

# 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 Urheberrechtinhabers. 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.

## Ein Modell zur Darstellung des pelagischen Stoffkreislaufes in einem marinen Flachwasserökosystem der Westlichen Ostsee\*)

VON BERNHARD PROBST

**Zusammenfassung:** Zur Simulation des Energieflusses im pelagischen Kreislauf des Flachwasserökosystems bei Boknis Eck wurde ein Differentialgleichungssystem erstellt, mit dem die Parameter Phosphat, Silikat, Diatomeen, sonstiges Phytoplankton, herbivores Zooplankton, carnivores Zooplankton, Fische und Sediment im zeitlichen Verlauf dargestellt werden konnten. Silikat, Phosphat und Sediment wurden als Kohlenstoffäquivalente betrachtet. Im Modell sind Silikat und Phosphat bei den Diatomeen limitierend und für das sonstige Phytoplankton nur Phosphat. Das System enthält 13 Raten, die entweder aus Messungen der Planktongruppe im SFB 95 an der Universität Kiel in den Jahren 1972/73, aus Literaturdaten oder durch „curve fitting“ ermittelt wurden. U.a. wurde die Sterberate der Diatomeen und der sonstigen Phytoplankter in Beziehung zur Phosphatkonzentration in der Wassersäule gebracht. Die Geschwindigkeit des Recyclings der Kohlenstoffäquivalente Silikat und Phosphat aus dem Sediment hängt von der Konzentrationsdifferenz der jeweiligen Nährstoffe zwischen Sediment und Wassersäule ab.

**A model to simulate the cycling of pelagic material in a marine shallow water ecosystem within the Western Baltic (Summary):** A differential equation system has been developed to simulate the energy flow in the pelagic cycling in a shallow water system near Boknis Eck, involving the parameters: phosphate, silicate, diatoms, other phytoplankton, herbivorous zooplankton, carnivorous zooplankton, fish and sediment. Silicate and phosphate have been converted to carbon equivalents. These nutrients are limiting for the diatoms in the model whereas only phosphate is limiting for other phytoplankters. The system utilises 13 rates derived either from measurements carried out by the plankton group of the SFB 95 of Kiel university during 1972/73, from literature or by curve fitting. The mortality rate of diatoms and other phytoplankton, for example, has been related to the concentration of phosphate in the water column. The velocity of recycling of the carbon equivalents of silicate and phosphate from the sediment depends on the difference in concentration of these nutrients in the sediment and the water column.

### Einleitung

Die Skala der Forderungen, die Ökosystemmodelle erfüllen sollen, reicht von der reinen Abstrahierung des biologischen Systems bis zur genauen zeitlichen Voraussage des Verlaufes eines biologischen Parameters, d. h. man betrachtet die erwartete Entwicklung des Parameterverlaufes als Funktion sämtlicher bisher beobachteter Werte. Die große Schwierigkeit hierbei besteht in dem Versuch, Vorgänge in einem sehr komplexen System mit einem im Verhältnis dazu sehr einfachen System zu simulieren. Fest steht, daß die Differenz zwischen den komplexen Systemen in der Natur und dem System, das der Simulation zu Grunde liegt, proportional zur Entwicklung des Modellbaues und der Erweiterung der Kenntnisse vom marinen Ökosystem kleiner wird, und daß zu einem bestimmten Zeitpunkt eine Schwelle erreicht wird, an der der Modellbau vom alleinigen Beschreiben gewonnener Erkenntnisse zur Hilfe bei der Voraussage von biologischen Ereignissen übergeht.

\*) Beitrag Nr. 160 aus dem Sonderforschungsbereich 95, Universität Kiel

Tafel 1 (zu PROBST)

