

Bericht
aus dem
Institut für Meereskunde
an der
Universität Kiel

Zur Struktur und Dynamik autotropher Ultraplankton-
Gemeinschaften in marinen Warmwasser-Ökosystemen

Nr. 195

1990

Frank Jochem

DOI 10.3289/IFM_BER_195

Kopien dieses Berichtes können bezogen werden durch:
Dr. Frank Jochem
Abt. Planktologie
Institut für Meereskunde
an der Universität Kiel
Düsternbrooker Weg 20
D- 2300 Kiel 1

ISSN 0341-8561

INHALTSVERZEICHNIS

1.	EINLEITUNG	1
2.	MATERIAL UND METHODEN	6
2.1	Die Untersuchungsgebiete	6
2.1.1	Kieler Bucht und Westliche Ostsee	6
2.1.2	Die Untersuchungsgebiete in der Arabischen See	10
2.1.3	Die Untersuchungsgebiete im zentralen Atlantik	14
2.2	Untersuchungsstrategien	17
2.3	Abiotische Parameter	18
2.4	Biologische Parameter	18
2.4.1	In-situ Parameter	18
2.4.2	Verdünnungsexperimente (Serial Dilution Experiments)	21
3.	ERGEBNISSE	24
3.1	Untersuchungen in der Westlichen Ostsee	24
3.1.1	Die Phytoplanktonentwicklung im späten Frühjahr 1988 in der Kieler Innenförde	24
3.1.2	Das sommerliche Pelagial der Westlichen Ostsee	26
3.1.2.1	Untersuchungen in der Kieler Bucht 1989	26
3.1.2.1.1	Hydrographie und Chemie	26
3.1.2.1.2	Abundanz und Biomasse des Phytoplanktons	33
3.1.2.1.3	Produktivität des Phytoplanktons	43
3.1.2.1.4	Wachstum und Wegfraß des autotrophen Picoplanktons	51
3.1.2.2	Untersuchungen in der Westlichen Ostsee 1989	54
3.1.3	Physiologische Untersuchungen an Picocyanobakterien der Kieler Bucht	72
3.2	Untersuchungen in der Arabischen See	75
3.2.1	Das Driftgebiet MET 5/3a vor der Küste von Oman	75
3.2.1.1	Hydrographie und Chemie	75
3.2.1.2	Abundanz und Biomasse des Phytoplanktons	78
3.2.1.3	Produktivität des Phytoplanktons	84
3.2.2	Das Driftgebiet MET 5/3b in der zentralen Arabischen See ..	86
3.2.2.1	Hydrographie und Chemie	86
3.2.2.2	Abundanz und Biomasse des Phytoplanktons	89
3.2.2.3	Produktivität des Phytoplanktons	95
3.2.3	Das Driftgebiet MET 5/3c auf dem Pakistanischen Schelf	99
3.2.3.1	Hydrographie und Chemie	99
3.2.3.2	Abundanz und Biomasse des Phytoplanktons	101
3.2.3.3	Produktivität des Phytoplanktons	105

3.3	Untersuchungen im zentralen Atlantischen Ozean (JGOFS Pilotstudie, MET 10/1)	109
3.3.1	Driftgebiet MET 10/1-1 bei 18°N 30°W	109
3.3.1.1	Hydrographie und Chemie	109
3.3.1.2	Abundanz und Biomasse des Phytoplanktons	113
3.3.1.3	Produktivität des Phytoplanktons	119
3.3.2	Driftgebiet MET 10/1-2 bei 33°N und 20°W	123
3.3.2.1	Hydrographie und Chemie	123
3.3.2.2	Abundanz und Biomasse des Phytoplanktons	125
3.3.2.3	Produktivität des Phytoplanktons	131
4.	DISKUSSION	136
4.1	Eine kritische Betrachtung der angewandten Methoden	136
4.1.1	Die Quantifizierung des Nano- und Picoplanktons durch fraktionierte Filtration	136
4.1.2	Der Lagrange'sche Ansatz als Probenahmestrategie in pelagischen Studien	138
4.2	Der Übergang von der Frühjahrs- zur Frühsommersituation in der Kieler Bucht und Kieler Förde	141
4.3	Das sommerliche Pelagial der Westlichen Ostsee	147
4.3.1	Die Sommersituation in der Kieler Bucht und Kieler Förde ..	147
4.3.2	Verbreitung und Bedeutung des autotrophen Picoplanktons in der Westlichen Ostsee	161
4.4	Die Phytoplanktongemeinschaft der Arabischen See während der Zwischenmonsunzeit	163
4.4.1	Die ökologische Struktur des Epipelagials im küstennahen Bereich der nördlichen Arabischen See (MET 5/3a)	163
4.4.2	Die ökologische Struktur des Epipelagials der zentralen Arabischen See (MET 5/3b)	169
4.4.3	Die ökologische Struktur des Epipelagials auf dem Schelf vor Pakistan (MET 5/3c)	177
4.5	Die Frühjahrssituation 1989 im zentralen Atlantik	182
4.5.1	Die ökologische Struktur des Epipelagials des tropischen Atlantiks auf 18°N 30°W (MET 10/1-1)	183
4.5.2	Die ökologische Struktur des Epipelagials des subtropischen Atlantiks auf 33°N 20°W (MET 10/1-2)	188
4.6	Die Bedeutung des Ultraplanktons in marinen Warmwasser-Ökosystemen	193
5.	ZUSAMMENFASSUNG	204
6.	LITERATUR	207

Sokrates, der alte Greis
Stöhnte voller Sorgen:
Ach, wie viel ist doch verborgen,
Was man noch nicht weiß.

(Wilhelm Busch)

Abstract

The scope of this study was the structure and dynamics of autotrophic ultraplankton communities (phytoplankton <20 μm) in different warm-water ecosystems. Three study areas in the Arabian Sea (coast of Oman, central Arabian Sea, shelf off Pakistan) and two in the central Atlantic (18°N 30°W and 33°N 20°W) were surveyed. During summer 1989, stations in Kiel Bight, Kiel Fjord and the Western Baltic were sampled. The transition from spring to summer situation in Kiel Fjord was surveyed in April to June 1988. Besides of physical and chemical determinants, chlorophyll *a* and *in-situ* primary productivity were estimated in the size classes of micro-, nano- and picoplankton. Picocyanobacteria and eucaryotic autotrophic picoplankton were counted by epifluorescence-microscopy.

The transition from spring to summer in Kiel Fjord and Kiel Bight is characterized by a nanoflagellate bloom. Except for 1989, this bloom consisted of a naked form of the silicoflagellate *Dictyocha speculum* for the last 7 years. Relation to eutrophication could be shown.

During summer 1989, characterized by an oligotrophic and stratified water column, picoplankton contributed up to 65% of phytoplankton biomass and productivity in Kiel Bight but somewhat lower contributions were found in Kiel Fjord. Increasing abundance and importance of autotrophic picoplankton paralleled the increase in water temperature during June. Highest abundances and contributions of picoplankton were found in August, mostly near the pycnocline. Serial Dilution Experiments revealed that both growth of and grazing on autotrophic picoplankton were high and in balance, indicating a high trophodynamic importance of these organisms. Results obtained in Kiel Bight seemed fairly representative for the whole Western Baltic area.

In the Arabian Sea and the central Atlantic Ocean, picoplankton accounted for 65-100% of phototrophic biomass and productivity. Picocyanobacteria were more abundant than eucaryotic autotrophic picoplankton by a factor of 10-100. In the central Arabian Sea and on the shelf off Pakistan, epifluorescence-microscopy indicated the occurrence of prochlorophytes, which had their highest abundances below that of the other picoplankton organisms in 80-130 m depth.

Generally, the 5 study areas in the Arabian Sea and the Atlantic Ocean might be considered different developmental stages towards a dynamically stable oligotrophic pelagic system with a deep chlorophyll maximum. Due to the special hydrographic regime, biomass and productivity in the Arabian Sea was higher than in the Atlantic Ocean. The study areas off the coast of Oman and in the subtropical Atlantic Ocean (33°N) might be considered young

stages of this development; a transition from surface- to sub-surface maxima could be observed, accompanied by a decrease in the abundance of larger phytoplankton and the amount of 'new production'. The epipelagic system of the central Arabian Sea represented a stable system displaying a biological division into 2 sub-systems. Within the nutrient-depleted surface layer (upper 30-40 m) hardly any phytoplankton other than picocyanobacteria occurred. A relatively low total biomass exhibited high turnover rates. This sub-system can be considered more or less closed. The deep chlorophyll maximum also was a maximum of phytoplankton carbon. Although picocyanobacteria and eucaryotic picoplankton had their highest abundance in this depth, too, diatoms and dinoflagellates were more important here than in the surface layer. The higher biomass had, however, a turnover comparable to the surface layer. The amount of 'new production' was higher and sedimentation almost entirely originated from this zone; thus this sub-system was open to exchange processes with underlying waters.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. Jürgen Lenz danke ich für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes in seiner Arbeitsgruppe und für seine hilfreichen und kritischen Anregungen. Die vertrauensvolle Freizügigkeit und Eigenständigkeit, in der ich diese Arbeit durchführen durfte, hat mich sehr motiviert. Der Stiftung Volkswagenwerk gilt mein Dank für die Finanzierung meiner Stelle und der Bereitstellung von Sachmitteln.

Herrn Prof. Dr. Bernt Zeitzechel danke ich für die Gelegenheit, an den Expeditionen des Forschungsschiffes Meteor teilzunehmen und meine Vorstellungen während dieser Fahrten verwirklichen zu können. Die gute Zusammenarbeit an Bord, besonders die Mithilfe von Nikolaus Gelpke, Judith Gunkel, Regina Hansen, Wolfgang Koeve, Dr. Rolf Peinert und Dr. Falk Pollehne, erleichterten die Arbeit und schafften ein freundliches und produktives Arbeitsklima.

Eine große Hilfe waren die zahlreichen intensiven und produktiven Diskussionen mit Rolf Gradinger. Ihm sei an dieser Stelle ein besonderer Dank ausgesprochen.

Für die besonders gute Zusammenarbeit während des Sommers 1989 und die unvergeßlichen Abende an Bord von FK Alkor gilt mein besonderer Dank Nikolaus Gelpke, Hanna Giesenhausen, Stefan Härtling, Maren Mehrens und Christoph Schletter.

Mein Dank gilt auch der Schiffsleitung und der Mannschaft der Forschungsschiffe Meteor, Alkor und Littorina für die große Hilfsbereitschaft, ohne die unsere meereskundliche Arbeit kaum möglich wäre.

Auch ohne die freundliche und tatkräftige Unterstützung von Peter Fritsche und Rolf Werner wäre die Arbeit kaum möglich gewesen.

Für die Unterstützung bei der technischen Zusammenstellung dieser Arbeit zu allen möglichen und unmöglichen Tageszeiten bedanke ich mich ganz herzlich bei Herbert Auf dem Venne, Nikolaus Gelpke, Hanna Giesenhausen, Rolf Gradinger, Stefan Härtling und Silvia Merbitz.

1. Einleitung

Die Existenz sehr kleiner Phytoplankter ist bereits seit dem Beginn dieses Jahrhunderts bekannt. Bei Studien an Appendicularien fand der Kieler Meeresbiologe Hans Lohmann innerhalb ihrer Gehäuse zum ersten Male planktische Organismen von wenigen μm Größe, die er als "Nannoplankton" bezeichnete (Lohmann 1908, 1911). Vor allem infolge des Fehlens adäquater Methoden wurden die Organismen des Nanoplanktons lange Zeit außer Acht gelassen.

In den 1950'igern bis Mitte der 1970'iger befaßte man sich dann intensiver mit dem Vorkommen und der Bedeutung des Nanoplanktons im Meer (Wood & Davis 1956, Yentsch & Ryther 1959, Malone 1971, McCarthy et al. 1974, Durbin et al. 1975, Berman 1975). Rasch wurde offenbar, daß während der meisten Zeit des Jahres der Hauptteil der Phytoplankton-Biomasse und Produktion durch die Fraktion des Nanoplanktons gestellt wurde. Für die Kieler Förde wurde dies 1983 durch Moigis nachgewiesen.

Die obere Grenze des Nanoplanktons, welches oft auch als 'Ultraplankton' bezeichnet wurde, lag je nach der verwendeten Gaze bei 20-65 μm . Um die Terminologie der Größenfraktionen zu vereinheitlichen, stellten Sieburth et al. (1978) ein logarithmisches Größensystem der Partikel im Meer auf, das sich seither weitestgehend durchsetzen konnte. Die für das Phytoplankton relevanten Größenklassen wurden wie folgt benannt:

0.2 - 2.0 μm	- Picoplankton
2.0 - 20 μm	- Nanoplankton
20 - 200 μm	- Mikroplankton.

Das Picoplankton wurde zu dieser Zeit allerdings noch weitgehend als Bakterioplankton, also als überwiegend heterotrophe Komponente des Planktons, verstanden. Zur Gegenüberstellung des nicht durch Netze (20 μm) zurückgehaltenen "kleinen" Planktons mit dem Mikro- oder "Netzplankton" wurde die Gesamtheit aus Nano- und Picoplankton, mit der man es aus praktischen Gründen oft zu tun hat, von Murphy & Haugen (1985) als "Ultraplankton" zusammengefaßt.

Die Einführung von Polycarbonat-Filtern (Nuclepore Inc., USA) zum Ende der 1970'iger brachte in zweierlei Hinsicht einen Durchbruch für die Erforschung des Picoplanktons.

Durch ihre Eigenschaft als Oberflächenfilter (die Partikel bleiben auf der Filteroberfläche liegen) ermöglichte die Benutzung der Nuclepore-Filter die Entwicklung der Epifluoreszenzmikroskopie zur Quantifizierung kleiner Partikel (Hobbie et al. 1977). Autotrophe Organismen können durch die rote Eigenfluoreszenz des Chlorophylls bei Blaulicht-Anregung auf den Filtern gezählt werden. Diese neue Technik führte unabhängig in zwei Instituten zur Entdeckung der Picocyanobakterien, kleiner coccaler Blaualgen von 0.6-2.5 μm Durchmesser (Johnsen & Sieburth 1979, Waterbury et al. 1979). Schnell wurde offensichtlich, daß diese Organismen über viele Dekaden meereskundlicher Forschung übersehen wurden und in nahezu allen aquatischen Biotopen vorkommen (Stockner & Antia 1986).

In den folgenden Jahren wurden in allen tropischen und subtropischen Meeresgebieten hohe Abundanzen von Picocyanobakterien entdeckt. Sie sind in der Regel um eine bis zwei Größenordnungen häufiger als autotrophe Picoplankter (s. Zusammenfassung bei Stockner & Antia 1986, Joint 1986, Pallen 1989). Murphy & Haugen (1985) stellten bei einer Untersuchung im Nordatlantik eine Abnahme der Picocyanobakterien-Abundanzen nach Norden hin fest und interpretieren dies als eine Relation zur abnehmenden Temperatur. Gradinger & Lenz (1989) machten aufgrund von Studien in der Grönlandsee auf die Möglichkeit aufmerksam, daß Picocyanobakterien als Tracer für Wassermassen aus wärmeren Regionen dienen können.

Auch für boreale Küstengewässer ist die hohe Abundanz von Picocyanobakterien vor allem während des Sommers inzwischen gut dokumentiert (Krempin & Sullivan 1981, Joint & Pipe 1984, Glover et al. 1985, Takahashi et al. 1985, El Hag & Fogg 1986, Joint et al. 1986, Waterbury et al. 1986). Aus der Ostsee wurden Picocyanobakterien-Funde durch Schmaljohann (1984) und Kuosa (1988) berichtet. Ihre Bedeutung für das sommerliche Pelagial der Kieler Bucht wurde in einer früheren Studie nachgewiesen (Jochem 1988).

Durch die Eigenschaft der Nuclepore-Filter als Siebfilter, im Gegensatz zu den Glasfaser- und Membranfiltern als Tiefenfilter, wurde eine reproduzierbare Größenfraktionierung des Picoplanktons möglich (Sheldon 1972). Zwar wurden bereits 1965 erhebliche Teile der Primärproduktion in der Größenfraktion des Picoplanktons aus dem Indischen Ozean und der Chinesischen See berichtet (Saijo & Takesue 1965), doch blieben diese Beobachtungen unbeachtet. Erst 10 Jahre später wies Berman (1975) im Golf von Californien durch den Einsatz von 3 μm Nuclepore-Filtern hohe Anteile der autotrophen Biomasse und der Primärproduktion in der Fraktion 0.2-3.0 μm nach. Ähnliche Resultate fand Throndsen (1976, 1979) im Oslo-Fjord. Herbland &

LeBouteiller (1981) berichteten von einer hohen Zahl kleiner chlorophyllhaltiger Partikel im tropischen Atlantik, deuteten diese aber als photosynthetisch inaktiv. 1985 widerriefen die Autoren diese Interpretation und wiesen Photosynthese in der Fraktion $<1 \mu\text{m}$ nach (Herbland et al. 1985). Nachfolgende Untersuchungen bestätigten die hohe Bedeutung des autotrophen Picoplanktons in tropischen und subtropischen Ozeanen, wo bis zu 95% der Phytoplankton-Biomasse und Primärproduktion in dieser Größenklasse gefunden wurden (Stockner & Antia 1986).

Obgleich auch aus der Ostsee frühzeitig hohe Anteile der Primärproduktion im Sommer in der Fraktion des Picoplanktons nachgewiesen wurden (Larsson & Hagström 1982), untersuchte man boreale Küstengewässer erst recht spät auf die Bedeutung dieser Fraktion (Thronsen & Heimdahl 1976, Thronsen 1978, Furnas 1983, Douglas 1984, Joint et al. 1986, Kuparinen 1987). Alle Untersuchungen zeigten, daß das Picoplankton bis zu 20-50% der Phytoplankton-Biomasse und Aktivität ausmachen kann. Bis heute liegen kaum Jahresgänge fraktionierter Biomasse und Produktion vor. Joint et al. (1986) gaben einen Jahresgang für die Keltische See und Waterbury et al. (1986) für die Hafengewässer von Woods Hole, Mass. (USA). Für den Bereich der Kieler Bucht liegt eine Studie aus der Wachstumsperiode (April-Oktober) des Jahres 1986 vor (Jochem 1989).

