Nährstoffwerte in unmittelbarer Küstennähe sind im Süden ebenfalls höher als im Norden des Untersuchungsgebietes.

Der höhere Nährstoffgehalt in den südlichen Teilen erklärt sich aus dem höheren Anteil an nährstoffreichem SACW (Fraga 1974, Manriquez und Fraga 1982, Minas et al. 1982, Fraga et al. 1985).

Die vier Schnittzeichnungen der Abb. 13 sollen einen Eindruck von der Tiefenverteilung der Temperatur und der Nährstoffe geben. Die 4 Kurven in jedem Bild repräsentieren die Tiefenlage der  $19^\circ \text{ C}$  und der  $17^\circ \text{ C}$  Isotherme, sowie der  $0.5$  - und  $1 \text{ } \mu\text{mol dm}^{-3} \text{ PO}_4$  - Isolinie.

Es ist ersichtlich, daß Wassermassen mit Nährstoffgehalten  $\geq 0.5 \text{ } \mu\text{mol dm}^{-3} \text{ PO}_4 - \text{P}$  im nördlichen Schnitt K etwa  $60 \text{ m}$  vor der Küste oberhalb von  $50 \text{ m}$  Wassertiefe gefunden wurden. Auf den südlicheren Schnitten verlagert sich diese Zone weiter seewärts. Bei etwa  $18^\circ 50' \text{ N}$  (Schnitt L) sind es  $90 \text{ m}$ , bei ungefähr  $17^\circ 30'$  (Schnitt M)  $130 \text{ m}$  und bei etwa  $16^\circ \text{ N}$  (Schnitt N)  $170 \text{ m}$ .

Das Aufsteilen der Isoplethen führt dazu, daß auf den beiden südlichen Schnitten M und N nährstoffreiche Wassermassen auch an küstenfernen Stationen ( $\geq 100 \text{ m}$ ) bis weit in die euphotische Schicht gelangen, während auf den beiden nördlichen Schnitten nährstoffreichere Wassermassen nur direkt vor der Küste angetroffen wurden.

### 3.1.3 Andere Parameter und Phytoplanktonbestände

Wie schon erwähnt, zeigen die Oberflächentemperaturen lediglich eine schwache Erniedrigung zur Küste hin (Abb. 14), denn selbst an den küstennächsten Stationen liegen sie bei über  $17^\circ \text{ C}$ . Die Tiefenverteilung zeigt ein leichtes Aufsteilen der Isothermen, das ähnlich verläuft wie bei den Nährstoffen (Abb. 12), doch sind Wassertemperaturen  $\leq 16^\circ \text{ C}$  nur selten in der Schicht zwischen  $0$  und  $50 \text{ m}$  zu finden.

Die Sauerstoffwerte zeigen an den meisten Stationen einen Sättigungsgrad nahe  $100 \%$ . Untersättigungen - wie sie für frisch aufgetriebene Wassermassen typisch sind - treten im Oberflächenbereich lediglich an

Abb. 13: Darstellung der Tiefenlage der 19° C und der 17° C Isotherme, sowie der 0.5 und 1 µMol PO<sub>4</sub> - P Isolinie auf den angenähert küstennormalen Schnitten K - N. Die senkrechten Linien stellen die Tiefe der euphotischen Zone (1 % Lichttiefe) dar.

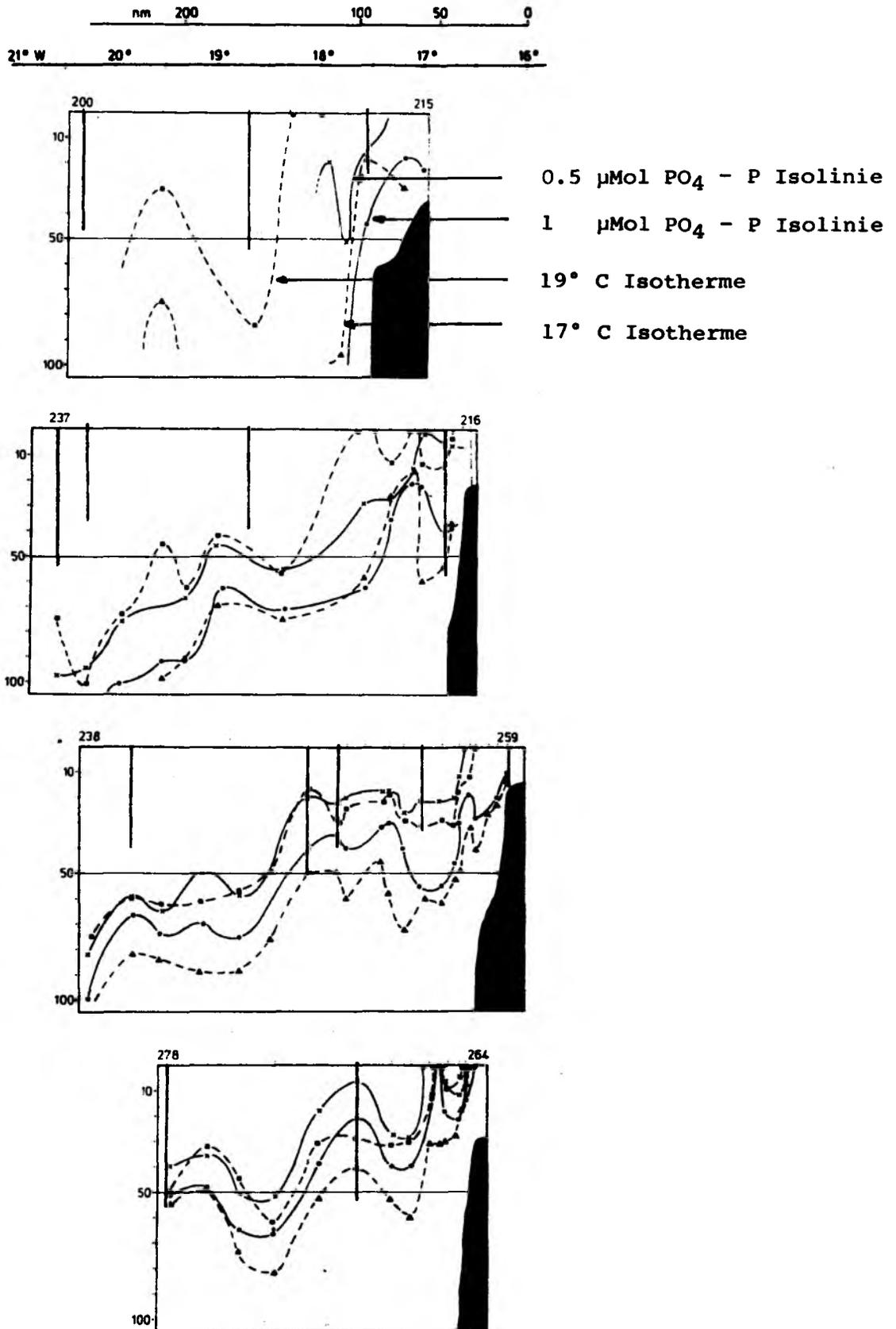
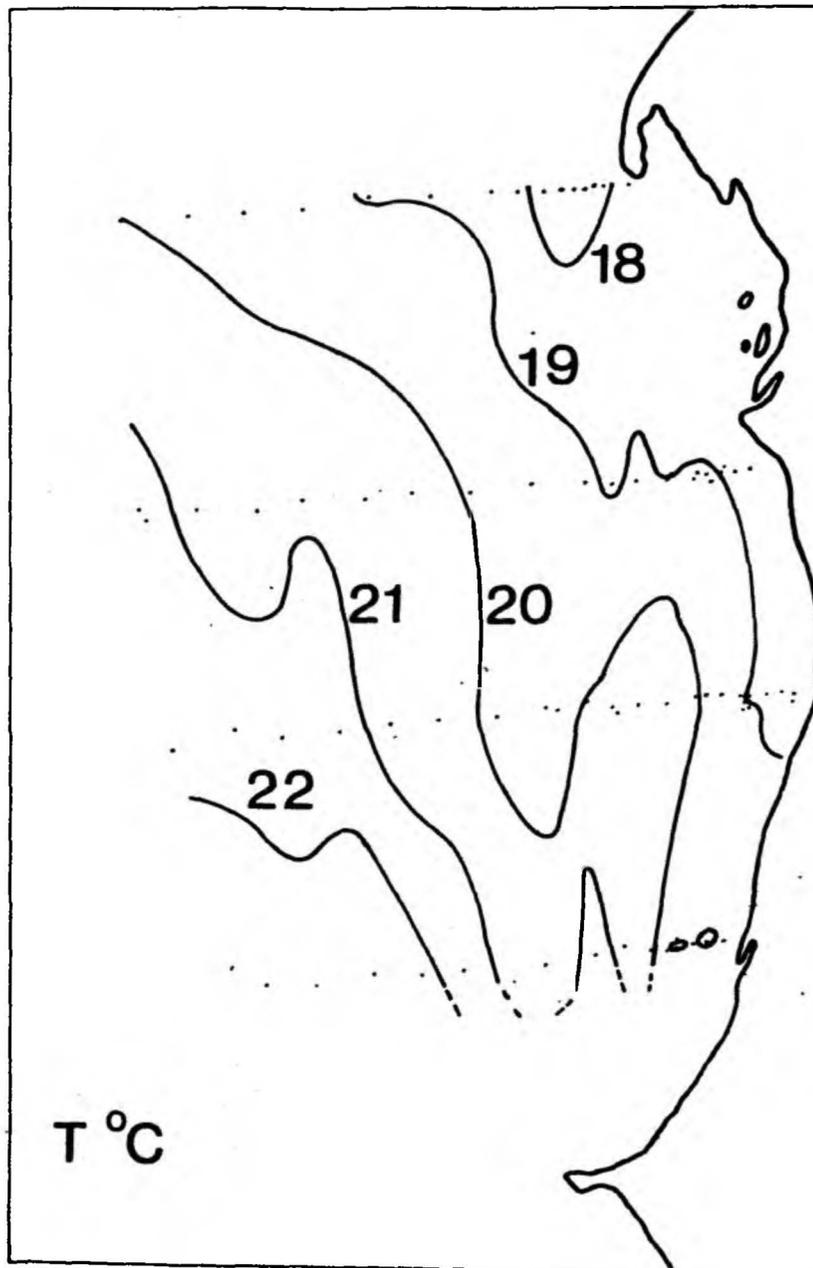


Abb. 14: Die Oberflächentemperaturen ( 5mm) während unserer Untersuchung



den Stationen 259, 264, 269 und 273 auf, während zusätzlich an den Stationen 244, 254, 255, 258, 260, 265, 266 und 270 deutliche Untersättigungen in Tiefen ab 20 m gefunden wurden.

Ähnlich verhält es sich mit den pH - Werten. Sie liegen an den meisten Stationen bei über 8.25. Niedrigere pH - Werte treten etwa an den gleichen Stationen auf wie die Sauerstoffuntersättigungen, doch sind sie an allen Stationen erst in Tiefen  $\geq$  10 m gefunden worden.

Faßt man all dies zusammen, so muß auch von diesen Daten her die Auftriebsintensität als äußerst gering eingeschätzt werden. Stationen, die zumindest tendenziell auftriebstypische Werte zeigen, sind nur in den küstennahen Regionen der beiden südlichen Schnitte zu finden, doch auch dort sind die Charakteristika nicht sehr deutlich ausgeprägt. Zur Erfassung der Phytoplanktonbestände wurde an den einzelnen Stationen der Chlorophyll a - Gehalt in verschiedenen Tiefen gemessen. Die Arbeiten standen unter der Federführung von Dr. M. Elbrächter, List, so daß hier nur kurz auf die wesentlichen Ergebnisse eingegangen werden soll.

Der Gehalt an Chlorophyll a stieg von See zur Küste an. Es zeigte sich ebenfalls ein starker Nord - Süd - Gradient, ähnlich den Nährstoffen. Der höchste integrierte Wert fand sich an der Station 265 mit rund 400 mg / m<sup>2</sup>.

Die Daten lassen im ozeanischen Bereich ein Tiefenmaximum zwischen 30 und 50 m erkennen, während in Küstennähe das Maximum oberflächennah ( $\leq$  20 m) beobachtet wurde. Die oberflächennahen Maxima waren auf den beiden südlichen Schnitten bereits in größerer Entfernung von der Küste zu finden.

Nach Happach - Kasan (zitiert aus Siedler et al. 1983) dominierten westlich von 19° W Dinophyceen der Gattung Ceratium, Dinophysis, Podolampas und Oxytoxum, während in Küstennähe Diatomeen der Gattungen Rhizosolenia, Chaetoceros und Thalassiosira vorherrschten.

Zum Abschluß dieses Kapitels sei die Aufmerksamkeit auf die Tab. 1 gelenkt. Sie stellt noch einmal die wesentlichen Umweltparameter zusammen, die für die Zooplanktonuntersuchungen von Interesse sind: mittlere Wassertemperatur, Dicke der euphotischen Schicht, integrierte Nährstoff- und Chlorophylldaten.

Statt der Oberflächentemperatur wurde die mittlere Wassertemperatur angegeben. Da die Zooplanktonfänge gleichsam integrierend aus der ge-

samten euphotischen Schicht gewonnen wurden, erschienen diese Temperaturangaben besser geeignet, die thermische Struktur der euphotischen Schicht wiederzugeben.

Bei genauerer Betrachtung der Zahlenkolonnen zeigt sich, daß die Stationen im Untersuchungsgebiet in zwei voneinander verschiedene Gruppen geteilt werden können. Eine Reihe von Stationen zeichnet sich durch hohe Wassertemperaturen, niedrige Nährstoffkonzentrationen und geringe Phytoplanktonbestände aus. Es sind dies die Stationen 200, 204, 231, 236, 237, 239 und 278, die durch folgende Charakteristika ausgezeichnet sind:  $T = 19.5 - 21.5^{\circ} \text{C}$ ,  $\text{NO}_3 - \text{N} = 5 - 110 \text{ mmolm}^{-2}$ ,  $\text{PO}_4 - \text{P} = 3 - 15 \text{ mmolm}^{-2}$ , Chlorophyll a =  $5 - 25 \text{ mgm}^{-2}$ .

Die zweite Stationsgruppe (Nr. 208, 216, 222, 225, 244, 248, 251, 259, 262, 265, 273) zeigt niedrigere Temperaturen ( $\leq 19.5^{\circ} \text{C}$ ) sowie wesentlich höhere Nährstoff- und Chlorophyllgehalte

Die Stationsgruppen sind nicht vollständig an Wassertiefe oder Küstentfernung gebunden. Zwar finden sich alle Stationen der 1. Gruppe über tiefem Wasser und in erheblicher Landentfernung, doch waren die Stationen der zweiten Gruppe sowohl direkt vor der Küste als auch weit draußen auf See zu finden. Der Einfachheit halber wollen wir im Folgenden die 1. Stationsgruppe als "Warmwasser" - Stationen, die andere Gruppe als "Kaltwasser" - Stationen bezeichnen.

Tab. 1: Umweltdaten und Phytoplanktonbestand

Station	$\bar{T}^a$	Euphot. Zone <sup>b</sup>
200	20.1	47
204	19.5	55
208	16.8	25
216	17.2	22
222	18.2	58
225	17.3	25 <sup>e</sup>
231	20.2	39
236	20.3	37
237	20.7	54
239	21.1	50
244	18.3	50
248	18.6	40
251	19.4	34
259	17.1	18 <sup>f</sup>
262	17.7	23
265	16.7	12
273	18.8	54
278	21.5	56

<sup>a</sup> mittlerer Wassertemperatur (0 - 50 m) °C

<sup>b</sup> Dicke der Euphotischen Zone im m, definiert als 1 % Lichttiefe

<sup>c</sup> Integrierter Nährstoffgehalt (0 - 50 m) in mMol / m<sup>2</sup>

$\text{NO}_3^{\text{c}}$	$\text{PO}_4^{\text{c}}$	CHL.a <sup>d</sup>
-	27	5
55	3	8
577	37	133
95	13	-
284	28	51
-	43	99
74	12	-
12	5	19
16	4	22
5	4	25
565	33	33
406	29	39
273	31	41
164	14	255
400	35	111
916	67	400
913	61	105
110	15	19

<sup>d</sup> Integrierter Chlorophyllgehalt (0 - 50 m)  
in mg / m<sup>2</sup>

<sup>e</sup> Schätzwert, da keine Messung vorhanden

<sup>f</sup> Wassertiefe

### 3.2 Zooplankton - Bestände im Untersuchungsgebiet

#### 3.2.1 Chlorophyll - Korrektur der Rohdaten

Bei der Erfassung des kleineren Zooplanktons mit feinmaschigen Netzen, muß immer damit gerechnet werden, daß ein mitgefangener Anteil des Phytoplanktons zu mehr oder weniger großen Irrtümern führen kann. Dasselbe gilt für die mit Wasserschöpfern gewonnene, danach mit Sieben eingeeignete Mikroplankton - Fraktion.

Um eine Möglichkeit zu erhalten, diese Fehlerquelle zu quantifizieren, wurde je eine Unterprobe der 20 - 100 µm - Fraktion und des Zooplanktons  $\gt$  100 µm auf ihren Chlorophyll a - Gehalt untersucht.

Mit Hilfe der fixierten Unterproben wurde bestimmt, welche Phytoplanktongruppen in den Proben dominierten. Der Phytoplanktonkohlenstoff (PPC) wurde aus dem Chlorophyllgehalt durch Multiplikation mit einem Faktor f berechnet, wobei f von den gefundenen Phytoplanktonorganismen abhing:

Dinoflagellaten:  $f = 80$

Diatomeen :  $f = 40$

Mischprobe :  $f = 60$

Die Ergebnisse der Kalkulationen sind in Tab. 2 aufgeführt. Die Stationen, an denen der Phytoplanktonanteil  $\lt$  5% war, wurden in der Tabelle nicht berücksichtigt. Bei den Stationen 200 und 204 wurden diese Untersuchungen noch nicht durchgeführt, so daß hier nur unkorrigierte Daten für den Zooplanktonkohlenstoff (ZPC) vorliegen.

Wie die Tabelle zeigt, ist die Beeinflussung des ZPC durch das Phytoplankton z.T. recht erheblich, so daß es ohne diese Korrekturmöglichkeit zu deutlichen Fehleinschätzungen der Bestände des kleineren Zooplanktons käme.

Die korrigierten ZPC - Werte wurden für die Weiterberechnung der Zooplanktonbiomasse verwendet, wobei allerdings an Station 262 weiterhin der unkorrigierte Wert für die kleinste Fraktion weiterbenutzt werden mußte, da der berechnete PPC größer als der gemessene ZPC war.

Gelegentlich durchgeführte Chlorophyllbestimmungen in den beiden größten Fraktionen zeigten, daß der Einfluß des mitgefangenen Phytoplanktons hier keine Rolle spielte.

Tab. 2: Chlorophyllkorrektur des Zooplanktonkohlenstoffs

unkor. = unkorrigiert, korr. = korrigiert, PPC = Phytoplanktonkohlenstoff, ZPC = Zooplanktonkohlenstoff

Station	Chl. a	Faktor	PPC	$\mu\text{g}/\text{m}^3$ ZPC <sub>unkorr.</sub>	ZPC <sub>korr.</sub>
Fraktion 20 - 100 $\mu\text{m}$					
208	13.7	80	11.4	105	93
222	3.4	80	2.8	17	14
231	17.6	40	7.8	26	18
259	78.7	40	57.2	71	14
262	104.0	40	78.0	71	?
265	56.8	40	41.0	70	39
273	84.0	40	39.0	56	17
Fraktion 100 - 500 $\mu\text{m}$					
208	124	80	794	4000	3206
225	52	80	333	3080	2747
231	8	40	26	460	434
237 a	12	80	63	860	797
237 b	18	80	45	530	485
237 d	30	80	81	410	329
251	5	80	21	350	329
259	109	40	796	9810	9014
265	91	40	608	6620	6021
278	38	60	90	670	580

### 3.2.2 Die Gesamtbioasse und das Verhältnis Mikro- zu Netzplankton

Sämtliche Bestandsdaten sind in Tab. 3 aufgelistet und in ihren relativen Größen zueinander in Abb. 15 und 16 dargestellt.

Der gesamte Zooplanktonbestand schwankte zwischen 650 und 2800 mgC m<sup>-2</sup>, wobei die beiden höchsten Werte an den Stationen 200 und 208 registriert wurden. Die Verteilung im Untersuchungsgebiet zeigte jedoch keine Regelmäßigkeiten, etwa in Relation zur Küstenentfernung oder der zonalen Lage der Stationen.

Die Gesamtbioasse wird eindeutig durch das Mikroplankton dominiert, das z.T. wesentlich höhere Werte als das Netzplankton ( $\geq 100 \mu\text{m}$ ) erreicht. Das Mikroplankton unterliegt in seinen Beständen ebenfalls starken Schwankungen, doch scheinen sich die niedrigen Werte auf die beiden südlichen Schnitte zu konzentrieren (allerdings mit der Ausnahme der Stationen 259 und 262). Wenn wir den Quotienten aus den maximalen und minimalen Biomassewerten als Maß für die Variation ansehen, so beträgt dieser Quotient für das Gesamtplankton 4.4 und für das Mikroplankton 5.5.

Das Netzplankton, dessen Absolutwerte zwischen 40 und 493 mgC m<sup>-2</sup> liegen, zeigt die größten Unterschiede zwischen den Stationen, wobei der oben eingeführte Quotient einen Wert von 13.3 erreicht. Die Verteilung der Netzplanktonbestände läßt aber eine klare Zuordnung zu den mittleren Wassertemperaturen erkennen. Stationen mit  $T \geq 20^\circ \text{C}$  zeigen Bestandswerte zwischen 40 und 80 mgC m<sup>-2</sup>, während an den Stationen mit  $T < 20^\circ \text{C}$  die Biomassen des Zooplanktons  $\geq 100 \mu\text{m}$  von rund 140 bis 500 mgC m<sup>-2</sup> reichen. Betrachtet man nun die Variation der beiden Gruppen getrennt, so wird für die Warmwasser - Stationen ein Quotient von 2, für die Kaltwasser - Stationen ein Wert von 3.7 gefunden. Die Bestände des Netzplanktons variieren also unter dieser Gruppeneinteilung lange nicht so stark wie bei der Gesamtbetrachtung.

Die signifikant unterschiedlichen Biomassewerte zwischen den beiden Stationsgruppen unterstreichen, daß ganz offensichtlich die Zweiteilung des Gebietes, die sich schon bei der Erörterung der integrierten Nährstoffe, der mittleren Wassertemperaturen und der Chlorophylldaten andeutete, auch in den Zooplanktonbeständen widerspiegelt.

Tab. 3: Biomasse des Zooplanktons in der euphotischen Schicht im mg C m<sup>-2</sup>

Station	Gesamt	Netzplankton	Fraktionen				v <sup>e</sup>
			20 - 100 µm	100 - 500 µm	500 - 1000 µm	1000 µm	
200	2326	79	2247	35	16	28	28
204	-	-	1265	30	28	-	-
208	3131	511	2620	79	61	371	5.6
216	-	-	-	86	97	-	-
222	1136	330	806	182	67	81	2.4
225	-	290	-	77	154	59	-
231	1494	43	1451	18	13	12	34
236	-	40	-	22	9	9	-
237 a	1062	147	915	43	61	43	6.2
237 b	1159	43	1116	26	8	9	27
237 c	-	187	-	54	65	68	-
237 d	-	50	-	18	10	22	-
239	676	68	608	28	13	27	8.9
244	646	221	425	43	38	140	1.9
248	1128	194	934	45	10	139	4.8
251	1034	493	541	12	5	476	1.1
259	1512	230	1282	162	32	36	5.6
262	1787	148	1639	61	35	52	11
265	978	137	841	79	21	37	6.1
273	1361	448	913	97	157	194	2.0
278	734	46	688	32	8	6	15

Zu Station 237: a, c = Nachtfänge; b, d = Tagfänge;  
an allen übrigen Stationen nur Tagfänge

<sup>e</sup> Verhältnis zwischen Mikro- (20 - 100 µm)  
und Netzplankton ( > 100 µm);  
Netzplankton = 1

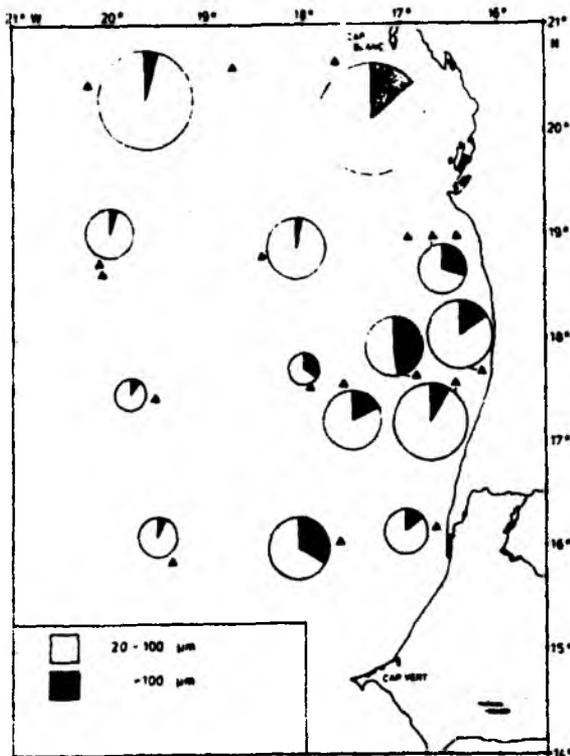


Abb. 15: Darstellung der Biomasse des Zooplanktons und des Anteiles der Größenklasse 20 - 100 µm (nicht schraffiert)

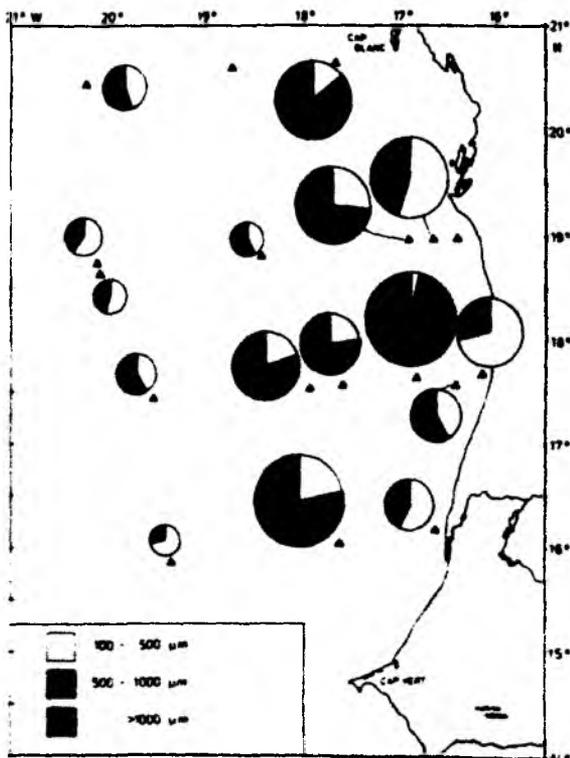


Abb. 16: Darstellung der Biomasse des Netzplanktons ( $\geq 100$  µm) und der Anteile der einzelnen Größenfraktionen. Die Kreisflächen stehen zueinander im Verhältnis der absoluten Werte.

Wie schon oben erwähnt, erreicht die Größenfraktion von 20 - 100  $\mu\text{m}$  z.T. Bestandswerte, die weit über denen der drei übrigen Fraktionen liegen. Dieser Sachverhalt ist allerdings unterschiedlich stark ausgeprägt. Wie ein kurzer Blick auf die letzte Spalte der Tab. 3 zeigt, reichen die Verhältniszahlen (V) zwischen Mikro- und Netzplankton von 1.1 : 1 bei Station 251 bis zu 34 : 1 bei Station 231. Unter dem Blickwinkel der Arbeitshypothese, daß das Untersuchungsgebiet in zwei Unterregionen zerfällt, kommt aber in die regionale Verteilung der angesprochenen Verhältniszahlen System. Ein hohes Verhältnis zwischen Mikro- und Netzplankton (9 : 1 bis 34 : 1, Mittelwert  $22.6 \pm 10.3 : 1$ ) ist für die Stationen charakteristisch, bei denen mittlere Wassertemperaturen  $\geq 20^\circ \text{C}$  beobachtet wurden. Im Gegensatz dazu finden wir Verhältniszahlen zwischen 1.1 : 1 und 11 : 1 (Mittelwert  $4.5 \pm 3.1 : 1$ ) an den Stationen mit  $T < 20^\circ \text{C}$ . Die Mittelwerte sind signifikant verschieden ( $t_{\text{test}} = 3.834$ ,  $p < 0.05$ ).

