

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtlichsinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Aus dem Institut für Meereskunde an der Universität Kiel

Die planktischen Sekundär- und Tertiärproduzenten im Flachwasserökosystem der Westlichen Ostsee*)

Von Peter Martens

Biologische Anstalt Helgoland, Litoralstation List/Sylt

Zusammenfassung: Von Januar 1973 bis Februar 1974 wurde von den dominierenden Zooplanktonarten der westlichen Kieler Bucht das Trockengewicht sowie ihr Gehalt an organischem Kohlenstoff, Stickstoff und Kalorien im jahreszeitlichen Verlauf untersucht.

Zwischen diesen Parametern bestand eine auf dem 0,1%-Niveau signifikante Korrelation.

Zwischen der Fruchtbarkeit der Copepoden ausgedrückt durch den Quotienten Nauplius/Copepode und dem Kohlenstoffgehalt der Copepoden bestand eine auf dem 0,1%-Niveau signifikante Korrelation. Die kurzfristigen starken Schwankungen im Kohlenstoffgehalt, Stickstoffgehalt und Trockengewicht der Copepoden werden somit durch Perioden erhöhter Eibildung erklärt.

Die Sekundär- und Tertiärproduktion wurde berechnet unter Berücksichtigung der natürlichen Sterblichkeit der Plankter und des Wegfraßes durch carnivore Arten. Bei einer Sekundärproduktion von durchschnittlich $33,8 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ ($V = 33,3$) und einer mittleren Tertiärproduktion von $5,2 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ ($V = 3,0$) betrug das Verhältnis von Primär- zu Sekundär- zu Tertiärproduktion bei einer Primärproduktion von $158 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ $100 : 21,4 : 3,3$.

The planktonic secondary and tertiary producers in a shallow water ecosystem in the Western Baltic (Summary): The dry weight, organic carbon, nitrogen and caloric content of the dominating zooplankton species of the Western Kiel Bight were analyzed from January 1973 to February 1974.

There was a highly significant correlation between these parameters. Between the fecundity of the copepods expressed as ratio nauplii / copepods and the carbon content of the copepods was a highly significant correlation. The great fluctuations within short time intervalls in organic carbon and nitrogen content are thus defined to periods of higher egg-production.

The secondary and tertiary production was calculated in regard to the natural mortality and predation by carnivorous zooplankton species. The mean secondary production was $33,8 \text{ gC m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ (Range $R = 33,3$) and the mean tertiary production $5,2 \text{ gC m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ ($R = 3,0$). With a primary production of $158 \text{ gC m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ the ratio of primary to secondary to tertiary production was $100 : 21,4 : 3,3$.

Einleitung

Im Gegensatz zur Messung der Primärproduktion, bei der mit der ^{14}C -Methode die Möglichkeit der direkten Messung einer biologischen Rate besteht, ist man bei der Erfassung der Sekundär- und Tertiärproduktion auf die Messung von Zustandsgrößen angewiesen. Es werden hier also lediglich Bestandsmengen gemessen und nicht direkt die Rate der Bestandsänderung pro Zeiteinheit.

Werden jedoch die zeitlichen Abstände der Untersuchungen des Zooplanktonbestandes hinreichend kurz im Verhältnis zur Generationszeit der untersuchten Tiere gewählt, erhält man ein gutes Bild der Schwankungen in der Bestandsdichte. Eine Zunahme des Bestandes kann je nach Art der Plankter als Teil der Sekundär- oder Tertiärproduktion gewertet werden. Voraussetzung ist hierfür, daß es sich nicht um eine Vermehrung des Bestandes durch Einstrom fremder Wasserkörper mit Planktonpopulationen anderer

*) Beitrag Nr. 157 aus dem Sonderforschungsbereich 95, Universität Kiel

Artenzusammensetzung oder Bestandsdichte handelt. Solche Wechselbeziehungen, wie sie OTTEN (1913) klar für den Fehmarnbelt nachweisen konnte, existieren in dieser scharfen Form in der Kieler Bucht lediglich bei länger anhaltenden Einstrom- oder Ausstromlagen. Kurzfristige Beeinflussungen der Hydrographie, die auch im Untersuchungszeitraum auftraten, haben nach MÜLLER (1973) keinen Einfluß auf die Entwicklung des Planktons in der Kieler Bucht.

Da nach BANSE (1957, 1959) die Verteilung der Plankter im Untersuchungsgebiet nicht durch aktive Wanderungen sondern nur durch Verdriftungen von Wasserkörpern bedingt ist, gilt auch der umgekehrte Schluß, daß die Planktonzusammensetzung in etwa die Herkunft des Wasserkörpers widerspiegelt. So deuten z. B. salzliebende Arten, wie der Copepode *Calanus finmarchicus* darauf hin, daß der betreffende Wasserkörper von Norden aus dem Kattegat in das Untersuchungsgebiet verdriftet wurde. Arten, wie die Cladocere *Bosmina sp.* deuten auf Ausstromlagen hin. Derlei Änderungen des Zooplanktonbestandes, die durch hydrographische Faktoren bedingt werden, können bei der Berechnung der Sekundär- und Tertiärproduktion nicht als Produktion gewertet werden.

Ein weiterer Gesichtspunkt, der bei der Berechnung der tierischen Produktion bedacht werden muß, ist die natürliche Sterblichkeit der Plankter, die zu einem Absinken der Organismen führt, und sie so der Erfassung bei der Bestandsaufnahme mit Planktonnetzen entzieht. Mit Hilfe von Sinkstoffallen, die das sedimentierende Seston direkt über dem Meeresboden auffangen, wurde die Sedimentationsrate der Zooplankter bestimmt und bei der Berechnung der Produktion berücksichtigt.

Ein zusätzlicher Faktor bei diesen Berechnungen ist die Rate des Wegfraßes durch carnivores Zooplankton. Durch eine Abschätzung der Menge der durch carnivores Zooplankton im Laufe des Jahres aufgenommenen Nahrung wurde dieser Teilaspekt bei der Berechnung der Gesamtproduktion berücksichtigt. Der Teil des Zooplanktons, der durch planktonfressende Stadien von Fischen weggefressen wurde, kann hier nicht berücksichtigt werden, da über das Untersuchungsgebiet keine Bestimmungen der Bestandsmengen derartiger Entwicklungsstadien vorliegen.

Zur Erfassung der Produktion ist es nötig, sämtliche an der Gesamtproduktion beteiligten Größen mit einheitlichen Parametern zu erfassen. Eine Angabe der Individuenzahl ist bei den auftretenden Größenunterschieden der Plankter sicherlich unzureichend. Auch die Bestimmung des Trocken- oder Naßgewichts ist nicht optimal, da deren Gehalt an organischen Substanzen im Laufe des Jahres und von Art zu Art variiert.

Ein gutes Maß für die Menge an organischer Substanz ist ihr Gehalt an organischem Kohlenstoff, der einen großen und sehr konstanten Anteil am Aufbau organischer Substanz hat. Zusammen mit der Bestimmung der in den einzelnen Gliedern des Nahrungsnetzes vorhandenen Energie durch die Messung des Kaloriengehaltes ergibt sich eine Aussage sowohl über die Quantität als auch die Qualität der organischen Substanz in den verschiedenen trophischen Ebenen.

Durch die Wahl dieser einheitlichen Parameter ist die Vergleichbarkeit so verschiedenartiger Größen wie Phytoplankton, Zooplankton und Detritus gegeben, und die Möglichkeit geschaffen, Stoffkreislauf und Energiefluß in einem Ökosystem zu erfassen und zu analysieren.