Während Malone (1980) noch davon ausging, daß die Variabilität der Phytoplankton-Biomasse und Produktivität im Jahresgang vor allem durch Bestandsänderungen des Mikroplanktons verursacht werde und das Picoplankton kaum jahreszeitlichen Schwankungen unterliege, wiesen die oben genannten Untersuchungen der borealen Küstengewässer deutliche jahreszeitliche Muster in der Abundanz und Bedeutung des autotrophen Picoplanktons auf. Diese ist im Sommer am größten und zeigt damit, wie durch die regionalen Untersuchungen von Murphy & Haugen (1985) belegt, eine deutliche Relation zur Wassertemperatur.

Die in der vorliegenden Studie durchgeführten Untersuchungen zur Verbreitung, Zusammensetzung und Bedeutung des autotrophen Ultraplanktons in der Kieler Bucht schließen direkt an die Studie des Jahres 1986 (Jochem 1987) an.

Einen Schwerpunkt der vorliegenden Untersuchung bildete der Übergang von der Frühjahrs- zur Frühsommer-Situation (Smetacek et al. 1984), der 1986 nicht mit hinreichender zeitlicher Auflösung untersucht werden konnte. Neben der Entwicklung der Größenstruktur des Phytoplanktons und der

Abundanz des autotrophen Picoplanktons stand vor allem die Blüte des Nanoflagellaten Dictyocha speculum (syn. Distephanus speculum, Moestrup & Thomsen, im Druck) im Mittelpunkt des Interesses. Der Verlauf der Blüte dieses Silicoflagellaten, der hier ohne sein Skelett auftritt, sollte verfolgt und Ursachen für diese Blüte hergeleitet werden.

Auch während des Hochsommers wies die Studie 1986 eine schlechte zeitliche Auflösung auf. Daher sollte im Sommer 1989 die Struktur und Dynamik der Ultraplanktongemeinschaft mit Schwerpunkt des autotrophen Picoplanktons im Zusammenhang mit der hydrographisch-chemischen Situation in der Kieler Förde und Kieler Bucht untersucht werden. Obgleich die Verwendung von Membranfiltern zur Größenfraktionierung 1986 eine Unterschätzung des Picoplanktons erwarten ließ, zeigte sich bereits damals, daß diese Fraktion auch in diesem Gebiet nicht vernachlässigt werden darf (Jochem 1987). Durch den Einsatz adäquater Fraktionierungsmethoden (Filtrationsgestell, Nuclepore-Filter) sollte nun die Bedeutung des Picoplanktons während des Sommers verifiziert werden. Dabei wurde auch die trophodynamische Bedeutung dieser Organismen studiert. Die Ergebnisse der Kieler Bucht wurden mit Stationen aus der Westlichen Ostsee (Kattegat bis Arkona See) verglichen, um ihre Repräsentativität für den Bereich der gesamten Westlichen Ostsee abschätzen zu können.

Die Struktur und Dynamik autotropher Ultraplanktongemeinschaften unter besonderer Berücksichtigung des Picoplanktons in Relation zu den hydrographisch-chemischen Bedingungen stand auch im Mittelpunkt der Untersuchungen in der Arabischen See ('Meteor' Expedition MET5/3, MINDIK 1987) und dem zentralen Atlantik ('Meteor' Expedition MET 10/1, JGOFS Pilotstudie). Dabei sollte erarbeitet werden, ob sich unterschiedliche Systemzustände des tropischen und subtropischen Pelagials auch in der Größenstruktur des Phytoplanktons widerspiegeln, wie es in der Kieler Bucht augenscheinlich wurde (Jochem 1989). Die 'Meteor' Expedition MET5/3 führte während der Zwischenmonsunzeit in zwei Schelfgebiete und in ein oligotrophes, ozeanisches Gebiet der Arabischen See. Die Untersuchungsgebiete der Expedition MET10/1 lagen in den Tropen und Subtropen des Nordatlantiks.

Letztlich sollte versucht werden, gemeinsame Strukturen der Phytoplanktonentwicklung und -struktur in den untersuchten Warmwasser-Ökosystemen (tropische und subtropische Ozeane und sommerliches neritisches Pelagial der gemäßigten Breiten) aufzuzeigen bzw. Gegensätze deutlich zu machen. Insbesondere sollte der Frage nachgegangen werden, ob in den verschiedenen Warmwasser-Ökosystemen ähnliche Mechanismen die Dynamik pelagischer

Prozesse steuern. Charakteristische Systemzustände des Pelagials der Warmwassersphaere des Meeres sollten anhand der Struktur und Dynamik des autotrophen Nano- und Picoplanktons differenziert werden.

2. Material und Methoden

2.1 Die Untersuchungsgebiete

2.1.1 Kieler Bucht und Westliche Ostsee

Die Westliche Ostsee stellt den Übergangsbereich von der marinen Nordsee zur brackigen Zentralen Ostsee dar. Die Bodentopographie unterteilt die Westliche Ostsee in mehrere Becken, die durch relativ flache Schwellen voneinander getrennt sind. Für zahlreiche physikalische, chemische und biologische Prozesse und Austauschvorgänge sind die Schwellen der Westlichen Ostsee entscheidend. Von besonderer Bedeutung für die Hydrographie des Untersuchungsgebietes sind die flachen Durchgangstiefen der Belte (Großer Belt 26 m, Kleiner Belt 11 m, Sund 9 m), die das Kattegat zur Beltsee abgrenzen, und die Darßer Schwelle (18 m), die Grenze zwischen Beltsee und Arkonasee.

Das Strömungssystem der Westlichen Ostsee wird charakterisiert durch einen Ausstrom salzärmeren Oberflächenwassers in Richtung Nordsee, im nördlichen Teil (Kattegat) vor allem entlang der Schwedischen Küste (Baltischer Strom), und einem Tiefeneinstrom salzreicheren Wassers aus der Nordsee vor allem entlang der Dänischen Küste. Stärke von Aus- und Einstrom bestimmen besonders im Kattegat Ausprägung und Lage der Dichtesprungschicht und haben so auch entscheidende Bedeutung für die chemischen und biologischen Verhältnisse (Dietrich & Schott 1974, Lenz 1977, Smetacek et al. 1987).

Im Südwesten der Beltsee liegt die Kieler Bucht, nach Norden offen für den Tiefeneinstrom salzreicheren Wassers aus dem Kattegat und nach Osten offen für den Einstrom salzärmeren Oberflächenwassers. Das Wasser in der Kieler Bucht ist mesohalin. Die mittlere Wassertiefe beträgt 17 m, die tiefste Stelle (28 m) findet sich am Eingang der Eckernförder Bucht. Die Kieler Förde schließt sich im Süden der Kieler Bucht an und stellt einen durch Einflüsse der Stadt Kiel und ihres Einzugsbereiches eutrophierten Fjord dar, der hydrographisch durch die Friedrichsorter Schwelle abgegrenzt wird (Stienen 1986).

Das Plankton der Kieler Bucht ist ähnlich dem anderer mariner borealer Küstengewässer (Smetacek 1981). Die Entwicklung des Phytoplanktons ist durch eine Diatomeen-Frühjahrsblüte und eine Dinoflagellaten-Herbstblüte charakterisiert (Smetacek et al. 1984). Über den Sommer findet sich eine relativ niedrige Phytoplanktonbiomasse, nur in der Kieler Förde treten

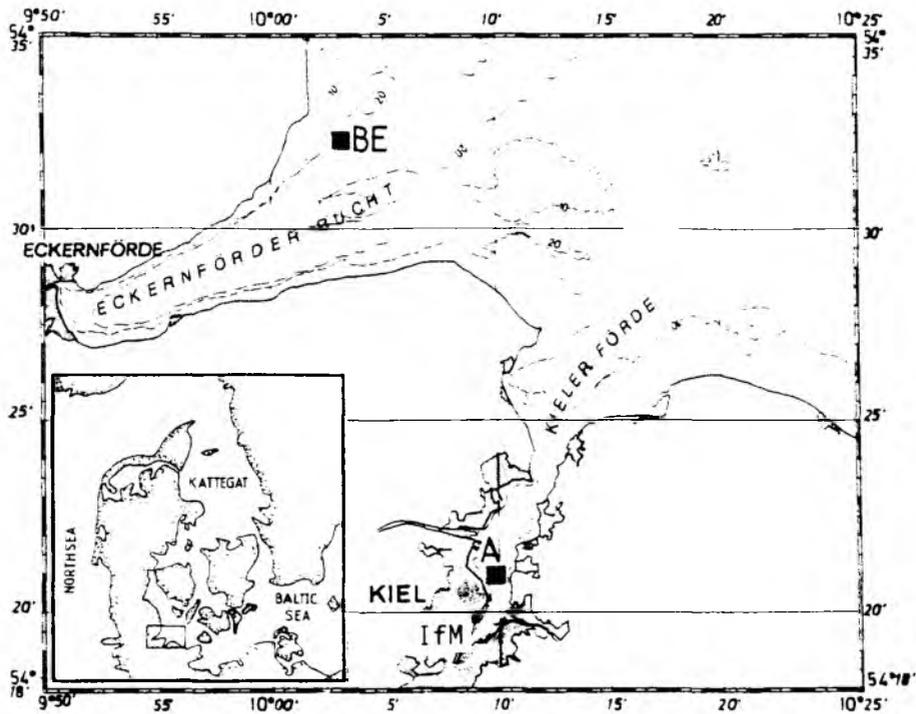


Abb. 1: Lage der Untersuchungsstationen in der Kieler Bucht und Kieler Förde. A = Innenförde, BE = Boknis Eck, IfM = Institut für Meereskunde, Pier.

Tabelle 1: Stationen der Westlichen Ostsee 1989 während der Ausfahrten KAT1 (6.-8. Juni) und KAT2 (22.-24. August): K1-K8, BORN1 (1.-3. August) und BORN2 (30. August - 1. September): B1-B7.

Station	Position	Tiefe
K1	56°43'N 11°50'E	48 m
K2	56°27'N 11°45'E	27 m
K3	56°00'N 11°03'E	34 m
K4	55°48'N 10°49'E	40 m
K5	55°28'N 10°53'E	28 m
K6	55°05'N 11°01'E	38 m
K7	54°44'N 10°46'E	27 m
K8	54°30'N 10°35'E	16 m
B1	55°00'N 14°05'E	48 m
B2	54°55'N 13°09'E	38 m
B3	54°41'N 12°27'E	17 m
B4	54°25'N 12°09'E	21 m
B5	54°25'N 11°42'E	23 m
B6	54°31'N 11°22'E	28 m
B7	54°36'N 11°01'E	41 m

gelegentlich kurzzeitige Planktonblüten auf. Frühere Untersuchungen (Moigis 1983, Jochem 1987, 1989) zeigten die große Bedeutung des Nano- und Picoplanktons für das sommerliche Pelagial der Kieler Bucht und Kieler Förde. Das Picoplankton wird während des Sommers durch coccale Blaualgen vom Synechococcus-Typ dominiert (Jochem 1988).

Im April/Mai 1988 wurden Untersuchungen zur Entwicklung des Picoplanktons und der Blüte des Silicoflagellaten Dictyocha speculum in der Kieler Förde im Anschluß an die Frühjahrsblüte an der Pier des IfM Kiel durchgeführt (Abb. 1, IfM). Dabei wurden Proben aus 0 m und 5 m Wassertiefe gewonnen.

Die Hauptuntersuchungen in der Westlichen Ostsee erfolgten an 2 Stationen in der Kieler Bucht und Kieler Förde.

Die Station "Innenförde" (54°21'N 10°10'E, Bodentiefe 12 m, Abb. 1 Stn A) liegt im zentralen Becken der inneren Kieler Förde auf der Höhe von Bellevue. Sie ist so in die zentrale Wasserzirkulation der Förde eingebunden und relativ wenig von den Süßwasser-Zuflüssen von Schwentine und Nord-Ostsee-Kanal beeinflusst.

Die Station "Boknis Eck" (Bodentiefe 28 m, Abb. 1 Stn BE) liegt am Eingang der Eckernförder Bucht und im Untersuchungsgebiet des ehemaligen SFB 95 der Universität Kiel (Bodungen 1975, Smetacek 1975, 1981, Smetacek et al. 1984). Sie ist eine Standardstation zahlreicher Arbeitsgruppen des Institut für Meereskunde Kiel und nach Bodungen (1975) repräsentativ für die Verhältnisse der offenen Kieler Bucht.

Beide Stationen wurden vom 18. Mai - 31. August 1989 auf insgesamt 8 Ausfahrten im Abstand von ca. 14 Tagen beprobt.

Zur Erkundung, inwieweit die Ergebnisse der Kieler Bucht repräsentativ für die Westliche Ostsee sind oder ob sich in der Verbreitung und Bedeutung des autotrophen Ultraplanktons ein paralleler Gradient mit der zur zentralen Ostsee hin zunehmenden Aussüßung findet, wurden auf je 2 Ausfahrten die Stationen K1 - K8 (6.-8. Juli 1989, 22.-24. August 1989) auf einem Schnitt Kattegat - Großer Belt - Kieler Bucht sowie B1 - B7 (1.-3. August 1989, 30. August - 1. September 1989) auf einem Schnitt Arkonasee - Kieler Bucht (Abb. 2, Tab. 1) beprobt.

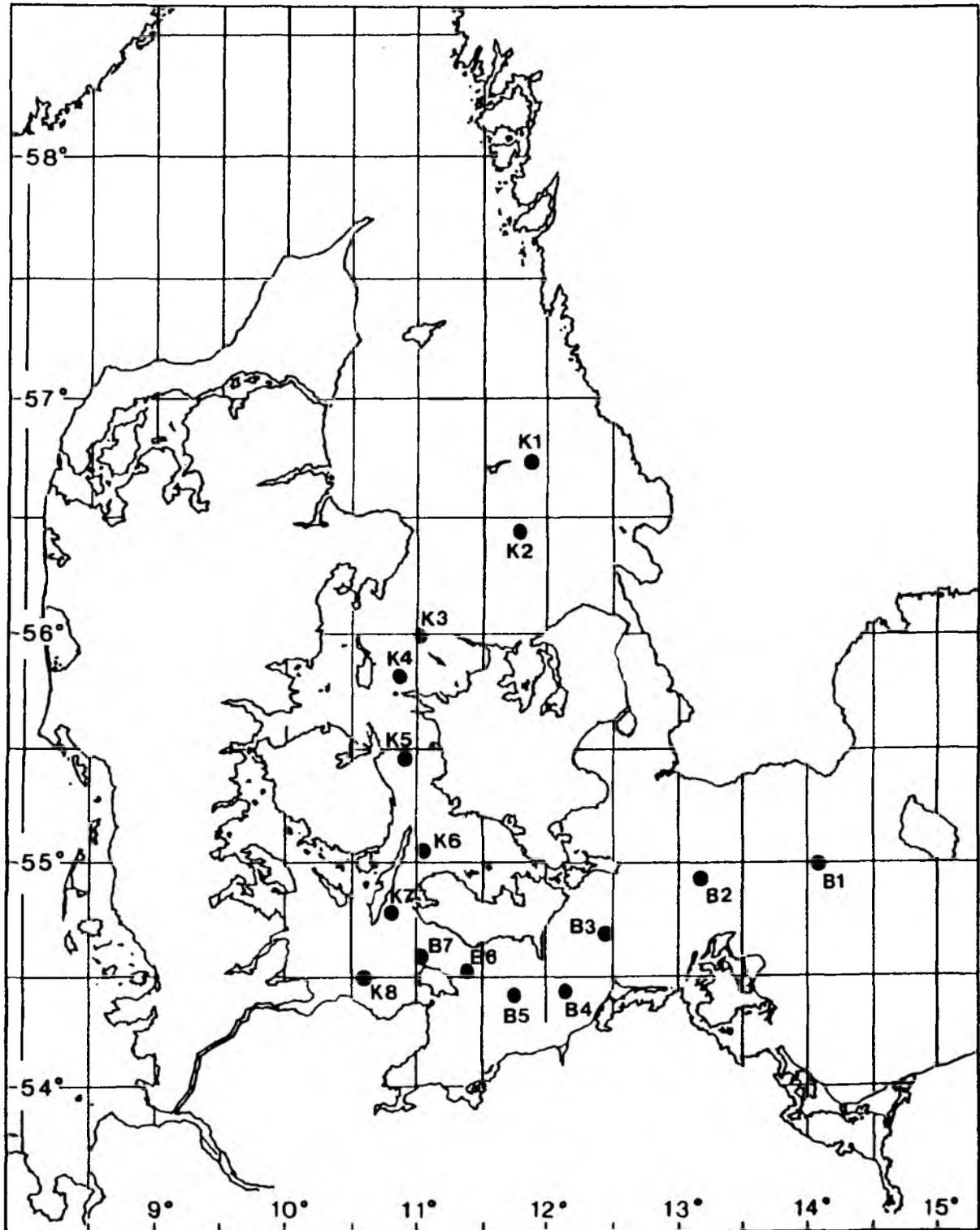


Abb. 2: Lage der Untersuchungsstationen auf den Ausfahrten KAT1 und KAT2 (K1-K8) sowie BORN1 und BORN2 (B1-B7).

2.1.2 Die Untersuchungsgebiete in der Arabischen See

Die drei Untersuchungsgebiete der Meteor-Expedition MINDIK 87 lagen in der Arabischen See, dem nordwestlichen Randmeer des Indischen Ozeans (Abb. 3, Tab. 2). Die Arabische See reicht im Süden bis zum 5. Breitengrad Nord (Schott 1935). Sie umfaßt den Meeresbereich zwischen Nordost-Afrika und dem Indischen Subkontinent und ist im Norden durch den Asiatischen Kontinent begrenzt.