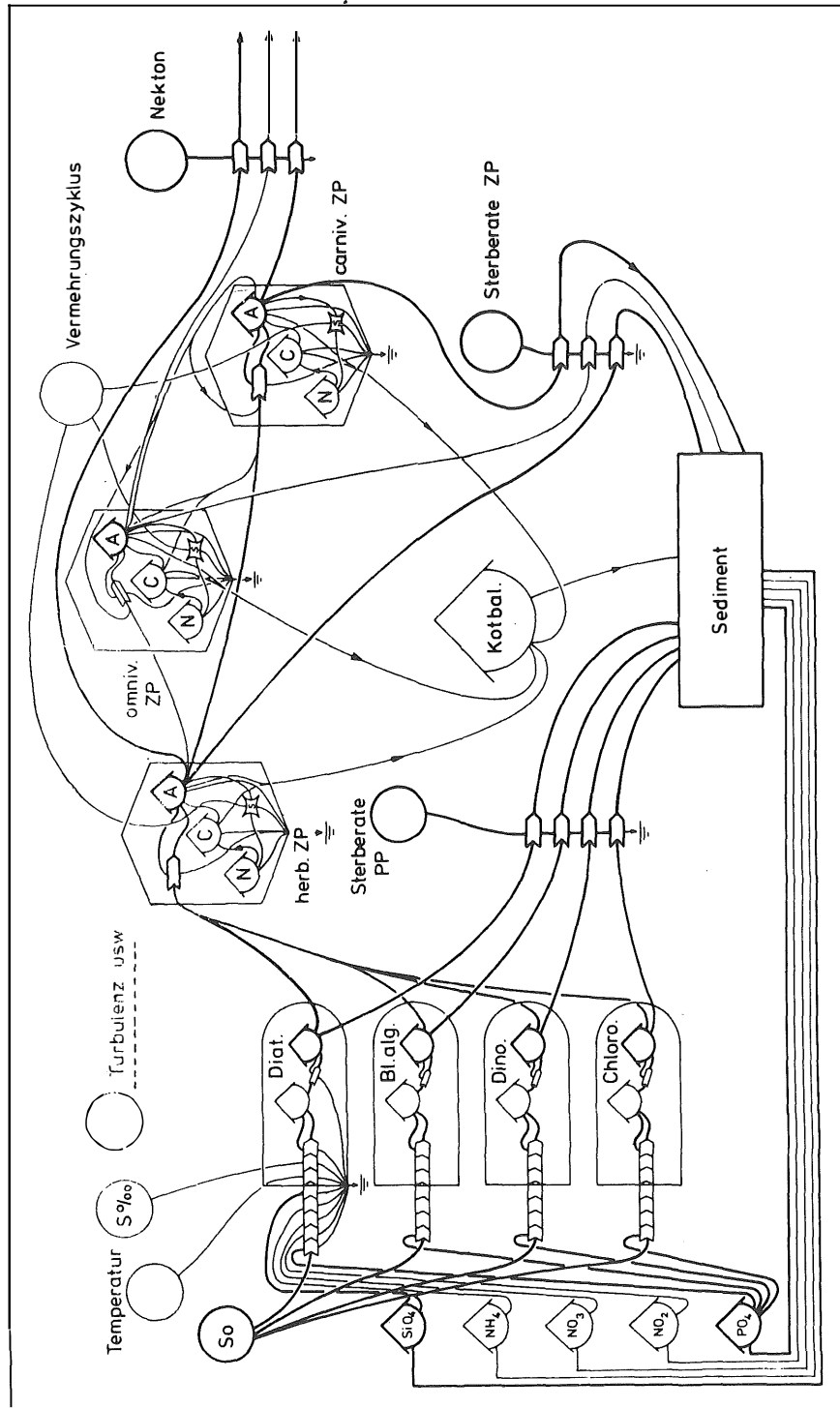


Abb. 1: Das im Modell simulierte Flachwasserökosystem bei Boknis Eck in der Energiesprache von H. T. Oprea.

Tafel 2 (zu PROBST)