Material und Methode:

Im Zeitraum vom 9. 1. 1973 bis zum 18. 2. 1974 wurden vor Boknis Eck am nördlichen Ausgang der Eckernförder Bucht bei einer Wassertiefe von 20 m an insgesamt 41 Tagen Untersuchungen vorgenommen. Folgende Parameter wurden gemessen:

Wassertemperatur (alle 2 m)
Salzgehalt des Wassers (alle 2 m)
Art und Zahl des Zooplanktons
Trockengewicht der Zooplankter
Organischer Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt der Zooplankter
Kaloriengehalt der Zooplankter

Die Daten des Kohlenstoffgehalts des Sestons, der Artenzusammensetzung des Phytoplanktons sowie die Menge der jährlichen Primärproduktion wurden von den Mitarbeitern der Plankton-Arbeitsgruppe des SFB 95 zur Verfügung gestellt.

Untersuchungsmethoden:

1. Temperatur und Salzgehalt:

Messung mit einer TS-Sonde der Fa. Electronic Switchgear. Genauigkeit der Messung $\pm 0,1^{\circ}\text{C}$ und $0,1^{\text{‰}}$ Salzgehalt.

2. Art und Zahl der Zooplankter:

Vertikalfänge mit Apstein-Planktonnetzen von $100\ \mu$ und $300\ \mu$ Maschenweite. Kleinere Zooplankter wurden aus den $100\ \mu$ -Fängen gezählt. Größere Arten, oder Arten, die im $100\ \mu$ -Fang nur vereinzelt auftraten, aus den $300\ \mu$ -Fängen. Die durchfischte Wassermenge wurde berechnet aus der Öffnungsweite des Netzkonus und der beim Vertikalfang zurückgelegten Strecke. Diese Methode erscheint zulässig, da das Verhältnis von Netzöffnung zu filtrierender Netzfläche bei der verwendeten Netzsorte größer als 3 ist, und die Filtrationsleistung des Netzes bei der durchfischten Wassermenge über 85% liegt (UNESCO 1968).

3. Trockengewicht der Zooplankter:

Die unfixierten Plankter wurden nach Art getrennt auf geglühte und gewogene Whatman-GF-C Glasfaserfilter pipettiert. Die Menge der aussortierten Plankter betrug je nach Art und Größe ca. 5 bei Rippenquallen und 100 bei kleineren Copepoden, wie etwa *Oithona similis*. Die Filter wurden mit den darauf befindlichen Planktern mit ca. $2 \times 5\ \text{cm}$ Aqua dest. nachgespült (v. BRÖCKEL 1972), um das an den Planktern haftende und in den Filtern befindliche Salz zu entfernen. Danach wurden die Filter bei 60°C für 24 Stunden getrocknet und hinterher gewogen. Bei höheren Temperaturen kommt es zu Gewichtsverlusten der organischen Substanz (LOVEGROVE 1962; SOEDER und TALLING 1971). Die Wägung wurde durchgeführt mit einer Halbmikrowaage der Fa. Sartorius mit einer Standardabweichung von $\pm 0,01\ \text{mg}$.

4. Organischer Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt der Zooplankter:

Die Untersuchungen wurden ausgeführt mit einem CHN-Analyzer Modell 185 B der Fa. HEWLETT PACKARD, der eine routinemäßige Untersuchung sehr kleiner Probenmengen von ca. 0,2 bis 0,3 mg organischer Substanz erlaubt. Die Funktion des Geräts ist ausführlich erklärt bei DERGE (1966) und in einer modifizierten moderneren Form bei EBEL (1972).

Zur Untersuchung wurden die vorher zur Bestimmung des Trockengewichts verwendeten Filter benutzt. Diese wurden vor der Verbrennung mit $0,01\ \text{n}$ HCl behandelt (2–3 Tropfen pro Filter), um anorganische Kohlenstoffverbindungen zu entfernen. Nach Trocknung wurden die Filter im CHN-Analyzer verbrannt. Die Menge des in der Probe vorhandenen Kohlenstoffs und Stickstoffs wurde automatisch von einem Integrator ausgedruckt. Die Standardabweichung der Methode liegt bei $0,3\%$ (EBEL 1972).

5. Kalorischer Gehalt der Zooplankter:

Analog zu der in Punkt 3. beschriebenen Methode wurde der kalorische Gehalt der einzelnen Zooplanktonarten bestimmt. Das Material wurde mit Apstein-Netzen gewonnen, die lebenden Tiere unter dem Binokular nach Arten getrennt aussortiert und auf Millipore-Membranfilter filtriert, die vorher getrocknet und gewogen waren. Je nach Art waren ca. 100 bis 120 Individuen einer Planktonart pro Untersuchung nötig. Die Analysen wurden mit einem Phillipson-Mikrokalorimeter verbesserter Bauart nach der von v. BRÖCKEL (1972) beschriebenen Methode vorgenommen. Die Genauigkeit dieser Methode liegt bei der Verbrennung von Benzoesäure in einem Bereich von V (Variationskoeffizient) = 1,03%.

6. Menge des sedimentierten Zooplanktons:

Im Zeitraum vom 9. 1. 1973 bis zum 21. 2. 1974 waren an insgesamt 348 Tagen Sinkstofffallen (ZEITZSCHEL 1965) im Untersuchungsgebiet in einer Tiefe von 20 m ausgelegt. Mit Hilfe von Plastiktrichtern wurde das sedimentierte Seston in Glasröhrchen aufgefangen. Der Durchmesser der Trichter betrug 11,5 cm. Vom 22. 6. 1973 an wurden die Sinkstoffe in den Röhrchen durch einige Tropfen Chloroform konserviert. Der bakterielle Abbau während der Auffangzeit wurde so weitgehend ausgeschaltet und die spätere Identifizierung der enthaltenen Plankter erleichtert. Während der Aufarbeitung der Proben verflüchtigte sich das Chloroform vollkommen, auch hat es keinen meßbaren Einfluß auf untersuchte chemische Parameter (v. BRÖCKEL unveröff. Daten). Zwischen Versuchsserien mit und ohne Chloroform bestand für die Parameter Kohlenstoff und Stickstoff kein signifikanter Unterschied, so daß die Ergebnisse vor und nach dem 22. 6. 1973 vergleichbar sind. Das sedimentierte Seston wurde durch ein 300 μ -Sieb gegeben. Diese 300 μ -Fraktion wurde auf ihren Gehalt an Zooplankton untersucht. Kleinere Plankter, wie etwa Nauplien oder frühe Copepoditstadien, konnten so nicht erfaßt werden.

7. Mathematische Prüfung auf Zusammenhänge zwischen den gemessenen Parametern:

Es wurde versucht, die zu erwartenden Abhängigkeiten zwischen den untersuchten Parametern mathematisch zu beschreiben. Dies geschah durch eine Regressionsberechnung nach dem Regressionsmodell II mit Barletts-Drei-Gruppen Methode, die im Gegensatz zum Regressionsmodell I keine Normalverteilung der Parameter voraussetzt, sowie keine Kenntnisse der Fehlervarianzen der gemessenen Parameter (WEBER 1972). Zusätzlich wurde eine Bestimmung des Korrelationskoeffizienten vorgenommen, um den Grad des Zusammenhanges zu bestimmen.

Die Abhängigkeit der Parameter voneinander wurde sowohl für die einzelnen untersuchten Arten als auch für die Summe aller untersuchten Tiere berechnet.

Bei einigen der untersuchten Abhängigkeiten trat ein Sonderfall auf, wie er von GILLBRICHT (1972) beschrieben wird. Z. B. bei der Berechnung der Zusammenhänge zwischen Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt der Plankter ist es wenig sinnvoll, je nach Betrachtungsweise zwei unterschiedliche Regressionen anzunehmen, da jedoch $r \approx 1$, und die beiden sich ergebenden Geraden in diesem Fall annähernd gleich sind, wurde die von GILLBRICHT vorgeschlagene modifizierte Form der Regressionsanalyse nicht angewandt.