Im Norden steht die Arabische See in Verbindung mit dem Roten Meer im Nordwesten und dem Persischen Golf im Nordosten. Der Zugang zum Roten Meer führt durch Bab-el-Mandeb ("Tor der Tränen") im Golf von Aden über eine Schwellentiefe von 175 m. Der Persische Golf dagegen ist ein Schelfmeer ohne begrenzende Schwelle und nur an wenigen Stellen tiefer als 100 m (Dietrich et al. 1985). Die aus den beiden ariden Meeren austretenden Wassermassen lassen sich durch ihren hohen Salzgehalt in der Tiefe der Arabischen See nachweisen, liegen jedoch weit unter der euphotischen Zone (150-450 m Wasser aus dem Persischen Golf, 450-800 m Wasser aus dem Roten Meer; Gallagher 1966).

Die im Norden liegenden Landmassen des Asiatischen Kontinents bedingen die hydrographischen Besonderheiten des Nordindischen Ozeans, der diesen von allen anderen Ozeanen unterscheidet.

Durch das Fehlen der Verbindung zum Nordpolarmeer kommt es im Nordindischen Ozean zu keiner Bildung von Tiefenwasser, was die tiefreichende Vertikalzirkulation der Wassermassen im Nordindischen Ozean einschränkt. Dadurch kann sich eine für diesen Ozean charakteristische sauerstoffarme Wasserschicht in 600-800 m (Swallow 1984) halten. Ein weiteres Sauerstoff-Minimum in 100-400 m soll durch den Abbau aus der euphotischen Zone sedimentierter organischer Substanz stammen und kann sich aufgrund der geringen Vertikalzirkulation durch thermische Stabilität halten (Qasim 1982).

Einen weitaus größeren Einfluß vor allem auf die Oberflächenschicht des Nordindischen Ozeans haben die klimatischen Bedingungen auf dem Asiatischen Kontinent.

Im Nordwinter kommt es, bedingt durch eine ausgeprägte Hochdrucklage auf dem Asiatischen Kontinent, zur Ausbildung eines ablandigen Windes, der im Bereich der Arabischen See als Nordost-Monsun ("Wind, der mit der Jahreszeit wechselt"), auftritt. Der Nordost-Monsun herrscht von November bis

März/April. Zu dieser Zeit nehmen die Oberflächenströmungen im Nordindischen Ozean Passatstrom-Charakter an, die Strömungen setzen westwärts und biegen am Afrikanischen Kontinent nach Süden, bis sie in den ostwärts laufenden Äquatorialen Gegenstrom münden. Durch die trockene Festlandsluft nimmt der Salzgehalt auf dem Wege nach Westen zu (Dietrich et al. 1975).

Zum Ende der Nordost-Monsun-Periode, im April-Mai, ist die wärmste und trockenste Jahreszeit auf dem Mittelasiatischen Subkontinent erreicht, und die aufsteigende Warmluft führt zur Bildung einer stabilen Tiedrucklage über dem Indischen Subkontinent. Es resultiert ein kräftiger, auflandiger Wind aus Südwest, der Südwest-Monsun, dessen feuchte Meeresluft dem Indischen Subkontinent die Regenzeit bringt.

Die Oberflächenströmungen reagieren auf die Umkehr des Windes durch die Ausbildung eines von den anderen Ozeanen grundlegend verschiedenen Strömungssystems. Auffälligstes Merkmal dieses Strömungssystems ist der Somali-Strom, der sich entlang der Nordost-Afrikanischen Küste nach Norden bewegt. Er stellt einen Gefällsstrom dar, der aus dem Aufstau von Wasser südlich des Äquators durch den Südost-Passat und einem ablandigen Ekman-Transport nördlich des Äquators durch den Südwest-Monsun resultiert (Dietrich et al. 1975). Die starke Strömung bis zu 200 cm s^{-1} (Pickard & Emery 1982) erzwingt eine nach Norden zunehmende Schrägstellung der Dichteschichtung und bedingt einen Auftrieb an der Küste von Somalia. Auftrieb durch ablandigen Ekman-Transport kann während dieser Zeit auch vor der Küste der Arabischen Halbinsel erfolgen.

Während der Südwest-Monsun-Periode kommt es nicht, wie in anderen Ozeanen, zur Ausbildung eines großen anticyclonalen Wirbels. In der Arabischen See findet sich vielmehr eine Zellenstruktur cyclonaler und anticyclonaler mesoskaliger Wirbel (Düing 1970). Nur südlich der Arabischen See, in einem Bereich von 10°N bis 10°S , schließen der ostwärts setzende Südwestmonsun-Strom, der Südäquatorial-Strom und der Somali-Strom einen windgetriebenen anticyclonalen Wirbel ein (Dietrich et al. 1975).

Trockenes Klima, das Fehlen großer Flußeinträge und der Zufluß aus dem Roten Meer und dem Persischen Golf führen zu einem hohen Salzgehalt in der Arabischen See. Gallagher (1966) gibt für das Oberflächenwasser (bis 150 m Tiefe) der Arabischen See Werte von $35.95\text{--}36.60 \text{ ‰}$ an. Unterhalb der durchmischten Schicht, in etwa 75 m, findet sich das sog. 'Arabian Sea High Salinity Water', das dort ein intermediäres Salzgehaltsmaximum bildet. Dieses salzreiche Wasser von bis zu 37.06 ‰ wird während der trockenen

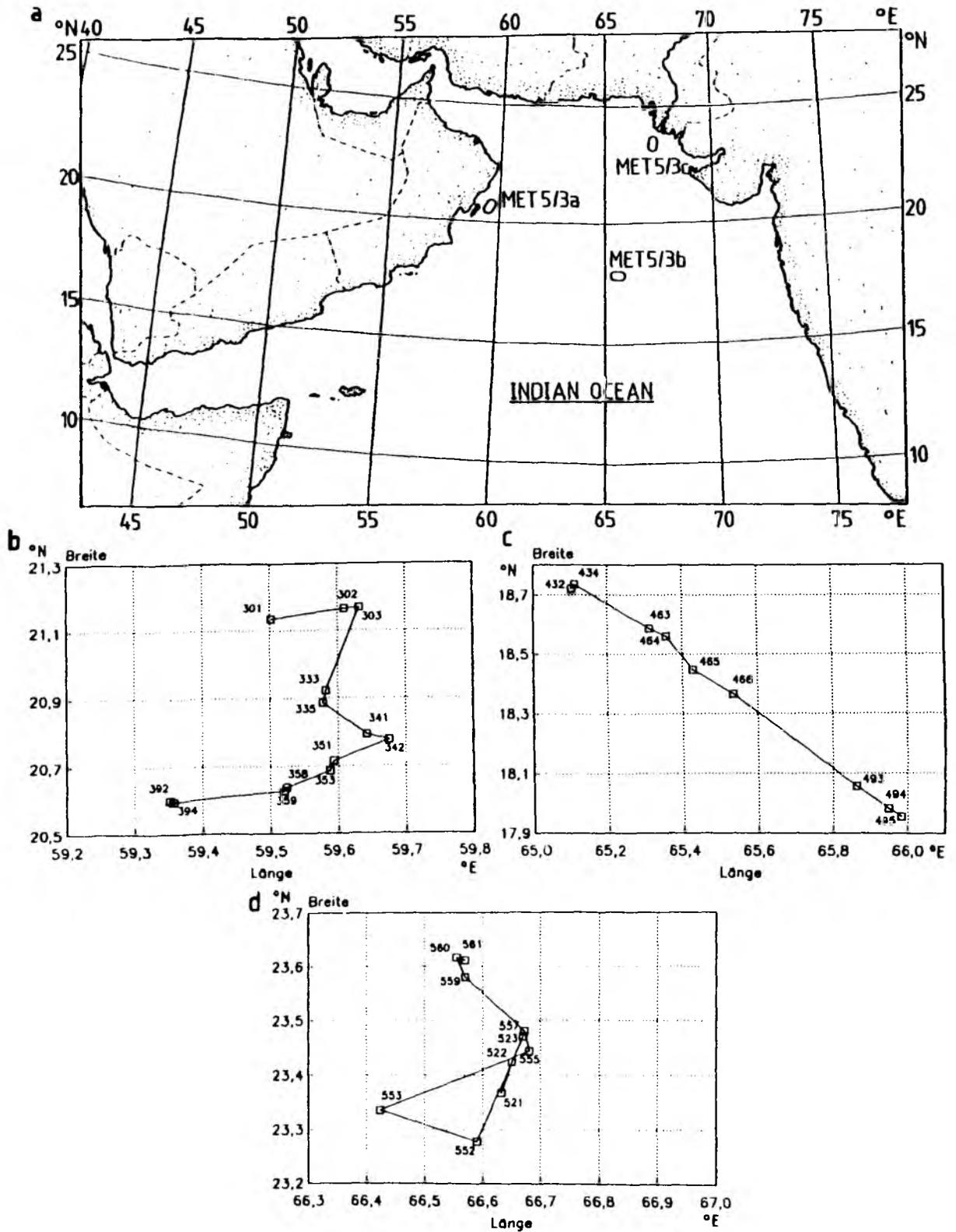


Abb. 3: a. Lage der drei Untersuchungsgebiete in der Arabischen See; b-d. Driftbahn des beprobten Wasserkörpers und geographische Lage der Stationen während des Untersuchungsabschnittes MET5/3a vor der Küste von Oman (b), MET5/3b in der zentralen Arabischen See (c) und MET5/3c auf dem Schelf vor Pakistan (d).

Tabelle 2: Stationen der Expedition MET 5/3 in den Indischen Ozean, 1987.

<u>Station</u>	<u>Datum</u>	<u>Ortszeit</u>	<u>Position</u>	<u>Tiefe</u>
Fahrtabschnitt MET5/3a, Küste von Oman				
301	29-Mär	10:00	21.14°N 59.50°E	244 m
302	30-Mär	06:00	21.17°N 59.61°E	1770 m
303	30-Mär	12:00	21.17°N 59.63°E	1614 m
333	03-Apr	05:00	20.92°N 59.58°E	2033 m
335	03-Apr	10:30	20.89°N 59.58°E	1540 m
341	04-Apr	06:30	20.79°N 59.64°E	2371 m
342	04-Apr	11:00	20.78°N 59.68°E	2500 m
351	06-Apr	06:00	20.72°N 59.59°E	2449 m
353	06-Apr	12:00	20.69°N 59.59°E	2546 m
358	07-Apr	06:00	20.64°N 59.52°E	2457 m
359	07-Apr	13:00	20.63°N 59.52°E	2395 m
391	11-Apr	05:00	20.60°N 59.36°E	1997 m
392	11-Apr	11:00	20.60°N 59.35°E	2067 m
Fahrtabschnitt MET5/3b, zentrale Arabische See				
432	29-Apr	05:00	18.72°N 65.10°E	3423 m
434	30-Apr	05:00	18.74°N 65.11°E	3422 m
463	04-Mai	05:00	18.59°N 65.31°E	3388 m
464	05-Mai	05:00	18.56°N 65.36°E	3383 m
465	06-Mai	05:00	18.45°N 65.43°E	3358 m
466	07-Mai	05:00	18.37°N 65.54°E	3332 m
493	11-Mai	05:00	18.06°N 65.86°E	3374 m
494	11-Mai	11:00	17.98°N 65.95°E	3291 m
495	12-Mai	05:00	17.96°N 65.98°E	3289 m
Fahrtabschnitt MET5/3c, Schelf von Pakistan				
521	22-Mai	05:00	23.37°N 66.63°E	128 m
522	22-Mai	11:00	23.42°N 66.65°E	123 m
523	23-Mai	05:00	23.47°N 66.67°E	115 m
552	27-Mai	05:00	23.28°N 66.59°E	232 m
553	28-Mai	05:00	23.34°N 66.42°E	310 m
555	29-Mai	05:00	23.44°N 66.68°E	115 m
557	30-Mai	05:00	23.48°N 66.67°E	112 m
559	31-Mai	05:00	23.58°N 66.57°E	114 m
560	01-Jun	05:00	23.62°N 66.56°E	111 m
561	02-Jun	05:00	23.61°N 66.57°E	108 m

und warmen Zwischenmonsunzeit (März-Mai) im nordöstlichen Teil der Arabischen See gebildet (Qasim 1982).

In der Arabischen See erfolgen, besonders während des Nordost-Monsuns, erhebliche Oberflächentransporte mit südwärts setzenden Strömungen. Zusammen mit dem Überschuss an Verdunstung und dem Fehlen von Flußeinträgen muß dies zu Kompensationsbewegungen des Zwischen- und Tiefenwassers führen, die langsam aufsteigen und teilweise die Oberflächenschicht erreichen (Sastry & DeSousa 1972). Diese generelle Aufwärtsbewegung tieferer Wassermassen führen der Oberflächenschicht im Vergleich zu anderen Ozeanen in verstärktem Maße Nährsalze zu und bedingen die hohe Produktivität der Arabischen See (Ryther et al. 1966).

Die Untersuchungsperiode der Meteor-Expedition MET 5/3a-c (MINDIK 87) fiel in die Zwischenmonsunzeit von März bis Juni 1987. Daher konnte auf dem ersten Untersuchungsabschnitt vor der Küste von Oman nicht mehr oder nur noch mit sehr geringen Auftriebserscheinungen gerechnet werden. Da die trockenste und wärmste Periode des Untersuchungsgebietes erreicht war, mußte von einer stark erwärmten Oberflächenschicht und einer stabilen thermischen Schichtung der Wassermasse ausgegangen werden, die zu deutlich oligotrophen Verhältnissen in der oberen euphotischen Zone führt. Da die Regenzeit auf dem Indischen Subkontinent noch nicht eingesetzt hatte, war nicht mit einem starken Ausfluß des Indus und damit mit keiner Süßwasser-Beeinflussung auf dem Pakistanischen Schelf zu rechnen. Vielmehr würde bei Einsetzen des Südwest-Monsuns ein aufländiger Ekman-Transport ozeanischen Wassers festzustellen sein.

2.1.3 Die Untersuchungsgebiete im zentralen Atlantik

Das erste der beiden Untersuchungsgebiete der Meteor-Expedition MET 10/1 (JGOFS-Pilotstudie) lag im Gebiet von 18°N 30°W (Abb. 4, Tab. 3) und somit in der Passatstrom-Region des Nordatlantiks. Eingebunden in den Nordäquatorialstrom setzt die Strömung kontinuierlich westwärts. Die Gleichförmigkeit der Strömung deckt sich mit der des Wetters, das sich durch gleichförmige Passatwinde aus Nordost und geringe Niederschläge auszeichnet. Letzteres führt infolge des Überwiegens der Verdunstung zu relativ hohen Salzgehalten im Oberflächenwasser.

Geringe jahreszeitliche Temperaturschwankungen (<4 °C; Dietrich et al. 1975), zusammen mit beständiger thermischer Schichtung, verhindern eine

tiefreichende thermische Vertikalkonvektion und es mangelt an der Erneuerung der Nährsalze aus der Tiefe. Besonders die polwärtigen Gebiete der Passatstrom-Regionen gehören zu den planktonärmsten der Weltmeere (Dietrich et al. 1975). Im Hinblick auf die Zielsetzung der JGOFS-Pilotstudie, deren Inhalt die nach Norden fortschreitende Entwicklung der Frühjahrsblüten im Nordatlantik war, kann in der Region des Untersuchungsgebietes MET 10/1-1 nicht mit einer Ausbildung einer Frühjahrsblüte gerechnet werden.

Die vertikale Salzgehaltsverteilung zeigt in den Passatstrom-Regionen im oberen Bereich der Dichtesprungschicht ein intermediäres Salinitätsmaximum (Dietrich et al. 1975). Dies ist eine Einschiebung salzreichen subtropischen Wassers unter salzärmere Wassermassen der tropischen Deckschicht (Defant 1936). Die Stabilität dieser Erscheinung ist auf die in dieser Schicht nahezu erloschene vertikale Turbulenz zurückzuführen, womit keine Vermischung mit den ober- und unterhalb gelegenen Wassermassen erfolgt; es zeigt sich, daß sich das Salzgehalts-Maximum fast ausschließlich auf die Sprungschicht beschränkt (Dietrich et al. 1975). Unterhalb der ganzjährigen Sprungschicht herrscht eine große Gleichförmigkeit der hydrographischen Faktoren, die auf nur geringe Wasserbewegungen schließen läßt (Dietrich et al. 1975).

Das Untersuchungsgebiet MET 10/1-2 in der Region von 33°N 20°W (Abb. 4, Tab. 3) dagegen lag in den durch teilweise oder ganzjährig schwache Strömungen wechselnder Richtungen gekennzeichneten Roßbreiten innerhalb des subtropischen Hochdruckgebietes. Im Norden der Roßbreiten-Region, besonders im Winter, nehmen die Strömungen verstärkt Westwindtrift-Charakter an, im Süden, insbesondere im Sommer, dagegen Passatstrom-Charakter.

Die Wassermassen der Westwindtrift-Region im Norden und der Passatstrom-Region im Süden umfließen die Roßbreiten in anticyclonaler Richtung, was eine tiefreichende Ansammlung von leichtem Oberflächenwasser in den Roßbreiten bedingt. Auf diese Weise entsteht eine mächtige homogene Deckschicht, die durch das Überwiegen der Verdunstung einen hohen Salzgehalt besitzt (Dietrich et al. 1975). Diese Ansammlung von Oberflächenwasser bedingt eine große Nährsalzarmut in der Oberflächenschicht der Roßbreiten. So wurden in der Roßbreiten-Region des Nordatlantiks die niedrigsten Nährsalzkonzentrationen (Closs et al. 1969) und die geringste Produktivität (Stemann Nielsen 1957) der Ozeane gemessen. Nur im polwärtigen Bereich der Roßbreiten führt die höhere jahreszeitliche Temperaturschwankung zu einer tiefreichenden thermischen Vertikalkonvektion im Winter, die einen Nährsalztransport aus der Tiefe ermöglicht (Dietrich et al. 1975).