Diese Unterschiede in den Verhältnissen werden einerseits durch die sehr unterschiedlichen Bestände des Netzplanktons bewirkt, andererseits scheinen die Werte für das Mikroplankton in den Regionen mit  $T < 20^\circ \text{C}$  niedriger zu liegen. Von den 9 Stationen mit den etwas niedrigeren Wassertemperaturen zeigen 6 Stationen Biomassewerte unter  $1000 \text{ mgC m}^{-2}$ , während nur an drei Stationen höhere Werte beobachtet wurden. Vier der sechs Warmwasserstationen zeigen demhingegen Werte mit mehr als  $1000 \text{ mgC m}^{-2}$ . Es muß dabei aber bedacht werden, daß für die Stationen 200 und 204 nur unkorrigierte Daten vorliegen, so daß die Unterschiede zwischen den Stationsgruppen nicht exakt zu bemerken sind. Außerdem ist die Streuung der Daten so groß, daß sich Unterschiede statistisch nicht absichern lassen.

Folgende Überlegungen sollen zudem klar machen, daß allein die Veränderungen der Netzplanktonbiomasse zwischen den beiden Stationsgruppen ausreichen, die unterschiedlichen Verhältnisse zwischen Mikro- und Netzplankton annähernd zu erklären.

Der Mittelwert von V beträgt für die Warmwasserstationen 22.6 : 1 (=  $V_{1g}$ ), während für die andere Stationsgruppe 4.5 : 1 (=  $V_{2g}$ ) ermittelt wurde. Die beiden Werte stehen also in einem Verhältnis von 5 : 1 ( $V_{1g} : V_{2g} = 22.6 : 1 / 4.5 : 1 = 5.0 : 1$ ). Der Index g und weiter unten der Index b beziehen sich auf die Ermittlung der Verhältniszahlen: g = gemessen, b = berechnet.

Wenn wir annehmen, daß es keine signifikanten Unterschiede in den Mikroplanktonbeständen zwischen den Stationsgruppen gibt, so läßt sich aus allen Stationsdaten (außer 237, Nacht) ein mittlerer Bestand von  $1125 \pm 562 \text{ mgC m}^{-2}$  ( $n = 15$ ) errechnen. Für das Netzplankton werden im "Warmwasserbereich"  $53 \pm 15 \text{ mgC m}^{-2}$  ( $n = 7$ ) und im "Kaltwasserbereich"  $300 \pm 140 \text{ mgC m}^{-2}$  ( $n = 10$ ) berechnet. Mit diesen Mittelwerten kann man nun für die Stationen mit dem wärmeren Wasser ein Mikroplankton - Netzplankton - Verhältnis ( $V_{1b}$ ) von  $1125 : 53 = 21.2$  und für die andere Stationsgruppe ein  $V_{2b}$  von  $1125 : 300 = 3.8$ , sowie insgesamt ein  $V_{1b} / V_{2b}$  von 5.7 abschätzen.

Eine Gegenüberstellung der Verhältniszahlen zeigt, daß unter künstlicher Konstanthaltung der Mikrozooplanktonbiomasse praktisch die gleichen Werte erzeugt werden, wie mit den Werten aus den Messungen:

	<u>gemessen</u>		<u>berechnet</u>
"Warmwasser" (W) :	$V_{1g} = 22.6$		$V_{1b} = 21.2$
"Kaltwasser" (K) :	$V_{2g} = 4.5$		$V_{2b} = 3.8$
K / W	$: V_{1g} / V_{2g} = 5.0$		$V_{1b} / V_{2b} = 5.7$

Für eine Erklärung der unterschiedlichen Relationen in den Beständen zwischen Mikro- und Netzplankton sind somit keine Spekulationen über regionale Unterschiede der Mikrozooplankton - Biomasse nötig. Die statistisch abgesicherten Unterschiede der Netzplanktonbestände zwischen den Stationsgruppen reichen aus, die vorgefundenen Relationen zu begründen.

### 3.2.3 Die Größenaufteilung des Netzplanktons

Die Anteile der einzelnen Größenfraktionen des Netzplanktons sind aus Tab. 3 und Abb. 16 zu ersehen.

Es ist festzustellen, daß an den meisten Stationen entweder die Fraktion 100 - 500 µm oder die Fraktion  $\geq$  1000 µm das Netzplankton beherrscht. Die Biomasse der Größenklasse zwischen 500 und 1000 µm zeigt fast immer ein Minimum, und erreicht selten Werte, die über denen der anderen Fraktionen liegen. Ausgenommen sind die Stationen 225 und die Nachtfänge der Station 237. An der erstgenannten Station wurde eine große Anzahl Noctiluca ( $\geq$  1000 ind  $m^{-3}$ ) in der mittleren Größenklasse gefangen, was wahrscheinlich das Dominieren dieser Fraktion bewirkte. Die Verhältnisse an der Station 237 sollen im Abschnitt 3.3 näher beleuchtet werden, der sich mit dem Tag - Nacht - Rhythmus auseinandersetzt.

Das Dominieren der kleinsten Netzplankton - Fraktion (100 - 500 µm) ist an keinen Temperaturbereich gebunden. Es findet sich sowohl an küstenfernen und warmen Stationen als auch an Stationen, die im "Kaltwasser" - Bereich liegen und küstennah sind. Im Gegensatz dazu finden wir Makroplanktondominanz nur an den kühleren und nährstoffreicheren Stationen.

Die Verhältnisse an den Stationen 204 und 216 sind nicht klar, denn die großen Salpenmengen im Makrozooplankton ließen eine direkte Kohlenstoffmessung nicht zu. Trotzdem kann der Biomassewert der Salpen in etwa abgeschätzt werden. An der Station 204 fanden sich 1870 und bei 216 gar 3780 Salpen pro  $m^2$ . Die Individualgrößen der Tiere lagen bei 1 - 2 cm Länge. Nach Madin et al. (1981) sind in diesem Größenbereich Kohlenstoffwerte von 0.1 mg / Individuum zu erwarten. Die Salpenbiomasse lag somit an der Station 204 bei rund 190 mgC  $m^{-2}$  und für die Station 216 wurden 380 mgC  $m^{-2}$  berechnet. Auch an diesen beiden Stationen scheint sich daher der Hauptteil der Biomasse im Makroplankton zu konzentrieren.

Allgemein gesehen kann die Biomasse einer Größenklasse als das Produkt aus Organismenzahl und den individuellen Gewichten der Tiere aufgefasst werden. Wenn also ein Großteil der Biomasse in einer Fraktion konzentriert ist, so kann entweder die Organismenzahl in dieser Frak-

tion sehr hoch sein, oder das Gewicht der Tiere ist wesentlich größer als in den anderen Fraktionen. Natürlich ruft auch die Kombination beider Faktoren eine Dominanz hervor.

Tab. 4 listet die Organismenzahlen und das mittlere Gewicht der Tiere auf. Die Anzahl entstammt den Zooplanktonzählungen, wohingegen die mittleren Gewichte aus der Division des gemessenen Kohlenstoffwertes der jeweiligen Fraktion durch die ermittelte Organismenzahl in dieser Fraktion gewonnen wurde.

Es zeigt sich deutlich, daß an allen Stationen der überwiegende Anteil der Zooplankter (65 - 98 %, Mittelwert  $88 \pm 9$  %) in der kleinsten Fraktion zu finden ist, während die Individuenzahlen in den beiden anderen Fraktionen wesentlich niedriger liegen. Selbst an den Stationen, an denen die Biomasse deutlich im Makroplankton ( $> 1000 \mu\text{m}$ ) konzentriert ist (208, 244, 248, 251, 273), ist die Anzahl der Tiere in der kleinsten Fraktion nicht deutlich erniedrigt:  $92 \pm 6$  % gegen  $89 \pm 8$  %. Der Anteil der Tiere im Makroplankton hingegen ist signifikant unterschiedlich ( $1.45 \pm 1.19$  % gegen  $3.62 \pm 1.88$  %,  $t_{\text{test}} = 2.557$ ,  $p \leq 0.05$ ); an den  $> 1000 \mu\text{m}$  dominierten Stationen ist der Individuenanteil des Makroplanktons höher als an den Stationen, an denen die kleinste Fraktion den Hauptteil der Biomasse stellt. Bei dem angegebenen Mittelwert für das Makroplankton wurde die Station 251 nicht berücksichtigt, da hier die Organismenzahl mit 21 % ungewöhnlich hoch lag.

Die Dominanz der einen bzw. der anderen Größenfraktion kann durch die Verhältnisse zwischen den Individuenzahlen und dem mittleren Individualgewicht der beiden betrachteten Fraktionen erklärt werden (siehe Tab. 5).

Bei dieser Aufstellung wurden die folgenden Stationen nicht berücksichtigt: 204 und 216, weil das Vorherrschen des Makroplanktons nur durch eine Abschätzung wahrscheinlich gemacht werden konnte, weiterhin Station 225, da hier die meiste Biomasse in der Fraktion zwischen 500 und  $1000 \mu\text{m}$  gefunden wurde. Die Station 237 d wurde nicht berücksichtigt, da Zählergebnisse nur für 237 b vorliegen, und die Station 239 fiel weg, da keine klare Dominanz einer der beiden diskutierten Fraktionen zu erkennen war (siehe Tab. 3).

Ein Vergleich der in der Tabelle aufgeführten Werte zeigt, daß in der ersten Stationsgruppe die Individuenzahlen stärker das kleine Netz-

Tab. 4: Organismenzahlen in den Fraktionen des Netzplanktons und die mittleren Individualgewichte

Station	Organismenzahlen n/m <sup>3</sup> , % - Werte in Klammern				Mittleres Individualgewicht in ug C		
	Σ	Größenfraktion in um			Größenfraktion in um		
		100 - 500	500 - 1000	1000	100 - 500	500 - 1000	1000
200	770	624 (81 %)	125 (16 %)	21 ( 3 %)	1.19	2.72	28.4
204	861	749 (87)	65 ( 8)	47 ( 5)	0.73	7.83	-
208	3482	3350 (96)	39 ( 1)	90 ( 3)	0.94	62.6	165
216	2919	1894 (65)	590 (20)	435 (15)	2.06	7.47	-
222	2296	1952 (85)	317 (14)	27 ( 1)	1.61	3.64	51.2
225	6461	4720 (73)	1704 (26)	37 ( 1)	0.65	3.62	63.8
231	333	312 (94)	18 ( 5)	3 ( 1)	1.45	18.5	103
236	458	448 (98)	8 (1.6)	2 (0.4)	1.37	32.4	111
237 N	948	808 (85)	108 (11)	32 ( 4)	1.10	10.8	33.3
237 T	782	756 (97)	21 (2.7)	5 (0.3)	0.54	7.82	56.7
239	1047	1008 (96)	26 ( 3)	12 ( 1)	0.56	9.90	43.5
244	2407	2131 (89)	135 ( 5)	140 ( 6)	0.40	5.63	20.0
248	2718	2640 (97)	41 (1.5)	38 (1.5)	0.43	6.20	91.7
251	1151	899 (78)	12 ( 1)	240 (21)	0.39	12.3	58.3
259	20400	20073 (98)	236 (1.6)	91 (0.4)	0.45	7.53	22.0
262	2818	2560 (91)	164 ( 6)	95 ( 3)	1.04	9.27	23.9
265	8595	8040 (94)	243 ( 3)	312 ( 3)	0.82	7.20	9.90
273	4751	4090 (86)	458 (10)	203 ( 4)	0.44	6.35	17.7
278	705	638 (90)	60 ( 9)	7 ( 1)	0.90	2.38	16.0

Tab. 5: Vergleich der Verhältnisse der Organismenzahlen und der Individualgewichte zwischen der kleinsten und größten Netzplanktonfraktion

Station	Verhältnis der Individuenzahlen der Fraktion 100 - 500 / $\gg$ 1000 $\mu\text{m}$	Verhältnis der Individualgewichte der Fraktion 100 - 500 / $\gg$ 1000 $\mu\text{m}$
---------	--	--

Biomasse - Dominanz in 100 - 500  $\mu\text{m}$  (Stationsgruppe 1)

200	30 : 1	1 : 24
222	72 : 1	1 : 32
231	104 : 1	1 : 71
236	224 : 1	1 : 81
237 b	151 : 1	1 : 105
259	222 : 1	1 : 49
262	27 : 1	1 : 23
265	26 : 1	1 : 12
278	91 : 1	1 : 18
$\bar{x} \pm \text{SD}$	105 $\pm$ 78 : 1	1 : 46 $\pm$ 32

Biomasse - Dominanz bei  $\gg$  1000  $\mu\text{m}$  (Stationsgruppe 2)

208	37 : 1	1 : 175
244	15 : 1	1 : 50
248	69 : 1	1 : 213
251	4 : 1	1 : 149
273	20 : 1	1 : 40
$\bar{x} \pm \text{sd}$	29 $\pm$ 25 : 1	1 : 125 $\pm$ 77

plankton (100 - 500  $\mu\text{m}$ ) betonen, während im Makroplanktonbereich (2. Stationsgruppe) das Überwiegen der kleineren Individuen nicht so stark ist. Die Gewichtsverhältnisse sind genau umgekehrt. Zwar liegen die mittleren Individualgewichte der Fraktion  $\gt 1000 \mu\text{m}$  immer deutlich über denen des kleinen Netzplanktons, doch ist dieser Sachverhalt wesentlich stärker an den Stationen mit Makroplanktondominanz ausgeprägt. Die Zahlen zeigen deutlich, daß an den Stationen, an denen die Biomasse in der kleinsten Netzplankton - Fraktion konzentriert ist, die Unterschiede in den Individualgewichten durch die Organismenzahlen überkompensiert werden. Im Makroplanktonbereich dagegen wird die zahlenmäßige Dominanz der kleinen Formen durch die starken Unterschiede in den Gewichten überkompensiert. Dieser Effekt der "Überkompensation" bewirkt die Biomassedominanz der einen bzw. der anderen Fraktion.

Betrachtet man nun die Absolutwerte der mittleren Individualgewichte, so kann man folgende Mittelwerte vergleichen:

Tab. 6 : Mittelwerte der Individualgewichte in  $\mu\text{g C}$  der Fraktionen 100 - 500  $\mu\text{m}$  und  $\gt 1000 \mu\text{m}$

	Stationsgruppe 1	Stationsgruppe 2
100 - 500 $\mu\text{m}$	1.04 $\pm$ 0.4 n = 8	0.52 $\pm$ 0.24 n = 5
$\gt 1000 \mu\text{m}$	49.6 $\pm$ 38.7 n = 8	70.7 $\pm$ 61.0 n = 5

Der Vergleich zeigt, daß kein statistisch signifikanter Unterschied in den mittleren Gewichten des Makroplanktons besteht, wohingegen die Tiere der kleinsten Fraktion unterschiedlich schwer sind ( $t_{\text{test}} = 2.603$ ,  $p \leq 0.05$ ). Dies bedeutet, daß die Unterschiede in den Gewichtsverhältnissen zwischen der 1. und der 2. Stationsgruppe durch die

unterschiedlichen Individualgewichte des kleineren Netzplanktons, und nicht etwa durch Gewichtsunterschieden des Makroplanktons bedingt sind. Zusammenfassend kann also festgestellt werden:

1. Von den 18 Stationen im Untersuchungsgebiet vor NW - Afrika gehören 14 (höchstwahrscheinlich sogar 16) Stationen zwei Gruppen an. Die 1. Gruppe umfasst die Stationen 200, 222, 231, 236, 237, 259, 262, 265, und 278, an denen die Biomasse des Netzplanktons in der Fraktion 100 - 500  $\mu\text{m}$  konzentriert ist. In der 2. Stationsgruppe (Nr. 208, 244, 248, 251, 273) wird der Hauptteil der Biomasse durch das Makroplankton  $> 1000 \mu\text{m}$  gebildet.  
Die 1. Stationsgruppe ist nicht an die Wassertemperatur gebunden, wohingegen das Makroplankton nur an den Stationen mit  $T \leq 20^\circ \text{C}$  dominiert.
2. Die Zooplanktonzählungen zeigten, daß die Fraktion 100 - 500  $\mu\text{m}$  an allen Stationen einen etwa gleich großen Anteil, nämlich rund 90 % aller Organismen hat. Das Makroplankton zeigt hingegen an der 2. Stationsgruppe höhere Individuenzahlen als in der 1. Gruppe.
3. Die mittleren Individualgewichte des Makroplanktons sind in beiden Bereichen gleich, wohingegen das kleine Netzplankton in der Stationsgruppe 1 ein doppelt so hohes Gewicht aufweist wie an den Makroplankton - dominierten Stationen.
4. Die Konzentration der Biomasse in der Fraktion 100 - 500  $\mu\text{m}$  (Stationsgruppe 1) kann erklärt werden durch einen niedrigen Makroplanktonanteil und den vergleichsweise hohen Individualgewichten des kleinen Netzplanktons. Die Dominanz des Makroplanktons (Stationsgruppe 2) wird dagegen hervorgerufen durch die höheren Organismenzahlen des Makroplanktons und dem niedrigen Individualgewicht der Tiere in der Fraktion 100 - 500  $\mu\text{m}$ .

### 3.2.4 Die Protein- und Lipidgehalte des Zooplanktons

Die Bestimmung der Eiweiß- und Fettanteile des Zooplanktons kann gute Hinweise auf die Ernährungslage liefern. Lipide sind die wichtigsten Speicherstoffe des tierischen Planktons, wohingegen die Kohlenhydrate praktisch keine Bedeutung haben (Raymont und Krishnaswamy 1960, Raymont und Conover 1961, Raymont et al. 1969).

Bei einem reichhaltigen Nahrungsangebot sind die Organismen in der Lage, einen Teil der aufgenommenen Nahrung - nach Deckung des laufenden Metabolismus - in Fett umzuwandeln und für "schlechte" Zeiten zu konservieren. Eine Zunahme des Fettgehaltes verschiebt in solchen Zeiten das Protein - Lipid - Verhältnis in Richtung auf niedrigere Werte, da der Proteingehalt mehr oder weniger konstant bleibt.

Die Daten für unsere Zooplanktonuntersuchungen sind im Einzelnen in den Tabellen 8 und 9 aufgeführt. Es zeigte sich, daß es weder im Protein- noch im Lipidgehalt signifikante Unterschiede zwischen den untersuchten Größenklassen gab. Dagegen sind aber zwischen den beiden Stationsgruppen Unterschiede festzustellen, wie aus der Tab. 7 auf der nächste Seite entnommen werden kann.

Das Netzplankton der Stationen mit den kühlen, nährstoff- und phytoplanktonreichen Wassermassen hat einen signifikant niedrigeren Proteingehalt und einen - allerdings nur tendenziellen - höheren Lipidgehalt als das Zooplankton aus der nährstoffarmen und wärmeren Region. Das Protein - Lipid - Verhältnis liegt im "Kaltwasserbereich" unter dem der anderen Stationsgruppe. Dies unterstützt die Annahme, daß in den phytoplanktonarmen Gebieten die Lipide in ihrer Funktion als Speicherstoffe eine geringere Rolle spielen als an den Stationen mit nährstoffreichem Wasser und einem dementsprechend hohen Phytoplanktongehalt.

Im Gegensatz zum Netzplankton sind für die Größenklasse 20 - 100 µm keine signifikanten Unterschiede zwischen den Stationsgruppen festzustellen, so daß von einer sehr ähnlichen Zusammensetzung ausgegangen werden muß. Wenn man allerdings die Mittelwertsunterschiede als Tendenzen ansieht, so könnte die Ernährungslage des Mikroplanktons im "Warmwasserbereich" günstiger als in der anderen Stationsgruppe sein, doch sind dies reine Vermutungen.

Tab. 7 : Vergleich der Protein- und Lipidanteile des Zooplanktons der beiden Stationsgruppen im mg / mg C

	Kaltwasser Phytopl.- reich	Warmwasser Phytopl.- arm
<u>Netzplankton ( &gt; 100 µm)</u>		
Lipide	0.44 ± 0.16 n = 31	0.37 ± 0.14 n = 26
Proteine	0.73 ± 0.27 n = 31	1.02 ± 0.33** n = 28
Protein / Lipid	1.80 ± 0.69 n = 31	3.05 ± 1.75** n = 31
<u>Mikroplankton (20 - 100 µm)</u>		
Lipide	0.39 ± 0.22 <sup>a</sup> n = 7	0.53 ± 0.20 <sup>b</sup> n = 7
Proteine	1.07 ± 0.18 n = 9	0.89 ± 0.36 n = 9
Protein / Lipid	3.87 ± 2.40 n = 7	1.96 ± 0.94 n = 6

\*\* Unterschiede zwischen den Stationsgruppen statistisch signifikant (p < 0.001)

<sup>a</sup> ohne Station 244, <sup>b</sup> ohne Station 239

Tab. 8: Proteingehalt des untersuchten Zooplanktons in mg Protein / mg C

Station	20 - 100 um	100 - 500 um	500 - 1000 um	1000 um	total <sup>a</sup>
200	0.88	0.44	0.76	0.49	0.52
204	0.62	0.84	0.59	-	-
208	1.19	0.54	0.41	0.33	0.39
216	-	0.64	0.56	-	-
222	1.01	0.40	0.95	0.68	0.44
225	-	0.61	0.50	0.49	0.53
231	0.84	0.98	1.02	1.80	1.22
236	-	0.64	1.27	1.93	1.07
237	0.44	0.80	1.02	0.97	0.94
237	1.31	1.05	1.08	0.90	1.04
237	-	0.87	0.99	0.99	0.94
237	-	1.20	1.13	0.96	1.08
239	0.74	1.00	1.27	1.20	1.13
244	0.92	0.98	1.16	0.83	0.96
248	0.95	0.81	1.28	0.73	0.77
251	0.77	0.94	1.02	0.55	0.65
259	1.16	-	0.60	0.27	-
262	1.38	0.46	0.97	0.89	0.73
265	1.07	0.81	1.15	1.01	0.92
273	1.18	1.00	0.55	0.57	0.66
278	1.43	0.88	0.98	1.49	0.97

<sup>a</sup> gesamtes Netzplankton

Tab. 9: Lipidgehalt des untersuchten Zooplanktons in mg Lipid / mg C

Station	20 - 100 um	100 - 500 um	500 - 1000 um	1000 um	total <sup>a</sup>
200	0.35	0.39	0.32	0.45	0.40
204	0.31	0.39	0.41	-	-
208	0.22	0.32	0.14	0.21	0.23
216	-	0.25	0.66	-	-
222	-	0.18	0.36	0.34	0.26
225	-	0.43	0.44	0.61	0.47
231	0.80	0.50	0.84	0.29	0.54
236	-	-	-	-	-
237	0.74	0.24	0.22	0.33	0.26
237	0.47	0.29	0.14	0.48	0.30
237	-	0.46	0.46	0.29	0.40
237	-	0.57	0.32	0.39	0.44
239	0.07	0.34	0.27	0.22	0.28
244	0.03	0.40	0.32	0.56	0.51
248	0.20	0.42	0.44	0.37	0.38
251	0.33	0.43	0.48	0.57	0.56
259	0.14	-	0.33	0.24	0.71
262	0.67	0.35	0.53	0.83	0.56
265	0.61	0.50	0.54	0.47	0.50
273	0.54	0.65	0.55	0.65	0.61
278	0.50	0.26	0.42	0.28	0.29

gesamtes Netzplankton

### 3.2.5 Zur taxonomischen Zusammensetzung und zur trophischen Organisation der Zooplanktongemeinschaften

Es war nicht das Ziel unserer Arbeitsgruppe, eine faunistische Studie über das Untersuchungsgebiet zu erstellen, aber die Ermittlung von Zooplanktonbeständen und deren Metabolismus erfordert doch eine zumindest grobe Vorstellung über die beteiligten Organismen. Neben den taxonomischen Kenntnissen sind so auch Anhaltspunkte über die trophische Struktur der pelagischen Gemeinschaft zu gewinnen.

Die fixierten Unterproben wurden in verschiedener Weise ausgewertet. Das Mikroplankton wurde nur semiquantitativ durchgesehen, die Fraktionen des Netzplanktons dagegen gezählt. Die taxonomische Unterscheidung wurde nur nach den großen Gruppen durchgeführt (Coelenteraten, Tunicaten etc.), wobei aber die Copepodenfauna der beiden größten Fraktionen noch nach Gattungen aufgeschlüsselt wurde.

Das Mikroplankton (20 - 100  $\mu\text{m}$ ) zeigte zwar regionale Unterschiede, doch ist eine gewisse Einförmigkeit nicht abzuleugnen. Im gesamten Untersuchungsgebiet sind Copepoden - Nauplien ein durchgängiges Merkmal. Hinzu kommen in den nördlichen Bereichen (Stationen 200, 204, 208, 237 und 244) Larven von thecosomaten Gastropoden aus der Familie Limacidae. Im Süden sind außerdem Copepoditstadien gefunden worden, die z.T. wesentlich größer als 100  $\mu\text{m}$  waren. Andere Zooplanktongruppen treten in dieser Größenfraktion zurück, wobei allerdings beschaltete Protozoen an der Station 239 (Foraminiferen) und 259 (Tintinnen) in größerer Zahl vorhanden waren. Andere, theoretisch zu erwartende Zooplankter, wie z.B. nackte Ciliaten wurden nicht gefunden, was auf Fangverluste zurückzuführen sein dürfte.

Die Durchsicht der Proben zeigte, daß stellenweise ein nicht geringer Anteil an Phytoplankton mitgefangen wurde, was seinen Niederschlag in den Chlorophyll - Korrekturen des Abschnittes 3.2.1 gefunden hat.

Das Plankton der Größenfraktion von 100 - 500  $\mu\text{m}$  wird ganz eindeutig von den verschiedenen Copepoditstadien und Nauplien dominiert. Der Anteil dieser Organismen liegt zwischen 60 und 99 % aller Plankter dieser Fraktion. Ausnahmen sind lediglich die Stationen 216, 222, 225, 248 und 259. An der Station 216 wurden 30 % von Protozoen (Noctiluca) und Tunicaten gebildet, bei 222 zählen 58 % aller Organismen zu den

Protozoen und Schneckenlarven und die Stationen 225 und 259 sind durch vergleichsweise massenhafte Noctiluca - Mengen (2300 und 8700 ind  $m^{-3}$ ) gekennzeichnet. An der Station 244 wurden die Copepoden hingegen durch Tintinnen und Eier zurückgedrängt. Trotz dieser lokalen Abweichungen bleibt aber festzuhalten, daß der größte Anteil der Biomasse aus dem Copepoden - Plankton stammt.

Wenn wir annehmen, daß sich die Copepodite und Limacinenlarven filtrierend ernähren, so ergibt sich, daß diese Ernährungsweise praktisch das kleinere Mesozooplankton beherrscht. Carnivore Organismen wie Chaetognathen oder cyclopoide Copepoden wurden in dieser Fraktion nur vereinzelt gefunden.

Die beiden anderen Netzplanktonfraktionen zeigten ebenfalls eine starke Dominanz der Copepoden, doch sind daneben auch noch andere Gruppen mit z.T. nicht unerheblichen Werten vertreten.

Unter den Copepoden treten drei Gattungen besonders hervor:

Acartia (A. danae), Calanoides (C. carinatus) und Temora (T. stylifera, T. turbinata), siehe hierzu Tab 10. Diese Tabelle, sowie auch die Tab. 11 sind in ihrer Stationsreihenfolge entsprechend der Arbeitshypothese organisiert, wobei den Warmwasserstationen mit geringen Nährstoff- und Chlorophyllkonzentrationen die Stationen mit dem reichen Phytoplanktonbeständen und etwas kühleren Wassermassen gegenübergestellt sind.

Wie aus Tab. 10 und Abb. 17 a, b und c zu ersehen ist, ist Acartia zwar im gesamten Gebiet verbreitet, aber dominierend ist die Gattung in den küstenfernen, nährstoff- und phytoplanktonarmen Regionen. Im Gegensatz dazu konzentriert sich das Vorkommen von Calanoides und Temora auf die phytoplanktonreicheren "Kaltwasserstationen".