8. Abschätzung der Sekundär- und Tertiärproduktion:

Drei Gesichtspunkte wurden bei der Berechnung der Sekundär- und Tertiärproduktion berücksichtigt:

- a) Bestandszunahmen zwischen den Untersuchungstagen
- b) Sedimentationsrate der Zooplankter als Maß für die natürliche Sterblichkeit
- c) Menge der durch carnivores Zooplankton aufgenommenen Nahrung als Maß für die durch Wegfraß bedingte Zehrung der Population.

ad a) War der Bestand einer Zooplanktonart zwischen zwei Untersuchungstagen angewachsen, wurde dieser Bestandszuwachs als Neuproduktion organischer Substanz gewertet.

ad b) War die Menge der in den Sinkstoffen gefundenen Zooplankter größer als die im gleichen Zeitraum beobachtete Bestandsabnahme in der Wassersäule, ist die Differenz als Produktion zu werten. War eine Bestandszunahme in der Wassersäule zu beobachten und wurden trotzdem abgestorbene Plankter in den Sinkstoffen gefunden, sind diese ebenfalls der Produktion anzurechnen.

ad c) Mit Hilfe eigener Zählungen des Bestandes an carnivorem Zooplankton und Angaben aus der Literatur über die durchschnittliche Nahrungsaufnahmerate dieser Plankter (GREVE 1969; PETIPÁ et al. 1970) wurde die Menge der von den Carnivoren in einem Jahr aufgenommenen Nahrung berechnet. Dieser Wegfraß führt zu einer Bestandsverminderung der Nahrungstiere, andererseits führt auch die Sedimentation der Nahrungstiere zu einer Bestandsverminderung dieser Tiere in der Wassersäule. Es wird angenommen, daß eine Bestandsverminderung, die nicht durch Sedimentation erklärt werden kann, durch Wegfraß durch Carnivore bedingt wurde. Ist die jährliche Nahrungsaufnahmerate der Carnivoren größer als die Summe dieser letzteren Bestandsabnahmen, muß die Differenz als Produktion gewertet werden.

Es wird angenommen, daß die Nahrungszusammensetzung der Carnivoren der Zusammensetzung des Zooplanktons in der Wassersäule entspricht, daß also nicht bestimmte Arten selektiv gefressen werden. Ausnahmen bilden hier Arten, wie *Sagitta sp.* oder *Pleurobrachia pileus*, die nicht als Nahrungstiere der Carnivoren angesehen wurden. Entsprechend der Zusammensetzung des Zooplanktons aus Herbivoren und Carnivoren wurde dieser Teil der Gesamtproduktion auf Sekundär- und Tertiärproduktion aufgeteilt; bilden also z. B. die Herbivoren 90% des Zooplanktonbestandes, so sind 90% dieser Teilproduktion der Sekundärproduktion zuzurechnen.

Ergebnisse:

A.) Biochemische Zusammensetzung der Zooplankter:

Bedingt durch die verschiedenartigen Ansprüche der Zooplanktonarten an ihre Umwelt in Bezug auf Temperatur, Salzgehalt etc. ergibt sich eine Massenentwicklung der verschiedenen Arten zu verschiedenen Jahreszeiten. (Abb. 1, 3, 5, 6, 8 und 9). Während *Pseudocalanus elongatus* sein Hauptvorkommen im Frühjahr hat (Abb. 1), ist *Centropages hamatus* in der Kieler Bucht eher eine Sommerform (Abb. 5) und *Acartia sp.* entwickelt seine Hauptbestände erst im frühen Herbst (Abb. 3). Die Maxima des Vorkommens liegen jedoch alle zu Zeiten guten Nahrungsangebotes auf Grund hoher Phytoplanktonproduktion. Ein anderes Bild liefern hier die Polychaeten-Larven (Abb. 9), ihr Hauptvorkommen liegt zu Zeiten geringen Nahrungsangebotes. Bei ihnen, wie auch bei den Bivalvia-Larven dürfte als meroplanktische Larven die Steuerung der Bestandszunahmen nicht unmittelbar in der Wassersäule zu suchen sein, da die Produzenten im Gegensatz zu denen der Holoplankter zum Benthos gehören.

Bei allen untersuchten Arten treten im Kohlenstoff-, Stickstoffgehalt und Trockengewicht der Tiere kurzfristige starke Schwankungen auf, die bei den Copepodenarten

Tafel 1 (zu P. MARTENS)

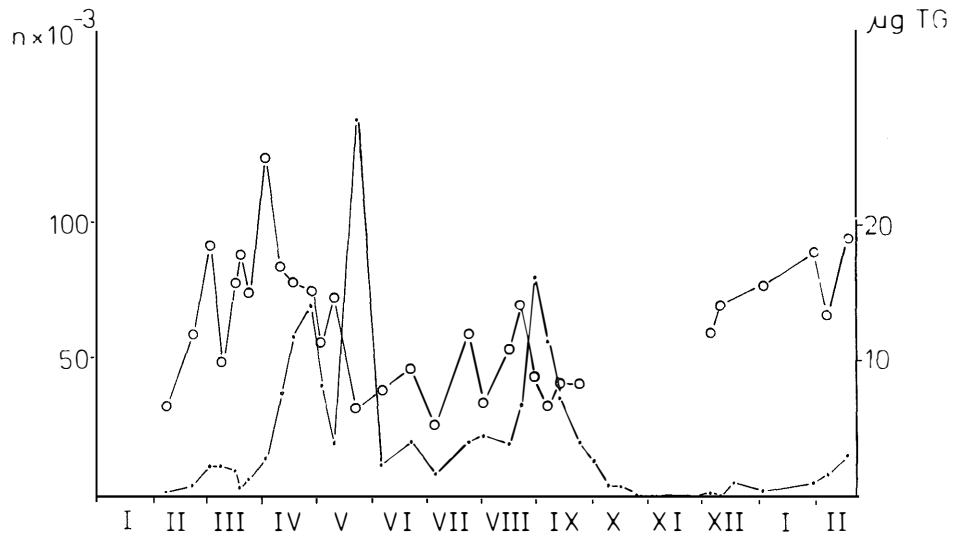


Abb. 1: Anzahl von *Pseudocalanus elongatus* unter 1 m^2 und Trockengewicht eines Tieres im jahreszeitlichen Verlauf (1973/74).

— · — · — = Anzahl
 O — O — O = Trockengewicht

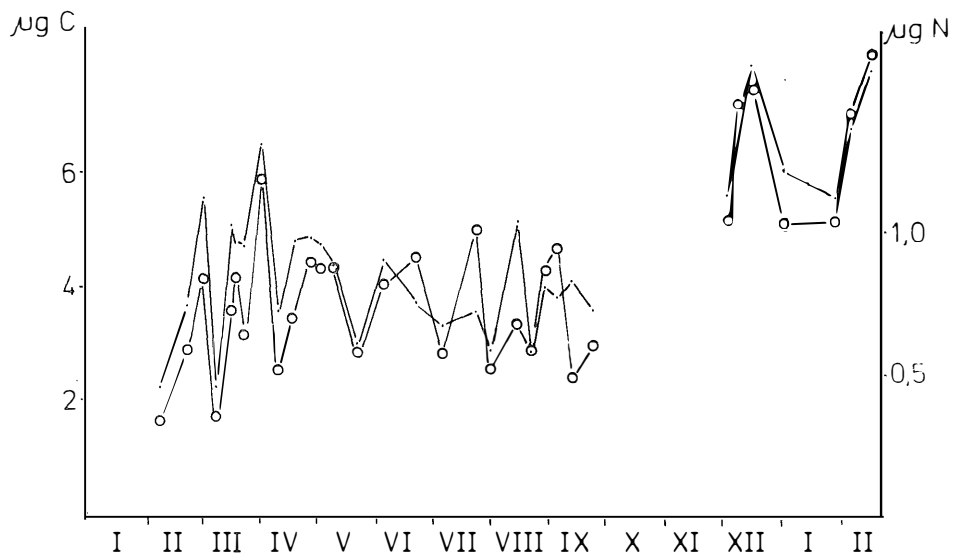


Abb. 2: Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt eines Tieres der Art *Pseudocalanus elongatus* im jahreszeitlichen Verlauf (1973/74).