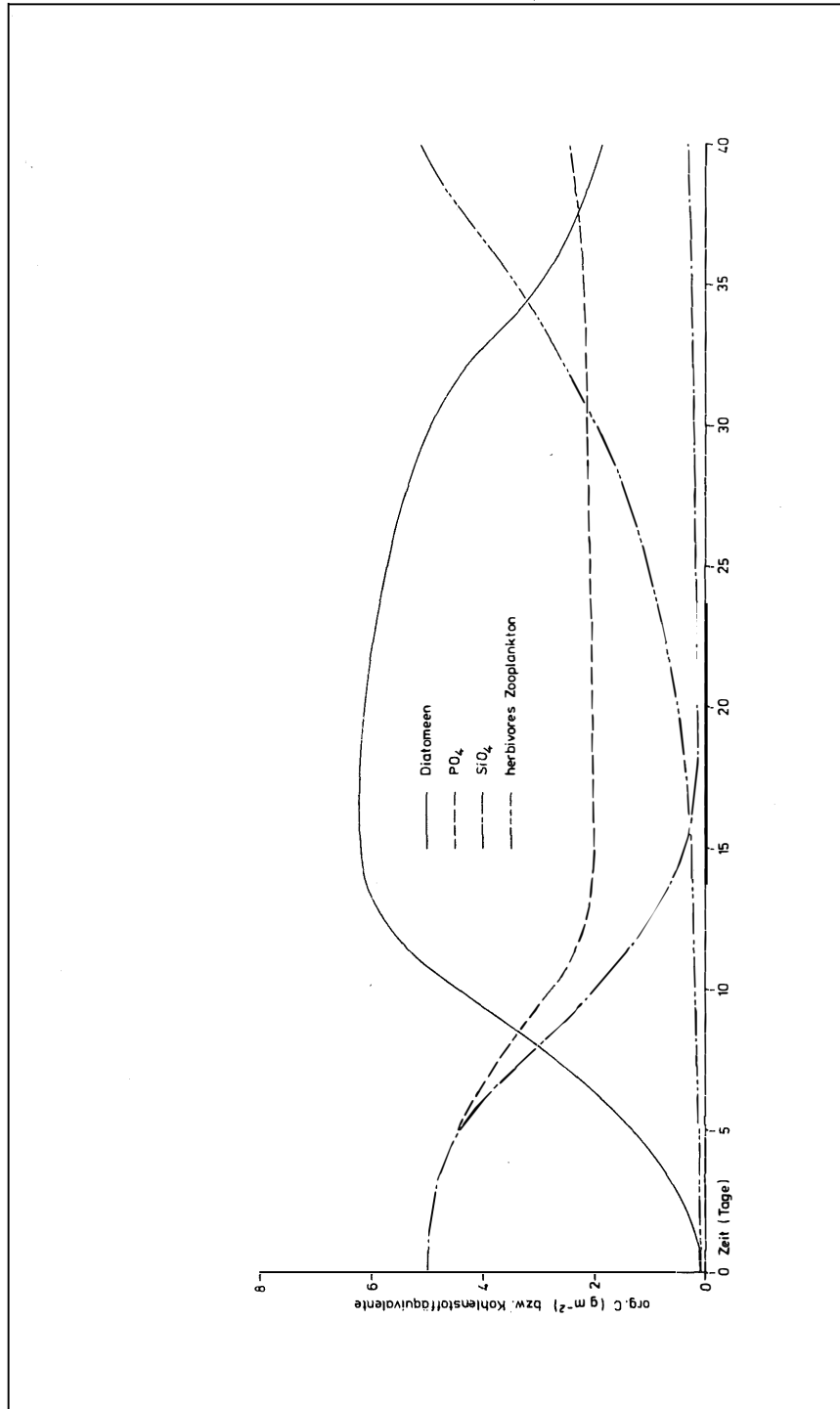


Abb. 2: Simulation der Parameter Diatomeen, Phosphat, Silikat und herbivores Zooplankton mit dem ursprünglichen System.

## Das Modell

Zur Abstrahierung der Systemparameter wurde die Energiesprache von H. T. ODUM (1960, 1965, 1967, 1969) verwandt. Die benutzten Symbole sind u. a. bei JANSSON (1972) beschrieben. Diese Art der Darstellung von Ökosystemen erleichtert erheblich das Aufstellen der Differentialgleichungen für die Systemparameter. Das Minimum der Nahrungsnetzstufen umfaßt die Kompartimente: Diatomeen, das sonstige Phytoplankton als Summe, herbivores Zooplankton, carnivores Zooplankton, Fische, Sediment,  $\text{PO}_4$  und  $\text{SiO}_4$  (siehe Abb. 1). Gerechnet wurde mit dem System der dick gezeichneten Linien in der Abbildung. Die Systemkoeffizienten wurden aus Routinemessungen der Planktongruppe des SFB 95 im Hausgarten und aus Literaturdaten ermittelt.

Die Aufnahme rate des  $\text{SiO}_4$  durch Diatomeen beträgt  $0.35 \text{ d}^{-1}$  und die des  $\text{PO}_4$  durch sämtliche Phytoplankter  $0.24 \text{ d}^{-1}$  (ermittelt aus Daten von v. BODUNGEN, v. BRÖCKEL, SMETACEK und ZEITSCHEL (1975)). Die herbivoren Zooplankter nehmen Diatomeen mit maximal  $0.25 \text{ d}^{-1}$  auf. Dieser Wert ist abgeleitet aus Messungen von MARTENS (1972) unter dem Gesichtspunkt, daß der für die Herbivoren verwendbare Nahrungsbestandteil bei Diatomeen ungünstiger ist als beim übrigen Phytoplankton. Die Sterberate des Phytoplanktons wurde mit  $0.1 \text{ d}^{-1}$  von SCHNESE (1973) übernommen. Das herbivore Zooplankton nimmt die sonstigen Phytoplankter mit maximal  $0.5 \text{ d}^{-1}$  auf (MARTENS 1975). Weitere Raten sind:

Aufnahmerate der Fische (abgeleitet von IVLEV 1961)	$0.008 \text{ d}^{-1}$
Sterberate der Fische	$0.001 \text{ d}^{-1}$
Sterberate des herbivoren und carnivoren Zooplanktons	$0.05 \text{ d}^{-1}$

Zwei Raten des Systems wurden durch „curve fitting“ ermittelt:

Recycling von $\text{SiO}_4$ aus dem Sediment	$0.025 \text{ d}^{-1}$
Recycling von $\text{PO}_4$	$0.03 \text{ d}^{-1}$

Der Faktor, der die Abhängigkeit der Aufnahme rate des herbivoren Zooplanktons von der Konzentration der Diatomeen beschreibt, beträgt 0.38.

Für das Modell wurden u. a. folgende Annahmen gemacht:

- Das zur Verfügung stehende Licht kann von allen Phytoplanktern in gleichem Maße genutzt werden.
- Es wird eine homogene Verteilung der Nährstoffe in der Wassersäule angenommen.
- Mit dem Sterben ist nicht eine bestimmte Sinkgeschwindigkeit verbunden, d. h. tote Organismen der einzelnen Stufen des Nahrungsgesetzes stehen sofort dem Sediment für Remineralisationsprozesse zur Verfügung.
- Im System wird größtenteils mit konstanten Koeffizienten gerechnet; es wird also nicht immer der jeweilige physiologische Zustand der Organismen berücksichtigt.
- Der „kleine Kreislauf“ wird nur bei der Exkretion des herbivoren und carnivoren Zooplanktons berücksichtigt.
- Das Zooplankton besitzt nur einen mit der Nahrungsaufnahme verbundenen effektiven Aufbau von organischer Substanz in Form von Körpergewicht, d. h. die Produktion von Kotballen (MARTENS 1972) und der damit verbundene komplizierte bakterielle Abbau in der Wassersäule und im Sediment wurden nicht beachtet.
- Das Sediment wurde als „black box“ betrachtet.
- Das omnivore Zooplankton fehlt, da es fakultativ carnivor bzw. herbivor ist und es nicht möglich ist, diese Eigenschaften zu quantifizieren.