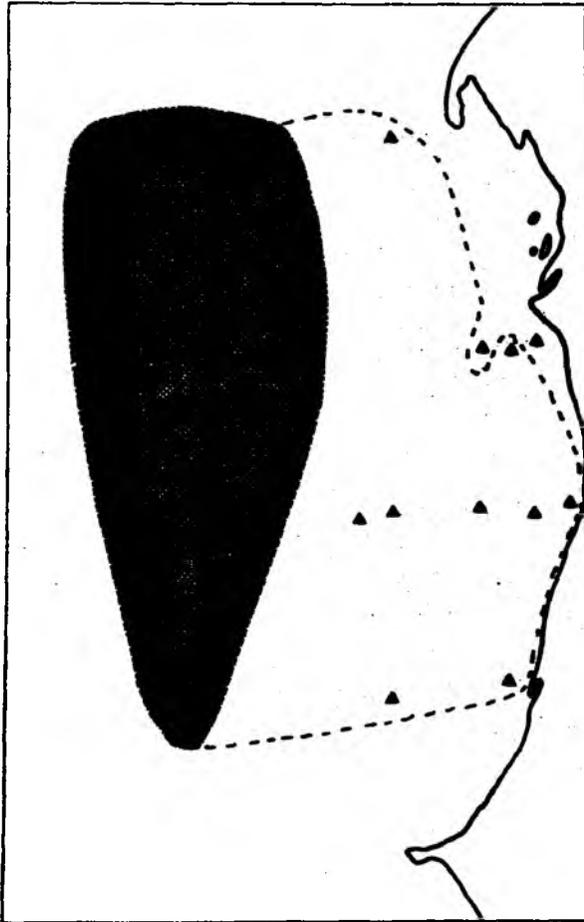
Die anderen Copepodengattungen haben recht geringe Individuenanteile, die nur lokale Erhöhungen zeigen. Ein nicht unerheblicher Anteil wird allerdings an den Stationen 259 und 262 durch Centropages (vornehmlich C. chierchiaei) und an den Stationen 208 und 262 durch Eucalanus gebildet.

Die cyclopiden Arten (Oithona, Clytemnestra, Oncaea, Coryceus, Sapphirina und Copilia) sind meist nur in geringen Mengen vorhanden ( < 5 % aller Copepoden). Einen nicht unerheblichen Anteil machen sie aber an den küstenfernen "Warmwasserstationen" 236, 239 und 278 aus (17 - 20 %), sie finden sich aber auch mit Anteilen von 9 - 13 % an den "Kaltwasserstationen" 244, 248, 262 und 265.

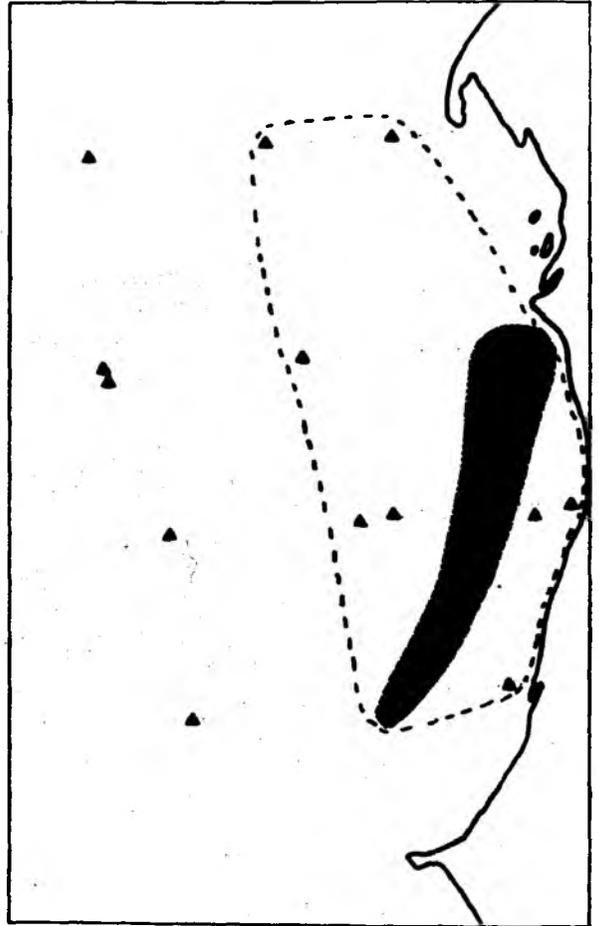
Tab. 10: Die Zusammensetzung des Zooplanktons: Auf der linken Seite die Anteile der unterschiedlichen Copepodengattungen (in % aller Calanoidea), auf der rechten Seite die übrigen Gruppen in % aller Individuen.

	Calanoides	Eucalanus	Rhincalanus	Euchaeta	Scolecitrix	Temora	Pleuromamma	Centropages	Acartia	Candacia	Coelenteraten	Chaetognathen	Tunicaten	Polychaeten	Euphausiden	Amphipoden	Cladoceren	Ostracoden	
200									100		39	48	10		2	1			
204		8				33			58		18	5	76		1	1			
231	17					8			75			69		14	17				
236									100			86	5		5	5			
237							20		80		6	75	6					11	"Warmwasser"
239					67		17				43	52		1		1		2	
278									100		5	55			4		36		
208	12	25	14			35		1	13			43	57						
216	13	5				82					6	6	86						
222	11	6				75			8		42	8	31	5	12			3	
225	29	13	4			37		17			3	48	35		13				
244	50	7				30		4	8		39	5	39		10	2		5	
248	54	8			4	8			27		10	49	34		6				
251	17					63			20		6	94							
259	45					28		28			4	83	1			1	6	4	"Kaltwasser"
262	16	35	6	1	1	12		21	5	2		45	43		5	4			
265	80					16			4			35	23					41	
273	50	3			1	41		1	5		49	8	40		3				

a) Acartia



b) Temora

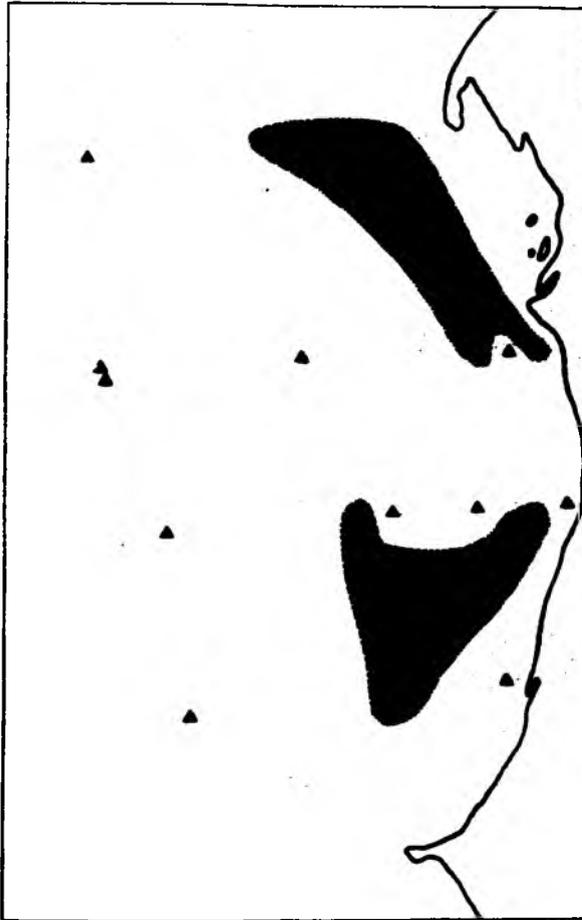


c) Calanoides



Legende auf der nächsten Seite

d) Tunicaten



e) Chaetognathen



Abb. 17: Die Verbreitung wichtiger Planktonorganismen im Untersuchungsgebiet

- a - Die Verbreitung von Acartia spp.
- b - Die Verbreitung von Temora spp.
- c - Die Verbreitung von Calanoides carinatus

Das durch Striche umgrenzte Gebiet zeigt allgemein das Vorhandensein der Gattung an, während die schraffierten Flächen die Stationen umfassen, an denen die entsprechende Gattung mehr als 35 % aller calanoiden Copepoden ausmachte.

- d - Das Vorkommen von Tunicaten
- e - Das Vorkommen von Chaetognathen

Das schraffierte Gebiet umfaßt die Stationen, an denen die Tunicaten oder Chaetognathen mehr als 35 % des Zooplanktons (ohne Copepoden, Larven und Protozoen) ausmachten

Unter den Zooplanktongruppen, die nicht den Copepoden angehören, sind in erster Linie Coelenteraten, Chaetognathen und Tunicaten zu nennen. Andere Organismen wie Polychaeten, Euphausiden, Amphipoden, Ostracoden und Decapoden sind nur von untergeordneter Bedeutung.

Wie aus Tab. 10 und Abb. 17 e klar wird, sind die Chaetognathen fast im gesamten Gebiet in hohen Anteilen vorhanden, und sie stellen die Hauptcarnivoren des Makro- und größeren Mesozooplanktons dar.

Coelenteraten erreichen hohe Anzahlen an insgesamt 5 Stationen, wobei sie an den Stationen 222, 244 und 273 gewissermaßen die Chaetognathen ersetzen, während sie an den Stationen 200 und 239 zusammen mit den Pfeilwürmern auftreten.

Tunicaten (Salpen und Appendicularien) fanden sich an 14 der 18 aufgesuchten Stationen, doch traten sie nur in der phytoplanktonreichen Region (Ausnahme: Station 204) in hohen Zahlen auf.

Von lokaler Bedeutung ist das Auftreten der Cladocere Penilia avirostris (265, 278), der Larven von Branchiostoma senegalense (216) und Noctiluca (225). Während sich Noctiluca - wie schon weiter oben erwähnt - an der Station 259 auf die Fraktion 100 - 500  $\mu\text{m}$  beschränkte, wurden bei 225 über 1100 ind.  $\text{m}^{-3}$  in der Größenklasse zwischen 500 und 1000  $\mu\text{m}$  gefunden. Sie bewirkten die nur an dieser Station vorkommende Biomassedominanz der angesprochenen Größenklasse.

Die Werte der Tab. 10 wurden ohne Berücksichtigung der Protozoen und Larvenformen erstellt. Es muß daher noch festgehalten werden, daß Larven und Eier in der Kaltwasserregion sehr hohe Werte erreichen konnten (bis über 6000  $\text{m}^{-3}$  an Station 259), während für diese Gruppe im küstenfernen Bereich höchstens 300  $\text{m}^{-3}$  gefunden wurden. Besonders hervorzuheben ist das starke Auftreten von Aktinotrochae an der Station 251. Die Zählung ergab einen Wert von 198 Ind  $\text{m}^{-3}$  in der Fraktion  $\text{>}$  1000  $\mu\text{m}$ , was zu einer extremen Biomasse - Dominanz dieser Fraktion führte (siehe Abb.16 oder Tab. 3). Die Zahlen der Tab. 10 geben daher für die Station 251 nur ein Zerrbild der tatsächlichen Verhältnisse.

Zum Abschluss dieses Abschnittes soll versucht werden, einige Aspekte der trophischen Organisation der angetroffenen pelagischen Gemeinschaft zu beleuchten. Wir wollen uns hierbei zwei Beschränkungen unterwerfen: 1) wird nur das Zooplankton  $\text{>}$  500  $\mu\text{m}$  diskutiert, da für

diese beiden Größenklassen die differenziertesten Angaben vorhanden sind, und 2) wollen wir die herbivoren Organismen den omni- und carnivoren Tieren gegenüberstellen.

Zunächst aber müssen erst einmal die Ernährungsarten der beteiligten Unter den Copepoden gelten Calanoides, Eucalanus und Rhincalanus als herbivor (Itoh 1970, Timonin 1971, Schnack und Elbrächter 1981, Schnack 1982). Zwar gerät der Begriff "herbivor" zunehmend in die Diskussion, was z.B. schon aus den vergleichsweise frühen Arbeiten von Gauld (1966) und Mullin (1966) herauszulesen ist, doch kann dadurch das herbivore Potential dieser Tiere nicht bestritten werden. Die Gattung Temora ist nach Itoh (1970) als omnivor einzustufen, doch zeigten neuere Untersuchungen (dargestellt in Thiriot 1978), daß T. stylifera wohl als herbivor anzusehen ist. Acartia gilt allgemein als omnivor, während die Gattung Candacia und die cyclopoiden Copepoden carnivor sind (Itoh 1970, Timonin 1971, Schnack pers. Mitt.). Die Cladocere Penilia avirostris ist in der Lage, Partikel sehr geringer Größen abzufiltrieren (Sorokin 1970, Paffenhöfer und Orcutt 1986), so daß auch diese Art ein großes herbivores Potential besitzt. Daß Tunicaten herbivor, Coelenteraten und Chaetognathen dagegen carnivor sind, ist allgemein bekannt.

Somit gilt:

Carni- bzw. omnivor: Acartia, Candacia, Cyclopoida, Chaetognatha  
und Coelenterata

Herbivor : Calanoides, Eucalanus, Rhincalanus, Temora,  
Penilia, Tunicaten

Mit Hilfe der Abundanzdaten für die einzelnen Organismen läßt sich der Anteil der herbivoren Zooplankter dem der omnivor - carnivor lebenden Tiere gegenüberstellen (Tab. 11).

Nicht berücksichtigt wurden in der Tabelle die Polychaeten, Amphipoden, Euphausiden und Ostracoden, da sie nie in wirklich hohen Anteilen auftraten.

Der Vergleich der Zahlen von Tab. 11 zeigt deutlich, daß die nährstoffreiche und durch einen hohen Phytoplanktongehalt ausgezeichnete Stationsgruppe ein sehr hohes herbivores Potential besitzt, so daß die Tiere in der Lage sind, das Phytoplankton zu nutzen und überschüssige Anteile in Form von Fett zu speichern. Die Stationen der küstenfernen, nährstoff- und phytoplanktonarmen Gebiete zeigen dagegen eine stärkere

Ausprägung der omnivor + carnivoren Lebensweise, die durch die geringen Pflanzenanteile und die Notwendigkeit, einen durch höhere Wassertemperaturen beschleunigten Metabolismus zu decken, aufgezwungen wird.

Tab. 11 Die Anteile des herbivoren (H) und omnivor - carnivoren (O - C) Zooplanktons in % der Gesamtindividuen

Station	H (%)	O - C (%)
200	1.4	98.6
204	75.3	24.7
231	18.8	81.2
236 "Warmwasser"	10.5	90.5
237	6.6	93.4
239	7.5	92.5
278	5.4	94.6
Bereich <sup>a</sup>	1.4 - 18.8 %	81.2 - 98.6 %
208	73.5	26.5
216	93.9	6.1
222	64.8	35.2
225	72.5	27.5
244	72.6	27.4
248 "Kaltwasser"	49.0	51.0
251	65.2	34.8
259	50.4	49.6
262	59.4	40.6
265	68.7	31.3
273	77.0	23.0
Bereich	49.0 - 93.9 %	6.1 - 51.0 %

<sup>a</sup> Station 204 nicht berücksichtigt

### 3.3 Der Metabolismus des Zooplanktons vor NW - Afrika

#### 3.3.1 Die Respiration als Gesamtparameter des Metabolismus und die NH<sub>4</sub> - N und PO<sub>4</sub> - P - Exkretion

Von den drei gemessenen Stoffwechselfparametern wollen wir in diesem Abschnitt in erster Linie die Respiration detailliert darstellen, da sowohl die regionalen Unterschiede als auch die Anteile der einzelnen Größenfraktionen für alle drei Parameter sehr ähnlich sind. Die in der Erörterung der Respiration angesprochenen Aspekte und Probleme lassen sich im Wesentlichen auf die Exkretion übertragen.

Die Respiration des gesamten Zooplanktons ( $\geq 20 \mu\text{m}$ ) zeigt zwischen den Stationen nur vergleichsweise geringe Unterschiede. Aus Abb. 18 ist zu entnehmen, daß die ozeanischen planktonarmen Stationen Werte erreichen können, die in ihrer Höhe mit denen der planktonreichen "Kaltwasserregion" vergleichbar sind. Von den 9 Messungen für das gesamte Zooplankton  $\geq 20 \mu\text{m}$  liegen 5 Werte zwischen 207 und 285  $\text{mgO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , drei Werte sind wesentlich höher und einer niedriger als die angegebene Spanne (siehe Tab. 12).

Stärker ausgeprägt sind die Unterschiede zwischen den Stationsgruppen auf der Ebene des Netzplanktons ( $\geq 100 \mu\text{m}$ ). Sowohl für die Respiration als auch für die Exkretion sind die Ergebnisse der Versuche an den kühlen und nährstoffreichen Stationen wesentlich höher als für die ozeanische Region. Somit ergibt sich sofort die Frage nach der Bedeutung des Mikroplanktons, denn wenn beim Netzplankton starke Differenzen auftreten, diese aber bei der Betrachtung des Gesamtplanktons nur in abgeschwächter Form auftreten, so muß das Mikroplankton ausgleichend wirken. Die Zahlen der Tab. 12 lassen erkennen, daß auf der Ebene des Mikroplanktons keine Unterschiede zwischen den Stationsgruppen nachweisbar sind. Zwar sind zwischen den einzelnen Stationen z.T. recht erhebliche Unterschiede gemessen worden, aber die Verteilung von hohen und niedrigen Werten ist unabhängig von der Lage der Stationen im Untersuchungsgebiet. Im Mittel ist die Gesamtrespiration des Zooplanktons an den nährstoffreichen Stationen etwa doppelt so hoch wie an den Stationen mit geringen Beständen. Die Unterschiede im

Tab. 12: Respiration des Zooplanktons in der euphotischen Schicht in  $\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$

Station	Gesamt	Netzplankton	Fraktion				$v^d$
			20 - 100 $\mu\text{m}$	100 - 500 $\mu\text{m}$	500 - 1000 $\mu\text{m}$	>1000 $\mu\text{m}$	
200	285	34	251	20	10	4	7.4
204	-	96	-	19	24	53	-
216	-	449	-	46	133	270	-
231	100	34	66	7	7	20	1.9
236	-	17	-	7	6	4	-
237 a	362	127	235	24	59	44	1.9
237 b	-	37	-	12	6	19	-
237 c	-	46	-	16	20	10	-
239	284	34	250	10	10	14	7.4
244	652	310	343	75	113	122	1.1
248	-	80	-	23	18	39	-
251	209	39	170	3	5	31	4.5
259	629	180	449	126	34	20	2.5
265	670	62	608	34	18	10	9.8
273	207	118	89	40	35	43	0.8
278	232	30	202	13	6	11	6.7

Zu Station 237: a, c = Nachtfänge; b = Tagfang;  
an allen übrigen Stationen nur Tagfänge

$d$  Verhältnis zwischen Mikro- (20 - 100  $\mu\text{m}$ )  
und Netzplankton (  $\geq$  100  $\mu\text{m}$ );  
Netzplankton = 1

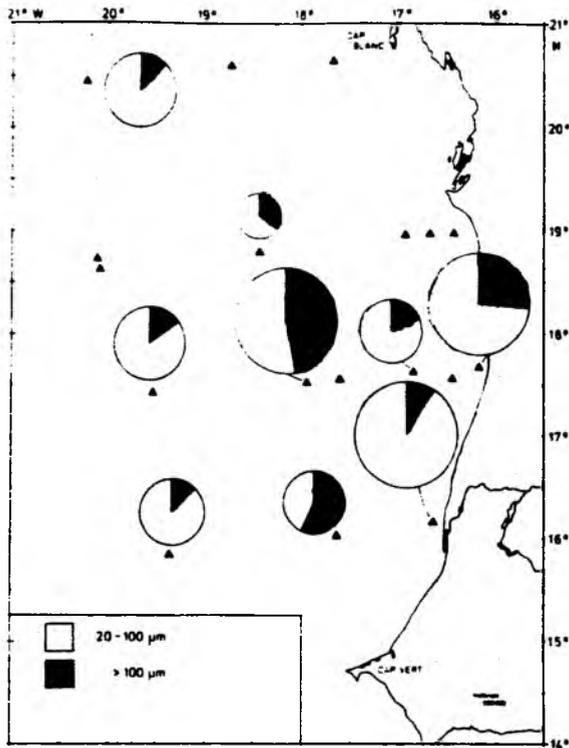


Abb. 18: Die Respiration des Zooplanktons und der Anteil des Mikroplanktons (nicht schraffiert)

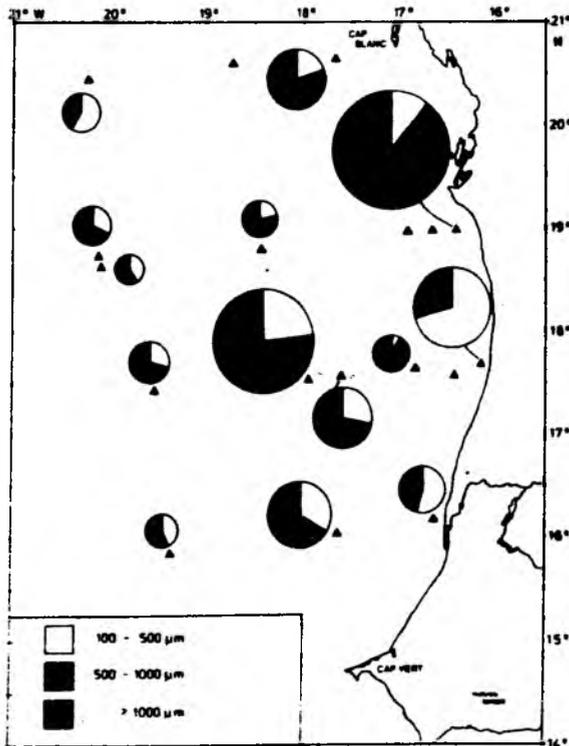


Abb. 19: Die Respiration des Netzplanktons und die Verteilung auf die einzelnen Größenklassen

In beiden Zeichnungen stehen die Kreisflächen im Verhältnis der absoluten Werte

Mikroplankton sind noch geringer (Faktor 1.7), wohingegen das Netzplankton viermal höhere Respirationswerte in dem nährstoffreichen Gebiet zeigt. Diese Unterschiede fallen bei der Gesamtbetrachtung aber nicht ins Gewicht, da die absoluten Werte des Netzplanktons fast immer deutlich unter denen des Mikroplanktons liegen. Tab. 13 listet die Mittelwerte der Atmung für die beiden Stationsgruppen und die unterschiedlichen Zooplanktonkomponenten auf.

Tab. 13: Mittelwerte der Respiration der Zooplanktonfraktionen in  
 $\text{mgO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$

	"Warmwasser"	"Kaltwasser"
Alle Fraktionen	253 ± 97 n = 5	473 ± 243 n = 5
Mikroplankton	201 ± 78 n = 5	332 ± 209 n = 5
Netzplankton	40 ± 25 n = 7	177 ± 151 * n = 7

\* Mittelwerte signifikant verschieden ( $t_{\text{test}} = 2.360$ ,  $p \leq 0.05$ )

Die Verhältniszahlen zwischen Mikro- und Netzplankton zeigen an den meisten Stationen das Überwiegen der kleinsten Fraktion an, doch ist die Dominanz der Größenklasse von 20 bis 100  $\mu\text{m}$  weit geringer ausgeprägt als bei den Beständen. Die Biomassen des Mikroplanktons übertrafen die der Organismen  $> 100 \mu\text{m}$  maximal um das 34 fache (siehe 3.2.2),

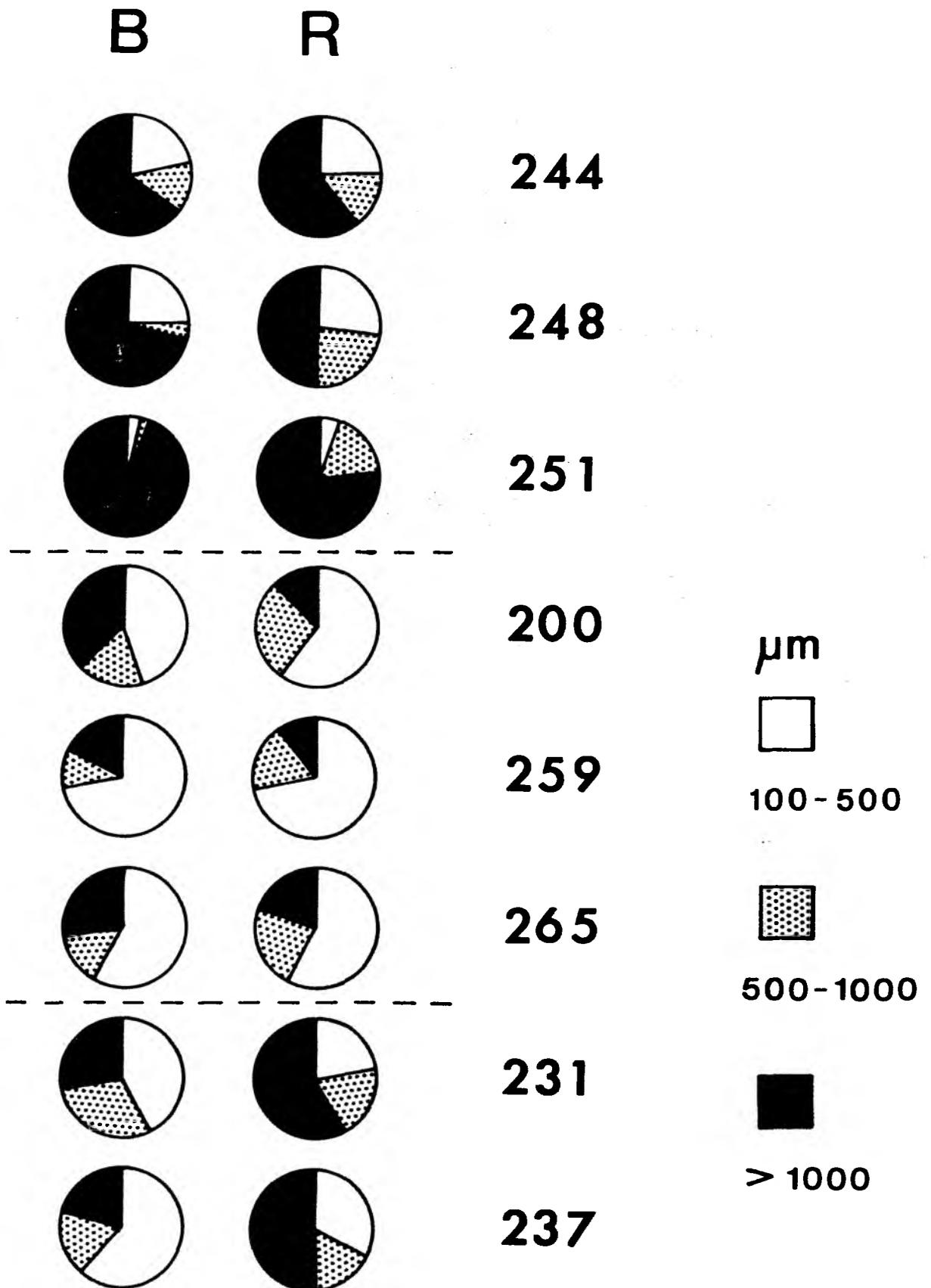
bei der Respiration beträgt der höchste Wert von  $V$  knapp 10, so daß an manchen Stationen ein deutliches Mißverhältnis zwischen Bestand und Aktivität vorgefunden wurde. An den Stationen 200, 231, 237, 259, 273 und 278 ist das Verhältnis der Respiration zwischen Mikro- und Netzplankton deutlich niedriger als das Verhältnis der Bestände. Drei Stationen zeigen etwa gleiche Relationen, und bei 251 und 265 ist die Aktivität der kleinsten Fraktion gegenüber dem Bestand deutlich erhöht. Noch stärker sind die angesprochenen Probleme bei der Exkretion, wo z.T. das Netzplankton höhere Ausscheidungsraten aufweist als das Mikroplankton, obwohl die Bestände des letzteren das Netzplankton in den meisten Fällen um ein Vielfaches übersteigen.

Der Anteil der einzelnen Größenklassen des Netzplanktons an dessen Gesamtrespiration entspricht an den meisten Stationen dem der Bestände. Wenn also z.B. die Biomasse in der Fraktion 100 - 500  $\mu\text{m}$  konzentriert ist, so ist dies auch bei der Respiration der Fall. Allerdings fallen auch Biomasse- und Respirationssdominanz an einigen Stationen nicht in die gleiche Größenklasse.

Einige Beispiele sind in Abb. 20 dargestellt und sollen näher betrachtet werden. "B" ist die Abkürzung für Biomasse, "R" für Respiration.

Die Stationen 244, 248 und 251 sind dadurch gekennzeichnet, daß sowohl in der Biomasse als auch in der Respiration das Makroplankton  $> 1000 \mu\text{m}$  den Hauptteil darstellt. Demgegenüber wird an den Stationen 200, 259 und 265 die Dominanz der kleinsten Netzplanktonfraktion für beide Parameter beobachtet. Die genaue Betrachtung der sechs Beispiele zeigt, daß der Anteil des Makroplanktons bei der Respiration zurückgedrängt wird. Zwar macht die größte Fraktion an den drei erstgenannten Stationen immer noch den Hauptteil aus, doch ist dieses Überwiegen nicht mehr so stark ausgeprägt wie bei den Beständen. Im Gegensatz zum Makroplankton erreicht die Fraktion von 500 - 1000  $\mu\text{m}$  in der Respiration höhere Anteile, während das kleine Netzplankton seinen Anteil entweder hält (259, 265) oder ebenfalls ausbaut (200, 244, 248, 251). Diese Verschiebung zwischen den Fraktionen bei der Betrachtung der Bestände und des Metabolismus sind Ausdruck der Unterschiede in der gewichtsspezifischen Respiration des Zooplanktons (Regel von der Stoffwechselreduktion mit ansteigendem Körpergewicht). So betragen z.B. die gewichtsspezifischen Respirationswerte der Station 200 für

Abb. 20: Vergleich der relativen Biomasse und Respiration in den einzelnen Größenklassen des Netzplanktons an ausgewählten Stationen



die Fraktion 100 - 500  $\mu\text{m}$  0.43, für 500 - 1000  $\mu\text{m}$  0.29 und für  $\geq$  1000  $\mu\text{m}$  0.09  $\text{mgO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ .

Die Stationen 231 und 237 sind demgegenüber Beispiele, bei denen Respirations- und Biomassedominanz nicht in die gleiche Größenklasse fallen. Die Biomasse ist in der Fraktion 100 bis 500  $\mu\text{m}$  konzentriert, während der höchste Respirationsanteil durch das Makroplankton  $\geq$  1000  $\mu\text{m}$  gebildet wird. An den beiden genannten Stationen und außerdem an der Station 273 sind die gewichtsspezifischen Atmungswerte des Makroplanktons wesentlich höher als an den anderen Stationen (Tab. 18). Sie liegen zwischen 1.7 und 2.2  $\text{mgO}_2 \text{ mgC}^{-1} \text{ d}^{-1}$ . Berechnet man mit Hilfe der Tiergewichte aus Tab.4 die spezifischen Respirationen nach den Formeln aus Ikeda (1985), so werden Werte zwischen 0.28 und 0.42  $\text{mgO}_2 \text{ mgC}^{-1} \text{ d}^{-1}$  gefunden, so daß von einer Überschätzung bei den Messungen ausgegangen werden muß. Die Abb. 1 aus Ikeda (1985) zeigt aber auch, welche Spannbreite bei gegebenem Gewicht gemessen werden kann: bis zu anderthalb Zehnerpotenzen!

Die von Ikeda (1985) angegebenen Beziehungen zwischen der Respirationsrate pro Individuum, dem Tiergewicht und der Temperatur, soll nun genutzt werden, die von uns gemessenen Werte mit berechneten zu vergleichen. Dadurch kann in etwa die Güte unserer Bestimmungen beurteilt werden.

Die entsprechende Beziehung aus Ikeda (1985) lautet:

$$\ln R = 0.5254 + 0.8354 \ln CW + 0.0601 T$$

$R$  = Respiration in  $\mu\text{l O}_2 \text{ Ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$

$CW$  = Kohlenstoffgewicht des Plankters in  $\text{mg}$

$T$  = Wassertemperatur in  $^{\circ}\text{C}$

Diese Abschätzung kann nur für das Netzplankton  $\geq$  100  $\mu\text{m}$  vorgenommen werden, da für das Mikroplankton keine Zählraten vorliegen. Die Individualgewichte und die Abundanzen der Organismen sind in Tab. 4 vorhanden, die verwendeten Temperaturangaben stammen aus Tab. 1. Die Ergebnisse dieser Berechnungen sind nun in Tab. 14 auf der nächsten Seite niedergelegt.

Wie sich zeigt, sind an 7 der 14 untersuchten Stationen die Werte praktisch gleich (\*\*), geringere Unterschiede als der Faktor 2 treten

Tab. 14: Vergleich der gemessenen Respiration des Netzplanktons mit berechneten Werten unter Ausnutzung der Regressionen aus Ikeda (1985)

$\text{mgO}_2 \text{ mg}^{-2} \text{ d}^{-1}$

Station	gemessen	berechnet	
200	34	39	**
204	96	98	**
216	449	302	*
231	34	18	*
236	17	19	**
237	37	24	*
239	34	35	**
244	310	89	
248	80	70	**
251	39	151	
259	180	116	*
265	62	60	**
273	118	195	*
278	30	29	**

\*\* bedeutet gleiche Werte, wenn der höhere der beiden verglichenen Werte als  $x_2$  bezeichnet wird und weiterhin gilt:  $x_2 / x_1 \leq 1.2$

\* bedeutet ähnliche Werte, wenn  $x_2 / x_1 \leq 2$

an fünf weiteren Stationen (\*) auf, und vielfache Diskrepanzen (etwa Faktor 4) werden nur an den Stationen 244 und 251 beobachtet. Der gemessene Wert der Station 251 liegt wesentlich unter dem berechneten. Diese Diskrepanz kann mit dem starken Auftreten der Aktinotrochalarven begründet werden. Hierüber wird aber noch an anderer Stelle zu sprechen sein. Für die starke Differenz zwischen berechneten und gemessenem Wert an der Station 244 ist von biologischer Seite keine Begründung anzugeben. Da die gewichtsspezifischen Respirationswerte für alle drei Netzplanktonfraktionen ungewöhnlich hoch sind (siehe 3.3.2), scheint es sich tatsächlich um Fehlbestimmungen gehandelt zu haben.

Die Ergebnisse der Ammonium- und Phosphatexkretions - Versuche sind in den Tabellen 15 und 16 am Ende des Kapitels niedergelegt. Die Verteilung der Werte zeigt große Ähnlichkeiten mit denen der Respiration: Die Exkretion des Netzplanktons erreicht an den "Kaltwasserstationen" für beide Parameter höhere Werte als in dem wärmeren ozeanischen Bereich. Die Aufteilung auf die einzelnen Größenklassen entspricht ebenfalls derjenigen der Respiration (vergl. die beiden Zeichnungen Abb. 21 und 22 untereinander und mit Abb. 19). In den meisten Fällen sind somit die Biomasserelationen zwischen den drei Größenklassen des Zooplanktons  $\geq 100 \mu\text{m}$  ausschlaggebend für die Aufteilung der metabolischen Raten, auch wenn es durch die unterschiedlichen gewichtsspezifischen Raten zu Verschiebungen zwischen den einzelnen Größenklassen kommt.

Das Mikroplankton (20 - 100  $\mu\text{m}$ ) zeigt jedoch im Gegensatz zur Respiration eine sehr hohe Variabilität, die es unmöglich macht, Unterschiede zwischen den beiden arbeitshypothetischen Stationsgruppen zu erkennen. Das Verhältnis Mikroplankton zu Netzplankton indiziert kein starkes Überwiegen des kleinsten Zooplanktons, ja an einigen Stationen liegt sogar die Ausscheidung des Netzplanktons über derjenigen des Mikroplanktons, d.h. das Mißverhältnis zwischen den Bestands- und Aktivitätsrelationen tritt noch krasser zu Tage. Ob es sich hierbei um Fehlbestimmungen handelt, oder inwieweit dies biologisch zu begründen ist, soll im Abschnitt 3.3.3 diskutiert und dann in der Diskussion noch einmal beleuchtet werden.

Tab. 15: Ammoniumexkretion des Zooplanktons in der euphotischen Schicht in  $\mu\text{Mol NH}_4 - \text{N m}^{-2} \text{d}^{-1}$

Station	Gesamt	Netzplankton	Fraktionen				v <sup>d</sup>
			20 - 100 $\mu\text{m}$	100 - 500 $\mu\text{m}$	500 - 1000 $\mu\text{m}$	>1000 $\mu\text{m}$	
216	-	2532	-	301	812	1419	-
231	(1832)	(108)	1724	24	84	-	(16)
236	-	40	-	11	2	27	-
237 a	698	518	180	96	228	194	0.3
237 b	137	71	66	28	10	33	0.9
237 c	-	110	-	16	58	36	-
239	139	94	45	21	31	42	0.5
244	2344	904	1440	148	447	309	1.6
248	-	204	-	33	57	114	-
251	199	117	82	10	11	96	0.7
259	(636)	(137)	499	-	80	57	(4.6)
265	-	160	-	66	55	39	-
273	1772	638	1134	187	199	252	1.8
278	602	141	461	29	38	74	3.3

Zu Station 237: a, c = Nachtfänge; b = Tagfang;  
 an allen übrigen Stationen nur Tagfänge  
 ( ) = nicht alle Größenklassen erfasst

<sup>d</sup> Verhältnis zwischen Mikro- (20 - 100  $\mu\text{m}$ )  
 und Netzplankton ( > 100  $\mu\text{m}$ );  
 Netzplankton = 1

Tab. 16: Phosphatexkretion des Zooplanktons in der euphotischen Schicht in  $\mu\text{Mol PO}_4 - \text{P m}^{-2} \text{d}^{-1}$

Station	Gesamt	Netzplankton	Fraktion				$v^d$
			20 - 100 $\mu\text{m}$	100 - 500 $\mu\text{m}$	500 - 1000 $\mu\text{m}$	>1000 $\mu\text{m}$	
204	-	-	55	-	-	357	-
216	-	351	-	20	62	269	-
231	16	6	10	2	3	0.5	1.7
236	-	-	-	2	1	-	-
237 a	-	79	-	12	35	32	-
237 b	200	27	173	6	5	16	6.4
237 c	-	23	-	8	8	7	-
239	-	9	-	2	3	4	-
244	370	187	103	29	75	83	0.6
248	-	54	-	9	9	36	-
251	-	-	61	-	-	26	-
259	-	-	260	-	-	8	-
265	-	-	-	-	4	5	-
273	278	65	213	22	20	23	3.3
278	19	9	10	4	2	3	1.1

Zu Station 237: a, c = Nachtfänge; b = Tagfang;  
an allen übrigen Stationen nur Tagfänge

$v^d$  Verhältnis zwischen Mikro- (20 - 100  $\mu\text{m}$ )  
und Netzplankton ( > 100  $\mu\text{m}$ );  
Netzplankton = 1

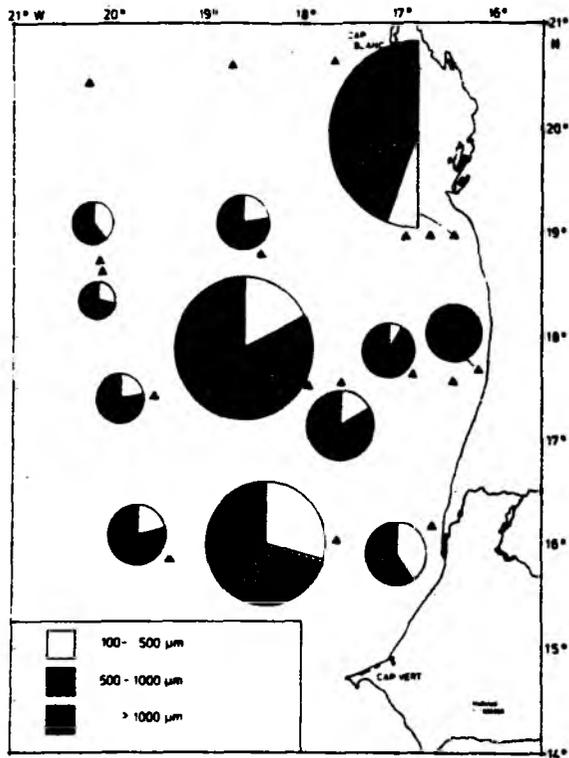


Abb. 21: Die Ammoniumexkretion des Netzplanktons und die Bedeutung der einzelnen Größenklassen

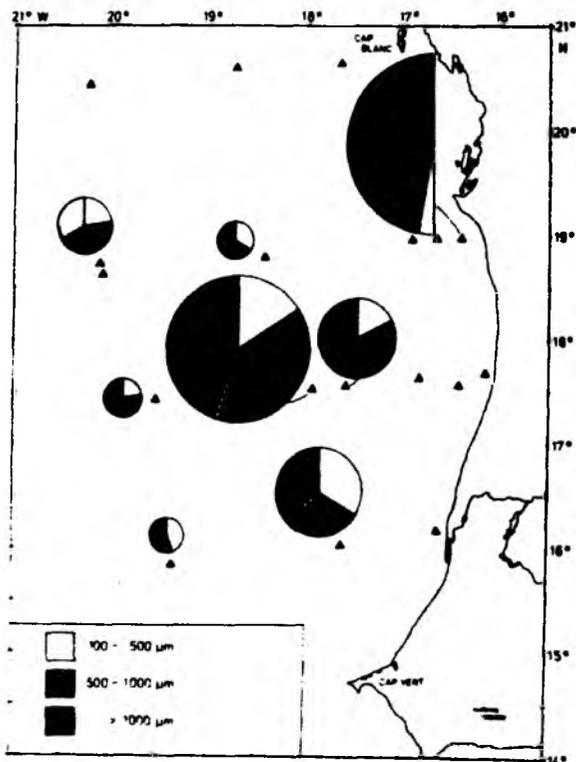


Abb. 22: Die Phosphatexkretion des Netzplanktons

In beiden Abbildungen stehen die Kreisflächen zueinander im Verhältnis der absoluten Zahlen

### 3.3.2 Abschätzung der Nährsalzregeneration durch das Zooplankton

Der Stickstoff- und Phosphorbedarf des Phytoplanktons kann prinzipiell aus zwei verschiedenen Quellen gedeckt werden. Auf der einen Seite stehen die Nährstoffe, die in Bodennähe oder tieferen Wasserschichten in erster Linie durch die bakterielle Aktivität remineralisiert werden, und anschließend durch physikalische Prozesse in die euphotische Zone gelangen. Man kann sie "neue" Nährstoffe und die damit verbundene Primärproduktion "neue Produktion" nennen (Dugdale und Goering 1967). Auf der anderen Seite sind die Nährsalze zu betrachten, die innerhalb der euphotischen Schicht durch den Zooplankton- und Bakterienmetabolismus aus partikulärem Material oder gelösten Stoffen freigesetzt werden. Es handelt sich hierbei vor allem um Ammonium - N und Phosphat - P, obwohl organische Komponenten ebenfalls eine wichtige Rolle spielen. Die Terminologie spricht in diesem Fall von regenerierten Nährstoffen und regenerierter Produktion.

Mit Hilfe von Exkretions- und Produktionsdaten läßt sich die Bedeutung der Nährsalzregeneration durch das Zooplankton - und somit ein Teil der potentiellen regenerierten Produktion - abschätzen.

Unglücklicherweise liegen für unsere Expedition keine Zahlen über die Höhe der Primärproduktion vor, so daß ich mich mit Abschätzungen behelfen muß.

Insgesamt habe ich drei Beziehungen aus der Literatur benutzt, die zwischen der Primärproduktion und anderen Parametern vermitteln.

Die Arbeit von Smith et al. (1977) liefert eine Regression zwischen der Produktion und dem Bestand an Chlorophyll a (1), aus Herbland und Voituriez (1979) stammt die Beziehung (2), die zwischen der Höhe der Primärproduktion und der Tiefe der Nitratsprungschicht (Nitrokline) vermittelt, (3) dagegen stammt von Eppley et al. (1979).

$$(1) \quad \text{mg C / m}^2 \text{ / h} = 0.75 \times \text{Chl. a (mg / m}^2) + 34.9$$

$$(2) \quad \text{mg C / m}^2 \text{ / h} = - 0.87 \times \text{Tiefe der Nitrokline (m)} + 90.2$$

$$(3) \quad \text{mg C} / \text{m}^3 / \text{d} = - 8.9 + 608 / \text{Tiefe der Nitrokline (m)}$$

Um Anhaltspunkte über die tägliche Produktion pro  $\text{m}^2$  Wassersäule zu erhalten, nahm ich einen 12 - Stunden - Lichttag an und rechnete die Ergebnisse aus (3) auf die gesamte euphotische Schicht hoch.

Die Berechnung der täglichen Produktion mit Hilfe von (1) lieferte Werte zwischen rund 600 und 4000  $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ , was in dem Bereich liegt, der von anderen Autoren für das NW - afrikanische Auftriebsgebiet angegeben wird (Lloyd 1971, Estrada 1974, Huntsman und Barber 1977, Estrada 1980). Die Werte aus (2) lagen zwischen 38 und 1030  $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ , zeigten aber in vielen Fällen eine recht gute Übereinstimmung zu (1), wogegen die mit (3) abgeschätzten Produktionsraten z. T. erheblich von denen abwichen, die mit den erstgenannten Beziehungen ermittelt wurden.

Mit Hilfe dieser abgeschätzten Werte und den von uns gemessenen Exkretionswerten, ließ sich die Nährsalzregeneration berechnen (Tab. 17). Die in den sechs letzten Spalten der Tabelle 17 (2. Teil) aufgeführten Werte zeigen, daß die Nährsalzregeneration durch das Zooplankton während unserer Untersuchung von recht untergeordneter Bedeutung war. Abgesehen von den Stationen 216 und 244 ist die Ammoniumexkretion so gering, daß sie lediglich 0.3 bis höchstens 13% des täglichen Stickstoffbedarfes der Pflanzen deckt. Es fällt auf, daß die höchsten Regenerationswerte mit der Beziehung (3) ermittelt wurden, wobei aber die Autoren (Eppley et al., 1979) klarlegen, daß lediglich 52 % der Variabilität der Primärproduktion mit der Tiefenlage der Nitrokline erklärt werden können. Bei den anderen beiden Beziehungen ist die Übereinstimmung besser. Insgesamt gesehen, liegt die Stickstoffrückführung durch das Zooplankton an den meisten Stationen deutlich unter 7 % / d.

Für Phosphor liegen die Werte zwar höher, sind aber ebenfalls recht niedrig.

Der angesprochenen Sachverhalt ändert sich für den Stickstoff nur unwesentlich wenn das Mikroroplankton in die Betrachtung miteinbezogen wird. Die Werte steigen zwar z.T. um mehr als das Doppelte an, doch liegen die Prozentzahlen der Nährstoffrückfuhr an den meisten Stationen unter 10 %. Die Phosphorregeneration aller Fraktionen zeigt extrem unterschiedliche Werte (zwischen 4 und 85 %, wobei der nach (3) ermittelte Wert für die Station 216 vernachlässigt wurde), die aber aufgrund der wenigen Messungen schwer einzuordnen sind. Trotzdem

Tab. 17: Abschätzung der Nährsalzregeneration durch das Zooplankton vor NW - Afrika, Frühjahr 1983, 1. Teil

Station	Chl a. mg / m <sup>2</sup>	Tiefe d. Nitrokline m	Primärproduktion mg C / m <sup>2</sup> / d		
			nach (1)	nach (2)	nach (3)
216	121	50	1508	560	153
231	16	60	563	456	67
236	19	100	590	38	- <sup>a</sup>
237	22	75	617	219	- <sup>a</sup>
239	25	60	644	456	62
244	33	20	716	874	1075
248	39	30	770	769	454
251	41	30	798	769	386
259	255	5	2714	1030	2030
265	400	10	4019	978	623
273	105	10	1364	978	2802
278	19	50	878	560	163

<sup>a</sup> an diesen Stationen wurden mit (3) negative Werte ermittelt

Tab. 17: 2. Teil

Station	Exkretion mg/m <sup>2</sup> /d		Elementbedarf der Primärproduktion mg/m <sup>2</sup> /d						Nährsalzrückführ in % / d					
	N	P	nach (1)		nach (2)		nach (3)		nach (1)		nach (2)		nach (3)	
			N	P	N	P	N	P	N	P	N	P	N	P
<u>Netzplankton</u>														
216	35	11	266	26	99	14	27	3.7	13	29	35	77	130	291
231	1.5	0.2	99	14	80	11	12	1.6	1.5	1.4	1.8	1.8	13	12.5
236	0.6	-	104	15	6.6	0.9	-	-	0.6	-	9.1	-	-	-
237	1.0	0.8	109	15	53	7.3	-	-	0.9	5.3	1.9	11	-	-
239	1.3	0.3	113	16	80	11	11	1.5	1.2	1.8	1.6	2.7	12	20
244	13	5.8	126	17	154	21	189	26	10	34	8.2	28	6.7	22
248	2.9	1.7	136	19	135	19	80	11	2.1	8.9	2.1	8.9	3.6	15
251	1.6	-	139	19	135	19	68	9.5	1.2	-	1.2	-	2.4	-
259	1.9	-	478	66	181	25	357	50	0.9	-	1.0	-	0.5	-
265	2.2	-	708	98	172	24	110	15	0.3	-	1.3	-	2.0	-
273	8.9	2.0	240	33	172	24	488	69	3.7	6.1	5.2	8.3	1.8	2.9
278	2.0	2.8	155	21	99	14	29	4.0	1.3	13	2.0	20	6.9	7.0
<u>Gesamtplankton (alle Fraktionen)</u>														
231	25	0.5	99	14	80	11	12	1.6	2.6	3.6	32	4.5	217	31
237	1.9	6.2	109	15	53	7.3	-	-	1.7	41	3.6	85	-	-
239	1.9	-	113	16	80	11	11	1.5	1.7	-	2.4	-	17	-
244	32	12	126	17	154	21	189	26	26	68	21	55	17	44
251	2.8	-	129	19	135	19	86	9.5	2.0	-	4.1	-	2.1	-
259	8.9	-	478	66	181	25	357	50	1.9	-	4.9	-	2.5	-
273	25	8.6	240	33	172	24	488	69	10	26	14	36	5.0	12
278	8.4	0.6	155	21	99	14	29	4.0	5.4	7.1	8.5	4.3	29	15

scheint es so zu sein, daß die Phosphatregeneration des Gesamtplanktons (alle Größenklassen) im Gegensatz zum Stickstoff nicht unerheblich ist.

Unterschiede zwischen den beiden hypothetischen Stationsgruppen konnten aufgrund der hohen Variabilität der Ergebnisse nicht beobachtet werden, d.h. die Nährsalzregeneration durch das Zooplankton war in den warmen ozeanischen Bereichen nicht von größerer Bedeutung als in der "Kaltwasserregion".

Die relativ unbedeutende Rolle des Zooplanktons für die Nährsalzversorgung des Phytoplanktons während unserer Expedition steht in krassem Gegensatz zu den Werten aus der Literatur. Herbland et al. (1973), Smith und Whitley (1977) und Whitley (1978) legen Zahlen vor, die zeigen, daß die Ammoniumregeneration durch das Zooplankton vor NW - Afrika zwischen 12 und 36 % des Phytoplanktonbedarfs deckt. Die Differenz zu unseren Messungen beträgt somit bis zu einer Größenordnung. Es stellt sich daher die Frage, wie diese Diskrepanz zu erklären ist. Zunächst kann man die Höhe der angenommenen Primärproduktion in Frage stellen. Es ist sicherlich ein äußerst kritisches Verfahren die Primärproduktion aus der einmaligen Bestimmung von Beständen oder der Tiefe der Nitratsprungschicht zu errechnen. Andererseits sind Raten - wie schon oben erwähnt - in der Höhe der berechneten Werte gemessen worden. Eine Frage lautet daher, inwieweit die angegebenen Beziehungen zur Berechnung der Primärproduktion auf unsere Situation übertragen werden dürfen. Das Datenmaterial für die Korrelation (1) aus Smith et al. (1977) wurde in der Region von Cap Blanc gesammelt, einer Region, wo ganzjährig mit Auftrieb zu rechnen ist. Dementsprechend dürfte während der Untersuchung die Oberflächenschicht recht gut mit Nährsalzen versorgt gewesen sein, obwohl dies von den Autoren nicht explizit erwähnt wurde. Insofern sind die äußeren Bedingungen während der Arbeiten von Smith et al. nur wenig mit unserer Situation zu vergleichen. Anders sieht es mit der Beziehung (2) aus. Sie wurde mit Daten aus dem Golf von Guinea ermittelt, wobei eine an Nitrat verarmte Oberschicht von 20 - 100 m Mächtigkeit vorhanden war. Dieser Rahmen entspricht in etwa den Bedingungen für unser gesamtes Gebiet, und es darf vermutet werden, daß diese Korrelation als beste Annäherung an die Verhältnisse während unserer Expedition angesehen werden kann. Dies legen auch die durchaus niedrigeren Primärproduktionswerte nahe, die mit dieser Beziehung im Gegensatz zu (1) berechnet wurden, was auch in Anbetracht der kaum vorhandenen Auftriebsverhältnisse eher zu erwarten ist, als die z.T. sehr hohen Zahlen nach Beziehung (1).

Die Korrelation von Eppley et al. (1979) zeigte die stärksten Abweichungen zu den Werten der beiden anderen Methoden, wobei z. T. negative, z.T. extrem niedrige Zahlen ermittelt wurden. Diese Korrelation wurde mit Material aus Kalifornischen Gewässern ermittelt und zeigte außerdem eine hohe Variabilität. Für die Übertragung auf das von uns untersuchte Gebiet scheint sie daher doch weniger geeignet als die Beziehungen (1) und (2).

Als Grund für die beobachtete Diskrepanz kann aber vor allem die Höhe der von uns gemessenen Exkretionsraten angegeben werden. Die Ammoniumausscheidung liegt nach unseren Messungen im Bereich mehrerer Hundert  $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ , während die Arbeiten von Smith und Whitley (1977), Whitley (1978) und Smith und Whitley (1982) mehrere Tausend  $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  angeben. Letztendlich ist die angesprochene Diskrepanz - und hier greife ich der Abschlußdiskussion vor - ein Ergebnis der niedrigen Zooplanktonbestände während des Untersuchungszeitraumes, was wiederum auf die geringe Auftriebsintensität zurückgeführt werden kann.

### 3.3.3 Zur Frage der Fehleinschätzung der metabolischen Raten - die gewichtsspezifischen Raten als Beurteilungskriterium

Die gewichtsspezifischen Raten des Metabolismus geben uns die Möglichkeit, die Validität der Exkretions- und Respirationmessungen, sowie der Bestandsabschätzungen zueinander zu beurteilen. Grundlagen aller Bestimmungen waren die Planktonorganismen aus den Netz- und Wassers schöpferproben, die nach der Probenteilung den einzelnen Messungen zugeführt wurden. Die Bestimmung der Aktivität und der Biomasse wurden getrennt vorgenommen und die Ergebnisse dieser Bestimmungen in den vorigen Abschnitten präsentiert. Die gewichtsspezifischen Raten führen nun die Ergebnisse der beiden getrennten Analysengänge zusammen und die entstehenden Quotienten können in ihrer Höhe mit den Werten anderer Autoren verglichen werden. Extreme Abweichungen von dem Wertebereich, der durch frühere Messungen vorgegeben ist, müssen als Fehlbestimmungen angesehen werden, wobei nicht entscheidbar ist, ob der Fehler bei den Aktivitäts- oder den Biomassebestimmungen passiert ist. Für unsere Untersuchung sind die gewichtsspezifischen Stoffwechselraten in der Tab. 18 detailliert aufgeführt.

Die Respirationswerte liegen zwischen

$$0.05 \text{ und } 3.00 \text{ mg O}_2 \text{ mgC}^{-1} \text{ d}^{-1}$$

und für die Ammonium- und Phosphatexkretion wurden gemessen:

$$0.06 \text{ - } 5.68 \text{ } \mu\text{Mol NH}_4 \text{ - N mgC}^{-1} \text{ d}^{-1}$$

bzw.

$$0.007 \text{ - } 0.88 \text{ " PO}_4 \text{ - P " "}$$

Beurteilen wir nun zunächst den Bereich dieser Ergebnisse.

Ikeda (1974) hat insgesamt 267 Einzelbestimmungen der gewichtsspezifischen Respiration von Zooplanktonorganismen vorgenommen. Der Bereich seiner Meßwerte streut zwischen 0.27 und 34.9  $\mu\text{l O}_2 \text{ mg DW}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , wobei allerdings 82 % aller Werte ( n = 219 )  $\leq 5 \mu\text{l mg DW}^{-1} \text{ h}^{-1}$  waren.