— · — · — = Kohlenstoffgehalt
 O — O — O = Stickstoffgehalt

Tafel 2 (zu P. MARTENS)

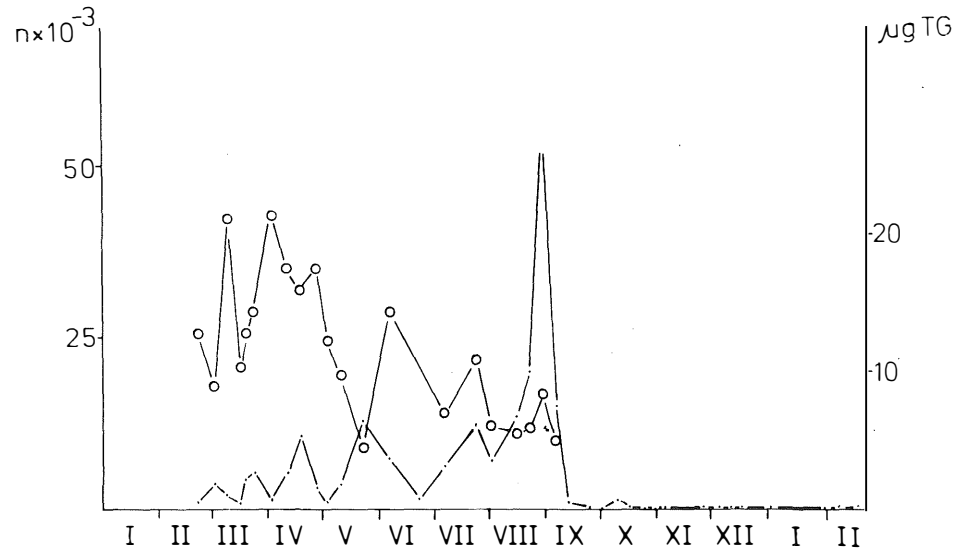


Abb. 3: Anzahl von *Acartia sp.* unter 1 m^2 und Trockengewicht eines Tieres im jahreszeitlichen Verlauf (1973/74).

— · — · — = Anzahl
 ○ — ○ — ○ = Trockengewicht

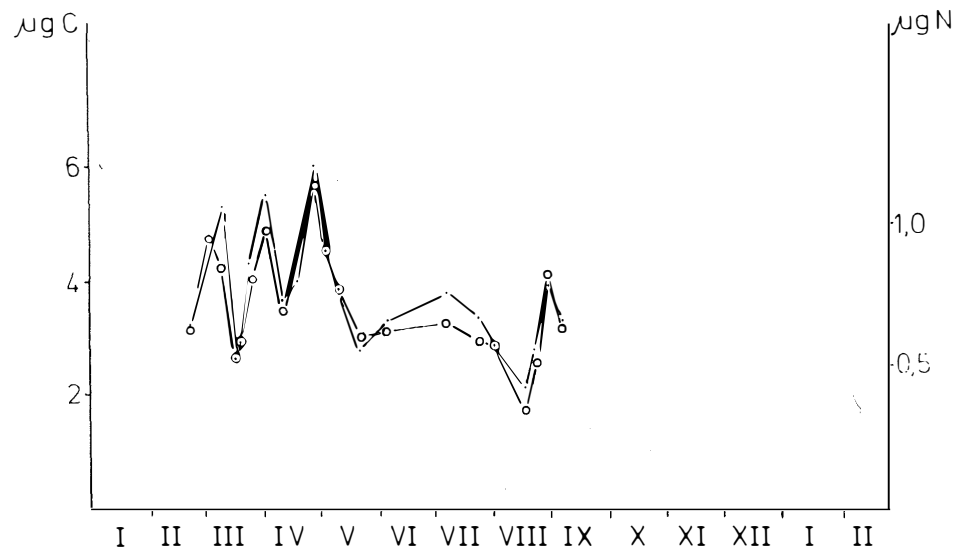


Abb. 4: Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt eines Tieres der Art *Acartia sp.* im jahreszeitlichen Verlauf (1973/74).

— · — · — = Kohlenstoffgehalt
 ○ — ○ — ○ = Stickstoffgehalt

innerhalb von zwei Wochen 100% betragen können (Abb. 2, 4 und 7). Eine Abhängigkeit dieser Schwankungen vom Nahrungsangebot konnte statistisch nicht gesichert werden. Auch bei der Annahme eines time-lag auf Grund des langsamen Einbaus der Nahrung in körpereigene Substanzen lag keine solche Abhängigkeit vor. Eine Abhängigkeit bestand hingegen zwischen dem Kohlenstoffgehalt der Copepoden und ihrer Fruchtbarkeit. Als Maß für diesen Begriff wurde der Quotient Nauplien pro Copepode gebildet, wie ihn auch OTTEN (1913) benutzt, um die Entwicklung einer Copepodenpopulation zu verfolgen.

Es bestand eine auf dem 0,1%-Niveau signifikante Korrelation: $\text{Nauplien/Copepode} = 3,18 + 1,95 \times (\text{org. C/Copepode} - 3,67)$ Korrelationskoeffizient $r = 0,860$, $n = 31$

Da das Auftreten der Nauplien nur ca. 1–2 Tage nach der Eiablage erfolgt (MARSHALL und ORR 1953), kann festgestellt werden, daß die kurzfristigen Schwankungen im Kohlenstoffgehalt der Copepoden bedingt werden durch Perioden erhöhter Eiablage.

Die Abhängigkeit, die zwischen den gemessenen biochemischen Parametern bestand, wurden mathematisch formuliert und abgesichert (Tabelle 1).

Sämtliche Korrelationen sind auf dem 0,1%-Niveau signifikant. Bei den Copepoden besteht zwischen den untersuchten Parametern eine lineare Abhängigkeit, nicht jedoch bei den Sagitten und dem Gesamt-Zooplankton, wo auch Analysen größerer Zooplanktonformen, wie *Sarsia sp.* und *Pleurobrachia pileus* enthalten sind. Eine Zunahme der organischen Substanz erfolgt also bei den relativ großen Tieren nicht im gleichen Maße, wie die Zunahme des Gewichts. Die Beziehungen zwischen dem Kohlenstoffgehalt und dem kalorischen Gehalt des Gesamtzooplanktons hingegen sind linear. Eine Zunahme der organischen Substanz ist also direkt mit der Zunahme des Kaloriengehalts verbunden.

B.) Abschätzung der Sekundär- und Tertiärproduktion:

Aus den Bestandsunterschieden zwischen den einzelnen Untersuchungstagen und dem jeweils bestimmten Gehalt der einzelnen Arten an organischem Kohlenstoff wurde für jede der untersuchten Arten der durch Bestandsvergrößerung bedingte Anteil an der Gesamtproduktion berechnet. Eine Aufsummierung ergab für die Sekundärproduktion einen Anteil von $8,91 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ und für die Tertiärproduktion einen Anteil von $1,76 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$. Als Kohlenstoffgehalt für den Copelaten *Oikopleura dioica* wurde der durchschnittliche Kohlenstoffgehalt von *Sagitta sp.* angenommen, da die beiden Tierarten in ihrer durchschnittlichen Größe gut übereinstimmen.

Der durch Bestimmung der Sedimentationsrate berechnete Anteil an der Gesamtproduktion betrug für die Sekundärproduktion $2,22 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ und für die Tertiärproduktion $1,37 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$.

Pleurobrachia pileus, *Sarsia sp.* und *Rathkea octopunctata* wurden in den Sinkstoffen nicht gefunden. Es liegt jedoch die Vermutung nahe, daß es sich hier um einen methodischen Fehler handelt. Diese Tiere sind durch ihren stark wasserhaltigen Körperaufbau sehr empfindlich und im Laufe der Probenaufarbeitung sicherlich bis zur Unkenntlichkeit zerstört.