Das System enthält acht Differentialgleichungen für die Parameter Diatomeen, sonstiges Phytoplankton, herbivores Zooplankton, carnivores Zooplankton, Fische, Sediment und für Phosphat und Silikat in der Wassersäule. Sediment, Phosphat und Silikat wurden als Kohlenstoffäquivalente betrachtet. Die in den Differentialgleichungen benutzten Symbole und Koeffizienten bedeuten:

$a_1$	Aufnahmerate von $\text{SiO}_4$ durch Diatomeen
DI	Diatomeen als org. C $\text{m}^{-2}$
SI	$\text{SiO}_4$ als org. C - Äquivalent $\text{m}^{-2}$
$a_2$	Aufnahmerate von $\text{PO}_4$
PO	$\text{PO}_4$ als org. C - Äquivalent $\text{m}^{-2}$
K	untere Aufnahmegrenze von Nährsalzen
$a_3$	maximale Aufnahmerate von Diatomeen durch herbivores Zooplankton
UL	untere Aufnahmegrenze des Zooplanktons
HZ	herbivores Zooplankton als org. C $\text{m}^{-2}$
$a_5$	Sterberate des Phytoplanktons
AP	sonstiges Phytoplankton (alle Nicht-Diatomeen) als org. C $\text{m}^{-2}$
$a_{13}$	Rate, mit der das herbivore Zooplankton maximal das sonstige Phytoplankton aufnimmt
$a_{14}$	Abhängigkeit der Aufnahmerate des herbivoren Zooplanktons von der Konzentration des sonstigen Phytoplanktons
$a_4$	Aufnahmerate des carnivoren Zooplanktons
CZ	carnivores Zooplankton als org. C $\text{m}^{-2}$
$a_7$	Aufnahmerate der Fische
$a_6$	Sterberate des herbivoren und carnivoren Zooplanktons
$a_{10}$	Sterberate der Fische
SE	Sediment als org. C - Äquivalent $\text{m}^{-2}$
$a_8$	Rückfuhr von $\text{PO}_4$ aus dem Sediment
$a_9$	Rückfuhr von $\text{SiO}_4$ aus dem Sediment
$a_{11}$	Rate, die die Abhängigkeit der Aufnahmerate des herbivoren Zooplanktons von der Konzentration der Diatomeen beschreibt
PO ( $t_0$ )	Initialkonzentration des Phosphats
SI ( $t_0$ )	Initialkonzentration des Silikats
FI	Nekton als org. C $\text{m}^{-2}$
t	Zeit
L	Faktor zur Beschreibung der unteren Grenze der e-Funktion für die Aufnahme von Diatomeen
M	Faktor zur Beschreibung der unteren Grenze der e-Funktion für die Aufnahme von sonstigen Phytoplanktern

Beim Aufstellen der Gleichung für die Diatomeen

$$-\frac{d\text{DI}}{dt} = (a_1\text{DI} \cdot \text{SI} + a_2\text{DI} \cdot \text{PO}) \cdot K \left( \sin \left( \frac{3.1416}{360} (2t + 540) \right) + 1.222/2.222 \right) - a_3L \left( 1 - \exp \left( -a_{11} \left( \frac{\text{DI}}{\text{UL}} \right) \right) \right) \cdot \text{HZ} - a_5\text{DI} \left( 1 - \frac{\text{PO}}{\text{PO}(t_0)} \right) \quad (1)$$

wurde für die Aufnahmegeschwindigkeitscharakteristik nicht MICHAELIS-MENTEN-Kinetik gewählt. Dies konnte aus den Messungen abgeleitet werden, die 1973/74 von der Planktongruppe des SFB 95 bei Boknis Eck durchgeführt wurden. Daher wurde ein zu Anfang gemachter Versuch, in Gleichung 1 mit einer modifizierten MICHAELIS-MENTEN-Gleichung zu arbeiten (HASLER und KOONCE 1972), nicht weiter verfolgt. Es deckt sich außerdem mit Beobachtungen, die GILLBRICHT (1975 pers. Mitteilung) und STEEMANN-

NIELSEN (1975 pers. Mitteilung) bei Untersuchungen von Nährstoffaufnahmen im Zusammenhang mit  $^{14}\text{C}$ -Messungen gemacht haben. In der Gleichung 1 nehmen die Diatomeen zwei Nährstoffe als C-Äquivalente auf. Dies wurde in den Rechnungen berücksichtigt, indem ihr Gehalt an org. C als Nahrung für die weiteren Systemglieder entsprechend umbewertet wurden.

Im Modell wurde eine untere Aufnahmegrenze K für  $\text{SiO}_4$  und  $\text{PO}_4$  angenommen.

$$K = \begin{cases} 1 & \text{für alle } SI \geq 0.1 \\ 0 & \text{für alle } SI < 0.1 \end{cases} \quad (2)$$

In der Gleichung 1 wurde der Sinus, der die Sonneneinstrahlung darstellen soll, so gewählt, daß zum Zeitpunkt  $t_0$  in der Wassersäule 10% der Maximalstrahlung herrscht, die bei  $t_{180}$  auftritt. Dies approximiert gut Messungen von v. BRÖCKEL (1975), wenn man die Wochenmittel der Sonneneinstrahlung im Jahre 1973 bei Boknis Eck als Grundlage nimmt.