Diese Zahlen können nun auf die von uns bevorzugte Kohlenstoffbasis

Tab. 18: Gewichtsspezifische Metabolismusraten des Zooplanktons

I. Respiration in  $\text{mg O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ d}^{-1}$

Station	20 - 100 $\mu\text{m}$	100 - 500 $\mu\text{m}$	500 - 1000 $\mu\text{m}$	> 1000 $\mu\text{m}$
200	0.11	0.43	0.29	0.09
216		0.56		
231	0.05	0.44	0.56	(1.70)
236		0.33	0.70	0.48
237 a	0.26	0.54	0.96	1.00
237 b		0.53	0.79	(2.20)
237 c		0.32	0.29	0.15
239	0.41	0.37	0.76	0.51
244	0.81	(1.82)	(3.00)	0.84
248		0.53	1.84	0.28
251	0.31	0.24	0.88	0.06
259	0.35	0.78	1.06	0.56
265	0.72	0.47	0.84	0.26
273	0.10	0.41	0.22	0.22
278	0.22	0.39	0.79	(1.73)

II. Ammonium - Exkretion in  $\mu\text{Mol NH}_4 - \text{N mg C}^{-1} \text{ d}^{-1}$

216		3.51		
222		(7.94)	(13.50)	
231	1.19	1.44	0.56	1.70
236		0.48	0.22	2.96
237 a	0.20	2.22	3.73	4.56
237 b	0.06	1.30	1.36	3.81
237 c		0.85	0.89	0.53
239	0.07	0.77	2.44	1.57
244	2.37	3.62	(11.91)	2.20
248		0.77	5.68	0.82
251	0.15	0.88	1.94	0.20
259	0.39		2.47	1.58
265		0.91	2.56	1.08
273	1.24	1.93	1.27	1.30
278	0.67	0.87	4.86	(12.00)

Tab. 18: Fortsetzung

Phosphat-Exkretion in  $\mu\text{Mol PO}_4 - \text{P mg C}^{-1} \text{ d}^{-1}$

---

Station	20 - 100 $\mu\text{m}$	100 - 500 $\mu\text{m}$	500 - 1000 $\mu\text{m}$	> 1000 $\mu\text{m}$
216	0.02	0.24	0.64	
231	0.01	0.09	0.21	0.03
236		0.48	0.09	
237 a		0.28	0.57	0.75
237 b	0.16	0.28	0.64	(1.81)
237 c		0.15	0.13	0.10
239		0.05	0.20	0.13
244	0.24	0.71	(1.99)	0.59
248		0.21	0.88	0.26
251	0.11			0.05
259	0.20			0.25
265			0.16	0.14
273	0.23	0.23	0.13	0.12
278	0.02	0.11	0.29	0.45

---

Zu Station 237: a, c = Nachtfänge, b = Tagfang; An allen übrigen Stationen nur Tagfänge

( ) = außergewöhnlich hohe Werte

umgerechnet werden, wobei der C - Gehalt des Zooplanktons mit 40 % des Trockengewichtes angenommen wird (Schneider 1986). Das Ergebnis der Kalkulationen liefert einen Wertebereich zwischen

$$0.02 \quad \text{und} \quad 2.99 \text{ mg O}_2 \text{ mgC}^{-1} \text{ d}^{-1}$$

wobei 82 % aller Werte

$$\ll 0.43 \text{ mg O}_2 \text{ mgC}^{-1} \text{ d}^{-1}$$

sind.

Der Vergleich mit den von uns bestimmten Werten zeigt eine geradezu verblüffende Übereinstimmung, allerdings mit der Feinheit, daß nur knapp die Hälfte aller Werte unter  $0.43 \text{ mgO}_2 \text{ mgC}^{-1} \text{ d}^{-1}$  liegen. Dies ist nicht verwunderlich, da Ikeda's Datensatz boreale, temperierte und tropische Organismen berücksichtigt, so daß die stärkere Konzentration unserer Daten im oberen Bereich der Spanne ein Temperatureffekt sein dürfte.

Ausgehend von diesem Vergleich kann kein von uns bestimmter Wert als krasse Fehleinschätzung angesehen werden, allerdings ist eine Einschränkung bezüglich der Station 244 notwendig. Die gewichtsspezifischen Respirationswerte der Fraktionen  $100 - 500 \mu\text{m}$  und  $> 1000 \mu\text{m}$  liegen derart weit oberhalb der Werte von vergleichbaren Stationen, daß in diesem Falle doch eine Fehlbestimmung zu vermuten ist.

Für die Ammoniumexkretion hat Schneider (1986) über 400 Literaturdaten zusammengetragen und auf die Kohlenstoffbasis umgerechnet. Der Bereich der gewichtsspezifischen  $\text{NH}_4 - \text{N}$  - Exkretion reicht von  $0.012$  bis  $7.5 \mu\text{Mol mgC}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , wobei 75 % aller Werte niedriger als  $1.5 \mu\text{Mol mgC}^{-1} \text{ d}^{-1}$  sind. Auch hier liegen die meisten unserer Messungen im vorgegebenen Rahmen, doch ist es hier zu einigen Fehleinschätzungen gekommen. Die beiden Werte der Station 222, die Rate der Fraktion  $500 - 1000 \mu\text{m}$  und die Rate des Makroplanktons an der Station 278 sind unwahrscheinlich hoch (siehe Tab. 18, eingeklammerte Werte).

Führt man ähnliche Vergleiche mit der Phosphatexkretion durch, wobei man z.B. die Daten von Kroll (1977), Weiße (1985) und Schneider (1985) zugrunde legen kann, so zeigt sich auch hier eine gute gegenseitige Übereinstimmung der Zahlen. Außergewöhnlich hoch sind allerdings die

Werte der Station 244, 500 - 1000  $\mu\text{m}$  und 237 b  $\gg$  1000  $\mu\text{m}$ . Sie müssen als Fehlbestimmungen angesehen werden.

Zusammenfassend kann also zunächst festgehalten werden, daß die von uns vorgelegten Metabolismus- und Bestandsabschätzungen zueinander homogen sind, und daß nur in wenigen Fällen Fehlmessungen vorgekommen sind.

Vergleicht man nun die Werte für die einzelnen Größenfraktionen untereinander, so ist festzustellen, daß die Raten der Fraktionen 20 - 100  $\mu\text{m}$  und 100 - 500  $\mu\text{m}$  in der Regel unter denen der anderen beiden Größenklassen liegen. Die höchsten Werte werden in vielen Fällen in der Fraktion 500 - 1000  $\mu\text{m}$  gefunden, und das Makroplankton  $\gg$  1000  $\mu\text{m}$  nimmt in der Höhe des spezifischen Metabolismus häufig eine Mittelstellung ein, wobei die Werte höher sind als bei den kleinsten Fraktionen, aber häufig unter denen der Größenklasse 500 - 1000  $\mu\text{m}$  liegen.

Betrachtet man die Raten unter dem Gesichtspunkt der gebildeten Stationsgruppen, so bleibt festzuhalten, daß signifikante Unterschiede nicht vorhanden sind. Die Höhe des Stoffumsatzes ist zwischen den beiden Stationsgruppen gleich.

Die hier kurz zusammengefassten Ergebnisse werden sofort als Gegensatz zu den theoretischen Vorstellungen der Tierphysiologie erkannt. Nach diesen Vorstellungen wäre zu erwarten, daß erstens die höchsten Stoffwechselraten in den kleinsten Fraktionen auftreten, die niedrigsten hingegen beim Makroplankton (Regel von der Stoffwechselreduktion mit ansteigendem Körpergewicht), und daß zweitens der Stoffwechsel an den wärmeren Stationen höher sein sollte als an den Stationen mit kühleren Wassermassen (RGT - Regel).

Zwischen den beiden größten Fraktionen ist die erstgenannte Abhängigkeit zumindest in Ansätzen erkennbar, nicht aber in den kleinsten Fraktionen.

Wir wollen nun zeigen, daß der erste Widerspruch durch experimentelle Schwierigkeiten hervorgerufen werden kann, daß aber auch biologische Gründe für diesen Sachverhalt angegeben werden können.

Zunächst ist es möglich, daß die kleinste Fraktion durch mitgefangenen Detritus verunreinigt ist, was zu einer Überschätzung der lebenden Biomasse führt. Dafür sprechen die in unserem Datenband niedergelegten C/N - Verhältnisse. Dieses Verhältnis liegt für die Fraktion 20 - 100

$\mu\text{m}$  im Mittel bei 7.4 ( $n = 15$ ), wohingegen für die anderen drei Größenklassen Werte um 5.0 ermittelt wurden ( $n = 58$ ).

Es darf auch nicht übersehen werden, daß ein mitgefangener Anteil an Phytoplankton sowohl die Biomassebestimmung als auch die Exkretionsmessungen beeinflusst. Dunkelinkubation und "Herausrechnung" des Phytoplanktongehaltes über das Chlorophyll a sind ja nur Annäherungen an die tatsächlichen Verhältnisse ( wie z.B. die Berechnung für die Station 262 in Tab. 2 deutlich zeigt).

Beide Faktoren beeinflussen die gewichtsspezifischen Raten in einer Weise, daß die entstehenden Werte als Unterschätzungen (wegen der Überschätzung der Biomasse) erscheinen.

Das Verfahren der Fraktionenauftrennung durch Siebe verschiedener Maschenweiten ist eine weitere Quelle experimenteller Variabilität. So wurden während der taxonomischen Durchsicht des Zooplanktons immer Organismen gefunden, die der nächsthöheren Fraktion zuzurechnen waren, die aber die Maschen des Grenzsiebes passierten. Dieses wirkt sich nun aber auf die gewichtsspezifischen Raten aus: Da die größeren Organismen niedrigere Raten aufweisen als die der eigentlich untersuchten Fraktion, so wird die tatsächliche Aktivität der kleineren Zooplankter z.T. "verdeckt", d.h. die Messungen ergeben niedrigere Werte, als eigentlich zu erwarten wäre.

Allerdings dürfen auch keine allzu hohen Erwartungen in die Regeltgenauigkeiten der spezifischen Raten der einzelnen Fraktionen gesetzt werden. Innerhalb der Größenklasse 100 - 500  $\mu\text{m}$  kann das Gewicht der beteiligten Organismen im extrem um den Faktor 125 unterschiedlich sein: Wenn wir kugelförmige Organismen mit 500 und 100  $\mu\text{m}$  Durchmesser annehmen, so stehen die Volumina (und damit die Gewichte)  $V_1 / V_2$  im Verhältnis  $(r_1/r_2)^3 = (5 / 1)^3 = 125 : 1$ . Diese Verhältnisse mögen eine obere Grenze sein, da die meisten Zooplankter eine insgesamt eher langgestreckte Form haben, wodurch die Gewichtsunterschiede nicht ganz so krass werden. Betrachten wir hierzu ein Zahlenbeispiel. Die Regression von Rodriguez und Mullin (1986) vermittelt zwischen der Länge eines Plankters und seinem Kohlenstoffgewicht, während die Regression aus Ikeda (1985) die Verbindung zwischen dem Kohlenstoffgewicht und der Respiration herstellt. Wenn man nun jeweils die spezifische Respiration für einen 100  $\mu\text{m}$  und einen 500  $\mu\text{m}$  langen Zooplankter berechnet (bei  $T = 18^\circ \text{C}$ ), so ergibt sich für den

kleineren Organismus ein Wert von  $0.82 \text{ mg O}_2 / \text{mgC} / \text{d}$ , sowie  $0.45 \text{ mgO}_2 / \text{mgC} / \text{d}$  für den Zooplankter von  $500 \mu\text{m}$  Länge. Das Beispiel zeigt, daß sich die Raten der beiden Plankter um den Faktor 2 unterscheiden. Die nun während eines Experiments tatsächlich gemessenen Raten hängen somit in entscheidender Weise von der Biomasseverteilung innerhalb der betrachteten Größenklasse ab. Sie werden sich deutlich unterscheiden, wenn das Zooplankton in dem einen Fall an der unteren Grenze oder in dem anderen Fall an der Obergrenze einer untersuchten Fraktion konzentriert ist.

Es scheint uns, daß wir genügend verdeutlicht haben, welche Variabilität innerhalb einer Größenklasse vorzufinden ist, die von der Biomasseverteilung innerhalb dieser Fraktion abhängt.

Doch ist noch ein weiterer Faktor zu nennen, der die gewichtsspezifischen Raten in Richtung auf niedrigere Werte beeinflussen kann: Die taxonomische Zusammensetzung.

Die beiden kleinsten Fraktionen, bei denen ja besonders der Verdacht auf Unterschätzung besteht, zeichnen sich z.T. durch einen besonders hohen Gehalt an Protozoen, Eiern, Nauplien und anderen Larvenformen aus. Nach Hemmingsen (1960) liegen die gewichtsspezifischen Raten von Protozoen und "Marinen Eiern" etwa um das 8 fache unter denen vielzelliger Organismen. Die neuere Zusammenfassung von Fenchel und Finlay (1983) bestätigt dies teilweise, andererseits zeigte sich, daß der Protozoenmetabolismus sehr hohe Variabilitäten aufweist, was vom physiologischen Zustand der Zellen abhängt. Bei Eiern ist außerdem festzuhalten, daß ihr Metabolismus von dem gerade erreichten Entwicklungsstadium abhängt, wobei vor allem frühe Stadien sehr niedrige Werte aufweisen (Abb. 23).

Lecithotrophe Larvenformen - Beispiele gibt es aus fast allen marinen Gruppen - zeigen einen niedrigeren Stoffwechsel als Zooplankter gleicher Größe. Nach Schneider und Weiße (1985) sowie Weiße (1985) liegt z.B. der Stoffwechsel von Aurelia - Planulae etwa 5 mal niedriger als bei Rotatorien und Cladoceren ähnlichen Gewichts (Abb. 24). Nach einigen Literaturstellen (Klekowski und Shushkina 1966, Epp und Lewis 1980) soll dies auch auf Copepoden - Nauplien zutreffen. Andere Arbeiten (z.B. Ikeda 1979) zeigen aber das Gegenteil. Banse (1982) vertritt die Meinung, daß generell alle sehr kleinen Formen einen niedrigeren Metabolismus haben, als man aus der Extrapolation

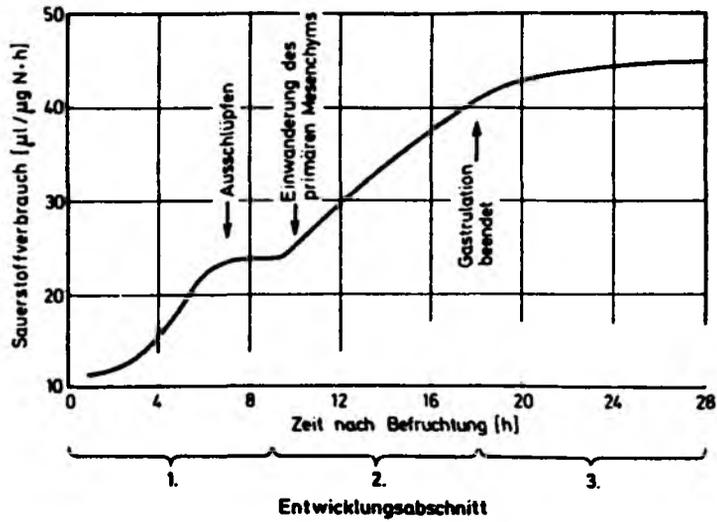


Abb. 23: Sauerstoffverbrauch während des Frühstadiums eines Seeigel-embryos (Psammechinus miliaris) Aus: Czihak et al., 1976

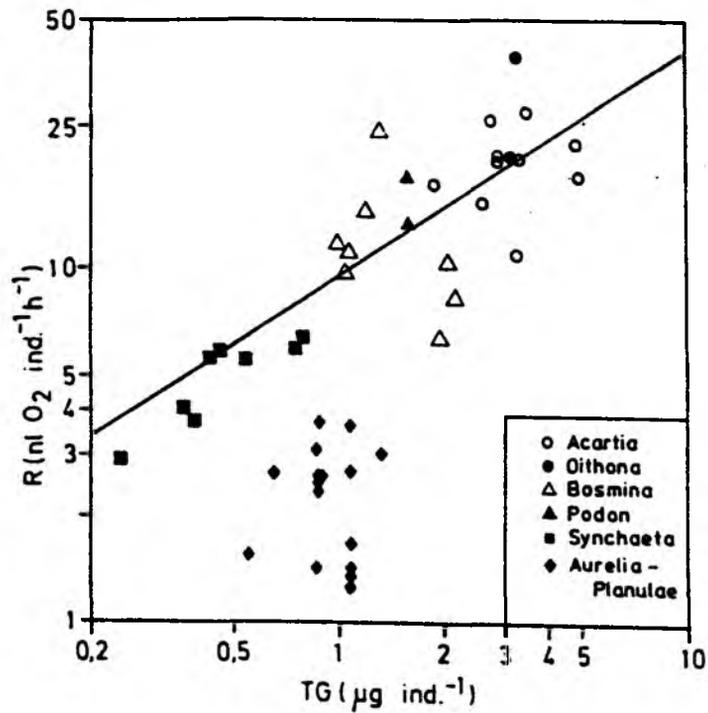


Abb. 24: Respiration von Aurelia - Planulae im Vergleich zu anderen Zooplanktern ähnlichen Gewichts Aus: Weisse, 1985

von größeren Tieren erwarten würde. Dies ist allerdings sehr umstritten.

Diese Beispiele zeigen, daß auch aus der taxonomischen Zusammensetzung des Zooplanktons niedrige Stoffwechselraten resultieren können, die auf den ersten Blick als Unterschätzungen erscheinen.

Eines muß aber noch hinzugefügt werden: Unsere Messungen sind mit solchen, die zur Aufstellung physiologischer "Gesetze" führen, nicht zu vergleichen, da sich die angestrebten Aussagen unterscheiden.

Niemand, der systematisch gewichtsspezifische Raten untersucht, käme auf die Idee, Organismen, die sich in ihrem Gewicht im Extrem um zwei Zehnerpotenzen unterscheiden, gleichzeitig in einem Versuchsansatz zu inkubieren. Außerdem würden nur Kollektive gleicher Organismen oder Stadien untersucht, und die Versuchsbedingungen (z.B. die Temperatur) würden extrem konstant gehalten. Wir dagegen waren an einer ökologischen Aussage interessiert. Dies bedingt einerseits, daß Kollektive verschiedener Organismen untersucht wurden, andererseits mußten die unterschiedlichen in - situ Temperaturen eingehalten werden. Es war nicht das Ziel unserer Untersuchung physiologische Gesetzmäßigkeiten "wiederzufinden".

Abschließend sei somit festgestellt, daß die Stoffwechselraten der beiden kleinsten Fraktionen unterschätzt sein können, daß aber auch verfahrenstechnische und biologische Gründe angegeben werden können, die zu niedrigen Stoffwechselraten führen, ohne daß Unterschätzungen vorliegen müssen.

Daß der Stoffwechsel des Zooplanktons im "Warmwassergebiet" nicht deutlich höher war als an den "Kaltwasserstationen", ist durch den geringen Temperaturgradienten im Untersuchungsgebiet während unserer Expedition leicht zu erklären. Der maximale Unterschied in den mittleren Wassertemperaturen betrug knapp 5° C (siehe Tab. 1). Wenn man für das Zooplankton einen  $Q_{10}$  von 2 annimmt (Ikeda 1985), so kann man das Verhältnis der Stoffwechselgeschwindigkeiten nach

$$\ln K_1 / K_2 = \ln Q_{10} / 10 \times (t_1 - t_2)$$

berechnen.

Hierbei sind  $K_1$  und  $K_2$  die zu den Temperaturen  $t_1$  und  $t_2$  gehörenden Stoffwechselgeschwindigkeiten, während  $Q_{10}$  ein Maß für die Veränderung

der Stoffwechsellistung bei einer Temperaturänderung von 10° C ist.

Mit  $Q_{10} = 2$ ,  $t_1 = 21.5^\circ \text{ C}$  und  $t_2 = 16.7^\circ \text{ C}$   
gilt dann:

$$\ln K_1 / K_2 = \ln 2 \times 4.8$$

$$K_1 / K_2 = 1.39 : 1$$

Der Temperatureffekt ist so klein, daß er hinter der Variabilität der Messung verschwindet.

#### 3.4 Untersuchungen zum Tag - Nacht - Rhythmus des Zooplanktons

An der Station 237 wurden neben den Tagfängen auch zwei Nachtuntersuchungen durchgeführt (beide gegen 4 Uhr morgens). Zusammen mit den Ergebnissen des Tagfanges von Station 236 sind einige Resultate in Abb. 25 auf der nächsten Seite dargestellt.

Zunächst ist der nächtliche Anstieg der Biomasse und der Respiration deutlich nachzuweisen. Beides sind Ergebnisse der Vertikalmigration des Zooplanktons und in den Grundzügen seit langem bekannt.

Interessanter sind die Veränderungen in den einzelnen Größenklassen des Zooplanktons. Während des Tages sind sowohl die Bestände als auch die Respiration der Fraktion 500 - 1000  $\mu\text{m}$  von geringerer Bedeutung als die der kleinsten und der größten Fraktion. In der Nacht kehren sich aber die Verhältnisse um: Die Fraktion 500 - 1000  $\mu\text{m}$  nimmt an Bedeutung sehr stark zu, ja bildet in drei von vier Fällen (zwei Nachthols, zwei Parameter) die höchsten Werte aus. Es könnte zunächst der Schluß gezogen werden, daß die Vertikalmigration in erster Linie durch Organismen dieser Größenkategorie durchgeführt wird, doch ist dies differenzierter zu sehen. Die Tab. 19 listet die Ergebnisse der Zooplanktonzählungen und die Individualgewichte des Zooplanktons für

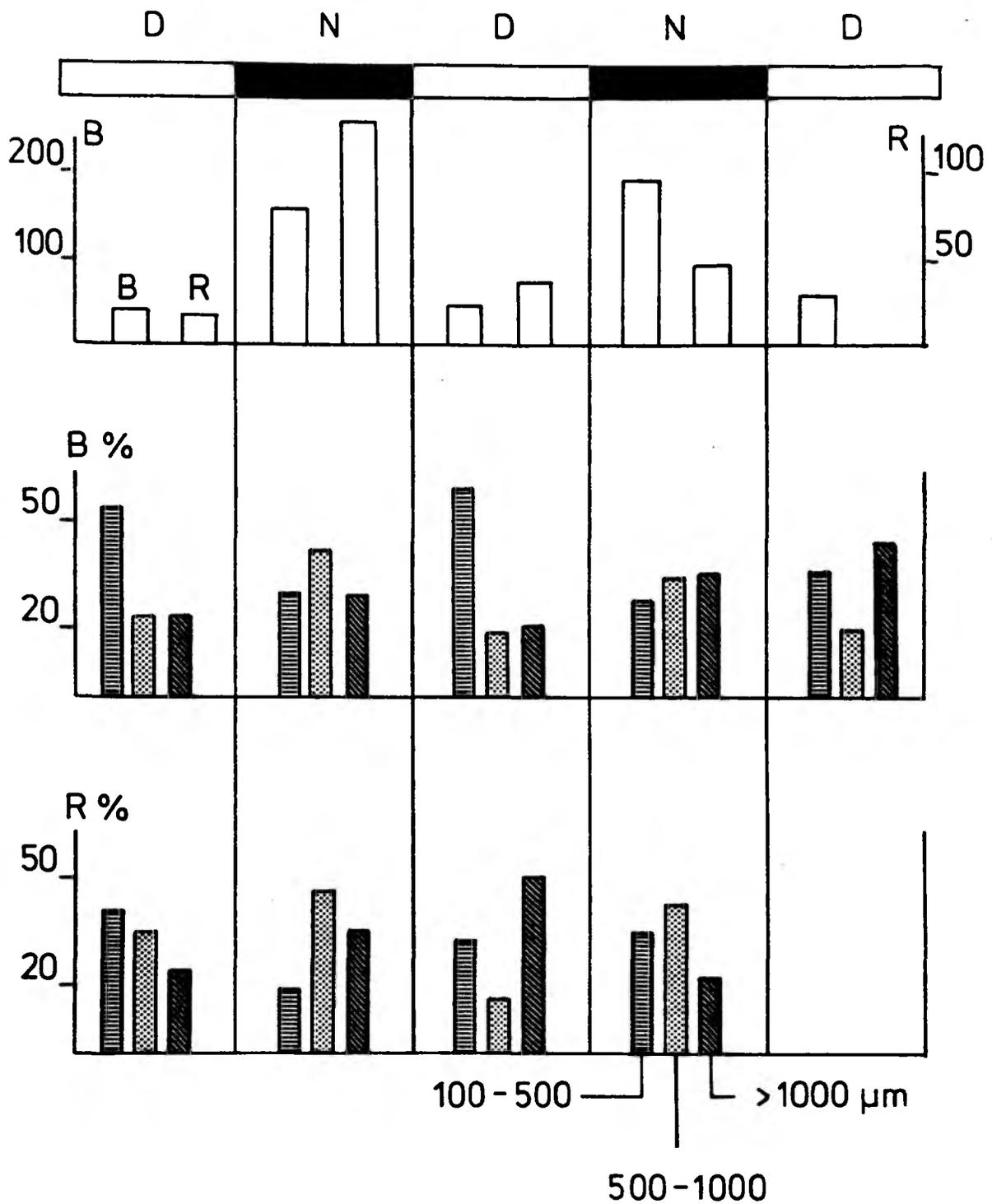


Abb. 25: Die Variation von Biomasse und Respiration in den Größen -  
 klassen des Zooplanktons während der Tag - Nacht - Untersu-  
 chung; Oben die Absolutwerte für die Biomasse (mg C / m<sup>2</sup>)  
 und die Respiration (mg O<sub>2</sub> / m<sup>2</sup> / d), darunter die relative  
 Zusammensetzung.

den Tag - Nacht - Wechsel. 237 a, 237 b auf.

Die Gesamtzahl der Organismen steigt in der Nacht nur leicht an, was auch auf die Individuenzahlen der kleinsten Netzplanktonfraktion zutrifft. Die Werte für die beiden anderen Größenklassen liegen aber während der Nacht 5 - 6 mal höher als tagsüber. Auch sind Unterschiede in den mittleren Gewichten zu beobachten. Die Organismen der Fraktionen 100 - 500  $\mu\text{m}$  und 500 - 1000  $\mu\text{m}$  haben in der Nacht ein höheres Gewicht, wohingegen das Makroplankton niedrigere Werte aufweist. Die Anstieg von Abundanz und mittlerem Individualgewicht bewirkt das Dominieren der Fraktion 500 - 1000  $\mu\text{m}$ , wohingegen die Abundanzzunahme des Makroplanktons durch die Gewichtsverminderung der Organismen fast ausgeglichen wird, so daß Biomasseunterschiede nicht so stark hervortreten.

Tab. 19: Die Individuenzahlen ( $n/\text{m}^3$ ) und die mittleren Tiergewichte ( $\mu\text{g C}$ ) des Zooplanktons während des Nachthols 237 a und des Taghols 237 b

	100 - 500 $\mu\text{m}$	500 - 1000 $\mu\text{m}$	> 1000 $\mu\text{m}$	$\Sigma$
<u>Individuenzahlen</u>				
Nacht	808	108	32	948
Tag	782	21	5	782
<u>Individualgewichte</u>				
Nacht	1.10	10.8	33.3	
Tag	0.54	7.8	56.7	

Die taxonomische Untersuchung der Fänge zeigte, daß vor allem die Copepoden die Biomasserverschiebungen bewirken, während andere Gruppen von geringerer Bedeutung waren. Am Tage dominierte die Gattung Acartia die Copepoden des Netzplanktons, während in der Nacht Pleuromamma- und Metridia - Arten diese Gattung vollkommen bedeutungslos werden ließen. Acartia machte in der Nacht nur noch 10 % aller Copepoden  $> 500 \mu\text{m}$  aus, während 87 % durch die Familie Metridiidae gebildet wurden. Die Vertreter dieser Familie sind als die ausgeprägtesten Tag - Nacht - Wanderer vor NW - Afrika bekannt (Schulz 1982, Weikert 1984).

Die tagesrhythmischen Wanderungen des Zooplanktons sind auch für die Nährsalzversorgung der oberflächennahen Schichten wichtig. Für den Taghol 237 b wurde eine Ammoniumexkretion von  $71 \mu\text{Mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  und eine Phosphatexkretion von  $27 \mu\text{Mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  gemessen, während die Werte für den Nachthol  $518 \mu\text{Mol NH}_4 - \text{N m}^{-2} \text{d}^{-1}$  bzw.  $79 \mu\text{Mol PO}_4 - \text{P m}^{-2} \text{d}^{-1}$  betragen. Kombiniert man diese Einzelergebnisse und rechnet sie auf einen 24 - Stunden - Tag um, so werden in der oberflächennahen Schicht 4.2 mg N und 2.5 mg P pro Tag exkretiert. Damit erhöht sich die Nährsalzregeneration von 0.9 % auf 4 % beim Stickstoff und von 5.3 auf 17 % beim Phosphor. Die Regenerationszahlen der Tab. 17 wurden unter Anwendung der Tagesexkretionen errechnet, und es wird deutlich, daß die Berücksichtigung der Nachtexkretion die potentielle Nährsalzregeneration um das 3 bis 4 fach steigerte.

Hieran ist deutlich zu erkennen, wie wichtig Nachtuntersuchungen für korrekte Nährsalzbilanzen sind, da der Hauptteil der regenerierten Nährstoffe offensichtlich während der Nacht exkretiert wird.