Um die unter Punkt c) genannte Teilproduktion zu berechnen, wurde für die carnivoren Zooplanktonarten die Menge der jährlich aufgenommenen Nahrung berechnet. Fol-

Tabelle 1

Die gegenseitige Abhängigkeit von biochemischen Komponenten in verschiedenen Zooplanktonarten

A.) Kohlenstoffgehalt (C) vom Trockengewicht (TG)
 B.) Stickstoffgehalt (N) vom Trockengewicht (TG)
 C.) Stickstoffgehalt (N) vom Kohlenstoffgehalt (C)
 D.) Kaloriengehalt (cal) vom Kohlenstoffgehalt (C)
 r = Korrelationskoeffizient n = Anzahl der untersuchten Tiere
 L_u und L_o = 95%-Konfidenzgrenzen der Regressionskoeffizienten

Art	Formel der Regressionsgeraden	r	n	L _u	L _o
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	A.) C = 4,519 + 0,187 (TG — 12,503)	0,966	31	0,089	0,280
	B.) N = 0,815 + 0,027 (TG — 12,503)	0,939	31	0,001	0,051
	C.) N = 0,836 + 0,182 (C — 4,624)	0,987	32	0,138	0,220
	D.) cal = 0,0533 + 0,0067 (C — 4,5267)	0,939	21	0,0002	0,0145
<i>Acartia sp.</i>	A.) C = 3,688 + 0,134 (TG — 11,635)	0,936	20	0,062	0,119
	B.) N = 0,700 + 0,200 (TG — 11,277)	0,944	20	0,004	0,035
	C.) N = 0,688 + 0,174 (C — 3,625)	0,972	19	0,038	0,234
<i>Centropages hamatus</i>	A.) C = 4,517 + 0,145 (TG — 13,316)	0,959	25	0,075	0,212
	B.) N = 1,018 + 0,038 (TG — 13,454)	0,960	24	0,020	0,056
	C.) N = 1,027 + 0,235 (C — 4,644)	0,992	25	0,191	0,295
<i>Temora longicornis</i>	A.) C = 5,203 + 0,158 (TG — 17,939)	0,975	17	0,056	0,234
	B.) N = 1,048 + 0,028 (TG — 17,939)	0,962	17	0,006	0,048
	C.) N = 1,047 + 0,180 (C — 5,203)	0,994	17	0,145	0,220
<i>Oithona similis</i>	A.) C = 2,064 + 0,170 (TG — 7,276)	0,958	30	0,111	0,238
	B.) N = 0,308 + 0,024 (TG — 7,276)	0,949	30	0,013	0,036
	C.) N = 0,304 + 0,150 (C — 2,405)	0,982	31	0,111	0,192
Summe aller Copepoden	A.) C = 3,646 + 0,141 (TG — 11,224)	0,965	30	0,089	0,191
	B.) N = 0,686 + 0,029 (TG — 11,224)	0,959	30	0,016	0,042
	C.) N = 0,690 + 0,221 (C — 3,672)	0,995	31	0,189	0,258
	D.) cal = 0,050 + 0,008 (C — 4,200)	0,948	42	0,003	0,013
<i>Sagitta sp.</i>	A.) logC = 1,084 + 0,607 (logTG — 1,584)	0,996	17	0,385	0,741
	B.) logN = 0,305 + 0,587 (logTG — 1,584)	0,866	17	0,252	0,836
	C.) logN = 0,305 + 0,929 (log C — 1,084)	0,888	17	0,717	1,075
Gesamt-Zooplankton	A.) logC = 0,752 + 0,792 (logTG — 1,272)	0,983	186	0,750	0,838
	C.) logN = 0,041 + 1,110 (logC — 0,775)	0,584	202	1,085	1,134
	D.) cal = 0,496 + 0,020 (C — 26,645)	0,783	67	0,014	0,026

gende täglichen Nahrungsaufnahmeraten in % vom Trockengewicht wurden bei der Berechnung zugrundegelegt:

<i>Temora longicornis</i>	45%
<i>Oithona similis</i>	118% (PETIPA et al. 1970)
<i>Sagitta sp.</i>	65% (PETIPA et al. 1970)
<i>Pleurobrachia pileus</i>	20% (GREVE 1969)
<i>Sarsia sp.</i>	20%
<i>Rathkea octopunctata</i>	20%
<i>Podon sp.</i>	45%
<i>Evadne sp.</i>	45%

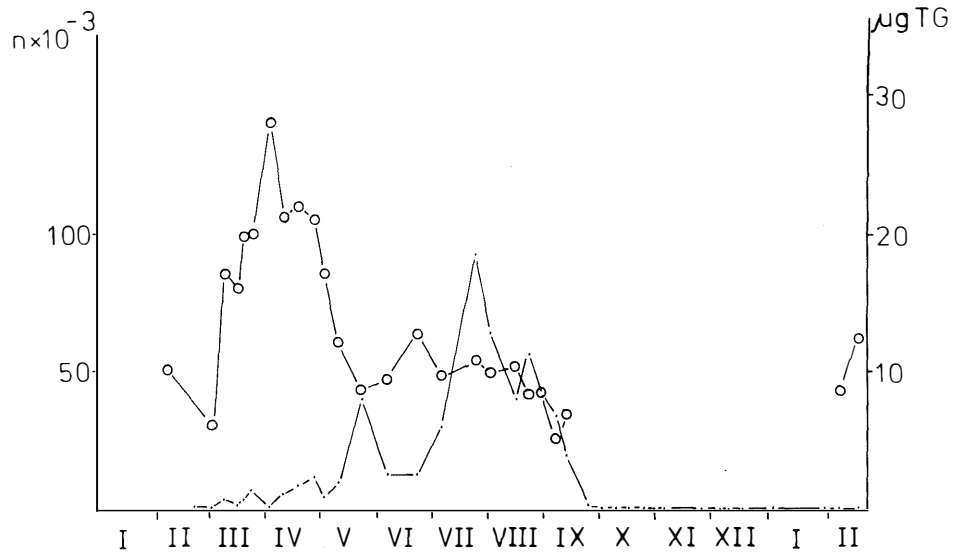


Abb. 5: Anzahl von *Centropages hamatus* unter 1 m² und Trockengewicht eines Tieres im jahreszeitlichen Verlauf (1973/74).

— · — · — = Anzahl
 ○ — ○ — ○ = Trockengewicht

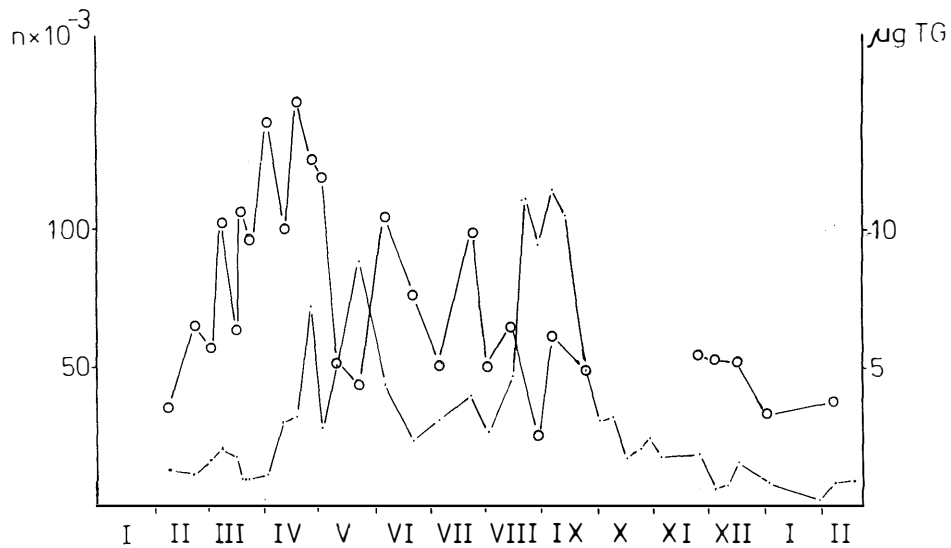


Abb. 6: Anzahl von *Oithona similis* unter 1 m² und Trockengewicht eines Tieres im jahreszeitlichen Verlauf (1973/74).