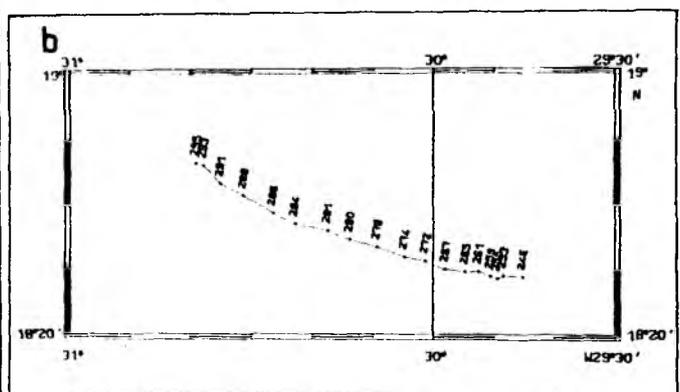
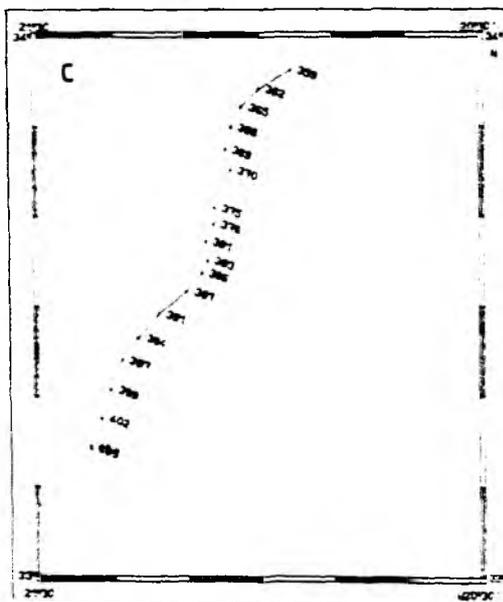
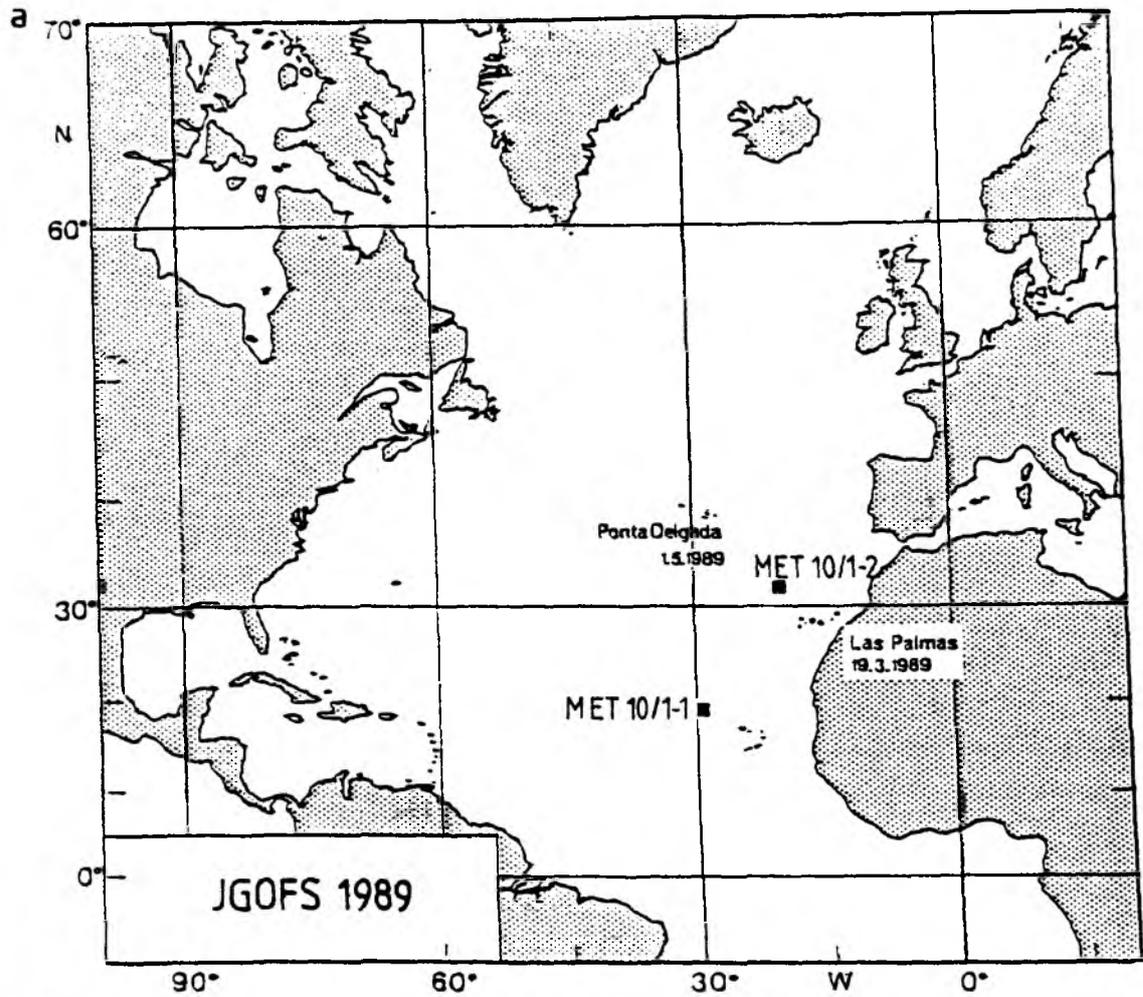


Abb. 4: a. Lage der beiden Untersuchungsgebiete im Atlantik;
b-c. Driftbahn des beprobten Wasserkörpers und geographische Lage der Untersuchungsstationen während des Fahrtabschnittes MET10/1-1 (b) und MET10/1-2 (c).

Tabelle 3: Morgendliche Stationen (05:00 h UTC) der Expedition MET 10/1 in den zentralen Nordatlantik, 1989

Station	Datum	Tag Nr.	Position
Fahrtabschnitt MET 10/1-2, 18°N 30°W			
241	27-Mär	1	18°20'N 29°38'W
245	28-Mär	2	18°23'N 29°41'W
249	29-Mär	3	18°28'N 29°47'W
254	30-Mär	4	18°28'N 29°49'W
260	31-Mär	5	18°28'N 29°52'W
266	01-Apr	6	18°29'N 29°56'W
273	02-Apr	7	18°31'N 30°03'W
279	03-Apr	8	18°33'N 30°12'W
283	04-Apr	9	18°35'N 30°21'W
287	05-Apr	10	18°40'N 30°30'W
292	06-Apr	11	18°45'N 30°36'W
Fahrtabschnitt MET 10/1-2, 33°N 30°W			
361	16-Apr	1	33°56'N 20°58'W
366	17-Apr	2	33°49'N 21°04'W
370	18-Apr	3	33°46'N 21°04'W
376	19-Apr	4	33°41'N 21°07'W
382	20-Apr	5	33°37'N 21°07'W
387	21-Apr	6	33°33'N 21°09'W
392	22-Apr	7	33°28'N 21°16'W
398	23-Apr	8	33°22'N 21°18'W
403	24-Apr	9	33°16'N 21°21'W

2.2 Untersuchungsstrategien

Bei den Untersuchungen in der Kieler Bucht lag der Schwerpunkt der Untersuchungsstrategie auf einer zeitlich engen Auflösung an geographisch definierten Stationen (Euler'sche Untersuchungsstrategie). Während des Frühjahrs 1988 wurde die Station IfM Pier alle drei bis vier Tage in 2 Tiefen (0, 5 m) beprobt. Während des Sommers 1989 wurden die Stationen A (Innenförde) und BE (Boknis Eck) in zweiwöchigem Abstand untersucht. In der Förde wurden vier Wassertiefen, in der Kieler Bucht fünf Tiefen beprobt.

Da bei den Untersuchungen in den ozeanischen Gebieten (Arabische See und Atlantik) vornehmlich vertikale dynamische Prozesse des Epipelagials (obere 75-100 m) im Vordergrund des Interesses standen, war die Aufnahme einer durch advective Prozesse weitestgehend unbeeinflussten Zeitserie innerhalb eines Wasserkörpers erwünscht. Um dieses Ziel zu erreichen, wurde eine Lagrange'sche Untersuchungsstrategie gewählt. Der zu untersuchende Wasserkörper wurde durch eine an der Untergrenze der euphotischen Schicht (80-130 m) hängende frei driftende Sinkstoff-Falle ('Kiel Sediment Trap') markiert. Durch den Reibungswiderstand sollte der Drifter der lateralen Advektion des

Wasserkörpern folgen. Um den Einfluß von Seegang und Windschubspannung auf die Oberflächenboje zu verringern, wurden in der Arabischen See spierenförmige Bojen verwendet. Das Schiff folgte dem Drifter, und der Wasserkörper wurde stets im Abstand von 0.2-0.5 m vom Drifter beprobt. Für jedes Profil wurden 10-12 Tiefen ausgewählt, wobei der Bereich des Tiefen-Chlorophyllmaximums, falls vorhanden, meist enger aufgelöst wurde (5 m).

2.3 Abiotische Parameter

Auf allen Ausfahrten wurden Temperatur und Salinität der Wassersäule unmittelbar vor der Probenahme für die weiteren Parameter gemessen. Während der Pierprobenahme 1988 und der Ostsee-Ausfahrten 1989 erfolgte die Messung in 1 m Abständen mit einem WTW LF191 Conductometer. Die Aufnahme der T-S-Daten der MINDIK-Expeditionen erfolgte mittels einer ME CTD Sonde und einer analogen Datenausgabe. Die Daten der MINDIK-Expedition wurden von W. Lenz und J. Ribbe (Inst. f. Meereskunde Hamburg) zur Verfügung gestellt. Während der JGOFS-Pilotstudie wurde eine Neil-Brown CTD eingesetzt (G. Saure & S. Podewski) und die Daten digital gespeichert.

Während der Arbeiten in der Ostsee wurde zur Messung der Eindringtiefe des Lichtes in die Wassersäule und der Berechnung der Tiefe der euphotischen Zone (1% Lichttiefe) nach Parsons et al. (1984) eine Secchi-Scheibe (0.5 m Durchmesser) eingesetzt. Für die JGOFS-Expedition wurde die Globalstrahlung als 10-min-Mittel von der Bordwetterwarte des FS Meteor zur Verfügung gestellt.

Die Nährsalze Silikat, Nitrat, Nitrit, Ammonium und Phosphat wurden nach Grasshoff et al. (1983) gemessen. Während der Meteor-Ausfahrten erfolgte dies mit einem AutoAnalyzer (P. Fritsche & R. Werner).

2.4 Biologische Parameter

2.4.1 In-situ Parameter

Die Untersuchung biologischer Parameter wurde in der Ostsee auf die euphotische Zone beschränkt, deren Untergrenze durch die Secchi-Tiefe (1% Lichttiefe) bestimmt wurde.

Während der MINDIK-Expedition konzentrierten sich die Untersuchungen auf die oberen 75 m, während der JGOFS-Pilotstudie auf die oberen 100 m der Wassersäule.

Bestimmt wurden der Gehalt an Chlorophyll a und die Primärproduktion jeweils in den Größenfraktionen Mikro-, Nano- und Picoplankton. Die Größenfraktionierung erfolgte dabei in die Meßgrößen "gesamt", "<20 µm" und "<2 µm". Die Fraktionierung <20 µm erfolgte mittels entsprechender Netzgaze, jene <2 µm durch Filtration (≤300 mbar) durch 2 µm Nucleopore Membranfilter von 25 mm Durchmesser (für Chlorophyll während JGOFS und Ostsee 1989: 47 mm Durchmesser). Das Filtrat der Fraktionierungen wurde anschließend erneut filtriert und nach den beschriebenen Methoden gemessen.

Die Chlorophyll-Bestimmung erfolgte trichromatisch nach Strickland & Parsons (1972) unter Verwendung der Berechnungsformeln von Jeffrey & Humphrey (1975). Einige Proben der MINDIK- und JGOFS-Expedition wurden in einem Turner Designs Model 10 Fluorometer gemessen, das gegen trichromatisch gemessenes Chlorophyll kalibriert wurde. Alle Chlorophyll-Proben wurden auf 25 mm Whatman GF/F Glasfaserfilter filtriert.

Als weiteres semi-quantitatives Maß für die Vertikalverteilung des Chlorophylls wurden Fluoreszenzprofile aufgenommen. Während MINDIK sowie der Ostsee-Fahrten 1989 erfolgte dies mit einer Variosens Fluoreszenzsonde mit einer analogen Datenausgabe. Während der JGOFS-Pilotstudie wurde eine Backscatt-Sonde, die mit einer ME CTD in einer Meßeinheit vereint war, benutzt, die eine digitale Aufzeichnung und Aufarbeitung der Daten erlaubte.

Die Primärproduktion wurde mit der ¹⁴C-Methode (Steemann Nielsen 1952) in in-situ Inkubationen bestimmt. Die Inkubationszeit betrug auf der MINDIK-Fahrt 5-6 Stunden (Sonnenaufgang bis Mittag), während der JGOFS-Pilotstudie ca. 12 Stunden (Sonnenauf- bis Sonnenuntergang) und in der Ostsee 3 - 4 Stunden über Mittag. Die Inkubationen erfolgten in 250 ml Glasflaschen, während JGOFS in 250 ml Polycarbonatflaschen, unter Zugabe von 25 µCi NaH¹⁴CO₃. Als Dunkelkorrektur wurden 3-4 abgedunkelte, mit 10⁻⁵ mol l⁻¹ DCMU (3-(3,4-Dichlorphenyl)-1,1-dimethylharnstoff; Legendre et al. 1983) versetzte 100 ml Proben (Ostsee 1989 2 Proben) mit inkubiert (10 µCi NaH¹⁴CO₃).

Die Proben wurden unmittelbar nach Ende der Inkubationszeit mit 1.5 · 10⁻⁵ mol l⁻¹ DCMU versetzt, um eine weitere Aufnahme von ¹⁴CO₂ zu unterbinden

(Jochem 1987) und anschließend fraktioniert und filtriert. Die Filtration nach der Fraktionierung erfolgte während MINDIK auf 0.45 μm Membranfilter, während JGOFS und Ostsee 1989 auf Whatman GF/F Glasfaserfilter. Frühere Untersuchungen hatten ergeben, daß sich keine signifikanten Unterschiede zwischen 0.45 μm Membranfiltern und GF/F-Filtern feststellen ließen (Li et al. 1983, Herbland et al. 1985, Jochem 1987). Li (1986) fand anhand einer Syneococcus-Kultur eine Retention von GF/F-Filtern von 98.1-99.4%. Die Filter wurden nach 12 Stunden in Lumagel SB in einem Packard TriCarb Liquid-Szintillationszähler gemessen.

Aus der in-situ Primärproduktion und dem Gehalt an Chlorophyll a wurde die sog. in-situ Assimilationsrate ($\text{mg C (mg Chl a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$) errechnet. Im Gegensatz zur oft gebräuchlichen Assimilationszahl mit gleicher Einheit (Parsons et al. 1984) handelt es sich hierbei nicht um die auf Biomasse normierte Maximalproduktion P_{max} , sondern um eine auf Chlorophyll als Biomasse-Parameter des Phytoplanktons normierte in-situ Produktion. Die Assimilationsraten geben einen Hinweis auf die Produktivität und den Stoffumsatz einer Phytoplanktonpopulation unter in-situ Bedingungen. Assimilationszahlen sensu Parsons et al. (1984) vermögen dagegen nur ein Produktionspotential unter optimierten Bedingungen anzugeben. Zur Differenzierung dieser beiden Parameter wurde der Begriff 'Assimilationsrate' gewählt.

Da die Assimilationsraten unter Umständen unter für die Produktion nicht optimalen in-situ Bedingungen ermittelt wurden, können sie die als real angesehenen Grenzen der Assimilationszahlen von ca. 20 $\text{mg C (mg Chl a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Bodungen 1975, Parsons et al. 1984) nicht übersteigen. Insbesondere bei der Größenfraktionierung des Phytoplanktons in der Kieler Bucht 1989 wurden zum Teil unreal hohe Assimilationsraten ermittelt, die wahrscheinlich auf ein unterschiedliches Fraktionierungsverhalten von Chlorophyll und Produktion zurückzuführen sind. Dennoch wurden sie, ohne die Isolinien durchzuziehen, in den Abbildungen berücksichtigt, da sie nichtsdestoweniger auf eine hoch produktive Phytoplanktonpopulation hindeuten. Ein Weglassen dieser Werte würde das Bild vor allem der vertikalen Verteilung der Assimilationsraten in unzulässiger Weise verändern, da die hohe Produktivität dieser Population dann überhaupt nicht augenscheinlich würde.

Von einer aus der Kieler Bucht isolierten Picocyanobakterien-Kultur wurden P vs. I Kurven (Lichtabhängigkeit der Primärproduktion) in einem Gargas-Inkubator ermittelt. Die Lichtstufen (je 2 Parallelen) wurden durch unterschiedlich transparente, spektralneutrale Glasfilter simuliert.