### 3.5 Clusteranalyse und Charakterisierung der Stationsgruppen

Die bisherige Darstellung der Ergebnisse war von der Arbeitshypothese getragen, daß es im Untersuchungsgebiet zwei unterschiedliche Stationsgruppen gab. Auf der einen Seite standen die Stationen mit hohen Wassertemperaturen, niedrigen Nährstoff- und Chlorophyllgehalten, während als Gegensatz dazu die Stationen mit etwas geringeren Wassertemperaturen, aber hohen Nährstoff- und Chlorophyllgehalten unter dem Begriff "Kaltwasserstationen" eingeordnet waren. Diese Arbeitshypothese hat sich bei der Auswertung der Daten und auch bei der Präsentation der Ergebnisse bewährt. Der Verlauf der Ergebnisauswertung zeigte, daß sich auch andere Parameter, wie z.B. die Zooplanktonbestände und deren Metabolismus in dieses arbeitshypothetische Schema einordnen ließen. Es wurde daher gegen Ende der Auswertung eine Clusteranalyse durchgeführt, die neben den Umweltdaten auch biologische Parameter berücksichtigte. Sie sollte einerseits - nach Möglichkeit - die Arbeitshypothese bestätigen, andererseits aber auch helfen, den etwas unübersichtlich gewordenen Datensatz zu ordnen. Folgende Datenkategorien wurden der Clusteranalyse zugeführt:

- 1) Umweltdaten, d.h. Temperatur und Nährstoffgehalte
  - 2) Die Bestands- und Metabolismusergebnisse des Zooplanktons, sowie der Chlorophyll a - Gehalt der Wassersäule als Phytoplanktonparameter
  - 3) Taxonomische Daten der Copepoden, wobei wir uns auf die drei wichtigsten Gattungen (Acartia, Temora, Calanoides) beschränkten.
- Die für die Clusteranalyse verwendeten Daten sind in Tab. 20 aufgelistet. Die Werte, die in Klammern angegeben sind, wurden nicht direkt gemessen, sondern über Korrelationen, denen die Wertepaare anderer Stationen zugrunde lagen, interpoliert. So konnten z.B. fehlende Ammoniumexkretionswerte über die Korrelation Respiration gegen  $\text{NH}_4 - \text{N}$  - Exkretion ermittelt werden. Nicht vorhandene Daten zur Respiration wurden über eine Korrelation Biomasse gegen Respiration ermittelt. Die einzelnen Korrelationen wurden im Ergebnisteil nicht dargestellt, da sie in erster Linie nur als Arbeitshilfen verstanden wurden, denen keine tiefere biologische Bedeutung zugeschrieben wurde. Die Daten, die der Clusteranalyse zugeführt wurden, wurden entsprechend der Canberra - Metrik behandelt, und die Clusterung mit der

complete - linkage - Methode durchgeführt. Die Berechnungen wurden über das Rechenzentrum der Universität abgewickelt, wobei der Programmblock zur Strukturanalyse von Ökosystemen (Meyer und Böler 1981) verwendet wurde. Die Clusterung erfolgte sukzessive, d.h. zunächst wurden lediglich die Umweltparameter, dann Umweltparameter + Bestandsdaten und zum Schluß Umweltparameter + Bestandsdaten + taxonomische Daten geclustert. Dadurch war es möglich festzustellen, welcher Datensatz bestimmte Stationsgruppierungen hervorrief.

Die Abb. 26 zeigt die aus der Clusterung gewonnenen Dendrogramme, Abb. 27 stellt die Stationsgruppen im Untersuchungsgebiet dar und Abb. 28 letztendlich verdeutlicht die "Wanderbewegungen" der einzelnen Stationen während der Clusterung der einzelnen Datensätze.

Erläuterungen zu Tab. 20:

<u>Spalte</u>	<u>Inhalt</u>
1	Mittlere Wassertemperatur in T° C
2	NO <sub>3</sub> - N - Gehalt der Wassersäule in mMol / m <sup>2</sup>
3	PO <sub>4</sub> - P - Gehalt der Wassersäule in mMol / m <sup>2</sup>
4	Chlorophyll a - Gehalt der Wassersäule in mg / m <sup>2</sup>
5	Biomasse des Zooplanktons > 100 µm in mg C / m <sup>2</sup>
6	Verhältnis der Bestände Mikroplankton : Netzplankton
7	Respiration des Netzplanktons in mg O <sub>2</sub> / m <sup>2</sup> / d
8	Ammoniumexkretion des Netzplanktons in µMol / m <sup>2</sup> / d
9	Lipidgehalt des Netzplanktons in mg / mg C
10	Abundanz der Copepoden, n / m <sup>3</sup>
11	Anteil von <u>Calanoides</u> an den calanoiden Copepoden in %
12	Anteil von <u>Temora</u> an den calanoiden Copepoden in %
13	Anteil von <u>Acartia</u> an den calanoiden Copepoden in %

( ) = Klammern weisen auf interpolierte Werte hin

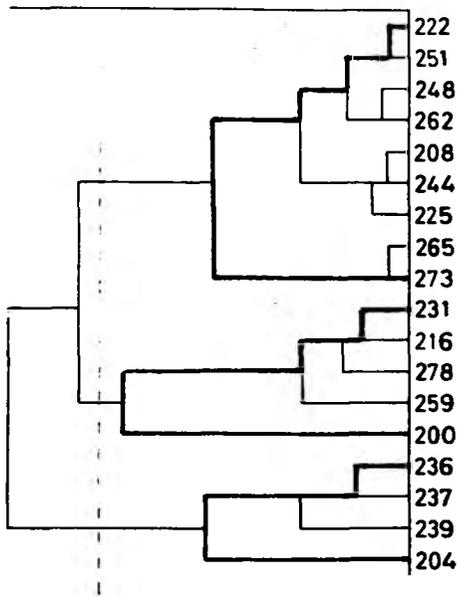
Tab. 20: Die Datensätze A, B und C, die der Clusteranalyse zugeführt wurden

Station	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
200	20.08	-	27	5	79	28	34	(151)	0.40	435	0	0	100
204	19.51	55	3.2	8	-	22	96	-	0.43	331	0	33	58
208	16.77	577	37	133	371	6	(147)	(355)	0.23	1520	12	35	13
216	17.22	95	13	50	(132)	-	449	2532	0.26	1147	13	82	0
222	18.20	284	28	51	330	24	(128)	2355	0.47	615	11	75	8
225	17.25	(534)	43	99	290	-	(129)	(606)	0.47	2552	29	37	0
231	20.21	74	12	-	43	34	35	108	0.54	215	17	8	75
236	20.26	12	4.9	19	40	-	18	40	0.78	220	0	0	100
237	20.73	16	4.0	22	46	27	(46)	(110)	0.35	423	0	0	80
239	21.11	5	4.0	25	68	9	44	93	0.28	606	0	0	0
244	18.26	565	33	33	221	2	309	904	0.51	1245	50	30	8
248	18.56	406	29	39	194	5	80	204	0.38	635	54	8	27
251	19.43	273	31	41	493	1	38	116	0.56	300	17	63	20
259	17.10	163	14	255	230	6	180	127	0.71	3725	45	28	0
262	17.72	400	35	111	148	11	(60)	(235)	0.56	1099	16	12	5
265	16.70	916	67	400	137	6	62	161	0.50	4917	80	16	4
273	18.76	913	61	105	448	2	118	637	0.61	4002	50	41	5
278	21.52	110	15	19	46	15	30	144	0.29	547	0	0	100

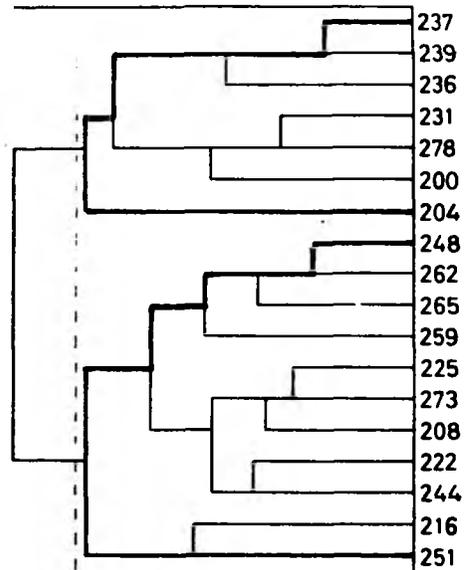
Datensatz A

Datensatz B

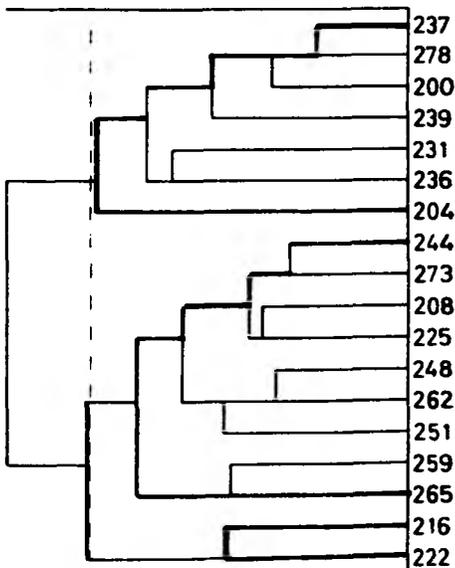
Datensatz C



A



B

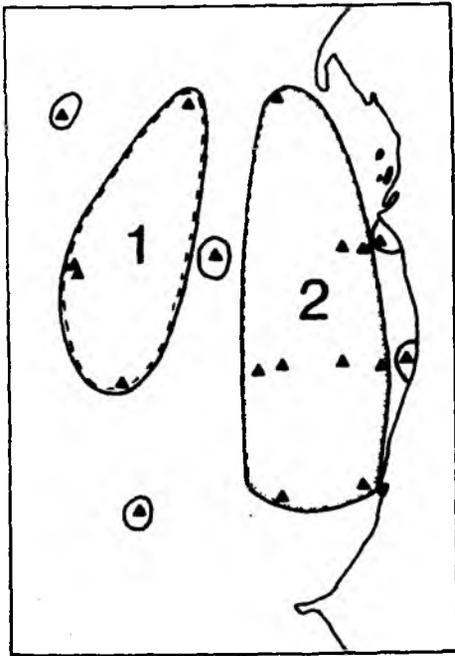


C

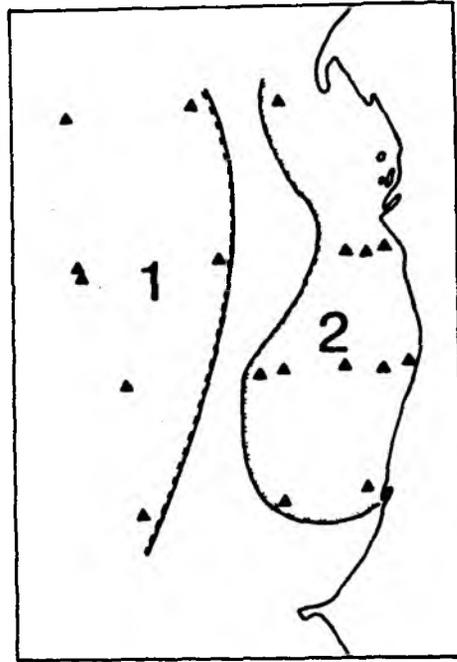
Abb. 26: Die aus der Clusterung der einzelnen Datensätze gewonnenen Dendrogramme

- A: Datensatz A: Umwelt
- B: Datensatz B: Umwelt + Bestandsdaten
- C: Datensatz C: Umwelt + Bestandsdaten + taxonomische Daten

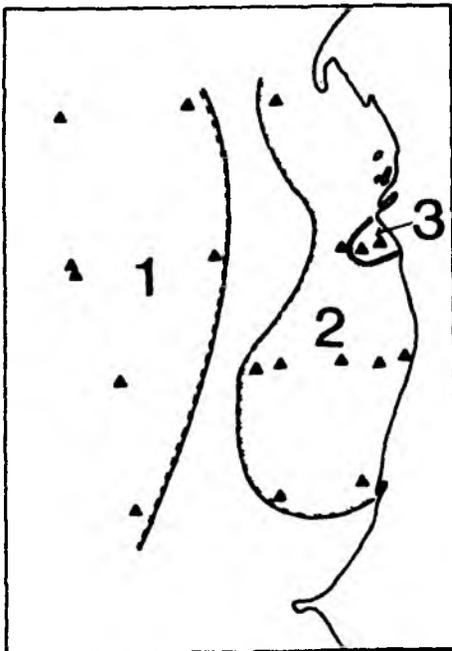
Die Zahlen am rechten Rand sind die Stationsnummern, die gestrichelte senkrechte Linie gibt die Gruppenunterscheidung an



A



B

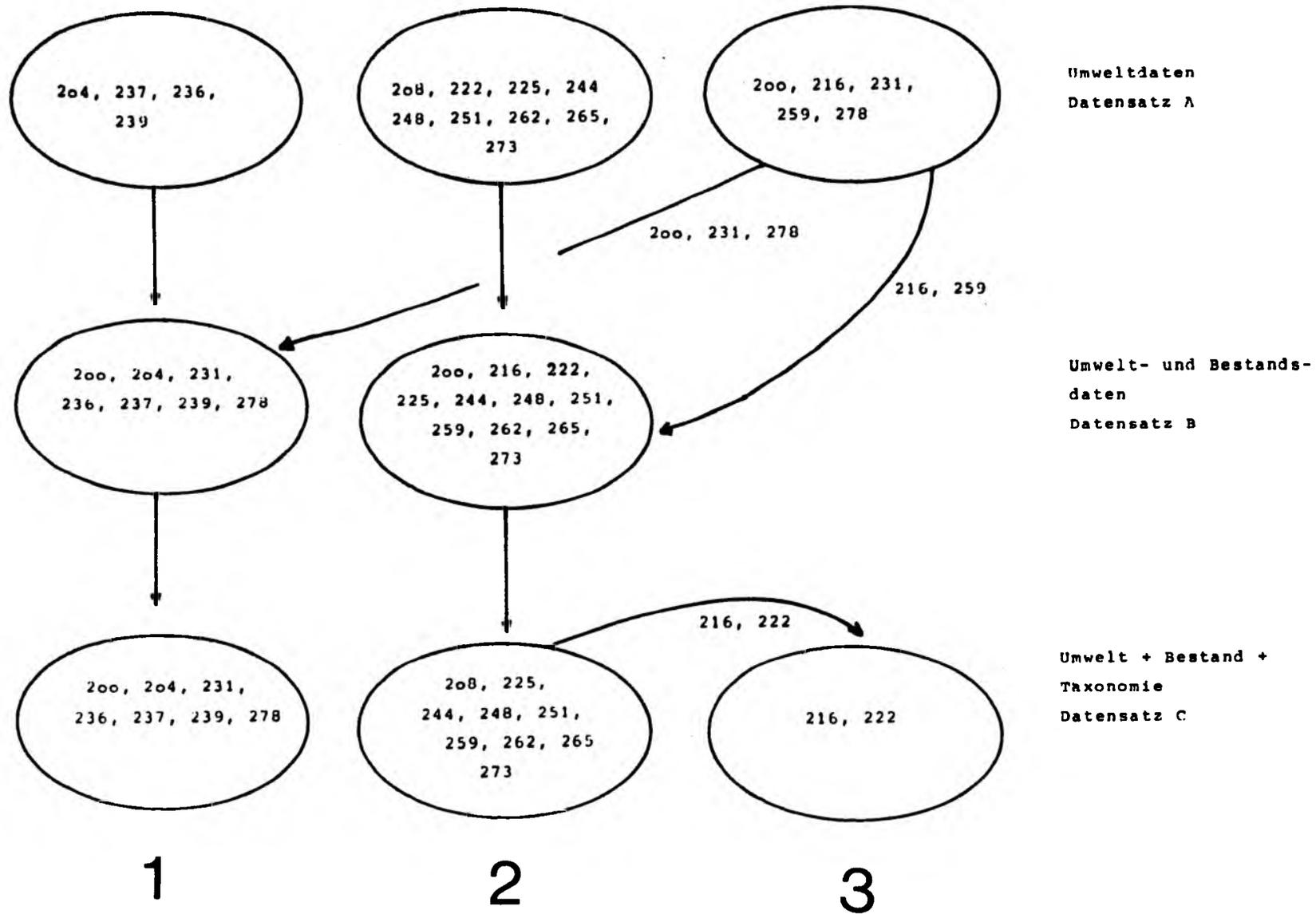


C

Abb. 27: Die Lage der einzelnen Stationsgruppen im Untersuchungsgebiet nach Clusterung der einzelnen Datensätze

- A: Datensatz A: Umwelt
- B: Datensatz B: Umwelt + Bestandsdaten
- C: Datensatz C: Umwelt + Bestandsdaten + taxonomische Daten

Abb. 28: "Wanderbewegungen" der einzelnen Stationen während der Clusterung der Datensätze



Die Clusterung der Umweltdaten zeigte, daß sich die Stationen durch die Wassertemperaturen und Nährstoffgehalte in drei Gruppen zusammenfassen lassen. Die 1. Stationsgruppe liegt weit vor der Küste, die Wassertemperaturen an diesen Stationen (204, 236, 237 und 239) sind höher als  $19.5^{\circ}\text{C}$  und die Nährstoffe sind nur in geringen Konzentrationen vorhanden. Umgekehrt sieht es bei der zweiten Gruppe aus, die durch die Stationen 208, 222, 225, 244, 248, 251, 262, 265 und 273 gebildet wird. Die Temperaturen liegen zwischen  $16.7$  und  $19.4^{\circ}\text{C}$  und die Nährstoffwerte sind hoch bis sehr hoch. Die Stationen der 3. Gruppe liegen regellos im Gebiet verteilt und haben Nährstoffwerte, die zwischen denen der anderen beiden Stationsgruppen liegen. Die Temperaturen sind aber nicht einheitlich: Die Wassertemperaturen der Stationen 200, 231 und 278 sind so hoch, daß sie auch der ersten Gruppe angehören könnten, während die Temperaturen der beiden Stationen 216 und 259 dagegen denen der zweiten Gruppe ähnlich sind. Die dritte Stationsgruppe besitzt ihre Eigenständigkeit nur durch die Nährsalzwerte. Clustert man die Umwelt- und Bestandsdaten zusammen (Datensatz B), so vereinfacht sich das Bild der Gruppierungen. Es sind dann im Untersuchungsgebiet nur noch zwei Stationsgruppen vorhanden: Eine weit vor der Küste, mit hohen Wassertemperaturen, niedrigen Nährstoff-, Phytoplankton- und Zooplanktongehalten (Stationsgruppe 1), und eine näher an der Küste, mit niedrigeren Wassertemperaturen, aber deutlich höheren Nährstoff- und Planktonkonzentrationen (Stationsgruppe 2). Werden zusätzlich noch taxonomischen Daten in die Clusteranalyse aufgenommen (Datensatz C), so bleiben die Gruppierungen im Prinzip erhalten, es spalten sich aber aus der 2. Stationsgruppe die beiden Stationen 216 und 222 ab, die nun eine eigene Gruppe oder Untergruppe bilden (hier mit "3" bezeichnet). Die Unterschiede zur 2. Gruppe bestehen in dem starken Auftreten der Copepodengattung Temora (  $\approx 70\%$  aller adulten Calaniden) und den hohen Ammoniumexkretionswerten (  $\approx 2000\ \mu\text{Mol m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ ). Da die beiden eben erwähnten Stationen aber deutlich mehr Gemeinsamkeiten als Unterschiede mit der 2. Stationsgruppe aufweisen, scheint es uns gerechtfertigt, hier nur von einer Untergruppe zu sprechen.

Die Clusteranalysen bestätigen also im Wesentlichen die am Ende von 3.1.3 dargestellte Arbeitshypothese. Sie führten die präsentierten

Einzelergebnisse zusammen, und gestattet somit eine summarische Behandlung von Stationsgruppen, die als unterschiedliche Ökosysteme angesehen werden können. Somit bringt dieses Kapitel einerseits eine Zusammenfassung der bisher beschriebenen Einzelphänomene (wir verweisen besonders auf Tab. 21), andererseits stellt es den Übergang zur Abschlußdiskussion dar, die sich der generalisierenden Betrachtung der biologischen Verhältnisse vor NW - Afrika im Untersuchungszeitraum widmet.

Es seien nun die beiden großen Stationsgruppen zusammenfassend charakterisiert, wobei wir die beiden Stationen 216 und 222 nicht berücksichtigen, da die Unterschiede zur zweiten Stationsgruppe schon aufgeführt wurden. Die Tab. 21 listet in direkter Gegenüberstellung die Werte der wichtigsten Parameter auf.

Die 1. Stationsgruppe besteht aus den Stationen 200, 204, 231, 236, 237, 239 und 278, die weit vor der Küste über tiefem Wasser liegen. Die Temperaturen sind meist höher als 20° C und die Nährstoffe sind in den oberen 50 m nur in geringen Konzentrationen vorhanden. Sowohl das Phyto- als auch das Zooplankton bevölkern diese Region nur in geringen Mengen, wobei das Mikroplankton 83 bis 96 % der wichtigsten Parameter (= Bestände, Respiration, Exkretion) ausmacht. Das Netzplankton zeigt fast immer eine Konzentration in der Größenklasse 100 - 500 µm, so daß mehr als 94 % der Bestände von dem Mikro- und kleineren Mesozooplankton gebildet werden. Unter den Copepoden spielt die Gattung Acartia tagsüber eine überragende Rolle, während andere Gattungen in der Nacht dominant werden. Die Ernährungsweise des Netzplanktons ist überwiegend omnivor - carnivor, reine Herbivore - oder besser Organismen mit großem herbivoren Potential - sind selten. Die untersuchten Stationen können als Vertreter der tropisch - subtropischen Hochsee angesehen werden.

Die Stationen der 2. Gruppe (208, 225, 244, 248, 251, 259, 262, 265, 273) finden sich z.T. in unmittelbarer Küstennähe als auch in Entfernungen bis zu 170 sm vor der Küste. Wassertiefe und Landentfernung sind kein kennzeichnendes Kriterium dieser Stationen. Die Wassertemperaturen sind meist niedriger als 19° C und die Nährstoffgehalte sind hoch. Die Bestände von Phyto- und Zooplankton liegen deutlich über denen der Hochseestationen, was auch für den Metabolismus des Zooplanktons zutrifft. Die absoluten Bestandswerte des Mikroplanktons sind nicht verschieden von denen der 1. Stationsgruppe, doch ist die Dominanz des Mikroplanktons nicht so stark, da das Netzplankton höhere Bestände aufweist. Die kleinste Fraktion des Zooplanktons macht nur 64 - 80 % der wichtigsten Parameter des Zooplanktons aus.

Innerhalb des Netzplanktons dominiert an vielen Stationen das Makroplankton  $\gt 1000 \mu\text{m}$ . Die biochemische Zusammensetzung des Netzplanktons zeigt, daß die Lipide höhere Werte aufweisen und daß sowohl der Proteinanteil als auch das Protein - Lipid - Verhältnis niedriger sind als an den Hochseestationen.

Speicherstoffe spielen im Zooplankton dieser Stationsgruppe eine größere Rolle als in der Hochsee.

Unter den Copepoden ist Calanoides carinatus hervorzuheben, der im südlichen Teil des Gebietes meist mehr als 35 % aller Copepoden  $\gt 500 \mu\text{m}$  stellt. Die Zooplanktonproben zeigten einen hohen bis sehr hohen Eier- und Larvenanteil. Auch an Stationen, die dem direkten Austausch mit dem Meeresboden entzogen waren, fanden sich Larven bodenlebender Tiere (Aktinotrochae), die somit ein Indiz für advective Vorgänge darstellen. Das herbivore Potential ist innerhalb dieser Stationsgruppe sehr hoch. Es steht im Einklang mit dem hohen Phytoplanktonangebot. Die Stationen der 2. Gruppe können als auftriebsbeeinflusste Stationen bezeichnet werden. Die Variabilität der einzelnen Parameter ist sehr viel höher als in der Hochsee, d.h. innerhalb dieser Gruppe sind die biologischen Vorgänge nicht so gleichförmig wie innerhalb der 1. Gruppe.

**Tab. 21: Zusammenstellung und Vergleich der abiotischen und biologischen Parameter an den Stationsgruppen**

<b>Parameter</b>	<b>Stationsgruppe 1</b>	<b>Stationsgruppe 2</b>
<b>Stationen</b>	200, 204, 231, 236, 237 239, 278	208, 225, 244, 248, 251, 259, 262, 265, 273
<b>Kennzeichnung</b>	"ozeanisch"	"auftriebsbeeinflusst"
<b>Mittlere Wassertemperatur °C</b>	19.5 - 21.5	16.7 - 19.4
<b>NO<sub>3</sub> - N Gehalt der Wassersäule mMol/m<sup>2</sup></b>	5 - 110	164 - 916
<b>PO<sub>4</sub> - P Gehalt der Wassersäule mMol/m<sup>2</sup></b>	3 - 27	14 - 67
<b>Chlorophyll a - Gehalt mg/m<sup>2</sup></b>	5 - 25	33 - 400
<b>Biomasse Gesamtzooplankton &gt; 20 µm mg C/m<sup>2</sup></b>	676 - 2326	646 - 3131
<b>Biomasse Mikroplankton (20 - 100 µm) mg C/m<sup>2</sup></b>	608 - 2247	425 - 2620
<b>Biomasse Netzplankton (&gt; 100 µm) mg C/m<sup>2</sup></b>	40 - 97	137 - 511
<b>Verhältnis Mikro- / Netzplankton</b>	9 - 34 : 1	1 - 11 : 1
<b>Wichtigste Fraktion des Netzplanktons</b>	100 - 500 µm	> 1000 µm
<b>Respiration Gesamtzooplankton mg O<sub>2</sub> /m<sup>2</sup>/d</b>	100 - 284	209 - 670
<b>Respiration Mikroplankton mg O<sub>2</sub> /m<sup>2</sup>/d</b>	66 - 250	89 - 449
<b>Respiration Netzplankton mg O<sub>2</sub> /m<sup>2</sup>/d</b>	17 - 96	39 - 319

Tab. 21: Fortsetzung

Parameter

---

NH <sub>4</sub> - Exkretion Mikroplankton	μMol/m <sup>2</sup> /d
NH <sub>4</sub> - Exkretion Netzplankton	μMol/m <sup>2</sup> /d
PO <sub>4</sub> - Exkretion Netzplankton	μMol/m <sup>2</sup> /d
Lipidgehalt Netzplankton	mg/mg C
Proteingehalt Netzplankton	mg/mg C
Verhältnis Proteine / Lipide	
Zooplanktonabundanz	n/m <sup>3</sup>
Wichtigster Copepode	> 500 μm
Ernährungsmodus des größeren Zooplanktons	

---

---

Stationsgruppe 1

Stationsgruppe 2

---

45 - 1724

82 - 1440

40 - 141

117 - 904

6 - 27

54 - 187

0.37 ± 0.14

0.47 ± 0.16

1.02 ± 0.33

0.73 ± 0.27

3.05 ± 1.70 : 1

1.80 ± 0.69 : 1

333 - 1047

1151 - 20400

Acartia danae

Calanoides carinatus

überwiegend omnivor -  
carnivor

überwiegend herbivor

---

#### 4. Diskussion

Die Präsentation der Daten hat gezeigt, daß während des Untersuchungszeitraumes keine frische Auftriebssituation angetroffen wurde. Sowohl die Wassertemperaturen als auch die Nährstoffverteilung ließ nur ein geringes Aufsteilen der Isoplethen erkennen. Selbst an der flachsten Station (259) war eine - wenn auch geringe - Schichtung der Wassersäule vorhanden. Die Oberflächentemperaturen lagen niemals unter  $17.5^{\circ}\text{C}$  und die Nährstoffgehalte waren bedeutend niedriger als z. B. von Herbland et al. (1973) oder Weichart (1980) für frischen Auftrieb angegeben. Ähnlich verhielt es sich mit anderen relevanten Parametern, wie z.B. der Sauerstoffsättigung und den pH - Werten.

Der Grund für die geringe Auftriebsintensität war der weitgehende Ausfall des NE - Passates, was ja schon am Anfang des Ergebnisteiles dargelegt wurde. Es herrschten wechselnde Winde mit Geschwindigkeiten von 5 - 20 kn oder  $3 - 11\text{ m s}^{-1}$  vor (Hiller 1985). Klimatologische Messungen ergaben, daß der Luftdruck über Mauretanien um 1 bis 1.6 hPa unter dem klimatologischen Mittelwert lagen, und daß - bedingt durch die geringen Luftdruckgegensätze zwischen dem Azorenhoch und der tropischen Tiefdruckrinne - der Passat um 1 bis 2 Beaufort schwächer war als im Mittel üblich. Der ablandige Ekman - Transport entsprach nicht dem jahreszeitlichen Erwartungswert (Hagen et al. 1985). Packard (1979) bezeichnet in seinem Artikel Windgeschwindigkeiten  $\geq 8\text{ m s}^{-1}$  als günstig für den Auftriebsprozess, und in ähnlicher Weise äußern sich Huntsman und Barber (1977). Ein gelegentliches Überschreiten dieses Grenzbereiches, wie es während unserer Untersuchung hin und wieder beobachtet wurde, resultierte ebenfalls nicht in Auftriebserscheinungen, da die Wirkzeit dieser Winde zu kurz war. Die Zeitverzögerung zwischen dem Einsetzen adäquaten Windes und dem Auftreten einer seewärtssetzenden Komponente des Oberflächenstromes beträgt nach Jones und Halpern (1981) etwa einen Tag. Nährstoffreiche Wassermassen vor der Küste wurden von ihnen erst 4 Tage nach Einsetzen des Windes beobachtet. Barton

et al. (1977) zeigten, daß zwischen dem Einsetzen günstigen Windes und der Umstrukturierung des Dichtefeldes eine Zeitverzögerung von einem Tag besteht, und der Übersichtsartikel von Codispoti et al. (1982) läßt erkennen, daß vor NW - Afrika eine starke Kopplung zwischen dem Nährstoffregime und dem Windfeld besteht, die wesentlich stärker ausgeprägt ist als z.B. vor Peru.