— · — · — = Anzahl
 ○ — ○ — ○ = Trockengewicht

Tafel 4 (zu P. MARTENS)

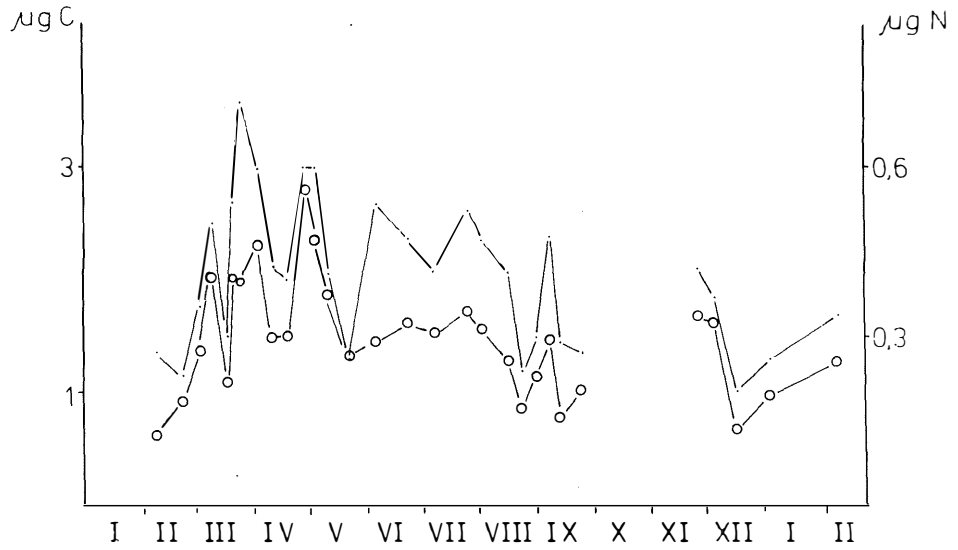


Abb. 7: Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt eines Tieres der Art *Oithona similis* im jahreszeitlichen Verlauf (1973/74).

— · — · — = Kohlenstoffgehalt
 ○ — ○ — ○ = Stickstoffgehalt

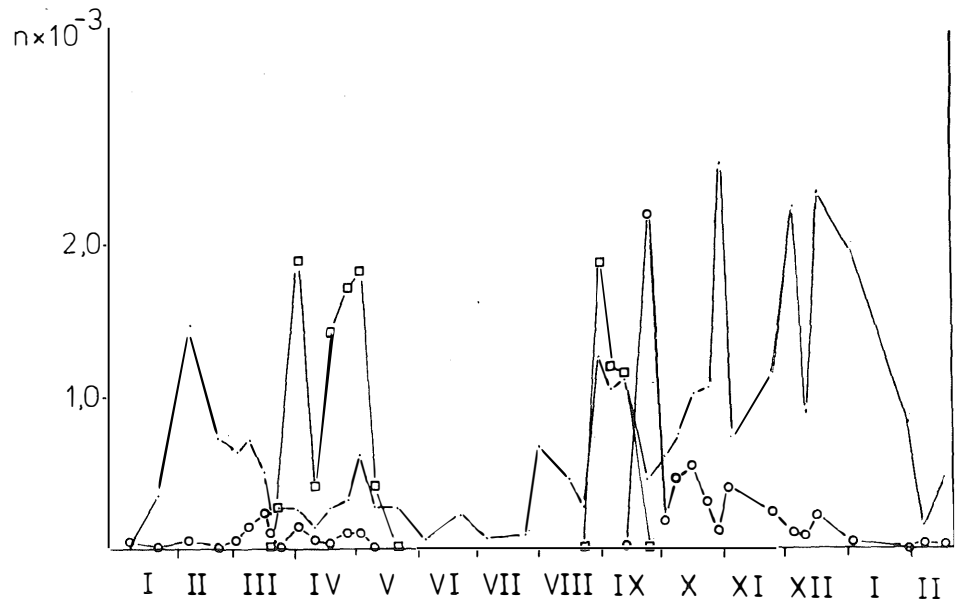


Abb. 8: Anzahl von *Sagitta sp.*, *Pleurobrachia pileus* und *Rathkea oktopunctata* unter 1 m² im jahreszeitlichen Verlauf (1973/74).

— · — · — = *Sagitta sp.*
 ○ — ○ — ○ = *Pleurobrachia p.*
 — □ — □ — = *Rathkea o.*

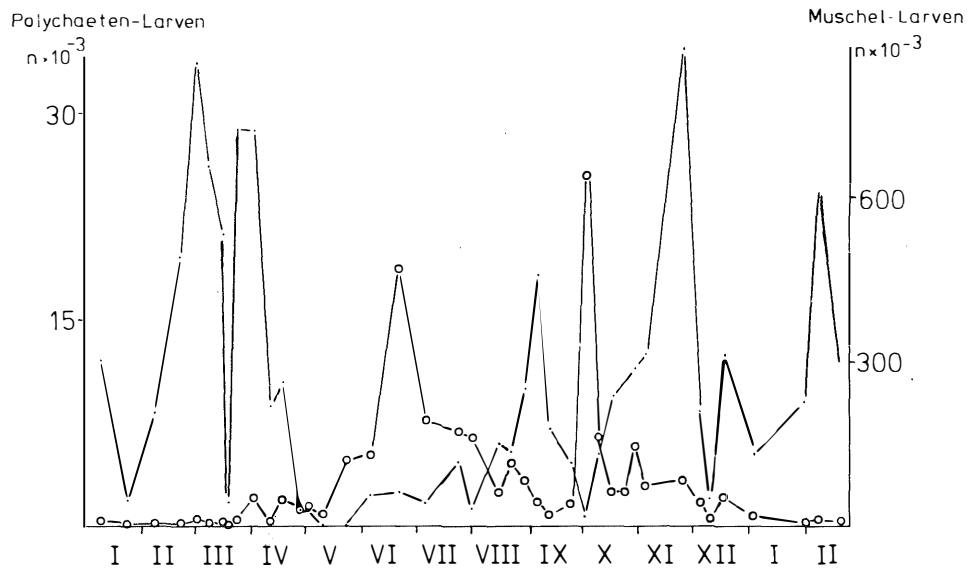


Abb. 9: Anzahl der Polychaeten- und Muschel-Larven unter 1 m² im jahreszeitlichen Verlauf (1973/74).

— · — · — = Polychaeten-Larven
 ○ — ○ — ○ = Muschel-Larven

Für *Temora longicornis*, *Evadne sp.* und *Podon sp.* wurde der gleiche Wert angenommen, wie er von PETIPA et al. (1970) für *Paracalanus parvus* bestimmt wurde. Für *Sarsia sp.* und *Rathkea octopunctata* wurde der gleiche Wert wie für *Pleurobrachia pileus* angenommen.