Die Abundanz des Phytoplanktons $>3 \mu\text{m}$ wurde durch Zellzählungen nach Utermöhl (1958) und Hasle (1978) ermittelt. Dazu wurden Wasserproben mit Formol zu einer Endkonzentration von ca. 0.4% fixiert. Die gefundenen Zellzahlen autotropher Organismen wurden nach Edler (1979) auf eine Kohlenstoff-Biomasse umgerechnet. Organismen $\leq 3 \mu\text{m}$ wurden bei diesen Zählungen nicht berücksichtigt, da sie sich mit dieser Methode nicht quantitativ erfassen lassen (Davis & Sieburth 1982, Furuya & Marumo 1983, Reid 1983). Für ihre Zählung wurden bekannte Wasservolumina unfixiert auf Irgalanschwarz-vorgefärbte $0.2 \mu\text{m}$ Nuclepore-Filter (25 mm) filtriert und diese sodann mit Immersionsöl (Chroma) eingedeckt. Die Proben wurden unter einem Zeiss Epifluoreszenzmikroskop (Filtersatz Nr. 487709, 430 nm) sogleich nach den für die Utermöhl-Methode geltenden Grundsätzen (Hasle 1978) gezählt oder tiefgefroren und nach 3 Monaten gezählt (JGOFS). Tiefgefrorene Proben zeigten auch nach 6 Monaten noch keine Verminderung der Autofluoreszenz sowohl der rot fluoreszierenden Eucaryonten als auch der orange erscheinenden Picocyanobakterien. Es wurden stets mehr als 200 Picocyanobakterien (Fehler $<10\%$) und mindestens 30-50 Eucaryonten (Fehler $<32\%$) gezählt. Auch die Zellzahlen der autotrophen Picoplankter wurden nach Edler (1979) in Biomasse-Einheiten umgerechnet, um sie dem größeren Phytoplankton gegenüberstellen zu können (Picocyanobakterien $0.4 \text{ pg C Zelle}^{-1}$, Flagellaten $<3 \mu\text{m}$ $0.6 \text{ pg C Zelle}^{-1}$).

2.4.2 Verdünnungsexperimente (Serial Dilution Experiments)

Zur Ermittlung der Wachstums- und Wegfraßraten des autotrophen Picoplanktons wurde bei der Untersuchung in der Kieler Bucht 1989 die Verdünnungstechnik (Serial Dilution) nach Landry & Hassett (1982) angewandt. Die Inkubation erfolgte bei $15 \text{ }^\circ\text{C}$ und $50\text{-}100 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in 100 ml Glasflaschen. Um eine Beeinflussung der Ergebnisse durch eine synchrone Teilung der Picocyanobakterien gegen Ende der Lichtperiode (Campbell & Carpenter 1986; P. Burkill, Plymouth Mar. Lab., pers. Mitt.) auszuschließen, wurde über 24 Stunden (12/12 Stunden hell/dunkel) unter leichtem Schütteln (Schütteltisch) inkubiert. Zu jedem Experiment wurden mit GF/F-filtriertem Seewasser (Kieler Förde) 5 Verdünnungsstufen (1:0 = unverdünnt, 1:1, 1:2, 1:3, 1:4) hergestellt. Die Zellzahlen der Picocyanobakterien und der autotrophen Flagellaten $<3 \mu\text{m}$ und $3\text{-}5 \mu\text{m}$ wurden zu Beginn und nach Ende der Inkubation durch Epifluoreszenzmikroskopie (s.o.) ermittelt.

Um Wachstum und Wegfraß des Picoplanktons zu bestimmen, wurde ein exponentielles Wachstum angenommen, so daß die Zellzahl zu einer bestimmten Zeit ausgedrückt werden kann als

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (1)$$

Die Wachstumsrate ergibt sich als erste Ableitung von Gleichung (1) zu

$$dN/dt = rN \quad (2)$$

$$\Leftrightarrow r = k - g = 1/t \ln(N_t/N_0) \quad (3)$$

mit r = Netto-Wachstumsrate ("Apparent Growth Rate"), k = Wachstumsrate, g = Grazingrate, t = Zeit, N_0 und N_t = Anfangs- ($t=0$) und Endkonzentration ($t=t$).

Die von Landry & Hassett (1982) vorgeschlagene Verdünnungstechnik setzt einige grundsätzliche Annahmen voraus. So wird von einem exponentiellen Wachstum des Phytoplanktons ausgegangen, das durch die Verdünnung nicht beeinflusst wird, und die Änderung der Populationsdichte soll allein durch die Aktivität der Grazer beeinflusst sein. Weiterhin soll die Grazingrate konstant sein und das Grazing weder gesättigt sein noch soll in den hohen Verdünnungen die Beutekonzentration unter einen Schwellenwert sinken, bei dem die Grazer die Nahrungsaufnahme einstellen. Unter diesen Bedingungen ergibt sich die Netto-Wachstumsrate r aus der Differenz aus Wachstumsrate (k) und Grazingrate (g).

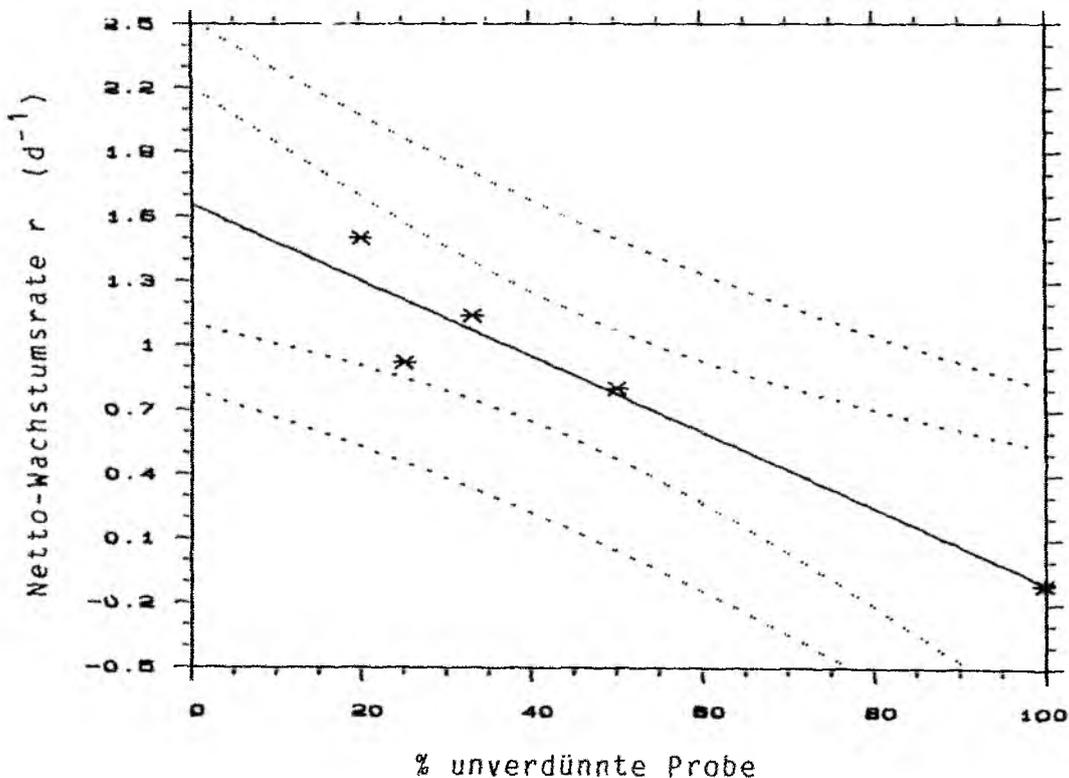


Abb. 5: Beispiel einer Auswertung eines Verdünnungsexperimentes. Gepunktete Linien entsprechen dem 95% und 99% Signifikanz-Niveau.

Da die Verdünnungstechnik auf der Annahme beruht, daß g proportional zur Populationsdichte der Grazer (und damit zum Anteil der unverdünnten Probe) ist, können g und k aus einer linearen Regression von r vs. Verdünnung bestimmt werden. Die Steigung der Gerade ergibt die Grazingrate g und k ergibt sich aus dem Achsenschnittpunkt der y -Achse ($g = 0$; Abb. 5). Die Signifikanz der Regression wurde mittels t -Test geprüft.

3. Ergebnisse

3.1 Untersuchungen in der Westlichen Ostsee

3.1.1 Die Phytoplanktonentwicklung im späten Frühjahr 1988 in der Kieler Innenförde

Durch die ungewöhnlich warme und eisfreie Wetterlage hielt sich über den gesamten Winter 1988 ein relativ hoher Phytoplanktonbestand von hauptsächlich Dinoflagellaten. Es kam nicht zu der typischen ausgeprägten Frühjahrsblüte im März (Gradinger, Jochem, Lenz & Weisse, unveröff. Daten). Die Konzentration an Silikat (Abb. 6d) war Anfang April mit bis zu $25 \mu\text{mol l}^{-1}$ noch sehr hoch, nahm dann aber rasch auf ca. $2-5 \mu\text{mol l}^{-1}$ ab und erreichte Ende April ihr Minimum. Die Nitratkonzentration (Abb. 6d) betrug Ende März noch mehr als $50 \mu\text{mol l}^{-1}$, nahm dann aber ebenfalls rasch ab. Im April konnten aber immer noch mehr als $10 \mu\text{mol l}^{-1}$ gemessen werden, erst Mitte Mai kam es zu einer deutlichen Nitraterschöpfung. Die Konzentration von Phosphat variierte über den gesamten Meßzeitraum um $0.2-0.5 \mu\text{mol l}^{-1}$, die Konzentration des Ammoniums war mit $0.5-2.0 \mu\text{mol l}^{-1}$ Anfang April bereits recht hoch und stieg Ende Mai auf bis zu $5.8 \mu\text{mol l}^{-1}$ an.

Die Konzentration des Chlorophylls (Abb. 6b) lag über den April bei $6-10 \mu\text{g l}^{-1}$, wobei sich kein signifikanter Unterschied zwischen den Oberflächen- und den 5m-Proben erkennen ließ. Der Anteil der Größenfraktion $<20 \mu\text{m}$ stieg von 12-22% stetig an, der des Mikroplanktons nahm entsprechend ab. Der Silicoflagellat Dictyocha fibula trat im Vergleich zu vorhergehenden Jahren bereits sehr früh auf; bereits Mitte April ließen sich nackte Zellen dieser Art nachweisen, die sich rasch vermehrten (Abb. 6e). Damit einher ging ein Anstieg der Chlorophyll-Konzentration Ende April/Anfang Mai. Das Populationsmaximum wurde mit Chlorophyll-Konzentrationen von $29 \mu\text{g l}^{-1}$ und Zellzahlen von bis zu $5.5 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ um den 18. Mai erreicht. D. fibula stellte an diesem Tag 97% des Phytoplankton-Kohlenstoffs. Aus den Felddaten resultiert eine Wachstumsrate von $0.4-1.1$ Teilungen d^{-1} . Zur Zeit der Probenahme gegen 10:00 bis 11:00 Uhr MESZ fanden sich an der Oberfläche stets leicht höhere Konzentrationen. Der Anteil der Größenfraktion $<20 \mu\text{m}$ stieg auf 80%. Eine Unterscheidung von Nano- und Picoplankton ist aufgrund der Disintegration der sehr fragilen nackten D. fibula bei der Größenfraktionierung mittels $2 \mu\text{m}$ Nucleopore-Filter problematisch (Jochem 1987), der gemessene Anteil der Fraktion $<2 \mu\text{m}$ stieg während der Zeit stark an. Der Anteil der skelettragenden D. fibula (Abb. 6f) an der Gesamtpopulation war in den 5m-Proben stets höher als an der Oberfläche und betrug 0.3-32%. Die Blüte fand sehr

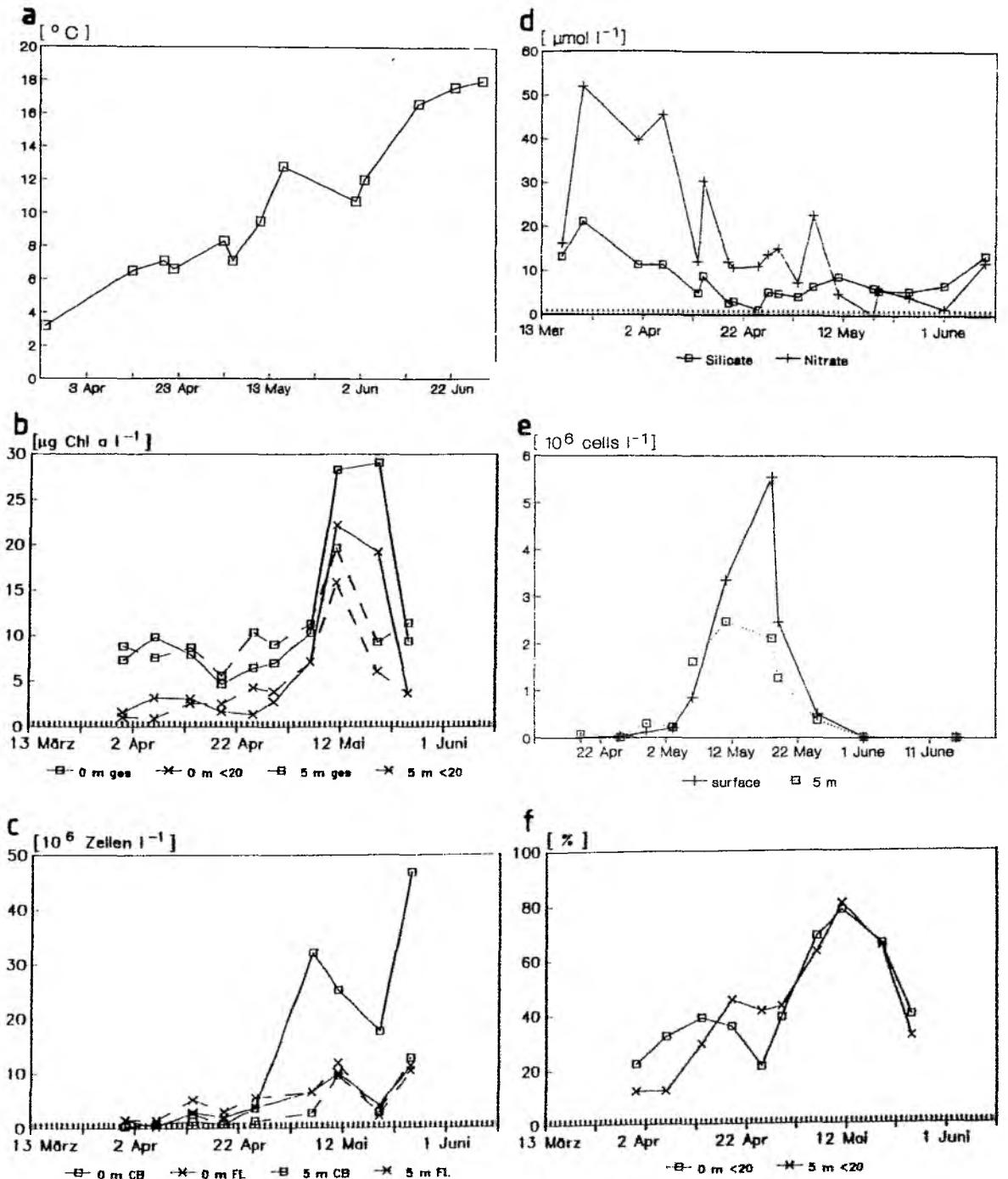


Abb. 6: Entwicklung von Temperatur, Nährsalzen und des Phytoplanktons in der Innenförde (Pier IfM) im Frühjahr 1988. a. Temperatur ($^{\circ}\text{C}$); b. Chlorophyll ($\mu\text{g l}^{-1}$) in 0 m und 5 m Tiefe jeweils in den Fraktionen Gesamt und $<20 \mu\text{m}$; c. Abundanz ($10^6 \text{ Zellen l}^{-1}$) der Picocyanobakterien (CB) und Eucaryonten $<3 \mu\text{m}$ (FL) in 0 m und 5 m Tiefe; d. Nitrat und Silikat ($\mu\text{mol l}^{-1}$) an der Oberfläche; e. Abundanz von *Dictyocha fibula* ($10^6 \text{ Zellen l}^{-1}$) in 0 m und 5 m Tiefe; f. Anteil (%) der nackten Zellen an der *D. fibula*-Population in 0 m und 5 m Tiefe. a., d., e. aus Jochem & Babenerd 1989.

schnell ihr Ende, und der Anteil der skelettragenden Zellen stieg binnen 10 Tagen auf 100%. Anfang Juni bildete sich eine Population der Diatomee Skeletonema costatum, die den Anteil des Mikroplanktons Ende Mai bereits auf 60-68% des Gesamtchlorophylls brachte. Am 15. Juni konnten bereits keine D. fibula (Probenvolumen 20 ml) mehr gefunden werden.

Das Picoplankton (Abb. 6c) zeigte von Ende März bis Ende April nur einen leichten Anstieg der Zellzahlen. Die Abundanz der Picocyanobakterien ($0.4-1.6 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$) lag etwas unter der der eucaryontischen Picoplankter ($1.3-1.9 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$). Ende April fand sich an der Wasseroberfläche ein deutlicher Anstieg der Zellzahlen der coccalen Blaualgen auf bis zu ca. $5 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$, während das eucaryontische Picoplankton nur leicht auf $1.0-1.3 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$ zunahm. Damit waren die Picocyanobakterien an der Oberfläche deutlich häufiger als Picoflagellaten, während sie in 5 m Tiefe etwa die gleiche Konzentration aufwiesen. Der Anstieg der Cyanobakterienzahlen ging mit einer starken Erwärmung der Wassersäule einher (Abb. 6a).

3.1.2 Das sommerliche Pelagial der Westlichen Ostsee

3.1.2.1 Untersuchungen in der Kieler Bucht 1989

3.1.2.1.1 Hydrographie und Chemie

Abb. 7a,b und 9a,b stellen die Entwicklung von Temperatur und Salinität an den Stationen A und BE während des Sommers 1989 (Mai - August) dar. Die Oberflächentemperaturen wiesen während des Untersuchungszeitraumes Werte zwischen $11.2 \text{ }^\circ\text{C}$ und $20.8 \text{ }^\circ\text{C}$ auf. Der Salzgehalt variierte an der Oberfläche zwischen $11.6 \text{ }^\circ/\text{‰}$ im Juni und $14.8 \text{ }^\circ/\text{‰}$ Ende August. In 28 m Tiefe an der Station BE wurden Salinitäten bis zu $19.4 \text{ }^\circ/\text{‰}$ gemessen. Sowohl in der Innenförde als auch an der Station Boknis Eck laufen die Isoplethen von Temperatur und Salinität parallel.