Die Exponentialfunktion, die das Nahrungsaufnahmeverhalten des herbivoren Zooplanktons beschreibt, wurde mit

$$L = \begin{cases} 1 & \text{für alle } (DI - UL) \geq 0 \\ 0 & \text{für alle } (DI - UL) < 0 \end{cases} \quad (3)$$

multipliziert um auszuschließen, daß für den Fall  $(DI - UL) < 0$  der gesamte Ausdruck negativ wird. Diese Funktion, die O'BRIEN und WROBLEWSKI (1973) als Erweiterung einer Formulierung von IVLEV (1945) in anderer Form benutzten, erfüllt die wichtige Forderung, daß dem herbivoren Zooplankton eine untere Aufnahmegrenze gesetzt wird.

Die maximale Sterberate  $a_5$  wird von der Phosphatkonzentration in der Wassersäule abhängig gemacht in der Form, daß mit abnehmender Konzentration die Sterberate zunimmt.

In der Gleichung

$$\frac{d AP}{dt} = (\sin(3.1416(2t + 540)/360) + 1.222/2.222) a_3 AP PO - a_{13} M (1 - \exp(-a_{14}(AP - UL))) HZ - a_5 AP (1 - PO/PO(t_0)) \quad (4)$$

für die sonstigen Phytoplankter ist nur Phosphat limitierend. Die Struktur der weiteren Glieder der Gleichung 4 wurde analog zum Ausdruck 1 gewählt. Die Sterberate der Diatomeen wurde ebenfalls für das sonstige Phytoplankton übernommen, da die Wahl unterschiedlicher Raten in diesem Fall sicherlich nur im Bereich der Spekulation liegen würde.

Analog zu L in Gleichung 1 ist M in (4)

$$M = \begin{cases} 1 & \text{für alle } (AP - UL) \geq 0 \\ 0 & \text{für alle } (AP - UL) < 0 \end{cases}$$

Der Ausdruck für das herbivore Zooplankton:

$$\frac{d HZ}{dt} = a_3 L (1 - \exp(-a_{11}(DI - UL))) HZ + a_{13} M (1 - \exp(-a_{14}(AP - UL))) HZ - a_4 CZ \cdot FI - a_6 HZ - 0.018 HZ^{0.881} \quad (5)$$

setzt sich zusammen aus Aufnahme von Diatomeen, Aufnahme von sonstigem Phytoplankton, Wegfraß durch carnivores Zooplankton, Wegfraß durch Nekton, Sterben und

damit verbundenes gleichzeitiges Sedimentieren und Exkretion. Der Ausdruck für die Exkretion

$$\text{Exkretion} = 0.018 \text{ HZ}^{0.881}$$

wurde abgeleitet aus einem von RICHMAN (1958) ermittelten Wert für *Daphnia Pulex* unter der Voraussetzung, daß Sauerstoffverbrauch, Stoffwechselaktivität und Exkretion jeweils in einem linearen Verhältnis zueinander stehen. Der Wert muß außerdem im Modell verstanden werden als Exkretion minus den Exkreten, die im „kleinen Kreislauf“ relativ schnell wieder als Nährstoff dem System zur Verfügung stehen.

Bei der Differentialgleichung für das carnivore Zooplankton

$$\frac{d \text{ CZ}}{dt} = a_4 \text{ CZ} \cdot \text{HZ} - 0.024 \text{ CZ}^{0.881} - a_6 \text{ CZ} - a_7 \text{ FI} \cdot \text{CZ} \quad (6)$$

wurde nicht wie in Gleichung 5 die exponentielle Aufnahmecharakteristik angewandt, da es sich bei den Carnivoren überwiegend um aktive Räuber handelt, die sich in räumlich begrenzten Bereichen ihre Beute suchen können.

Die Exkretion des carnivoren Zooplanktons wurde 33% höher angenommen als die der Herbivoren. Dieser Wert ist mehr oder weniger spekulativ, da lediglich bekannt ist, daß sie ungefähr um diesen Bereich größer ist, aber keine Angaben über genaue Werte vorliegen. Die Sterberate der Carnivoren und der Herbivoren ist im System gleich. Die Freßrate der Fische wurde aus Werten von IVLEV (1961) entnommen. Die Aufnahmecharakteristik ist die gleiche wie bei dem carnivoren Zooplankton — das Produkt aus der Konzentration der Produzenten und der Konsumenten — wie es u. a. LASSEN und NIELSEN (1972) für das undifferenzierte herbivore Zooplankton benutzten.

Die Gleichung für das Nekton setzt sich zusammen aus Wegfraß des herbivoren und des carnivoren Zooplanktons durch die Fische und aus dem Sterben  $a_{10}$  FI:

$$\frac{d \text{ FI}}{dt} = a_7 \text{ FI} \cdot \text{HZ} + a_7 \text{ FI} \cdot \text{CZ} - a_{10} \text{ FI} \quad (7)$$

Daß dies der im System am meisten vereinfachte Punkt ist, läßt sich schon an der sehr einfachen mathematischen Konstruktion erkennen. Es gibt zwar differenziertere Fischwegfraßmodelle (vergl. O'BRIEN und WROBLEWSKI 1973) aber für das Flachwasserökosystem, das hier besprochen wird, lassen sich die dafür erforderlichen Koeffizienten in der Dimension nicht bestimmen.