Die geringen Windgeschwindigkeiten, die während unserer Untersuchung registriert wurden, führten außerdem zu einer geringen Durchmischungstiefe von nur 20 - 30 m (Hamann aus Siedler et al. 1983).

Die durchmischte Schicht war somit in den meisten Fällen flacher als die euphotische Schicht (12 - 58 m, siehe Tab. 1), während es bei kräftigen Winden umgekehrt ist (z.B. Jones und Halpern 1981).

Ein weiterer Aspekt bei der Bildung kleinräumiger Auftriebsblasen ist die Bodentopographie vor NW - Afrika, wobei den zahlreichen Canyons am Schelfrand eine besondere Bedeutung zukommt (Shaffer 1976, Mittelstaedt 1983). Zu Aufdomungen der Isothermen und Isohalinen kann es weiterhin durch das Absinken warmen und salzreichen Wassers von der Banc D' Arguin kommen (Mittelstaedt 1976, Peters 1976), doch haben diese beiden regionalen Aspekte bei unserer Untersuchung keine Rolle gespielt, denn es wurden auch in den entsprechenden Gegenden keine frischen Auftriebszellen gefunden.

Alles in allem waren die äußeren Bedingungen somit sehr ungünstig. Trotzdem wurden Stationen angetroffen, die eine deutliche Beeinflussung durch Auftriebseignisse erkennen ließen. Die Rechtfertigung für die Kennzeichnung "auftriebsbeeinflusst" bei der Stationsgruppe 2 leitet sich aus der Zusammenschau aller Daten ab, wobei aber bestimmten Organismen die Schlüsselrolle zufiel. Innerhalb der erwähnten Stationsgruppe wurden aber keine frischen, sondern nur gealterte, mit anderen Wasserkörpern vermischte Auftriebskörper gefunden, die sich ganz offensichtlich in der Spätphase ihrer Sukzession befanden.

Das Auftriebsgeschehen besteht aus einer Reihe von Phänomenen, die zeitlich geordnet ablaufen, und als innere Entwicklung verstanden werden können. In einem frischen Auftriebskörper steigen nacheinander die Primärproduktion, die Phytoplanktonbestände und die heterotrophe Aktivität ( Bakterien, Zooplankton ) an. Alle Parameter erreichen zu bestimmten, aber gegeneinander ver-

setzten Zeitpunkten Maximalwerte. Danach nehmen die Aktivitäten und Bestände wieder ab. Während des ganzen Entwicklungsganges nimmt die Konzentration der Nährstoffe ab, und es findet eine Verschiebung von der eutrophen zur eher oligotrophen Situation statt. Durch die biologische Produktion, durch physikalische Wechselwirkungen, aber auch durch Vermischungsprozesse verschwinden die typischen Auftriebscharakteristika (Herbland et al. 1973, Herbland 1978, Vinogradov und Shushkina 1978, Weichart 1980, Vinogradov und Shushkina 1984, Packard et al. 1984).

Vinogradov und Shushkina (1978) unterteilen den biologischen Verlauf innerhalb der Auftriebsblase nach dem Verhältnis von Produktion zu Respiration. Zunächst dominieren die autotrophen Prozesse, deren Bedeutung aber beim Übergang zur mesotrophen Situation sinkt. Die Respiration nimmt an Bedeutung zu, und dominiert schließlich. Entsprechend dieser Phänomenologie kann man im ersten Teil des Geschehens von einer autotrophen Phase, beim zweiten Teil von einer heterotrophen Phase sprechen.

Eine differenziertere Betrachtung dieses Ablaufes wurde ebenfalls von Vinogradov und Shushkina (1984) angeregt. Die einzelnen Phasen werden stärker unterteilt, wobei die Zahlen, die der sogenannte "Reifeindex"  $\Theta$  annimmt, bestimmend sind. Dieser Index ist folgendermaßen definiert:  $\Theta = \log D / P_p$ , wobei D die Summe der Respiration aller heterotrophen Komponenten (von den Bakterien bis zum Makrozooplankton),  $P_p$  die Primärproduktion ist. Hat also  $\Theta$  den Wert 1, so ist die Respiration 10 x höher als die Primärproduktion.

$\Theta$  durchläuft während der einzelnen Phasen Werte von - 0.7 bis 2, wobei, zeitlich gesehen, die heterotrophe Phase ( $\Theta > 0$ ) viel länger ist als die autotrophe Phase.

Die Vergegenwärtigung dieses Ablaufes und die Berücksichtigung der allgemeinen Situation während unserer Expedition läßt verstehen, warum wir im Vergleich zu der Literatur so geringe Bestands- und Aktivitätswerte für das Zooplankton  $> 100 \mu\text{m}$  vorfanden. Tab. 22 listet den Bereich unserer Daten für die Stationsgruppe 2 im Vergleich zu den Literaturwerten auf. Es ist zu ersehen, daß unsere Bestandsdaten, die Respirations- und die Exkretionswerte im unteren Bereich der beobachteten Werte liegen, wobei die Differenz bis zu einer Größenordnung beträgt.

Tab. 22: Zusammenstellung der Bestände und Auftriebsgebiet vor NW - Afrika

<u>Parameter</u>	<u>Werte</u>
Bestände	138 - 2373
mg C / m <sup>2</sup>	660 - 5276
	572 - 17280
	400 - 4720
	137 - 511
Respiration	145 - 4086
mg O <sub>2</sub> / m <sup>2</sup> / d	250 - 706
	212 - 2281
	39 - 449
NH <sub>4</sub> - N - Exkretion	344 - 24543
µMol / m <sup>2</sup> / d	2700 - 5400
	1680 - 17808
	1300 - 7460
	117 - 2532

der Aktivität des Zooplanktons  $\downarrow$  100  $\mu$ m im

Literatur

Anmerkungen

---

Herbland et al. 1973	a, b
Smith und Whitledge 1977	a
Blackburn 1979	c
Packard 1979	a
diese Studie	e
Herbland et al. 1973	b
Packard et al. 1974	
Packard 1979	
diese Studie	e
Herbland et al. 1973	b
Smith und Whitledge 1977	
Packard 1979	
Smith und Whitledge 1982	d
diese Studie	e

Tab. 22: Fortsetzung

<u>Parameter</u>	<u>Werte</u>	<u>Literatur</u>	<u>Anmerkungen</u>
PO <sub>4</sub> - P - Exkretion	40 - 2436	Herbland et al. 1973	b
µMol / m <sup>2</sup> / d	370 - 890	Smith und Whitledge 1982	
	54 - 351	diese Studie	e

Anmerkungen

a - Originalwerte in Trockengewichtseinheiten; Zur Umrechnung auf Kohlenstoffwerte wurde der Umrechnungsfaktor 0.4 verwendet, da C etwa 40 % vom Trockengewicht ausmacht (Schneider 1986).

b - Zooplankton  $\gt$  200 µm

c - Originalwerte in Naßgewichtseinheiten; Zur Umrechnung auf Kohlenstoffwerte wurde der Faktor 0.08 verwendet, da das Trockengewicht 20 % vom Naßgewicht (Omori 1969) und der Kohlenstoff 40 % des Trockengewichts ausmacht (Schneider 1986):  $0.2 \times 0.4 = 0.08$ .

d - Es wurden nur die Daten verwendet, die nicht schon in Smith und Whitledge (1977) angegeben wurden.

e - Die Daten der Stationsgruppe 1 (Hochsee) wurden nicht berücksichtigt.

Mit großer Wahrscheinlichkeit beruhen die Unterschiede darauf, daß die Ergebnisse der anderen Autoren unter günstigeren Auftriebsbedingungen erzielt wurden. Obwohl nicht explizit in der Literatur angegeben, wurden die erwähnten Ergebnisse offensichtlich während der späten autotrophen oder frühen heterotrophen Phase gewonnen, während unsere Messungen in gealterten, von vielen Faktoren beeinflussten Auftriebskörpern durchgeführt wurden. Unsere Daten entstammen mit ziemlicher Sicherheit der späten heterotrophen Phase, oder wenn man den Ausdruck von Vinogradov und Shushkina (1978) anwendet, der Destruktionsphase.

Die geringen Bestände des Zooplanktons und die damit gekoppelten niedrigen Exkretionswerte erklären zunächst auch die Diskrepanz zwischen den Zahlen der Nährsalzregeneration zwischen uns und den anderen Autoren. Herbrand et al. 1973, Smith und Whitley (1977) und Whitley (1978) zeigen, daß die Ammoniumregeneration des Zooplanktons vor NW - Afrika zwischen 12 und 36 % des täglichen Phytoplankton - N - Bedarfs abdeckt. Ähnliche Werte werden auch aus dem Auftrieb vor Peru und Baja California berichtet (Whitley 1981). Dreh- und Angelpunkt unserer Abschätzungen sind natürlich die Zahlen der Primärproduktion, die von uns ja nur aus den Phytoplanktonbeständen bzw. aus der Tiefe der Nitrokline unter Ausnutzung der Regression von Smith et al. (1977), Herbrand und Voituriez (1979) und Eppley et al. (1979) berechnet wurden. Unter der Annahme, daß kein frischer Auftrieb vorhanden war, daß wir es also mit gealterten Wassermassen in der späten heterotrophen Phase zu tun hatten, sind die errechneten Werte für die Primärproduktion sicher zu hoch. Dies muß aber nicht grundsätzlich an allen Stationen zutreffen, denn bei 259, 262 und 265 muß auch der "normale" neritische Aspekt - unbeeindruckt von der aktuellen Auftriebssituation - betrachtet werden. Chlorophyllwerte bis zu  $400 \text{ mg m}^{-2}$  lassen den Schluß auf eine recht hohe Primärproduktion zu, ohne daß dabei gleich die errechneten Werte erreicht werden müssen. Hier mag die Diskrepanz zwischen dem Nährstoffbedarf und der Rolle der Zooplanktonexkretion darin liegen, daß das Zooplankton auf die günstige Ernährungslage noch nicht hat reagieren können. Die hohen Mikroplanktonbestände an den Stationen 259 und 262 könnten dies bestätigen, da sich das Mikroplankton, bedingt durch kürzere Entwicklungs- und Genera-

tionszeiten, viel schneller auf eine günstige Situation einstellen kann als das Meso- und Makrozooplankton. Neben Nauplien finden sich an diesen beiden Stationen im Mikroplankton eine nicht unerhebliche Anzahl Tintinnen und Foraminiferen.

Ein weiteres Beispiel ist die Station 273, die über 2800 m tiefem Wasser und rund 70 sm vor der Küste liegt. Der integrierte Chlorophyllwert von  $100 \text{ mg m}^{-2}$  läßt auch hier eine höhere biologische Aktivität vermuten, als nach Lage der Station zu erwarten wäre. Die Respiration des Zooplanktons ist immerhin die vierthöchste im ganzen Untersuchungsgebiet!

Wie die Zeichnung des N - Schnittes in der Abb. 12 zeigt, ist eine Aufdomung der Isothermen und der Phosphatisoplethen in dem Gebiet der erwähnten Station zu erkennen, die möglicherweise durch einen kleinräumigen zyklonalen Wirbel bedingt ist. Die Phosphatkonzentration liegt ab 20 m Wassertiefe über  $1 \mu\text{Mol dm}^{-3}$  und die Nitratkonzentration bei über  $10 \mu\text{Mol dm}^{-3}$ . Wenn man beachtet, daß die euphotische Zone 54 m dick ist, die Durchmischung aber nur bis ungefähr 30 m reicht (zwischen 30 und 50 m liegt ein maximaler Dichtesprung von  $0.036 \text{ t/m}$ ), so kann man unter Anwendung des Sverdrup - Modells (Sverdrup 1953) mit guten Produktionsverhältnissen rechnen. Die hier dargestellten Beispiele zeigen, daß an einigen Stationen während unserer Untersuchung günstige Bedingungen für die Entwicklung von Phyto- und Zooplankton herrschten, ohne daß ein deutlicher Küstenauftrieb vorhanden war.

Eines der Kriterien, die Stationsgruppe 2 als "auftriebsbeeinflusst" zu bezeichnen, war das Auftreten des Copepoden Calanoides carinatus. Diese Art ist nach allem, was wir darüber wissen, für Auftriebs-situationen typisch, allerdings nicht unbedingt für aktuelle Ereignisse. Wenn Brenning (1981) feststellt, daß die Auftriebsvorgänge, die Calanoides carinatus in die oberflächennahen Schichten bringen, schon geraume Zeit zurückliegen können, so stellt diese Copepodenart eine Art "Gedächtnis" an vergangene Auftriebssituationen dar. Brenning (1981 und 1985) konnte zeigen, daß dieser Copepode an bestimmte Wassermassen gebunden ist und nur in bestimmten Temperatur- und Salzgehaltsbereichen in hohen Zahlen auftritt. Vor NW - Afrika wurde er besonders häufig angetroffen bei Temperaturen zwischen  $16^\circ$  und  $22^\circ\text{C}$  sowie Salzgehalten zwischen 35.5 und  $36 \text{ ‰}$

(Brenning 1981). Diese begrenzte ökologische Valenz läßt ihn aus den oberflächennahen Schichten verschwinden, wenn die Umstellung des Wasserkörpers gewisse Grenzen überschreitet. Dennoch währt das Vorhandensein des Copepoden in diesen oberflächennahen Schichten lang genug, daß es den Zeitraum in dem "Auftrieb" durch hydrographisch - chemische Parameter nachgewiesen werden kann, übertrifft. Dies begründet die angesprochene Gedächtnisfunktion des Copepoden. Die Art kann daher selbst dann noch als ein Auftriebshinweis dienen, wenn aus Temperatur- und Nährstoffdaten nicht mehr viel herauszulesen ist.

Betrachten wir hierzu ein Beispiel von unserer Expedition. Die Station 231 liegt etwa 130 sm vor der afrikanischen Küste über 2800 m tiefem Wasser. Die Oberflächentemperatur war höher als 20° C, die Nährstoff-, Chlorophyll- und Zooplanktonwerte waren niedrig. Durch die Clusteranalyse wurde diese Station der tropisch - subtropischen Hochsee zugerechnet. Wie an anderen Stationen dieser Gruppe dominierte Acartia mit 75 % die Copepoden  $\text{> } 500 \mu\text{m}$ . Daneben wurde aber auch ein kleiner Bestand an Calanoides carinatus gefunden, der 17 % ausmachte, und immer noch über dem von Temora sp. lag. Dies kann man so interpretieren, daß an dieser Station ein Wasserkörper vorgefunden wurde, der vor geraumer Zeit aufgetrieben und dann seewärts verdriftet war. Durch Erwärmung, Vermischung und biologische Prozesse hatte er die typischen Auftriebscharakteristika verloren, allein der kleine Restbestand an Calanoides "erinnerte" noch an das Ereignis.

Das Verbreitungskärtchen in Abb. 17 zeigt, daß Calanoides carinatus östlich von 18° W an allen Stationen zu finden war, in besonderem Maße aber in der südlichen Region. Es sind im gesamten Gebiet der Stationsgruppe 2 Auftriebseinflüsse nachzuweisen, die sich auch in den relativ hohen Nährstoff- und Zooplanktonwerten von den Vertretern der tropisch - subtropischen Hochsee unterscheiden.

Die Größenstruktur des Netzplanktons innerhalb der auftriebsbeeinflussten Stationsgruppe erbrachte eine Zugehörigkeit der einzelnen Stationen zu einer von zwei Kategorien (sofern die Station 225 hierbei ignoriert wird): Eine Reihe von Stationen zeigte eine ausgesprochene Biomassedominanz der Zooplanktonfraktion 100 - 500  $\mu\text{m}$ , während an den anderen Stationen das Makroplankton  $\text{> } 1000 \mu\text{m}$  den Hauptteil der Biomasse stellte. Das Vorherrschen der kleinen

Zooplankter war auf die küstennächste Region beschränkt, während das Makroplankton vor allem weiter seewärts dominierte.

Dies stimmt im Wesentlichen mit dem Verteilungsmuster überein, das von Blackburn (1979) und Smith und Whitley (1977) angegeben wurde:

Kleine Zooplankter über dem Schelf, große Formen über dem Hang. Auch wurde von diesen Autoren das relative Bestandsminimum der Größenkategorie 500 - 1000  $\mu\text{m}$  beschrieben, welches wir ja auch während unserer Untersuchung fanden (siehe 3.2.3). Dieses Minimum kann sicher z.T. durch die Vertikalmigration der Zooplankter erklärt werden (siehe 3.4).

Die Schelf - Hang - Unterschiede in der Größenstruktur sind auf die taxonomische Zusammensetzung zurückzuführen. Während unserer Untersuchung waren an den küstennächsten Stationen kleine Formen wie Larven, kleine Copepoden und Copepodite, Tintinnen und dgl. vorherrschend. Diese Formen fehlten aber weiter seewärts, wo wiederum große Zooplankter wie z.B. die schon erwähnten Euphausiden vorkamen, die ja häufig sehr ausgeprägte Tag - Nacht - Wanderungen ausführen, und sich nur wenig über den Schelf ausbreiten.

Inwieweit Veränderungen der Größenstruktur des Zooplanktons innerhalb der Auftriebssukzession stattfinden, kann noch nicht klar gesagt werden. Bei uns fehlten wegen der Großwetterlage die Studiemöglichkeiten, und in der Literatur wurden detaillierte Angaben von uns nicht gefunden.

Diese unsicheren Kenntnisse hierüber müssen weiterhin als Mangel empfunden werden, da die Produktionsleistung und die Länge der Nahrungsketten entscheidend hiervon abhängt.

Auftriebsgebiete können als "neue Systeme" angesehen werden, die durch die Zufuhr externer Energie ausgezeichnet sind (siehe hierzu z.B. Smetacek 1985). In diese Systeme wird durch die Wirkung der externen Energie, also z.B. durch windgesteuerte Umstrukturierungen der Wassersäule, Materie (= Nährstoffe) in die oberflächennahe Schicht transportiert, die die Grundlage verstärkter Produktion bildet, sofern genügend Licht zur Verfügung steht. Allgemein wird dieser Ökosystemtyp als strahlungs- also energielimitiert angesehen, während Materie in ausreichendem Maße für biologische Prozesse vorhanden ist.

Die derzeitigen Konzepte zur Struktur pelagischer Systeme gehen davon

aus, daß Mechanismen zur Konservierung dieser Strahlungsenergie in neuen Systemen ausgebildet werden. Ein solcher Mechanismus wäre ein schnelles Wachstum bei gleichzeitig erniedrigter Respiration, der eine effektive Umwandlung und Konservierung von Energie in Biomasse gewährleistet. Es ist daher ganz offensichtlich, daß große Organismen, vor allem, wenn sie herbivor sind, so einen Prozess begünstigen. Einerseits fallen Trophiestufen und damit Respirationsverluste aus, andererseits dienen diese großen Zooplankter visuell jagenden Räubern, also z. B. planktivoren Fischen als Beute. Die Nahrungskette wird hierdurch kurz, was ja auch schon von Ryther (1969) für die Auftriebsgebiete beschrieben wurde. Da größere Organismen einen niedrigeren gewichtsspezifischen Metabolismus aufweisen, wird die Verminderung von Respirationsverlusten begünstigt, so daß ein hoher Energietransfer zwischen den einzelnen Trophiestufen resultiert.

Die Vorstellung von Margalef (1978), daß die turbulente, nährstoffreiche Situation große Phytoplanktonformen wie Diatomeen begünstigt, läßt einen Einstieg in diese kurzen Nahrungsketten zu. Die Tatsache aber, daß es zur Ausprägung verschiedener Phytoplanktongemeinschaften in Relation zum Auftrieb kommt (Estrada 1978, Blasco et al. 1981, Estrada und Blasco 1985) verkompliziert die Situation: Größe und taxonomische Zugehörigkeit der Phytoplankter sind nicht grundsätzlich festgelegt. Es kann daher - rein theoretisch - nicht ausgeschlossen werden, daß es in Relation zu diesen Phytoplanktongemeinschaften auch zu bestimmten Zooplanktonassoziationen kommt, die unterschiedliche Größen- und Vernetzungsstrukturen aufweisen. Das Bild des Auftriebsökosystems würde dadurch um einige Facetten bereichert, aber auch komplizierter und weniger vorraussagbar.

Alles in allem hatten die Daten gezeigt, daß wir uns während der Expedition nicht in einer Phase aktiven Auftriebsgeschehens befanden. Wie schon hervorgehoben, waren die Winde schwach und die Wassersäule stratifiziert. Die Isoplethen zeigten ein nur geringes Aufsteilen, sie verliefen insgesamt gesehen recht isobar.

Die hier kurz zusammengefassten Charakteristika sind typisch für sogenannte Entspannungsphasen (relaxation periods: Packard et al. 1984). Diese Perioden setzen ein, wenn die Winde an Stärke nachlassen und die seewärtssetzenden Komponenten des Oberflächenstromes verschwinden. Die Wassersäule stratifiziert sich und landwärtsgerichtete Strömungskomponen-

ten treten auf.

Diese Entspannungsphasen sind nun aber keineswegs bedeutungslose Unterbrechungen des Auftriebsgeschehens, sondern sie können als Pumpmechanismen angesehen werden, die organisches Material der Tiefsee zuführen. Dieser Vorgang wurde zuerst von Packard et al. (1977) zur Erklärung von Unterschieden in der ETS - Aktivität, dem ATP - und dem Phaeophytin Gehalt in der Tiefsee des Costa Rica Domes angeboten. Prinzipiell geht dies folgendermaßen vor sich (siehe auch Packard et al. 1981): Am Anfang steht eine Auftriebsphase mit der damit verbundenen Blütensituation. Bei Nachlassen des Windes tritt Schichtung auf, wobei die planktonreichen und dichteren Küstenwassermassen unter den leichteren und küstenferneren Wasserkörper geraten, der sich in dieser Situation schelfwärts in Bewegung setzt. Unter den ungünstigen Umständen sterben die Organismen zum großen Teil ab, und es kommt zum Absinken des organischen Materials, das dann den Bewohnern der Tiefsee als Nahrung dient, oder aber im Sediment festgelegt wird. Dieser Mechanismus trägt auch zur Bildung der durch hohe organische Gehalte ausgezeichneten Tiefseesedimente vor den Auftriebsgebieten bei (z.B. Diester - Haass 1978).

Ein besonderer Aspekt während unserer Untersuchung war die Rolle des Mikrozooplanktons im Vergleich zu anderen Fraktionen des Zooplanktons, aber auch in den unterschiedlichen Ökosystemen des Auftriebsgebietes und der tropisch - subtropischen Hochsee.

Der Begriff des Mikroplanktons ist über Größenklassifizierungen (Sieburth et al. 1978) definiert und umspannt daher eine diverse Reihe von Organismengruppen: Zooflagellaten, beschalte und unbeschalte Ciliaten, Foraminiferen, Radiolarien, die Larven bodenlebender Invertebraten, Nauplien und jüngere Copepodite.

Für die genaue Erfassung der Bestände wäre somit eine Methodik anzuwenden, die alle Gruppen quantitativ erfasst. Solch eine Methodik gibt es aber nicht. Sorokin (1981) diskutiert in seinem Übersichtsartikel verschiedene Methoden zur Aufkonzentrierung dieser Größenfraktion, und kommt zu dem Schluß, daß es durch die Verwendung von Pumpen, Sieben, Nucleopore- und Membranfilter zu starken Verlusten bei den Protozoen kommt. Auch die Utermöhl - Technik kann nicht verwendet werden, da die Organismen durch alle bekannten Fixierungsmittel zerstört werden. Was bleibt, ist das Auszählen in lebendem Zustand und

in unkonzentrierten Proben mittels Zählkammer und Mikroskop. Die Durchmusterung unserer Fänge zeigte, daß die Organismen in der Größenfraktion zwischen 20 und 100 µm vor allem den Nauplien, Schneckenlarven, Tintinnen und Foraminiferen angehörten. Nackte Ciliaten oder gar Flagellaten wurden in den Proben fast nie gefunden. Die Präsentation der Ergebnisse ließ erkennen, daß die Bestände des Mikroplanktons in den meisten Fällen viel höher waren als die des Netzplanktons. Es wurden dabei Werte zwischen 425 und 2247 mg C m<sup>-2</sup> erreicht. Die Variation zwischen den einzelnen Stationen war allerdings so groß, daß keine signifikanten Unterschiede zwischen der auftriebsbeeinflussten Region und der Hochsee gefunden wurden; hohe und niedrige Bestandswerte waren mehr oder weniger gleichmäßig über die beiden Stationsgruppen verteilt.

Demhingegen war das Verhältnis der Biomassen von Mikro- zu Netzplankton in den Stationsgruppen sehr unterschiedlich. In der Stationsgruppe 1 machte das Mikroplankton 96 % des Gesamtbestandes aus, während dieser Anteil in dem auftriebsbeeinflussten Gebiet nur bei 85 % lag. Diese Differenzen in den Verhältnissen wurden aber nicht durch das Mikroplankton, sondern durch die unterschiedlich starken Bestände des Netzplanktons bewirkt.

Im Vergleich zu veröffentlichten Werten aus der Literatur sind die von uns bestimmten Bestandsrelationen sehr hoch. Beers und Stewart (1969) geben für den NE - Pazifik an, daß 21 - 26 % des Zooplanktons vom Mikroplankton eingenommen werden, 17 - 21 % fanden die gleichen Autoren (1970) vor Kalifornien und 12 - 71 % wurden im östlichen tropischen Pazifik beobachtet (Beers und Stewart 1971).

Die in dem Übersichtsartikel von Williams (1984) aus der Literatur zusammengetragenen Zahlen zeigen, daß der Anteil der Mikrometazoa zwischen 6 und 56 % liegt, und die in Sorokin (1981) angegebenen Werte für verschiedene Stationen auf dem Äquator liegen zwischen 20 und 60 %.

Allerdings ist die Vergleichbarkeit der Werte eingeschränkt, da zum einen verschiedene Methoden eingesetzt wurden, andererseits nicht alle Größenklassen des Netzplanktons erfasst wurden.

Trotz dieser Einschränkungen erscheinen unsere Verhältniszahlen als sehr hoch. Dies mag an einer Überschätzung der Biomasse des Mikroplanktons liegen, die durch Detritus und Phytoplankton bewirkt

wurde. Der Phytoplanktoanteil konnte durch die Chlorophyllmessungen in grober Näherung herausgerechnet werden. Daß der Detritusanteil manchmal recht hoch war, konnte bei der Durchmusterung der fixierten Proben festgestellt werden. Auch sprechen das C/N - Verhältnis des Mikroplanktons von 7.4 und der geringe C - Anteil (etwa 10 % vom Trockengewicht, siehe Lenz et al. 1985) eine deutliche Sprache. Ein anderes Problem sind die fehlenden Unterschiede zwischen den auftriebsbeeinflussten Stationen und den Vertretern der Hochsee. Gute Produktionsverhältnisse lassen auch einen hohen Anteil an Mikrozooplanktern erwarten, da über Phytoplanktonexudation, bakterieller Aufnahme und Produktion gute Nahrungsbedingungen für die kleinen Formen vorhanden sind (Williams 1981 und 1984, Azam 1984). Wie ja schon weiter oben dargelegt, war während des Untersuchungszeitraumes aber kein frischer Auftrieb vorhanden. Innerhalb der Auftriebssukzession ist auf Grund der kurzen Generationszeiten (häufig im Stundenbereich, siehe z.B. Heinbokel 1978, Sorokin 1981, Fenchel 1982) zunächst ein Biomasseanstieg des Mikroplanktons zu erwarten, dem die größeren Zooplankter nachfolgen. Der Anstieg der Mesometazoen stellt einen deutlichen Grazingdruck auf die kleineren Formen dar, so daß für diese innerhalb der Auftriebsentwicklung einerseits die Nahrungsbedingungen ungünstiger werden, während auf der anderen Seite der Freßdruck steigt. Dementsprechend ist die Mikrozooplanktonblüte nach einer gewissen Zeit vorüber. Wenn wir also bei unserer Expedition nur gealterte Auftriebskörper vorfanden, so war garnicht damit zu rechnen, Blütensituationen dieser Planktonkategorie anzutreffen.