Die Wassersäule der Innenförde war bis Anfang Juni wenig deutlich geschichtet. Gegen Ende Juni zeigte sich das Temperaturmaximum des Jahres und gleichzeitig entwickelte sich in ca. 10 m Tiefe eine Sprungschicht. Diese hob sich Anfang Juli vorübergehend auf 8 m an. Im Laufe des Augusts stieg sie erneut in der Wassersäule auf und wurde dabei schwächer. Ende August zeigte sich ein kontinuierlicher Gradient in der Wassersäule.

Im Gegensatz zur Kieler Förde zeigte sich in der Kieler Bucht (Stn BE) bereits im Mai eine deutliche Sprungschicht in einer Tiefe von ca. 6 m. Diese verlagerte sich während des Junis in eine Tiefe von 10 - 12 m, wo sie bis Mitte August anzutreffen war. Das Temperaturmaximum Ende Juni war mit einem Salzgehaltsminimum verbunden. Durch die Vermischung des warmen Oberflächenwassers in tiefere Schichten war die gesamte Wassersäule Ende August leicht erwärmt, die 15 °C-Isoplethe verlagerte sich in die Tiefe und die nicht mehr so deutliche Sprungschicht fand sich in ca. 20 m. Insgesamt war die Schichtung der Wassersäule im Sommer 1989 in der Kieler Bucht ausgeprägter als in der Kieler Förde.

Die Secchi-Tiefen der Station Boknis Eck (Tab. 4) lagen über den Sommer bei 6-7 m. Daraus ergibt sich eine euphotische Zone von 15-19 m Tiefe. Die gewählten Probentiefen bis maximal 22 m deckten also die gesamte euphotische Zone ab.

Die vertikale Verteilung der Nährsalze in der Kieler Förde (Abb. 7c,d, Abb. 8) war über den gesamten Untersuchungszeitraum mehr oder weniger homogen, eine deutliche Nutricline ließ sich nicht erkennen.

Die Konzentration des Silikats lag bis Anfang August bei 10 - 15 $\mu\text{mol l}^{-1}$, nur Ende Juni unter 5 $\mu\text{mol l}^{-1}$. Im August stiegen die Konzentrationen deutlich an und erreichten Mitte August ein Maximum von 52 $\mu\text{mol l}^{-1}$ an der Wasseroberfläche. Damit zeigte sich in der Innenförde über den gesamten Sommer keine Silikat-Verknappung.

Phosphat lag bis August in Konzentrationen $<1 \mu\text{mol l}^{-1}$ vor und erreichte Mitte August unterhalb von 8 m ein Maximum von 2.5 $\mu\text{mol l}^{-1}$.

Mit Ausnahme höherer Konzentrationen an der Oberfläche Ende Juni (1.71 $\mu\text{mol l}^{-1}$) lagen die Nitrat-Konzentrationen allgemein unter 0.5 $\mu\text{mol l}^{-1}$, oftmals an der Nachweisgrenze. Im August erfolgte eine starke Zunahme auf bis zu 5.5 $\mu\text{mol l}^{-1}$. Sowohl Phosphat als auch Nitrat zeigten somit eine deutliche Verknappung während des Hochsommers auch in der Kieler Förde.

Mit Konzentrationen $<0.3 \mu\text{mol l}^{-1}$ erreichte Nitrit keine bedeutende Rolle als Stickstoffquelle für das Wachstum des Phytoplanktons.

Ammonium lag in Konzentrationen von 0.5-1.0 $\mu\text{mol l}^{-1}$ vor, im Mai $<0.5 \mu\text{mol l}^{-1}$. Im Juni und Ende Juli zeigten sich Oberflächenmaxima (1.65 bzw. 2.75 $\mu\text{mol l}^{-1}$), die auf wenige Meter begrenzt waren. Gleichzeitig fanden

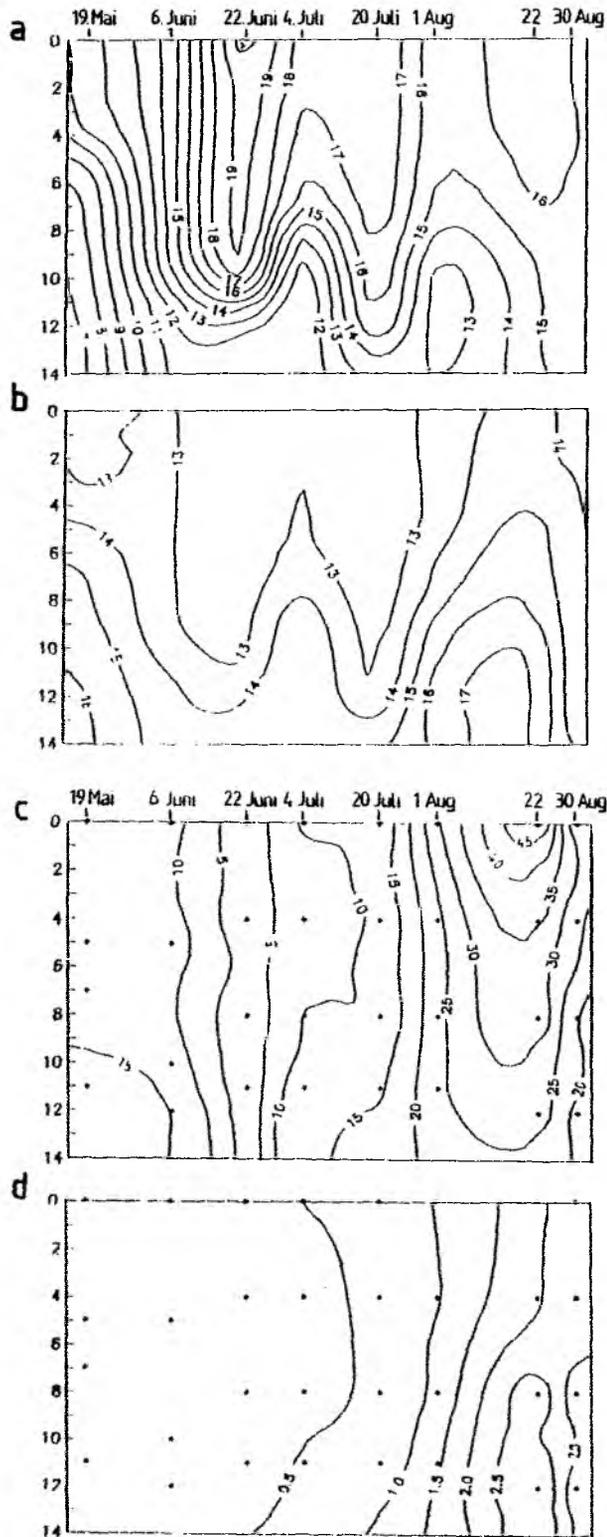


Abb. 7: Hydrographie und Nährsalzkonzentrationen an der Station A (Innenfürde) im Sommer 1989. a. Temperatur ($^{\circ}\text{C}$, vertikale Auflösung 1 m); b. Salzgehalt (‰ , vertikale Auflösung 1 m); c. Silikat ($\mu\text{mol l}^{-1}$); d. Phosphat ($\mu\text{mol l}^{-1}$).

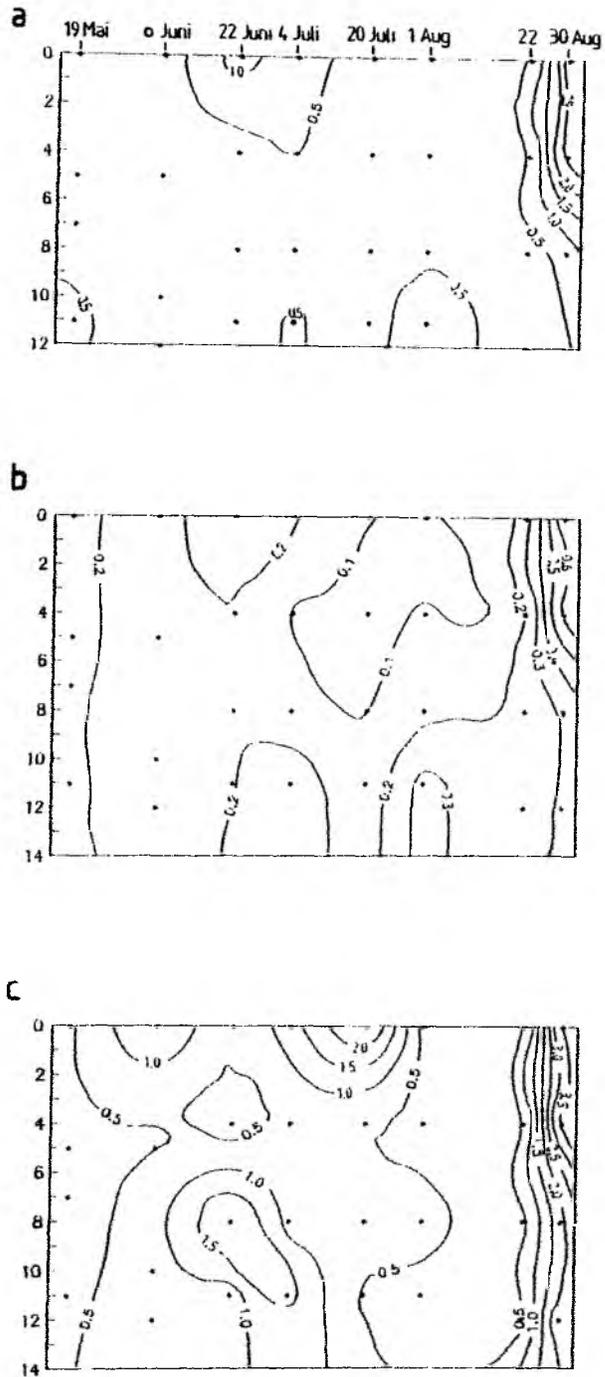


Abb. 8: Nährsalzkonzentrationen ($\mu\text{mol l}^{-2}$) an der Station A (Innenförde) im Sommer 1989. a. Nitrat; b. Nitrit; c. Ammonium.

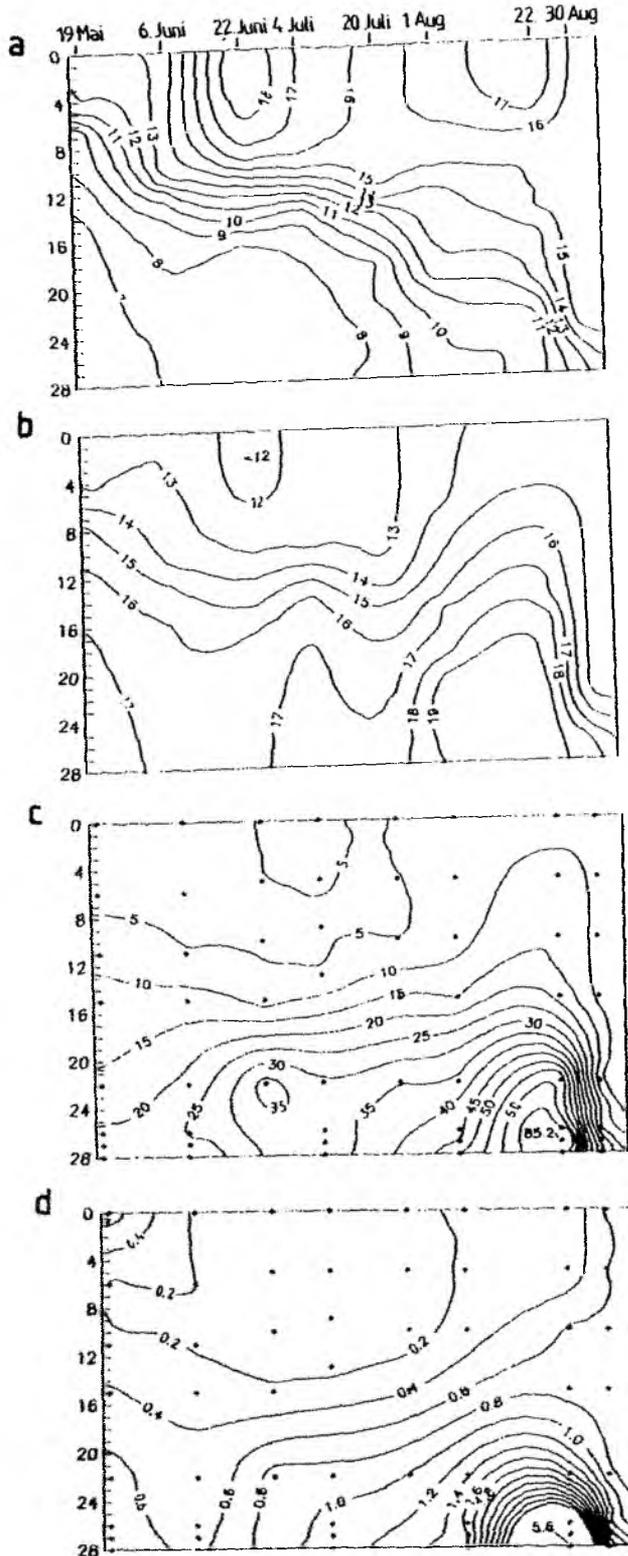


Abb. 9: Hydrographie und Nährsalzkonzentrationen an der Station BE (Boknis Eck) im Sommer 1989. a. Temperatur ($^{\circ}\text{C}$, vertikale Auflösung 1 m); b. Salzgehalt (‰ , vertikale Auflösung 1 m); c. Silikat ($\mu\text{mol l}^{-2}$); d. Phosphat ($\mu\text{mol l}^{-2}$).

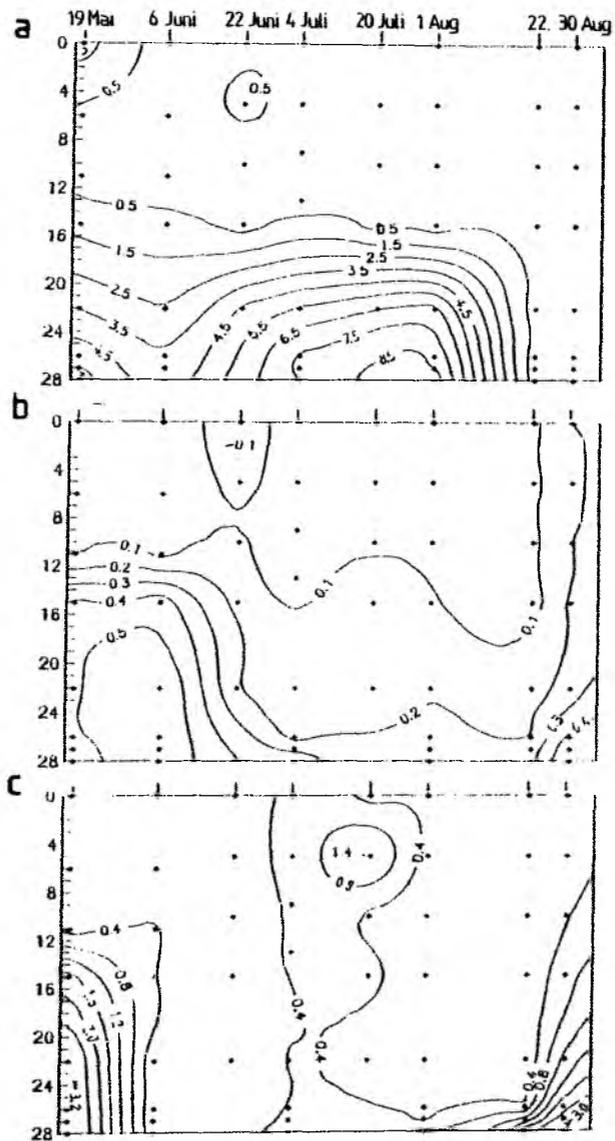


Abb. 10: Nährsalzkonzentrationen ($\mu\text{mol l}^{-2}$) an der Station BE (Boknis Eck) im Sommer 1989. a. Nitrat; b. Nitrit; c. Ammonium.

Tabelle 4: Secchi-Tiefe und Dicke der euphotischen Zone (nach Parsons et al. 1984) an der Station Boknis Eck. Uhrzeit in MESZ.

Datum	Uhrzeit	Secchi-Tiefe	euphotische Zone
18. Mai	13:00	6.7 m	18.2 m
6. Juni	14:00	5.7 m	15.4 m
22. Juni	14:00	6.4 m	17.3 m
4. Juli	13:30	7.0 m	19.0 m
20. Juli	14:00	6.0 m	16.3 m
1. August	13:30	4.8 m	13.0 m
22. August	14:00	6.7 m	18.1 m

Tabelle 5: Integrierte Chlorophyll-Werte des Phytoplanktons und der einzelnen Größenfraktionen (mg m^{-2}) sowie die Anteile der Größenfraktionen am Gesamtchlorophyll an den Stationen Bellevue und Boknis Eck.

Datum	gesamt	Mikro	Nano	Pico	ZMikro	ZNano	ZPico
Innenförde, Stn A							
19.Mai	129.92	11.34	49.17	69.42	8.73	37.85	53.43
06.Juni	96.39	54.24	27.37	14.78	56.27	28.40	15.33
22.Juni	26.82	2.23	9.88	14.71	8.31	36.84	54.85
04.Juli	74.63	31.86	24.68	18.10	42.69	33.07	24.25
20.Juli	169.98	69.32	88.93	11.73	40.78	52.32	6.90
01.Aug.	140.78	64.76	71.49	4.52	46.00	50.78	3.21
22.Aug.	127.00	45.13	73.76	8.11	35.54	58.08	6.39
30.Aug.	148.76	22.63	112.43	13.70	15.21	75.58	9.21
Boknis Eck, Stn BE							
19.Mai	60.91	7.63	16.83	36.45	12.53	27.63	59.84
06.Juni	33.54	1.40	13.41	16.74	4.17	45.95	49.91
22.Juni	70.66	31.95	14.96	23.75	45.22	21.17	33.61
04.Juli	39.90	9.34	11.70	18.86	23.41	29.32	47.27
20.Juli	66.80	25.28	10.65	30.87	37.84	15.94	46.21
01.Aug.	65.42	28.45	20.04	16.99	43.49	30.63	25.97
22.Aug.	49.64	22.36	10.58	16.70	45.04	21.31	33.64
30.Aug.	61.56	11.95	27.64	21.97	19.41	44.90	35.69

sich auch lokale Maxima in der Tiefe. Ende August fand sich in der gesamten Wasserschale ein signifikanter Anstieg auf bis zu $4 \mu\text{mol l}^{-1}$ an der Oberfläche.