Der Ausdruck für das Sediment besteht aus den sedimentierenden Diatomeen und dem sonstigen Phytoplankton:

$$\text{Sed. d. Phytopl.} = a_5 (\text{DI} + \text{AP}) (1 - \text{PO}/\text{PO} (t_0)) \quad (8)$$

des herbivoren und carnivoren Zooplanktons

$$\text{Sed. d. HZ und CZ} = a_6 (\text{HZ} + \text{CZ}) \quad (9)$$

und dem Recycling von Phosphat und Silikat aus dem Sediment. Die Rückfuhrgeschwindigkeit wird abhängig gemacht von der Konzentrationsdifferenz zwischen der potentiellen remineralisierbaren Substanz im Sediment und dem jeweiligen Nährstoff in der Wassersäule.

Für das Phosphat also:

$$\text{Recycling von Phosphat} = a_8 \text{ SE} (\text{PO} (t_0) - \text{PO})/\text{PO} (t_0) \quad (10)$$

und analog dazu für das Silikat:

$$\text{Recycling von Silikat} = a_9 \text{ SE} (\text{SI} (t_0) - \text{SI})/\text{SI} (t_0) \quad (11)$$



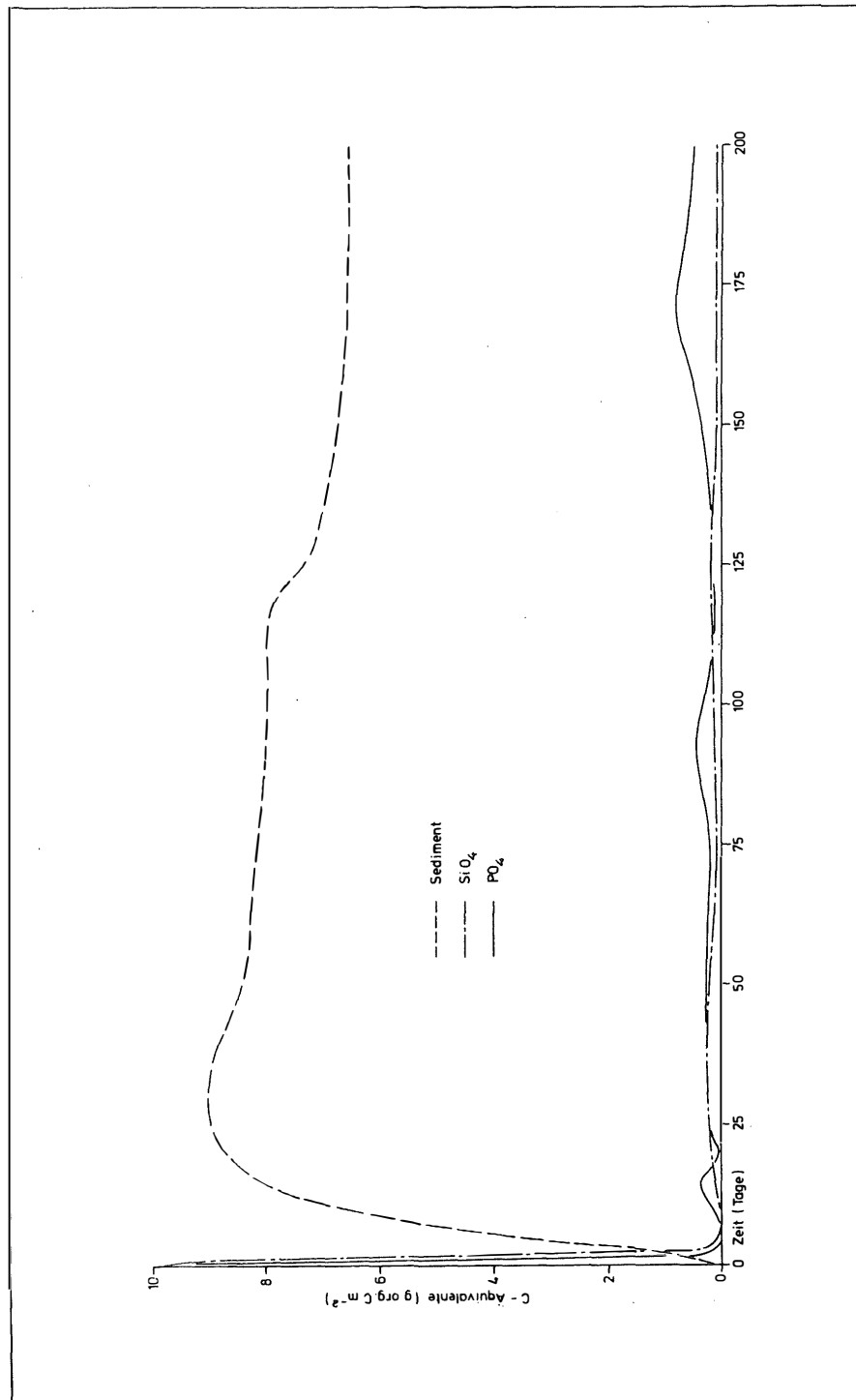


Abb. 3a: Simulation der Parameter Diatomeen, anderes Phytoplankton, anderes herbivores Zooplankton, herbivores Zooplankton, carnivores Zooplankton und Fische bei optimalern Licht.