Legt man als durchschnittlichen Kohlenstoffgehalt der Nahrungstiere den hier für Copepoden bestimmten Wert von 31,6% zugrunde, ergibt sich die jährlich aufgenommene Nahrung wie folgt:

<i>Temora longicornis</i>	1,18	gC m ⁻² Jahr ⁻¹
<i>Oithona similis</i>	34,63	,,
<i>Podon sp.</i>	1,41	,,
<i>Evadne sp.</i>	1,42	,,
<i>Sagitta sp.</i>	2,87	,,
<i>Pleurobrachia pileus</i>	7,46	,,
<i>Sarsia sp.</i>	0,63	,,
<i>Rathkea octopunctata</i>	0,08	,,

Die Menge der jährlich vom carnivoren Zooplankton aufgenommenen Nahrung beträgt 49,68 gC m⁻². Voraussetzung ist hier, daß sich die aufgeführten Arten rein carnivor ernähren. Diese Voraussetzung ist jedoch sicherlich nicht erfüllt. MARSHALL & ORR (1955) weisen darauf hin, daß die Ausbildung der Mundwerkzeuge bei *Oithona similis* auf einen carnivoren Ernährungstypus hindeutet. Auch SCHNACK (1975) reiht *Oithona similis* auf Grund des Edge Index von 1090 in die Carnivoren ein, während sie *Temora longicornis* zu den Omnivoren zählt. Dies besagt jedoch nicht, daß sich die Tiere ausschließlich von tierischer Nahrung ernähren, so konnten HARGRAVE und GEEN (1970) *Oithona similis* auch ganz ohne tierische Nahrung in Kulturversuchen halten. Die berechnete Menge der aufgenommenen tierischen Nahrung stellt also einen Extremwert dar. Legt man bei der Berechnung zugrunde, daß die beiden aufgeführten Copepodenarten sich rein pflanzlich ernähren, verringert sich die Menge der aufgenommenen tierischen Nahrung auf 13,87 gC m⁻² Jahr⁻¹. Der tatsächliche Wert dürfte bei einer omnivoren Ernährungsweise zwischen diesen beiden Extremen liegen.

Es wird angenommen, daß die Zusammensetzung der tierischen Nahrung der Zusammensetzung des Zooplanktons in der Wassersäule entspricht. Ferner wurde angenommen, daß die Arten *Sagitta sp.*, *Pleurobrachia pileus*, *Sarsia sp.* und *Rathkea octopunctata* nicht zu den Nahrungstieren der Carnivoren zählen. Der Anteil der Herbivoren an der Nahrung der Carnivoren beträgt in diesem Fall 91,7%. Dies entspricht je nach Annahme der Ernährungsweise der beiden genannten Copepodenarten zwischen 45,57 gC m⁻² Jahr⁻¹ und 12,72 gC m⁻² Jahr⁻¹.

Der Anteil der carnivoren Arten an der Ernährung der Carnivoren beträgt entsprechend 4,12 gC m⁻² Jahr⁻¹ bzw. 1,15 gC m⁻² Jahr⁻¹.

Die Summe der Bestandsabnahmen der Nahrungstiere in der Wassersäule, die nicht sedimentierten, also als Nahrung zur Verfügung standen, betrug 6,81 gC m⁻² Jahr⁻¹. Verringert man die berechnete jährlich aufgenommene Nahrung um den jeweiligen prozentualen Anteil hiervon, ergibt sich eine Teil-Sekundärproduktion von 39,33 gC m⁻² Jahr⁻¹ bzw. 6,03 gC m⁻² Jahr⁻² je nach pflanzlicher oder tierischer Ernährungsweise der Copepoden. Die Teil-Tertiärproduktion beträgt entsprechend zwischen 3,55 gC m⁻² Jahr⁻¹ und 0,58 gC m⁻² Jahr⁻¹.

Berechnung der Gesamt-Sekundär- und Tertiärproduktion: ($\text{gC m}^{-2} \text{Jahr}^{-1}$)

Berechnungsgrundlage	Sekundär- produktion	Tertiär- produktion
Bestandszunahmen zwischen den Untersuchungstagen	8,91	1,76
Natürliche Sterblichkeit (Sedimentationsrate)	2,22	1,37
Wegfraß abzüglich Bestandsabnahme	39,33 bzw. 6,03	3,55 bzw. 0,58

Die Gesamtsekundärproduktion liegt somit in einem Bereich von $50,46 \text{ gC m}^{-2} \text{Jahr}^{-1}$ und $17,16 \text{ gC m}^{-2} \text{Jahr}^{-1}$ bei einem Mittelwert von $33,81 \text{ gC m}^{-2} \text{Jahr}^{-1}$.

Die Gesamttertiärproduktion bewegt sich entsprechend zwischen $6,68 \text{ gC m}^{-2} \text{Jahr}^{-1}$ und $3,71 \text{ gC m}^{-2} \text{Jahr}^{-1}$ mit einem Mittelwert von $5,20 \text{ gC m}^{-2} \text{Jahr}^{-1}$.

Die Menge des primär erzeugten organischen Kohlenstoffs betrug im Untersuchungsgebiet $158 \text{ gC m}^{-2} \text{Jahr}^{-1}$ (v. BODUNGEN 1975). Somit ergibt sich ein Verhältnis von Primär- zu Sekundär- zu Tertiärproduktion zwischen $100 : 31,9 : 4,2$ und $100 : 10,9 : 2,4$.

Die Ausbeute bei der Weitergabe der organischen Substanz von der ersten zur zweiten trophischen Ebene, oder, wie RYTHER (1969) es nennt, die ecological efficiency, im Folgenden kurz „E“ genannt, die sich aus dem Verhältnis der Produktionen in den zu vergleichenden trophischen Ebenen ergibt, würde bei einer rein tierischen Ernährungsweise der Copepodenarten *Oithona similis* und *Temora longicornis* 31,9% betragen, bzw. 10,9% bei pflanzlicher Ernährung. Zwischen der zweiten und dritten trophischen Ebene würde „E“ entsprechend 13,2% bzw. 22,0% betragen.

„E“ ist nach RYTHER abhängig von der Anzahl der trophischen Ebenen in einem Ökosystem. Ozeanische Gebiete mit einer Nahrungskette von durchschnittlich 5 trophischen Ebenen haben ein niedriges „E“ von ca. 10%. In Küstengewässern kann dieser Wert auf 15% ansteigen und im Auftriebsgewässern 20% betragen. PARSONS & TAKAHASHI (1973) geben für die Beziehungen zwischen der ersten und zweiten Trophieebene ein „E“ von mindestens 20% an, zwischen den nächsthöheren Ebenen beträgt dieser Wert 10% bis 15%.

Eine rein tierische Ernährungsweise der genannten Copepodenarten erscheint daher ausgeschlossen, da die ecological efficiency in diesem Fall mit 31,9% eindeutig zu hoch liegen würde.

Diskussion:

Die Bestimmung der Sekundär- und Tertiärproduktion nach der hier aufgezeigten Methode setzt voraus, daß es sich bei einer Bestandszunahme des Zooplanktons wirklich um eine Vergrößerung einer Population durch Vermehrung handelt, und das zum anderen die in den Sinkstoffallen gefundenen Zooplankter auch aus dem Untersuchungsgebiet stammen und nicht mit vorbeidriftenden Wasserkörpern eingeschleppt wurden.

Über die Beeinflussbarkeit der Planktonzusammensetzung der westlichen Kieler Bucht durch hydrographische Faktoren schreibt MÜLLER (1973): „Der wechselhafte hydro-

graphische Charakter der Kieler Bucht beeinflusst die Verbreitung der Organismen entscheidend.“ „Das Plankton der Kieler Bucht besteht aus endemischen und fremden Arten. Der Anteil der fremden Arten wird von der jeweiligen hydrographischen Situation bestimmt.“ BANSE (1957) berichtet, daß die Copepoden im Untersuchungsgebiet bei schon nur schwach thermohalin geschichtetem Wasser keine Wanderungen mehr ausführen. BANSE (1959) schreibt, daß die Verteilung bestimmter Arten in bestimmten Wasserkörpern nicht durch aktive Wanderungen bedingt ist, sondern die Verdriftung von Wasserkörpern den Planktongehalt eines Untersuchungsgebietes bestimmt. Es ist also sicherlich zulässig, von der Zusammensetzung des Planktons auf die jeweilige hydrographische Situation zu schließen. Im Untersuchungszeitraum war lediglich zu einem Zeitpunkt (Dezember 1973) ein erhöhter Anteil gebietsfremder Planktonarten (*Calanus finmarchicus*) festzustellen, der eindeutig auf starke hydrographische Einflüsse auf die Planktonzusammensetzung schließen läßt. Dies wurde bei der Produktionsberechnung berücksichtigt. Auch MÜLLER (1973) stellt fest, daß die endemische Planktonpopulation der Kieler Bucht lediglich durch starke anhaltende Ausstrom- oder Einstromlagen beeinflusst wurde.