Im Gegensatz zur Innenförde und entsprechend der ausgeprägteren Schichtung der Wasserschale ließ sich in der Kieler Bucht eine deutliche Nutricline in einer Tiefe von 12 - 16 m erkennen (Abb. 9c,d, Abb. 10).

Die Silikat-Konzentrationen lagen über den Sommer oberhalb 8 m unter $5 \mu\text{mol l}^{-1}$, oberhalb 10 m unter $10 \mu\text{mol l}^{-1}$. In Bodennähe fanden sich immer mehr als $20 \mu\text{mol l}^{-1}$ mit einem Maximum Mitte August von $85.2 \mu\text{mol l}^{-1}$.

Phosphat lag oberhalb 8 m in Konzentrationen $<0.2 \mu\text{mol l}^{-1}$, oberhalb 10 m $<0.4 \mu\text{mol l}^{-1}$ vor. In Bodennähe stiegen sie meist über $0.8 \mu\text{mol l}^{-1}$ und erreichten im August $5.6 \mu\text{mol l}^{-1}$.

Nitrat wies oberhalb 14 m $<0.5 \mu\text{mol l}^{-1}$ auf und lag in vielen Fällen unter der Nachweisgrenze. In Bodennähe betragen die Konzentrationen $>4.5 \mu\text{mol l}^{-1}$. Anfang August fand sich in Bodennähe ein Maximum von $\leq 9.3 \mu\text{mol l}^{-1}$, wogegen sich Mitte August, zum Zeitpunkt des Maximums der anderen Nährsalze, kein Nitrat nachweisen ließ.

Nitrit lag oberhalb von 10 m in Konzentrationen $<0.1 \mu\text{mol l}^{-1}$ vor, die $0.2 \mu\text{mol l}^{-1}$ -Isoplethe verlagerte sich von 12 m im Mai/Juni auf 25 m im Juli/August. Nitrit kam somit keine bedeutende Rolle im Nährsalzangebot zu.

Ammonium fand sich nur im Mai und Ende August unterhalb 12 m in höheren Konzentrationen. Nur im Mai fand sich die Nutricline auch in den Ammonium-Konzentrationen wieder, ansonsten waren sie vertikal homogen.

In der Kieler Bucht lagen oberhalb der Nutricline deutlich oligotrophe Verhältnisse vor. Auch die Silikat-Konzentrationen waren in diesem Teil der Wasserschale wahrscheinlich wachstumslimitierend für Diatomeen. Die Nutrikline lag an der Untergrenze der euphotischen Zone.

3.1.2.1.2 Abundanz und Biomasse des Phytoplanktons

In der Kieler Förde zeigte sich nach relativ hohen Chlorophyllwerten (Abb. 11) im Mai in ca. 5 m Tiefe ($14.5 \mu\text{g l}^{-1}$) eine Abnahme bis Ende Juni, als nur noch $<3.4 \mu\text{g l}^{-1}$ gemessen wurden. Im Juli stiegen die Konzentrationen

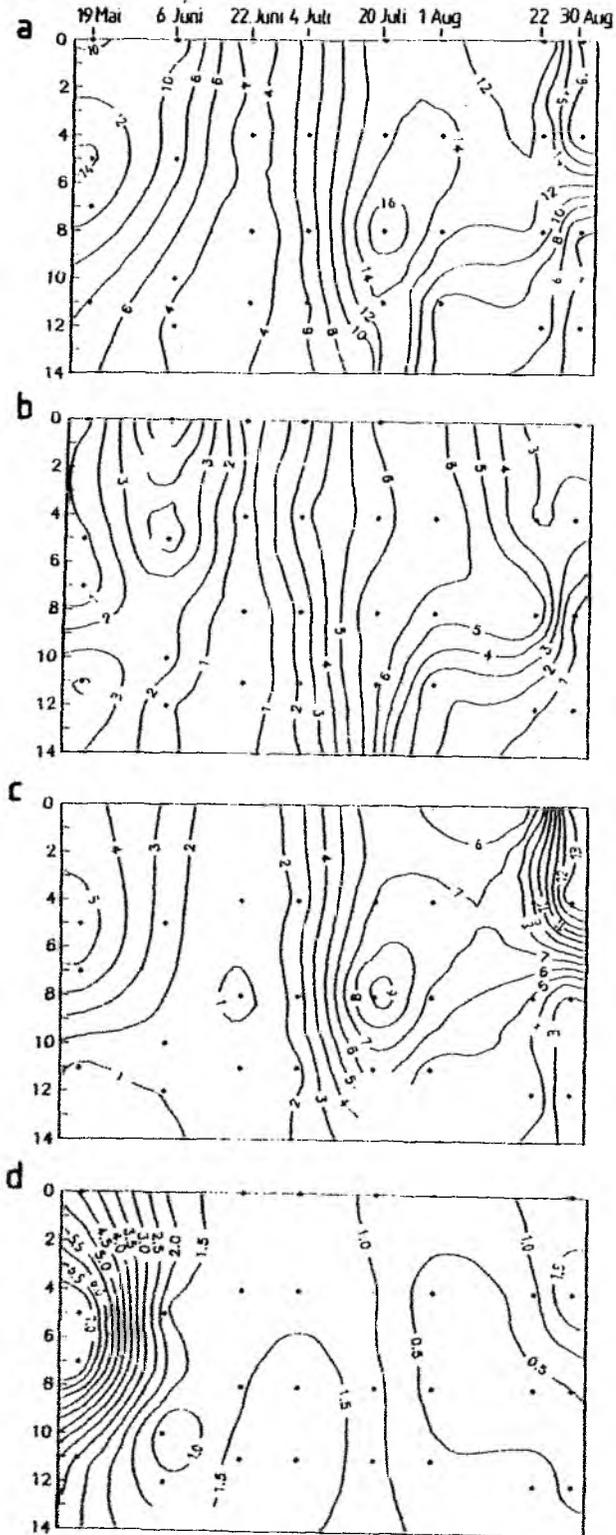


Abb. 11: Entwicklung des Chlorophylls ($\mu\text{g l}^{-2}$) des gesamten Phytoplanktons und der unterschiedenen Fraktionen an der Station A (Innenförde) im Sommer 1989. a. Gesamt; b. Mikroplankton; c. Nanoplankton; d. Picoplankton.

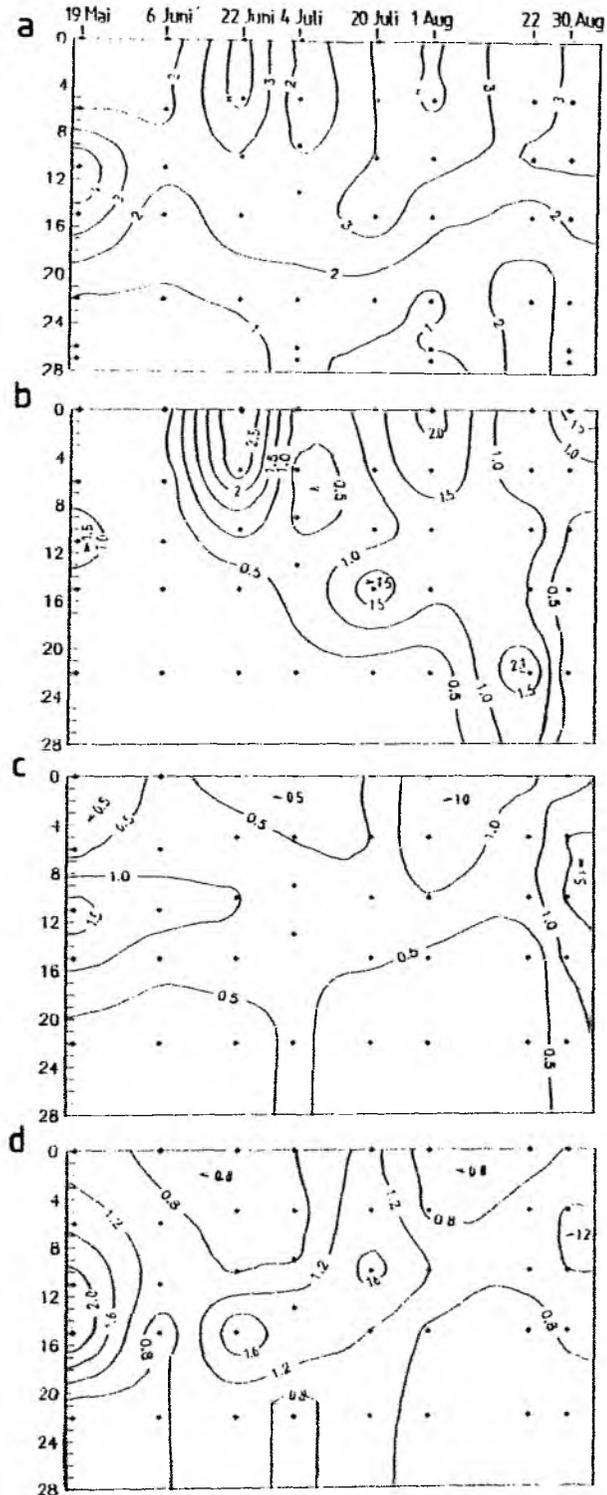


Abb. 12: Entwicklung des Chlorophylls ($\mu\text{g l}^{-1}$) des gesamten Phytoplanktons und der unterschiedenen Fraktionen an der Station BE (Boknis Eck) im Sommer 1989. a. Gesamt; b. Mikroplankton; c. Nanoplankton; d. Picoplankton.

wieder an und erreichten Ende dieses Monats ein Populationsmaximum in mittleren Wassertiefen um 8 m ($\leq 18.5 \mu\text{g l}^{-2}$). Ende August fanden sich Konzentrationen $\leq 21.3 \mu\text{g l}^{-2}$ in Oberflächennähe.

Im Gegensatz zum Gesamtchlorophyll zeigte das Mikroplankton im Mai nur niedrige Konzentrationen $< 0.8 \mu\text{g l}^{-2}$. Ein deutliches Maximum ($\leq 6.6 \mu\text{g l}^{-2}$) konnte dagegen Anfang Juni an der Oberfläche gemessen werden. Nach erneut niedrigen Werten Ende Juni stiegen die Chlorophyll-Konzentrationen dieser Größenfraktion über den Juli an und erreichten Anfang August nahezu über die gesamte Wassersäule mehr als $6 \mu\text{g l}^{-2}$. Zum Ende der Untersuchungsperiode fielen die Konzentrationen wieder unter $3 \mu\text{g l}^{-2}$.

Der Verlauf der Entwicklung des Nanoplankton-Chlorophylls zeigt auffallende Parallelität zum Gesamtchlorophyll, was schon die hohe Bedeutung dieser Größenfraktion andeutet. So fanden sich ein Nanoplankton-Populationsmaximum in mittleren Tiefen im Mai ($\leq 5.8 \mu\text{g l}^{-2}$), um 8 m Ende Juli ($\leq 10.2 \mu\text{g l}^{-2}$) und an der Oberfläche Ende August ($\leq 16.0 \mu\text{g l}^{-2}$).

Das Picoplankton zeigte seine höchsten Chlorophyll-Konzentrationen im Mai in mittleren Tiefen ($\leq 7.9 \mu\text{g l}^{-2}$). Danach erreichte es lediglich Konzentrationen bis maximal $2.2 \mu\text{g l}^{-2}$, eine vertikale Strukturierung dieser Größenfraktion ließ sich im Chlorophyllgehalt nicht erkennen.

Integriert über die gesamte Wassersäule (0-14 m) zeigte das Gesamtchlorophyll Werte zwischen 27 und 170 mg m^{-2} (Tab. 5). Deutlich höhere Werte wurden im Mai und August angetroffen. Das Mikroplankton erreichte hohe Werte ($54-69 \text{ mg m}^{-2}$) im Mai und Ende Juli/Anfang August; zu diesen Zeiten trug es 56% bzw. 41-46% zur Phytoplanktongemeinschaft bei. Das Nanoplankton folgte in der Tendenz der Chlorophyllwerte der des Gesamtchlorophylls und stellte 28-76% der Gesamtpopulation. Der höchste Anteil wurde im August erreicht. Das Picoplankton erreichte hohe Werte (69.4 mg m^{-2}) im Mai, danach maximal 18 mg m^{-2} . Eine besonders große Bedeutung (53-55%) kam dieser Größenfraktion im Mai und Ende Juni zu; erstere war bedingt durch eine hohe Biomasse des Picoplanktons selbst, letztere durch die sehr niedrigen Biomassen der anderen Größenfraktionen. Im August stellte das Picoplankton lediglich 3-9% der Gesamtpopulation.

In der Kieler Bucht (Stn BE, Abb. 12) erreichte das Chlorophyll nur Konzentrationen von $0.5-5.1 \mu\text{g l}^{-2}$. Die Höchstwerte fanden sich im Mai um 12 m Tiefe, also in der Nähe der Sprungschicht und an der Oberkante der

Nutriclinien, ($5.1 \mu\text{g l}^{-2}$) und in Oberflächennähe Ende Juli und Anfang August ($4.2 \mu\text{g l}^{-2}$).

Das Mikroplankton zeigte allgemein niedrige Konzentrationen. Auffallend war ein deutliches Oberflächenmaximum Anfang Juni ($\leq 2.94 \mu\text{g l}^{-2}$).

Wie bereits in der Förde zeigte sich auch in der Kieler Bucht eine große Parallelität zwischen Nanoplankton-Chlorophyll und Gesamtchlorophyll. Im Mai wurden in mittleren Tiefen $\leq 1.8 \mu\text{g l}^{-2}$ gemessen, sonst lagen die Werte zwischen 0.5 und $1.2 \mu\text{g l}^{-2}$.

Das Picoplankton erreichte $0.4-2.5 \mu\text{g l}^{-2}$ und zeigte ebenfalls im Mai in ca. 12 m Tiefe seine höchsten Konzentrationen. Im allgemeinen fand sich das Populationsmaximum dieser Größenfraktion stets in mittleren Tiefen an der Oberkante der Nutricline.

Die integrierten Chlorophyll-Werte der Station BE (Tab. 5) lagen zwischen 34 und 71 mg m^{-2} . Sie waren damit deutlich niedriger als in der Kieler Förde, zeigten während des Untersuchungszeitraumes aber eine wesentlich geringere Schwankung. Ebenso relativ konstant waren die Werte des Nanoplanktons ($11-27 \text{ mg m}^{-2}$), das $16-46\%$ zur Phytoplanktongemeinschaft beitrug, am meisten im frühen Juni und Ende August. Das Mikroplankton erreichte bis Anfang Juli $1-32 \text{ mg m}^{-2}$, danach $12-25 \text{ mg m}^{-2}$. Sein Anteil war Anfang Juni und im August (ca. 45%) besonders hoch. Das Picoplankton erreichte Werte von $17-36 \text{ mg m}^{-2}$ und $33-60\%$; diese Fraktion war im Mai und Juli am bedeutensten.

Die Entwicklung der Zellzahlen der autotrophen Picoplankter zeigte an beiden Stationen ähnliche Tendenzen. Allerdings waren die Zellzahlen der Picocyanobakterien in der Kieler Bucht stets höher als in der Förde, autotrophe Flagellaten $< 5 \mu\text{m}$ dagegen waren in der Förde häufiger.

Die Zellzahlen der Picocyanobakterien (Abb. 13a, 14a) stiegen an beiden Stationen erst ab Juli stark an und erreichten Anfang August ihr Populationsmaximum in mittleren Tiefen. Es fanden sich zu dieser Zeit, jeweils in $4-8$ m Tiefe, mehr als $1.1 \cdot 10^8$ Zellen l^{-2} in der Förde und bis zu $5.8 \cdot 10^8$ Zellen l^{-2} an der Station Boknis Eck. Zum Ende des August nahmen die Zellzahlen leicht ab. Das Populationsmaximum der Picocyanobakterien verlagerte sich während des Untersuchungszeitraumes mehr zur Oberfläche.