Tafel 4 (zu PROBST)

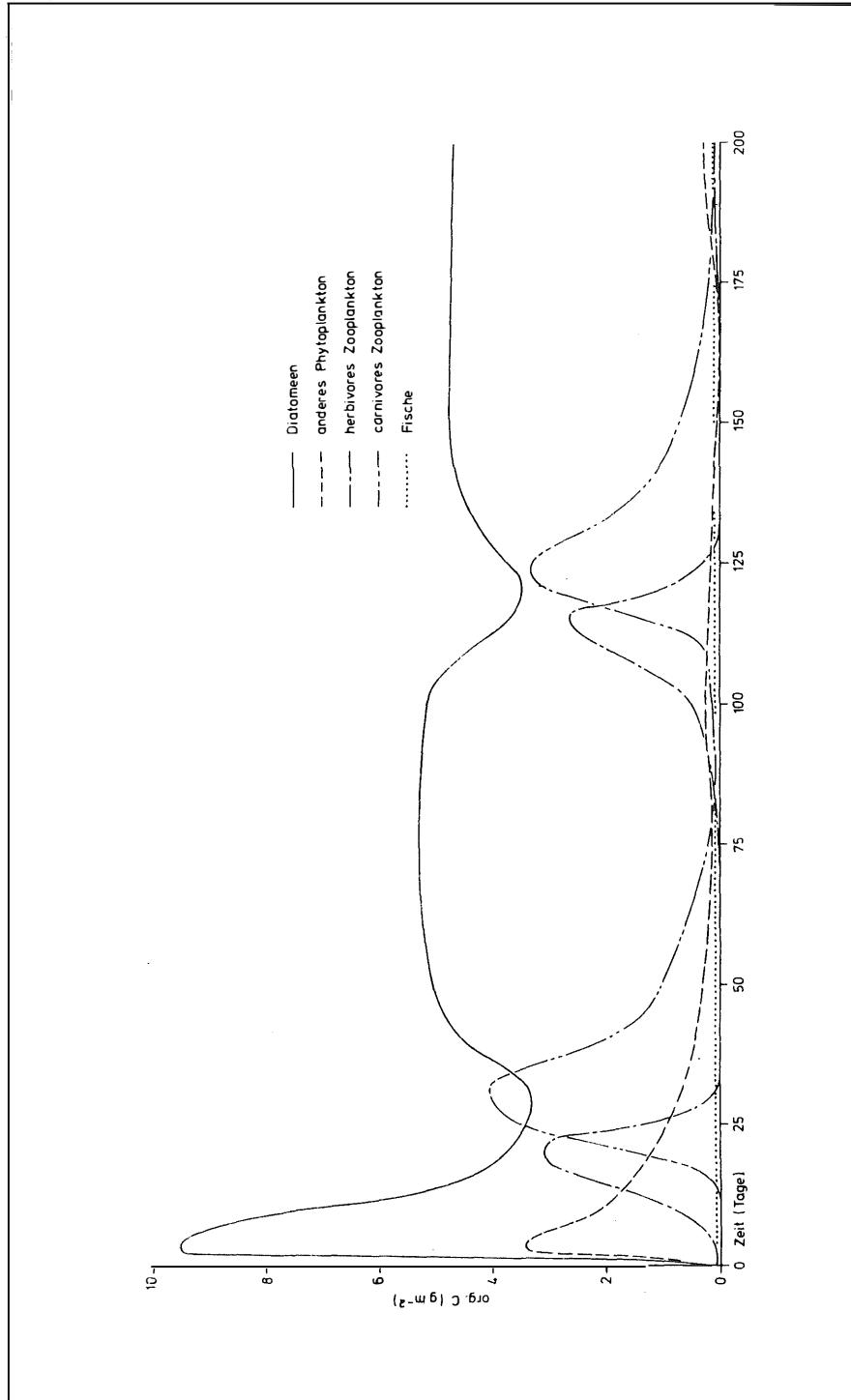


Abb. 3b: Simulation der Parameter Sediment, Silikat und Phosphat bei optimalem Licht.

Die Gleichung für das Sediment aus den Faktoren 8, 9, 10 und 11 lautet dann:

$$\frac{d SE}{dt} = a_5 (DI + AP) (1 - PO/PO(t_0)) + a_6 (HZ + CZ) - a_8 SE \\ (PO(t_0) - PO)/PO(t_0) - a_9 SE (SI(t_0) - SI)/SI(t_0) \quad (12)$$

Die Formulierung für die Nährstoffe Phosphat und Silikat im Wasserkörper sind die zwangsläufigen Schlußfolgerungen aus den Gleichungen 1, 4 und 12. Für Phosphat in der Wassersäule lautet sie:

$$\frac{d PO}{dt} = a_8 SE (PO(t_0) - PO)/PO(t_0) - a_2 PO (AP + DI) \\ (\sin(3.1416(2t + 540)/360) + 1.222/2.222) K \quad (13)$$

und für Silikat:

$$\frac{d SI}{dt} = a_9 SE (SI(t_0) - SI)/SI(t_0) - a_1 DI \cdot SI \cdot K \\ (\sin(3.1416(2t + 540)/360) + 1.222/2.222) \quad (14)$$