Die Sterblichkeitsrate der Zooplankter wurde aus ihrer Sedimentationsrate bestimmt. Ein grundsätzliches Problem bei der Bestimmung solcher Raten ist die Frage, ob die verwendete Sammeleinrichtung das sedimentierende Seston wirklich quantitativ erfaßt hat. Versuche von v. BRÖCKEL (unveröff. Daten) zeigen, daß die Menge der erfaßten Sinkstoffe in hohem Maße von der Art und Größe der Sinkstoffallen abhängt. Wirbelbildungen am Auffangtrichter, bedingt durch laterale Strömungen, können bereits abgesunkenes Material wieder aus der Falle herauspülen oder sedimentierendes Seston entweder am Eindringen in den Sammeltrichter hindern oder durch eine Art „Windschatteneffekt“ zu einer überhöhten Sedimentationsrate führen. Versuche von ZETZSCHEL (1965) mit dem gleichen Fallentyp zeigten jedoch, daß mit diesem Gerät im Untersuchungsgebiet Ergebnisse erzielt werden, die eng mit der tatsächlichen Sedimentationsrate von 1 mm Jahr^{-1} übereinstimmen.

Die hier berechnete Sekundärproduktion betrug im Mittel $33,8 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ bei einer Variationsbreite von $V = 33,3 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$. Dies entspricht einer „ecological efficiency“ von 21,4% ($V = 21,0\%$). Vergleicht man diesen Wert mit dem, den CUSHING (1973) für den Indischen Ozean bestimmte, erscheint er recht hoch. CUSHING fand bei einer vergleichbaren Primärproduktion von 50 bis 75 gC m^{-2} in einem halben Jahr ein „E“ von 7% bis 12%. Die Arbeiten von RYRHER (1969) und PARSONS und TAKAHASHI (1973) machen jedoch deutlich, daß ein solcher Vergleich direkt nicht zulässig ist. CUSHINGS Untersuchungen behandeln ein Gebiet des offenen Ozeans, in dem auf Grund der geringen Größe seiner Primärproduzenten und der Vielzahl der trophischen Ebenen in diesem Ökosystem „E“ weit geringer ist, als in dem untersuchten flachen Küstengewässer. Für ein solches Ökosystem fordern PARSONS und TAKAHASHI (1973) ein „E“ von mindestens 20% zwischen der ersten und zweiten trophischen Ebene, eine Forderung, die im Rahmen dieser Untersuchungen gefundenen Ergebnisse durchaus entsprechen.

Würden bei diesen Untersuchungen die Einflüsse der planktonfressenden Stadien der Fische mit berücksichtigt, würde sich „E“ sicherlich noch erhöhen. Es wird jedoch angenommen, daß der hier gemachte Fehler nicht allzu groß ist, da für diese Carnivoren z. B. die Art *Sagitta sp.* durchaus als Nahrungstier in Betracht kommen kann. Da diese Art hier als Nahrungstier ausgeklammert wurde, steht den zooplanktonfressenden Fischen noch ein recht großes Nahrungspotential zur Verfügung, so daß sich „E“ nicht bedeutend erhöhen würde. Über die genaue Höhe des Fehlers kann jedoch auf Grund fehlender Untersuchungen keine Angabe gemacht werden.

Literaturverzeichnis

- BANSE, K. (1957): Über das Verhalten von Copepoden im geschichteten Wasser der Kieler Bucht. Verh. Dt. Zool. Ges. Hamburg **20**, 435—444.
- BANSE, K. (1959): Die Vertikalverteilung planktischer Copepoden in der Kieler Bucht. Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforschung N. F. **15**, 357—390.
- v. BODUNGEN, B. (1975): Der Jahresgang der Nährsalze und der Primärproduktion des Planktons in der Kieler Bucht unter Berücksichtigung der Hydrographie. Dissertation Universität Kiel, 116 S.
- v. BRÖCKEL, K. (1973): Eine Methode zur Bestimmung des Kaloriengehaltes von Seston. Kieler Meeresforsch. **29**, 34—49.
- CUSHING, D. H. (1973): Production in the Indian Ocean and the transfer from the primary to the secondary level, 475—486. In: ZEITZSCHEL, B. (Ed.): The Biology of the Indian Ocean. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- DERGE, K. (1966): Mikroanalyse auf C, H und N. Chemikerzeitung — chem. Appar **90**, 283—293.
- EBEL, S. (1972): Über ein automatisiertes, rechengesteuertes System in der Mikroelementaranalyse zur simultanen CHN-Bestimmung. Zeitschr. anal. Chem. **262**, 349—352.
- GILLBRICHT, M. (1974): Ein Problem bei der Berechnung von Regressionsgerade. Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch. **23**, 120—129.
- GREVE, W. (1969): Zur Ökologie der Ctenophore *Pleurobrachia pileus* FABR. Dissertation Universität Kiel, 100 S.
- HARGRAVE, B. T. and G. H. GEEN (1970): Effects of copepod grazing on two natural phytoplankton populations. J. Fish. Res. Bd. Can. **23**, 1395—1403.
- LOVEGROVE, T. (1962): The effect of various factors on dry weight values. Rapp. Proc. Verb. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer **153**, 86—91.
- MARSHALL, S. M. and A. P. ORR (1955): On the biology of *Calanus finmarchicus* VII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V Calanus. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. **34**, 495—529.
- MÜLLER, A. (1973): Der Jahresgang des Zooplanktons in der Kieler Bucht I. Das Verdrängungsvolumen. Kieler Meeresforsch. **29**, 23—33.
- OTTEN, P. (1913): Quantitative Untersuchungen über die Copepoden des Fehmarnbelts und ihrer Entwicklungsstadien. Kieler Wiss. Meeresuntersuch. **15**, 249—304.
- PARSONS, T. and M. TAKAHASHI (1973): Biological Oceanographic Processes. Pergamon Press, Oxford, New York, Toronto, Sidney, Braunschweig, 186 pp.
- PETIPA, T. S., E. V. PAVLOVA, and G. N. MIRONOV (1970): The food web structure, utilization and transport of energy by trophic levels in the planktonic communities, 142—167. In: STEELE, J. H. (Ed.): Marine Food Chains. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- PHILLIPSON, J. (1964): A miniature bomb calorimeter for small biological samples. Oikos **15**, 130—139.
- RYTHER, J. H. (1969): Photosynthesis and Fish Production in the Sea. Science **166** (3901), 72—76.

- SCHNACK, S. (1975): Untersuchungen zur Nahrungsbiologie der Copepoden (Crustacea) in der Kieler Bucht. Dissertation Universität Kiel, 141 S.
- SOEDER, C. J. and J. F. TALLING (1969): Dry weight and ash content, 19—20. In: VOLLENWEIDER, R. A. (Ed.): A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. IBP Handbook No. 12, Blackwell's Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.
- UNESCO (1968): Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology 2. UNESCO, Paris: 174 pp.
- WEBER, E. (1972): Grundriß der biologischen Statistik. G. Fischer Verlag, Stuttgart, 7. Auflage: 706 S.
- ZEITSCHEL, B. (1965): Zur Sedimentation von Seston, eine produktionsbiologische Untersuchung von Sinkstoffen und Sedimenten der westlichen und mittleren Ostsee. Kieler Meeresforsch. 21, 55—80.