Was nun den Metabolismus des Mikroplanktons angeht, so befinden wir uns hier in besserer Übereinstimmung mit Literaturwerten. Wenn die Verhältniszahlen aller 24 Aktivitätsbestimmungen zu Mittelwert und Standardabweichung zusammengefasst werden, so bleibt festzuhalten, daß  $65 \pm 21$  % (Bereich: 26 - 92 %) des gesamten Zooplanktonmetabolismus auf die Größenklasse 20 - 100  $\mu\text{m}$  entfallen. Die in Sorokin (1981) aufgelisteten 10 Literaturwerte zeigen, daß 10 - 92 % (Mittelwert =  $50 \pm 25$  %) des Gesamtmetabolismus von Mikroplanktern geleistet werden. Als auffällig wurde bei der Ergebnisdarstellung die Diskrepanz zwischen den Beständen des Mikroplanktons und seiner Stoffwechselaktivität beschrieben. Der Beitrag des Mikroplanktons zum gesamten Zooplanktonbestand lag über dem der Respiration, der wiederum höher

war als der der Exkretion (siehe hierzu die V - Werte der Tab. 3 , 12 und 15). Diese Diskrepanz kann folgendermaßen verstanden werden: Der Überbetonung der Bestände lag eine Überschätzung zugrunde, die sich aus dem Detritus in dieser Fraktion erklärt. Die Unterschiede zwischen der Respiration und der Exkretion ist ebenfalls methodisch bedingt, da es im Versuch nicht möglich ist, effektiv Phytoplankton von Zooplankton zu trennen. Dementsprechend werden sich die Respiration des Zooplanktons und die Dunkelrespiration des Phytoplanktons aufsummieren, was letztendlich eine Überschätzung des Mikrozooplanktonmetabolismus bedeutet. Anders sieht es bei der Exkretion aus, da hier die Ausscheidung und die Nährsalzaufnahme der Pflanzen gegensinnig verlaufen. Es resultiert eine Unterschätzung der Zooplanktonexkretion. Wenn also im Mittel aller Stationen das Mikroplankton 73 % der Gesamtrespiration ausmacht, aber nur 57 % der Exkretion, so ist dies auf die beschriebenen methodischen Probleme zurückzuführen.

Trotz aller Einschränkungen, die hier gemacht wurden, bleibt festzuhalten, daß die kleinste Zooplanktonfraktion etwa 2/3 aller biologischen Prozesse ausmachte und daß die größeren Formen von geringerer Bedeutung waren. Wenn man unsere Werte und die in den beiden Übersichtsartikeln von Sorokin (1981) und Williams (1984) zusammengefassten Daten betrachtet, bleibt generalisierend festzuhalten, daß innerhalb des Zooplanktons etwa die Hälfte der metabolischen Aktivität von dieser Größengruppe geleistet wird. Das Verhältnis der Produktionen von Mikro- und Mesoplankton ist noch stärker nach der Seite der kleinen Formen verschoben (siehe Tab. 5 in Sorokin 1981). In Anbetracht dieser Umstände kann sich die Beschreibung der pelagischen Interaktionen in den Auftriebsgebieten nicht auf die klassisch kurze Nahrungskette, wie sie z.B. von Ryther (1969) dargestellt wurde, beschränken.

Die Berücksichtigung des Mikroplanktons in erweiterten Konzepten des Auftriebsökosystems muß nicht von den Bakterien ausgehen. Die Angaben der Literatur zeigen, daß auch die pflanzlichen Primärproduzenten durchaus vom Mikrozooplankton gefressen werden. Heterotrophe Dinoflagellaten der Gattungen Protoperidinium, Oblea und Zygabikodinium können Phytoplankton fressen und verdauen (Gaines und Taylor, 1984; Jacobson und Anderson, 1986). Capriulo und Carpenter (1980) geben an, daß die Ingestionsrate des Mikrozooplanktons der von Copepoden ver-

vergleichbar ist. Heinbokel und Beers (1979) sowie Landry und Hasset (1982) schätzten ab, daß Tintinnen bzw. Mikrozooplankter 4 - 20 %, respektive 17 - 52 % der Primärproduktion täglich konsumieren können. Allgemein gilt, daß in Auftriebssituationen große Phytoplankter vorherrschen, doch ist diese Sichtweise zu starr, wie die Entdeckung der Phytoplanktongemeinschaften gezeigt hat. Faßt man die Biologie in Auftriebsökosystemen als dynamisches Geschehen auf mit Sukzessionen, wechselnden Bedingungen und Organismengruppen, so ist auch mit unterschiedlichen Nahrungsgefügen zu rechnen. Die klassische Nahrungskette hat hierin ihren Platz, aber eben nur in einer gewissen Situation der Auftriebsentwicklung. Das gesamte biologische Geschehen, das im Auftrieb stattfindet, reicht vom Aufquellen des Wassers bis zu jenem Zeitpunkt, wo die Nachweisbarkeit dieses Phänomens verschwindet. In diesem zeitlichen Ablauf können sich unterschiedliche Nahrungsinteraktionen einspielen, in denen verschiedene Planktonkompartimente zu unterschiedlichen Zeiten mehr oder weniger von Bedeutung sind. Die "Seitenwege" des Nahrungsgefüges, also die Wege Phytoplankton - Mikrozooplankton - Netzplankton, oder gelöste Substanzen - Bakterien - Mikrozooplankton - Netzplankton sind in dieser Hinsicht noch relativ wenig beleuchtet, mit großer Wahrscheinlichkeit aber doch ausgesprochen bedeutend.

Literatur

- Azam, F., 1984: The ecological and biogeochemical roles of the bacterioplankton in coastal marine ecosystems. in: Haq, B.U., Milliman, J.D. (eds.): Marine geology and oceanography of Arabian Sea and coastal Pakistan. Van Nostrand Reinhold Company, New York, 317 - 326
- Bainbridge, V., 1972: The zooplankton of the Gulf of Guinea. Bull. Mar. Ecol. 8, 61 - 67
- Banse, K., 1982: Mass-scaled rates of respiration and intrinsic growth in very small invertebrates. Mar. Ecol. Prog. Ser. 9, 281 - 297
- Barber, R.T. und Smith, W.O. jr., 1981: The role of circulation, sinking and vertical migration in physical sorting of phytoplankton in the upwelling center at 15° S. in: Richards, E.A. (ed.): Coastal upwelling. AGU - Publications, Washington, 366 - 371
- Barton, E.D., Huyer, A. und Smith, R.L., 1977: Temporal variation in the hydrographic regime near Cabo Corveiro in the Northwest African upwelling region, February to April 1974. Deep-Sea Res. 24, 7 - 23
- Beers, J.R. und Stewart, G.L., 1969: Microzooplankton and its abundance relative to the larger zooplankton and other seston components. Mar. Biol. 4, 182 - 189
- Beers, J.R. und Stewart, G.L., 1970: Numerical abundance and estimated biomass of microzooplankton. in: Strickland, J.D.H. (ed.): The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September, 1967. Univ. of California Press, Berkley, 67 - 87

- Beers, J.R. und Stewart, G.L., 1971: Microzooplankters in the plankton communities of the upper waters of the eastern tropical Pacific. Deep-Sea Res. 18, 861 - 883
- Bernal, P.A. und McGowan, J. A., 1981: Advection and upwelling in the California Current. in: Richards, E.A. (ed.): Coastal upwelling. AGU-Publications, Washington, 381 - 399
- Binet, D., 1972: Variation des biovolumes de zooplancton du plateau continental entre le Cap des Palmes et le Cap de Troins Pointes. Doc. Scient. Centr. Rech. Oceanogr. Abidjan 3, 60 - 93
- Binet, D., 1973: Note sur l'evolution des populations des copepodes pelagiques de l'upwelling Mauritanien (mars - avril 1972) Doc. Scient. Centr. Rech. Oceanogr. Abidjan 4, 77 - 90
- Binet, D. und De Sainte Claire, S.E., 1975: Le copepode planctonique Calanoides carinatus. Repartition et cycle biologique au large de la cote d'Ivoire. Cah. ORSTOM Serie Oceanogr. 13, 15 - 30
- Blackburn, M., 1979: Zooplankton in an upwelling area off Northwest Africa: Composition, distribution and ecology. Deep-Sea Res. 26, 41 - 56
- Blasco, D., Estrada, M. und Jones, B.H., 1981: Short time variability of phytoplankton populations in upwelling regions - the example of Northwest Africa. in: Richerds, E.A. (ed.): Coastal upwelling. AGU-Publications, Washington, 339 - 347
- Borchers, P. und Hutchings, L., 1986: Starvation tolerance, development time and egg production of Calanoides carinatus in southern Benguela Current. J. Plankton Res. 8, 855 - 874
- Brenning, U., 1981: Beiträge zur Calanoidenfauna (Crustacea, Copepoda) vor Nordwest und Südwest Afrika. I. Die Vertreter der Familie Calanidae. Wiss. Z. Univ. Rostock 30, math-nat. R. H. 4/5, 1 - 12

- Brenning, U., 1985: Structure and development of calanoid populations (Crustacea, Copepoda) in the upwelling regions off North West and South West Africa. *Beitr. Meereskunde*, 51, 3 - 33
- Brooks, J.L. und Dodson, S.T., 1965: Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150, 28 - 35
- Capriulo, G.M. und Carpenter, E.J., 1980: Grazing by 35 to 202  $\mu\text{m}$  microzooplankton in Long Island Sound. *Mar. Biol.* 56, 319 - 326
- Codispoti, L.A., Dugdale, R.C. und Minas H.J., 1982: A comparison of the nutrient regimes off Northwest Africa, Peru, and Baja California. *Rapp. p.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer* 180, 184 - 201
- Czihak, G., Langer, H. und Ziegler, H., 1976: *Biologie - Ein Lehrbuch für Studenten der Biologie*. Springer Verlag, Berlin, 837 pp
- Defant, A., 1937: Die ozeanographischen Arbeiten auf der ersten Teilfahrt der Deutschen Nordatlantischen Expedition der "Meteor" - Februar bis Mai 1937. *Ann. Hydrogr.* 65, 6 - 14
- Diester - Haas, L., 1978: Sediments as indicators of upwelling. in: Boje, R., Tomczak, M. (eds.): *upwelling ecosystems*. Springer Verlag, Berlin, 261 - 281
- Dugdale, R.C. und Goering, J.J., 1967: Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* 12, 196 - 206
- Dugdale, R.C. und Wilkerson, F.P., 1985: Primary production in the Cap Blanc region. *Int. Symp. Upw. W. Afr., Inst. Inv. Pesq., Barcelona V. I.*, 233 - 243
- Elbrächter, M. und Boje, R., 1978: On the ecological significance of *Thalassiosira partheneia* in the Northwest African upwelling area. in: Boje, R. und Tomczak, M. (eds.): *Upwelling ecosystems*. Springer Verlag, Berlin, 24 - 31

- Epp, R.W. und Lewis, W.M. jr., 1980: The nature and significance of metabolic changes during the life history of copepods. *Ecology* 61, 259 - 264
- Eppley, R.W., Renger, E.H. und Harrison, W.G., 1979: Nitrate and phatoplankton production in the southern California coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 24, 483 - 494
- Estrada, M., 1974: Photosythetic pigments and productivity in the upwelling region of NW Africa. *Tethys* 6, 247 - 260
- Estrada, M., 1978: Mesoscale heterogeneties of the phytoplankton distribution in the upwelling region of NW Africa. in: Boje, R. und Tomczak, M. (eds.): *Upwelling ecosystems*. Springer Verlag, Berlin, 15 - 23
- Estrada, M., 1980: Phytoplankton biomass and production in the upwelling region of NW Africa. Relationships with hydrographic parameters. *Mar. Biol.* 60, 63 - 71
- Estrada, M. und Blasco, D., 1985: Phytoplankton assemblages in coastal upwelling areas. *Int. Symp. Upw. W. Afr., Inst. Inv. Pesq., Barcelona, V. I.*, 379 - 402
- Fenchel, T., 1982: Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8, 225 - 231
- Fenchel, T. und Finlay, B.J., 1983: Respiration rates in heterotrophic free-living protozoa. *Microb. Ecol.* 9, 99 - 122
- Fraga, F., 1974: Distribution des masses d'eau dans l'upwelling de Mauritanie. *Tethys* 6, 5 - 10
- Fraga, F., Barton, E.D. und Llinas, O., 1985: The concentration of nutrient salts in "pure" North and South Atlantic Central Waters. *Int. Symp. Upw. W. Afr., Inst. Inv. Pesq., Barcelona, V. I.* 25-36

- Gaines, G. und Taylor, F.J.R., 1984: Extracellular digestion in marine dinoflagellates. *J. Plankton Res.* 6, 1057 - 1061
- Gauld, D.T., 1966: The swimming and feeding of planktonic copepods. in: Barnes, H. (ed.): *Some contemporary studies in marine science.* Allen & Unwin, London, 313 - 334
- Gillbricht, M., 1977: Phytoplankton distribution in the upwelling area off NW Africa. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 29, 417 - 438
- Grasshoff, K., 1976: *Methods of seawater analysis.* Verlag Chemie, Weinheim, 317 pp
- Greve, W. und Parsons, T.R., 1977: Photosynthesis and fish production: Hypothetical effects of climatic change and pollution. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 30, 666 - 672
- Hagen, E., Schemainda, R., Michelchen, N., Zahn, W., Nehring, D., Wolf, G. und Brenning, U., 1985: Quasistationäre Strukturen im Wasser-auftrieb vor Mauretanien im März / April 1983. *Geodätische und Geophysikalische Veröffentlichungen, IV*, 42, 64 pp
- Handa, N., 1966: Examination on the applicability of the phenolsulfuric acid method to the determination of dissolved carbohydrates in seawater. *J. Oceanogr. Soc. Japan* 22, 79 - 86
- Heinbokel, J. F., 1978: 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. und Beers, J. R., 1979: Studies on the functional role of tintinnids in the Southern California Bight. III. Grazing impact of natural assemblages. *Mar. Biol.* 52, 23 - 32
- Hemmingsen, A. H., 1960: Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Rep. Steno Mem. Hosp. Nord Insulin Lab.* 9, 1 - 110

- Herbland, A., 1978: Heterotrophic activity in the Mauretaniien upwelling in March 1973: Assimilation and mineralization of amino acids. in: Boje, R. und Tomczak, M. (eds.): Upwelling ecosystems. Springer Verlag, Berlin, 155 - 166
- Herbland, A., Le Borgne, R. und Voituriez, B., 1973: Production primaire, secondaire et regeneration des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. Doc. Scient. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan, 4, 1 - 75
- Herbland, A. und Voituriez, B., 1979: Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic ocean. J. Mar. Res. 37, 87 - 101
- Heron, A.C., 1972 a: Population ecology of a colonizing species the pelagic tunicate *Thalia democratica*. I. Individual growth rate and generation time. Oecologia (Berl.) 10, 269 - 293
- Heron, A.C., 1972 b: Population ecology of a colonizing species the pelagic tunicate *Thalia democratica*. II. Population growth rate. Oecologia (Berl.) 10, 294 - 312
- Hiller, A., 1985: Untersuchungen zur Kleinskaligen Verteilung pelagischer Mollusca im Seegebiet vor Nordwestafrika. Dipl. Arbeit Universität Hamburg, 103 pp
- Huntsman, S.A. und Barber, R.T., 1977: Primary production off north-west Africa: The relationship to wind and nutrient conditions. Deep-Sea Res. 24, 25 - 33
- Ikeda, T., 1974: Nutritional ecology of marine zooplankton. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 22, 1 - 97
- Ikeda, T., 1979: Respiration rates of copepod larvae and a ciliate from a tropical sea. J. Oceanogr. Soc. Japan, 35, 1 - 8

- Ikeda, T., 1985: Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.* 85, 1 - 11
- Itho, K., 1970: A consideration of feeding habits of planktonic copepods in relation to the structure of their oral parts. *Bull. Plankton Soc. Japan* 17, 1 - 10
- Jacobson, D.M. und Anderson, D.M., 1986: Thecate heterotrophic dinoflagellates: feeding behavior and mechanisms. *J. Phycol.* 22, 249 - 258
- Jones, B.H. und Halpern, D., 1981: Biological and physical aspects of a coastal upwelling event observed during March - April 1974, off northwest Africa. *Deep-Sea Res.* 28, 71 - 81
- Kerr, S.R., 1974: Theory of size distribution in ecological communities. *J. Fish. res. Board Can.* 31, 1859 - 1862
- Klekowski, R.Z. und Shushkina, E.A., 1966: Ernährung, Atmung, Wachstum und Energie - Umformung in *Macrocyclus albidus* (Jurine). *Verh. Int. Verein Limnol.* 16, 399 - 418
- Kroll, L., 1979: Untersuchungen über die Stickstoff- und Phosphor - Exkretion von Brackwassercopepoden. *Dipl. Arbeit Univ. Kiel*, 60 pp
- Landry, M.R., 1977: A review of important concepts in the trophic organization of pelagic ecosystems. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* 30, 8 - 17
- Landry, M.R. und Hasset, R.P., 1982: Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. *Mar. Biol.* 67, 283 - 288
- Lenz, J., 1981: Produktionsbiologische Bedeutung von Auftriebsvorgängen im Meer. *Naturwiss. Rundschau* 10, 405 - 413

- Lenz, J., Schneider, G., Elbrächter, M., Fritsche, P., Johannsen, H. und Weisse, T., 1985: Hydrographic, chemical and planktological data from the North West African upwelling Area obtained from February to April 1983 ("Ostatlantik - Biozirkel"). Ber. Inst. f. Meeresk. Kiel Nr. 140, 105 pp
- Lloyd, I.J., 1971: Primary production off the coast of Northwest Africa. J. cons. int. Explor. Mer., 33, 312 - 323
- Lowry, O.H., Rosebrough, N.J., Farr, A.L. und Randall, R.L., 1951: Protein measurement with the folinphenol reagent. J. Biol. Chem. 193, 265 - 275
- Madin, L.P., Cetta, C.M. und McAlister, V.L., 1981: Elemental and biochemical composition of salps (Tunicata: Thaliacea). Mar. Biol. 63, 217 - 226
- Manriquez, M. und Fraga, F., 1982: The distribution of water masses in the upwelling region off Northwest Africa in November. Rapp. P. - v. Reun. Cons. int. Explor. Mer 180, 39 - 47
- Margalef, R., 1978 a: Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. Oceanologica acta 1, 493 - 509
- Margalef, R., 1978 b: What is an upwelling ecosystem? In: Boje, R. und Tomczak, M. (eds.): Upwelling ecosystems. Springer Verlag, Berlin, 12 - 14
- Margalef, R., 1985: Primary production in upwelling areas. Energy, global ecology and resources. Int. Symp. Upw. W. Afr., Inst. Inv. Pesq. V. I., 225 - 232
- Margalef, R. und Estrada, M., 1981: On upwelling, eutrophic lakes the primitive biosphere, and biological membranes. In: Richards, E.A. (ed.): Coastal upwelling. AGU-Publications, Washington, 522 - 529

- Meyer, M. und Bölter, M., 1981: Programmblock zur Strukturanalyse von Ökosystemen. Reports Sonderforschungsbereich 95, Universität Kiel, Nr. 58, 47 pp
- Minas, H.J., Codispoti, L.A. und Dugdale, R.C., 1982: Nutrients and primary production in the upwelling region off Northwest Africa. Rapp. P. - v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 180, 148 - 183
- Mittelstaedt, E., 1976: On the currents along the Northwest African coast south of 22° north. Dt. Hydrogr. Z., 29, 97 - 117
- Mittelstaedt, E., 1982: Large - scale circulation along the coast of Northwest Africa. Rapp. P. - v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 180, 50 - 57
- Mittelstaedt, E., 1983: The upwelling area off Northwest Africa - A description of phenomena related to coastal upwelling. Prog. Oceanog. 12, 307 - 331
- Mullin, M.M., 1966: Selective feeding by calanoid copepods from the Indian Ocean. In: Barnes, H. (ed.): Some contemporary studies in marine Science. Allen & Unwin, London, 545 - 554
- Packard, T.T., 1979: Respiration and respiratory electron transport activity in plankton from the Northwest African upwelling area. J. mar. Res. 37, 711 - 742
- Packard, T.T., Harmon, D. und Boucher, J., 1974: Respiratory electron transport in plankton from upwelled waters. Tethys 6, 213 - 222
- Packard, T.T., Minas, M.J., Owens, T. und Devol, A., 1977: Deep-sea metabolism in the eastern tropical North Pacific Ocean. In: Andersen, N.R. und Zahuronec, B.J. (eds.): Ocean sound scattering prediction. Plenum Press, New York, 859 pp
- Packard, T.T., Garfield, P.C. und Codispoti, L.A., 1982: Oxygen consumption in the deep water of the Peru Current system. In:

- Suess, E. und Thiede, J. (eds.): Coastal upwelling, its sediment record. Proc. NATO Conf. Vilamoura/Algarve Portugal, Sept. 1. - 4. 1981
- Packard, T.T., Blasco, D. und Dugdale, R.C. 1984: Coastal upwelling: A synopsis of it's physical, chemical and biological characteristics. In: Haq, B.U. und Milliman, J.D. (eds.): Marine geology and oceanography of Arabian Sea and coastal Pakistan. van Nostrand Reinhold Company, New York, 339 - 350
- Paffenhöfer, G.A. und Orcutt, J.D. jr., 1986: Feeding, growth and food conversion of the marine cladoceran *Penilia avirostris*. J. Plankton Res. 8, 741 - 754
- Peters, H., 1976: The spreading of the water masses of the Banc d'Arguin in the upwelling area off Northern Mauretanie coast. "Meteor" Forsch. Ergebn. (A), 18, 78 - 100
- Peterson, W.T., Miller, C.B. und Hutchinson, A., 1979: Zonation and maintenance of copepod populations in the Oregon upwelling zone. Deep-Sea Res. 26, 467 - 494
- Platt, T. und Denman, K., 1978: The structure of pelagic marine ecosystems. Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 173, 60 - 65
- Raymont, J.E.G. und Krishnaswamy, S., 1960: Carbohydrates in some marine planktonic animals. J. mar. biol. Ass. U.K. 39, 239 - 248
- Raymont, J.E.G. und Conover, R.J., 1961: Further investigations on the carbohydrate content of marine zooplankton. Limnol. Oceanogr. 6, 154 - 164
- Raymont, J.E.G. Srinivasagam, R.T. und Raymont, J.K.B., 1969: Biochemical studies on marine zooplankton. VIII. Observations on certain deep sea zooplankton. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 54, 357 - 365

- Richert, P., 1975: Die räumliche Entwicklung des Phytoplanktons, mit besonderer Berücksichtigung der Diatomeen, im NW - Afrikanischen Auftriebsgebiet. Dissertation Univ. Kiel, 140 pp
- Rodriguez, J. und Mullin, M.M., 1986: Relation between biomass and body weight of plankton in a steady state oceanic ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 31, 361 - 370
- Ryther, J.H., 1969: Photosynthesis and fish production in the sea. The production of organic matter and its conversion to higher forms of life vary throughout the world ocean. *Science* 166, 72 - 76
- Schnack, S.B., und Elbrächter, M., 1981: On the food of calanoid copepods from the north-west African upwelling region. In: Richards, E.A. (ed.): Coastal upwelling, AGU-Publications, Washington, 433 - 439
- Schnack, S.B., 1982: Feeding habits of *Calanoides carinatus* (Kroyer) in the upwelling area off Northwest Africa. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer* 180, 303 - 306
- Schneider, G., 1985: Zur ökologischen Rolle der Ohrenqualle (*Aurelia aurita* Lam.) im Pelagial der Kieler Bucht. Dissertation Univ. Kiel, 110 pp
- Schneider, G., 1986: The significance of coelenterates in ammonia excretion and regeneration in pelagic ecosystems. ICES CM 1986/L:8
- Schneider, G. und Weisse, T., 1985: Metabolism measurements of *Aurelia aurita* planulae larvae, and calculation of maximal survival period of the free swimming stage. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* 39, 43 - 47
- Schulz, K., 1982: The vertical distribution of calanoid copepods north of Cape Blanc. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer* 180, 297 - 302

- Sheldon, R.W., Prakash, A. und Sutcliffe, W.H., 1972: The size distribution of particles in the ocean. *Limnol. Oceanogr.* 17, 327 - 340
- Seguin, G., 1970: Zooplancton d'Abidjan (Cote d'Ivoire). Cycle annuel (1963 - 1964). Etude qualitative et quantitative. *Bull. de l'J.F. A.N.* 32, 607 - 663
- Shaffer, G., 1976: A mesoscale study of coastal upwelling variability off NW Africa. "Meteor" *Forsch. Ergebn. (A)*, Nr. 17, 21 - 72
- Sieburth, J.M., Smetacek, V. und Lenz, J., 1978: Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* 23, 1256 - 1263
- Siedler, G., Peters, H., Schnack, D und Weikert, H., 1983: Forschungsschiff "Meteor", Reise Nr. 64, Ostatlantik - Biozirkel, Ostatlantik - Warmwassersphäre, Berichte der wissenschaftlichen Leiter. Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität, Kiel, 106 pp
- Smetacek, V., 1985: Die Struktur mariner pelagischer Systeme - Ansätze zu einer Synthese von physiko - chemischen und biologischen Betrachtungsweisen. *Habilitationsschrift Univ. Kiel*, 92 pp
- Smith, W.O., Barber, R.T. und Huntsman, S.A., 1977: Primary production off the coast of northwest Africa: excretion of dissolved organic matter and its heterotrophic uptake. *Deep-Sea Res.* 24, 35 - 47
- Smith, S.L., Whitley, T.E., 1977: The role of zooplankton in the regeneration in a coastal upwelling system off northwest Africa. *Deep-Sea Res.* 24, 49 - 56
- Smith, S.L., Brink, K.H., Santander, H., Cowles, T.J. und Huyer, A., 1981: The effect of advection on variations in zooplankton at a single location near Cabo Nazca, Peru. In: Richards, E.A. (ed.):

- Coastal upwelling. AGU-Publications, Washington, 400 - 410
- Smith, S.L. und Whitley, T.E., 1982: Regeneration of nutrients by zooplankton and fish of Northwest Africa. Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer 180, 206 - 208
- Sorokin, YU.I., 1981: Microheterotrophic organisms in marine ecosystems. In: Longhurst, A.R. (ed.): Analysis of marine ecosystems. Academic Press, 293 - 342
- Sverdrup, H.U., 1953: On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. J. Cons. Explor. Mer 18, 287 - 295
- Thiriot, A., 1978: Zooplankton communities in the West African upwelling area. In: Boje, R. und Tomczak, M. (eds.): Upwelling ecosystems. Springer Verlag, Berlin, 32 - 61
- UNESCO, 1966: Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monographs on oceanographic methodology I, 66 pp
- Vinogradov, M.E. und Shushkina, E.A., 1978: Some development patterns of plankton communities in the upwelling areas of the Pacific ocean. Mar. Biol. 48, 357 - 366
- Vinogradov, M.E. und Shushkina, E.A., 1984: Succession of marine epipelagic communities. Mar. Ecol. Prog. Ser. 16, 229 - 239
- Vives, F., 1974: Le zooplancton et les masses d'eau des environs du Cap Blanc. Tethys 6, 313 - 318
- Watson, S.W., 1978: Role of bacteria in an upwelling ecosystem. In: Boje, R. und Tomczak, M. (eds.): Upwelling ecosystems. Springer Verlag, Berlin, 139 - 154
- Weichert, G., 1980: Chemical changes and primary production in upwelled water of Northwest Africa. Dt. hydrogr. Z. 33, 192 - 198

- Weikert, H., 1984: Zooplankton distribution and hydrography in the Mauretanian upwelling region off northwestern Africa, with special reference to the calanoid copepods. *Meeresforsch.* 30, 155 - 171
- Weisse, T., 1985: Die Biomasse und Stoffwechselaktivität des Mikro- und Mesozooplanktons in der Ostsee. Ber. Inst. f. Meeresk. Kiel, Nr. 144, 127 pp
- Whitledge, T.E., 1978: Regeneration of nitrogen by zooplankton and fish in the Northwest Africa and Peru upwelling ecosystems. In: Boje, R. und Tomczak, M. (eds.): *Upwelling ecosystems*. Springer Verlag, Berlin, 90 - 100
- Whitledge, T.E., 1981: Nitrogen recycling and biological populations in upwelling ecosystems. In: Richards, E.A. (ed.): *Coastal upwelling*. AGU-Publications, Washington, 257 - 273
- Williams, P.J. leB., 1981: Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* 4, 1 - 28
- Williams, P.J. leB., 1984: Bacterial production in the marine food chain: the emperor's new suite of clothes? In: Fasham, M.J.R. (ed.): *Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice*. Plenum Press, New York, 271 - 299
- Wooster, W.S., Bakun, A. und McLain, D.R., 1976: The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic. *J. mar. Res.* 34, 131 - 141
- Zöllner, N. und Kirsch, K., 1962: Über die quantitative Bestimmung von Lipoiden (Mikromethode) mittels der vielen Lipoiden (allen bekannten Plasma-Lipoiden) gemeinsamen Sulfo-Phospho-Vanilin-Reaktion. *Z. ges. exp. Med.* 135, 545 - 561