Das Gleichungssystem wurde mit Hilfe des Runge-Kutta-Verfahrens gelöst. Die  $(t_0)$ -Werte sind:

$$\begin{aligned} SI(t_0) &= 10 \text{ g org. C-Äquivalent m}^{-2} \\ PO(t_0) &= 10 \text{ g org. C-Äquivalent m}^{-2} \\ HZ(t_0) &= 0,1 \text{ g org. C m}^{-2} \\ CZ(t_0) &= 0,1 \text{ g org. C m}^{-2} \\ FI(t_0) &= 0,1 \text{ g org. C m}^{-2} \\ SE(t_0) &= 0,01 \text{ g org. C-Äquivalent m}^{-2} \\ DI(t_0) &= 0,13 \text{ g org. C m}^{-2} \\ AP(t_0) &= 0,13 \text{ g org. C} \end{aligned}$$

Abb. 2 zeigt die Simulation der zeitlichen Entwicklung der Parameter Diatomeen, Phosphat, Silikat und herbivorem Zooplankton. Die Reaktion eines Modells auf Änderung einzelner Koeffizienten ist sicherlich ein gutes Maß, um Rückschlüsse auf die Bedeutung einzelner Systemparameter für das Gesamtmodell zu ziehen. Außerdem kann man nur durch Tests dieser Art herausfinden, wie sich Manipulationen, das heißt in der Natur Änderungen der Voraussetzungen für die quantitative Entwicklung bestimmter Nahrungskettenglieder, auswirken. So zeigt z. B. Abb. 3a und 3b die Entwicklung der Systemparameter bei optimalem Licht.

## Diskussion

Beim Vergleich von Modellen und ermittelten Werten in Feldversuchen ist zu berücksichtigen, daß insitu-Messungen statische Beobachtungen sind und nur ein Bild vom jeweiligen Nettobetrag auf den einzelnen Stufen des Nahrungsnetzes geben. Diese Nettobeträge werden dagegen im Gleichungssystem durch das Zusammenspiel einer Summe von Bruttoreaten erzeugt. Diese Raten können in den meisten Fällen nur in ausgedehnten Laborversuchen unter Einbeziehung weniger bestimmender Umweltfaktoren ermittelt werden. Da dies im Rahmen der Arbeit nicht möglich war, mußte in einigen Fällen auf Literaturdaten zurückgegriffen werden. Das Modell wurde so angelegt, daß es in jede Richtung beliebig erweitert werden kann, sobald Beobachtungen über weitere relevante biologische Faktoren vorliegen. Die Verwendung zweier limitierender Nährsalze hat sich als geeignet erwiesen, da damit in situ beobachtete Mischblüten auch im Modell erzeugt wurden.

#### Literaturverzeichnis

- BODUNGEN, B. v., K. VON BRÖCKEL, V. SMETACEK und B. ZEITZSCHEL (1975): Ecological studies on the plankton in Kiel Bight. I. Phytoplankton, Merentutkimuslait. Julk./Havsforsk. Inst. Skr., **239**, 179—186.
- BRÖCKEL, K. v., (1975): Der Energiefluß im pelagischen Ökosystem vor Boknis Eck (Westliche Ostsee). Dissertation Universität Kiel, 96 S.
- IVLEV, V. S. (1961): On the utilisation of food by plankton eating fishes. Trudy Sevastopol'biol. Sta. **14**, 188—201.
- JANSSON, B.-O. (1972): Ecosystem approach to the Baltic problem. Bull. from the Ecological Res. Com./NFR **16**, 7—82.
- KOONCE, J. F. and HASLER, A. D. (1972): Phytoplankton succession and a dynamic model of algal growth and nutrient uptake. IBP mem. rep. 72—114, Mad, Wisconsin, 3—112.
- LASSEN, H. and NIELSEN, P. B. (1972): Simple mathematical model for the primary production as a function of the phosphate concentration and incoming solar energy applied to the North Sea. ICES, plankton com. L : 6 C. M. 1972, 3—20.
- MARTENS, P. (1972): Zur Charakterisierung der Kotballen von vier dominierenden Copepodenarten der Kieler Bucht. Diplom-Arbeit Universität Kiel, 1972, 106 S.
- MARTENS, P. (1975): Über die Qualität und Quantität der Sekundär- und Tertiärproduzenten in einem marinen Flachwasserökosystem der Westlichen Ostsee. Dissertation Universität Kiel, 111 S.
- O'BRIEN, J. J. and WROBLEWSKI, J. S. (1973): A simulation of the mesoscale distribution of the lower marine trophic levels off West Florida. In: Modelling of marine systems. NATO scie. com. cont. OFIR, Portugal 1973, 1—64.
- ODUM, H. T. (1960): Ecological potential and analogue circuits for the ecosystem. Amer. Sci. **48**, 1—8.
- ODUM, H. T. (1965): Fundamentals of ecology. W. B. Saunders Co. London und Philadelphia, 104 pp.
- ODUM, H. T. (1967): Biological circuits and the marine systems of Texas. In: Pollution and Marine Ecology. T. A. Olson and F. J. Burgess eds., Intersciences, New York 1967, 99—157.
- ODUM, H. T. (1969): An Energy circuit language for ecological and social systems: Its physical basis. Progr. Rep. to U.S. At Energy Com. **1** (40—1) —3666, 3—90.
- RICHMAN, S. (1958): The transformation of energy by *Daphnia pulex*. Ecol. Monogr. **28**, 273—291.
- SCHNESE, W. (1973): Ein einfaches mathematisches Modell des Ökosystems Greifswalder Bodden und seine Lösung am Analogrechner. Wiss. Zeitschr. d. Univers. Rostock **22**, 6/7 Teil 1. 675—684.