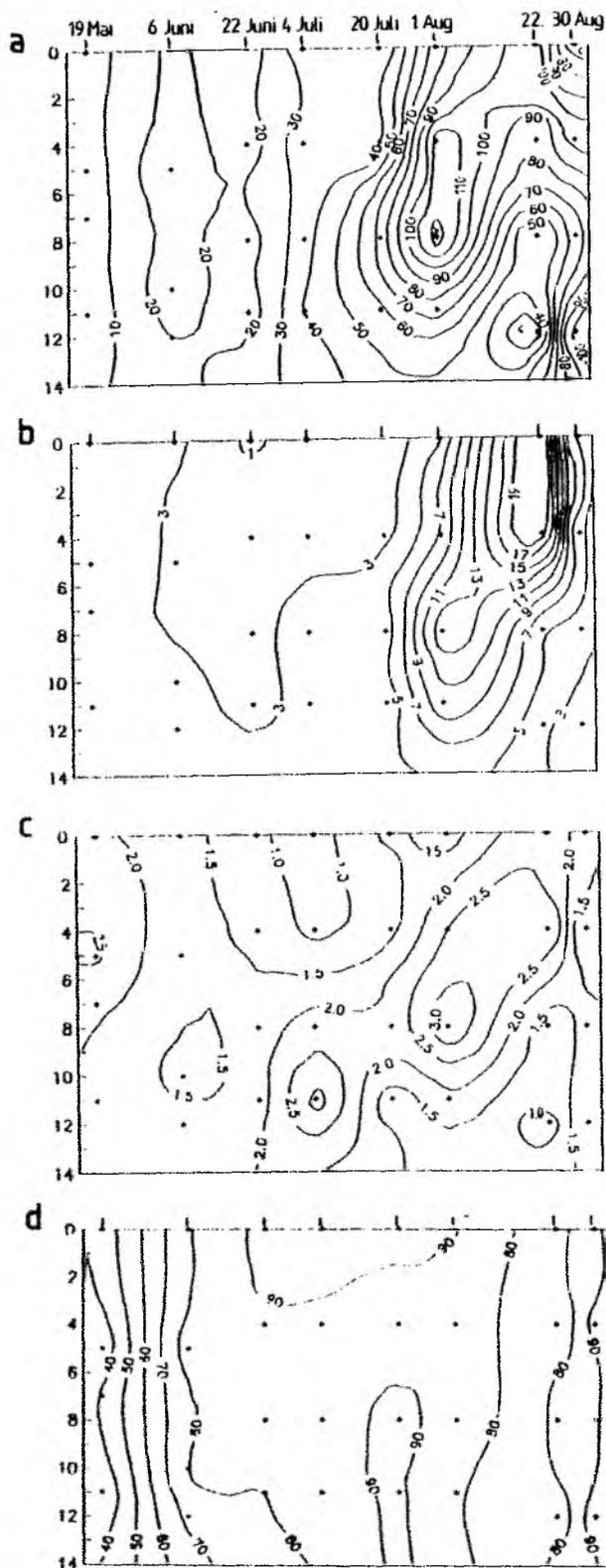


Abb. 13: a-c. Entwicklung der Zellzahlen (10^6 Zellen l^{-1}) der Picocyanobakterien (a), der Eucaryonten $<3 \mu m$ (b) und der Eucaryonten $3-5 \mu m$ (c) an der Station A (Innenförde) im Sommer 1989. d. Anteil der Picocyanobakterien an der Kohlenstoff-Biomasse des autotrophen Picoplanktons.

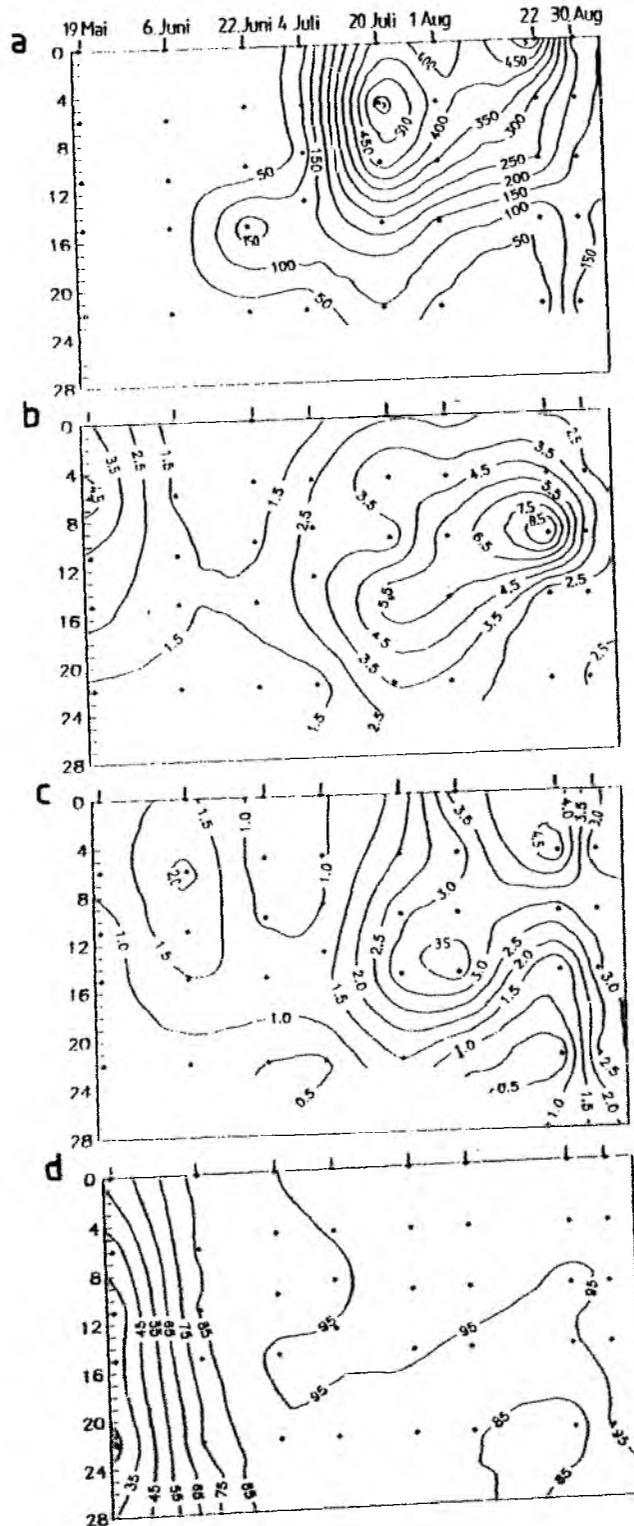


Abb. 14: a-c. Entwicklung der Zellzahlen (10^6 Zellen l^{-1}) der Picocyanobakterien (a), der Eucaryonten $<3 \mu m$ (b) und der Eucaryonten 3-5 μm (c) an der Station BE (Boknis Eck) im Sommer 1989. d. Anteil der Picocyanobakterien an der Kohlenstoff-Biomasse des autotrophen Picoplanktons.

Im Gegensatz zur Kieler Förde fand sich in der Kieler Bucht im Mai in ca. 5 m Tiefe ein Abundanzmaximum der autotrophen Flagellaten $< 3 \mu\text{m}$ ($\leq 5.0 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$; Abb. 13b, 14b). Gemeinsam waren niedrige Abundanzen im Juni/Juli, insbesondere an der Oberfläche. Eine deutliche Zunahme der Picoflagellaten fand sich in der Kieler Bucht bereits im Juli, in der Förde erst während des August. Auch bei diesen Organismen des Picoplanktons fand sich das Populationsmaximum zunächst in mittleren Tiefen (8 m in der Förde, 15 m in der Kieler Bucht) und verlagerte sich während des August in Richtung Oberfläche (0-4 m in der Förde, 8-11 m in der Bucht). Es wurden Mitte August Abundanzen von $\leq 2.3 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$ in der Förde und $\leq 1.0 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$ in der Kieler Bucht erreicht.

Auch die Entwicklung des Anteils der Picocyanobakterien am Picoplankton-Kohlenstoff (Abb. 13d, 14d) war an beiden Stationen ähnlich. Zu Beginn der Untersuchung waren die eucaryontischen Picoplankter noch dominant. Bis Anfang Juni stieg der Anteil der Picocyanobakterien von unter 45% auf über 70%. Über den Rest der Untersuchungszeit stellten die Picocyanobakterien mehr als 80% der Picoplankton-Biomasse, z.T. auch mehr als 90% bzw. 95%.

Die autotrophen Flagellaten von 3-5 μm Größe (Abb. 13c, 14c), deren Zellzahlen an beiden Stationen die gleiche Größenordnung aufwiesen, waren bis Juli etwa ebenso häufig wie Picoflagellaten, im August lagen ihre Zellzahlen aber deutlich unter jenen der Flagellaten $< 3 \mu\text{m}$. Auch bei diesen Organismen fanden sich niedrige Abundanzen insbesondere an der Oberfläche im Juni/ Juli und Populationsmaxima in mittleren Tiefen Anfang August, die sich im Verlaufe des Untersuchungszeitraumes zur Oberfläche hin verlagerten. Die Flagellaten von 3-5 μm erreichten in der Förde maximale Abundanzen von $\leq 3.6 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$, in der Kieler Bucht bis zu $5.0 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$.

Zellzählungen des größeren Phytoplanktons liegen für die Station Innenförde (Stn A) nur aus 5 m Tiefe vor, für die Station BE aus 0 m und 10 m. Die aus den Abundanzen aller Phytoplankter errechneten Kohlenstoff-Biomassen wurden in Abb. 15a-c in den entsprechenden Größenklassen kumulativ aufgetragen.

In der Innenförde erreichte das Phytoplankton eine Biomasse von bis zu $4875 \mu\text{g C l}^{-1}$. Bis Juli dominierten Mikro- und Nanoplankton die Phytoplanktongemeinschaft, während dem Picoplankton eine untergeordnete Rolle zukam ($\leq 2.1\%$). Im Mai waren dies vor allem Heterocapsa triquetra (Mikroplankton) und Chrysochromulina spec. (Nanoplankton). Das Nanoplankton wurde danach von verschiedenen nackten Flagellaten und nackten Dinoflagellaten vom Gymnodinium-simplex-Typ dominiert. Die hohe Biomasse des Mikroplanktons im

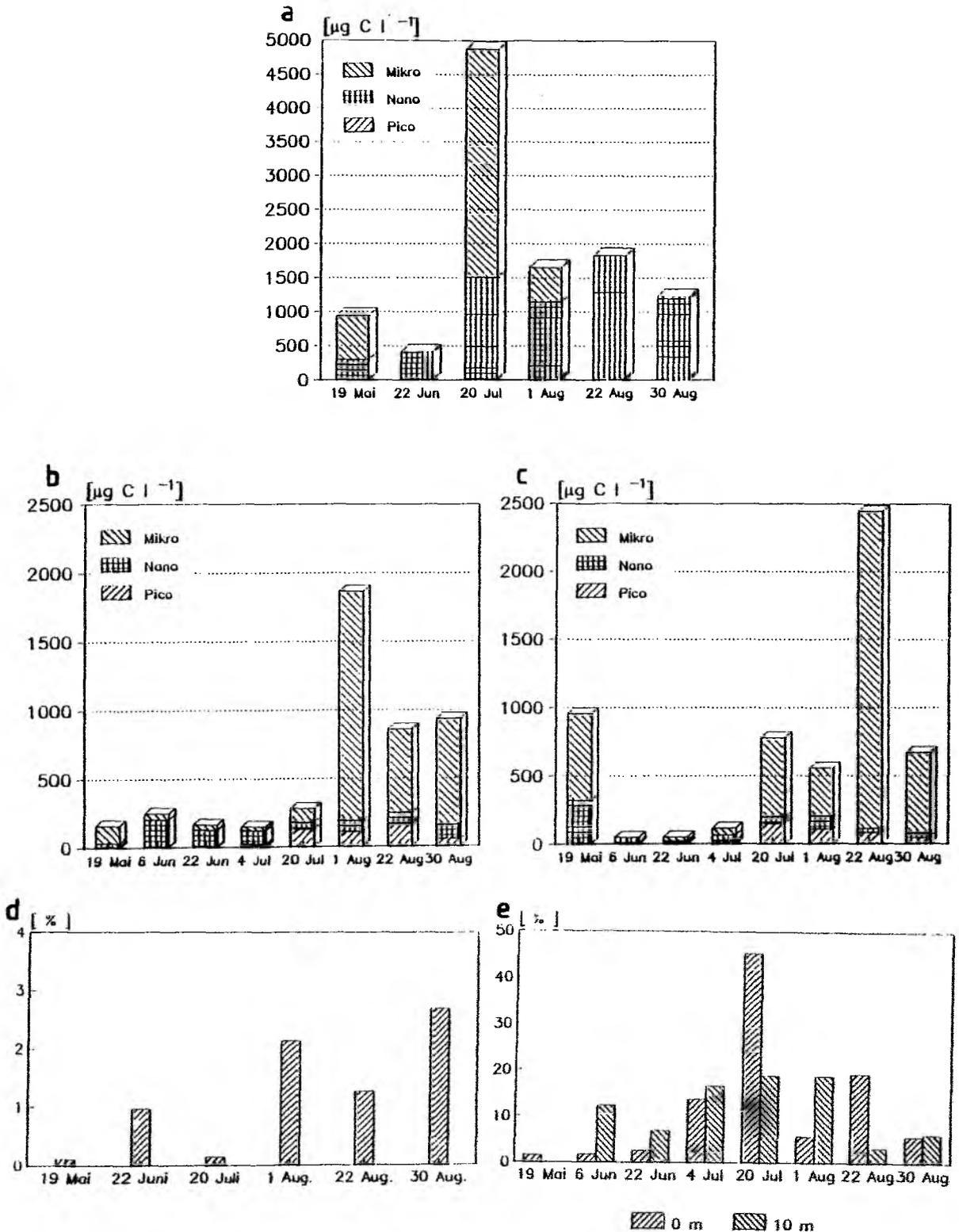


Abb. 15: a-c. Kummulative Auftragung des Phytoplankton-Kohlenstoffs ($\mu\text{g C l}^{-1}$) der drei unterschiedenen Fraktionen an der Station A (Innenförde) 5 m (a) und an der Station BE (Boknis Eck) 0 m (b) und 10 m (c). d-e. Anteil der Picocyanobakterien an der Kohlenstoff-Biomasse des Phytoplanktons an der Station A (d) und BE (e).

Juli und August wurde vor allem durch Ceratium tripos, später auch C. fusus und Prorocentrum micans, bedingt. Die die Phytoplanktongemeinschaft dominierende Nanoplanktonbiomasse im August wurde durch Prorocentrum minimum gebildet.

In der Kieler Bucht (Boknis Eck) erreichte das Phytoplankton eine maximale Biomasse von $2450 \mu\text{g C l}^{-1}$. Es zeigte sich hier eine deutlich höhere Biomasse im August. Im Mai und Juni waren wie in der Förde Mikro- und Nanoplankton dominant. Im Juni wurde die Phytoplanktongemeinschaft in Oberflächennähe durch Anabaena baltica dominiert, die hier die hohen Mikroplankton-Chlorophyllwerte bedingte. Ab Juli zeigte sich ein deutlicher Anteil in der Fraktion des Picoplanktons (6-46%), während das Nanoplankton an dieser Station eine unbedeutende Rolle spielte. Die Artenzusammensetzung des größeren Phytoplanktons war ähnlich der in der Kieler Förde. Im Mai fanden sich vor allem Heterocapsa triquetra und Chrysochromulina spec., die sehr niedrige Biomasse im Juni wurde durch nackte Flagellaten und Gymnodinium cf. simplex dominiert. Die nachfolgend hohe Biomasse des Mikroplanktons wurde durch Ceratium tripos, C. fusus, Prorocentrum micans und, im August, durch Rhizosolenia setigera gebildet.

Die Maximalwerte der ermittelten Kohlenstoff-Äquivalente der Phytoplanktonzählungen erscheinen zunächst sehr hoch, übersteigen sie doch die von Lenz (1977) für die Kieler Bucht angegebenen Konzentrationen des Sestons, das alle im Wasser enthaltenen Partikel, also nicht nur das Phytoplankton, umfaßt. Stienen (1986) fand ähnlich hohe Kohlenstoff-Äquivalente des Phytoplanktons ($\leq 5973 \mu\text{g l}^{-1}$), ohne daß er die offenbar nicht unerhebliche Biomasse des autotrophen Picoplanktons berücksichtigt hat. Die Phytoplankton-Kohlenstoffwerte der vorliegenden Studie können durch die Addition des autotrophen Picoplanktons als im Vergleich zu früheren Studien höher erwartet werden. Sie entsprechen den Werten aus dem Jahre 1986 (Jochem 1987). Ohne Addition des Picoplanktons ergibt sich eine gute Übereinstimmung in der Größenordnung mit Lenz (1977) und Stienen (1986).

In der Förde erreichten die Picocyanobakterien mit weniger als 3% des Phytoplankton-Kohlenstoffs (Abb. 15d) eine nur untergeordnete Bedeutung. In der Kieler Bucht dagegen lag ihr Anteil über den Sommer bei 20% und erreichte Ende Juli bis zu 45% (Abb. 15e); hier bilden sie also eine wichtige Komponenten des Phytoplanktons.

3.1.2.1.3 Produktivität des Phytoplanktons

Die höheren Chlorophyll-Konzentrationen mittlerer Tiefen im Mai spiegelten sich nicht in der Primärproduktion der Kieler Förde (Abb. 16a) wider. Abgesehen von einer erhöhten Produktion in Oberflächennähe Anfang Juni ($\leq 49.8 \mu\text{g C l}^{-2} \text{ h}^{-2}$) fand sich wie beim Chlorophyll bis Anfang Juli eine allgemein abnehmende Tendenz. Über den August nahm die Produktion der Förde wieder zu und erreichte Ende August mit $\leq 151 \mu\text{g C l}^{-2} \text{ h}^{-2}$ an der Oberfläche das Maximum des Untersuchungszeitraumes.

Die Primärproduktion der Mikroplanktonfraktion (Abb. 16b) zeigte eine große Parallelität zur Gesamtproduktion. Auch hier fanden sich Oberflächenmaxima Anfang Juni ($\leq 32 \mu\text{g C l}^{-2} \text{ h}^{-2}$) und Ende August ($\leq 116 \mu\text{g C l}^{-2} \text{ h}^{-2}$) und niedrige Produktionswerte ($< 4 \mu\text{g C l}^{-2} \text{ h}^{-2}$) Ende Juni/Anfang Juli. Das Mikroplankton-Chlorophyllmaximum Ende Juli/Anfang August spiegelte sich somit nicht in der Produktion dieser Größenfraktion wider, während niedrigere Chlorophyllbestände Ende August eine höhere Produktivität aufwiesen.

Die Primärproduktion des Nanoplanktons (Abb. 16c) zeigte in der ersten Hälfte des Untersuchungszeitraumes Parallelität zum Chlorophyllgehalt dieser Fraktion. So fand sich auch in der Primärproduktion ein Maximum in mittleren Tiefen im Mai ($\leq 19 \mu\text{g C l}^{-2} \text{ h}^{-2}$). Nach niedrigen Produktionswerten im Juli fand sich Mitte August die höchste Produktion dieser Fraktion ($\leq 29 \mu\text{g C l}^{-2} \text{ h}^{-2}$). Weder das Nanoplankton-Chlorophyllmaximum in 8 m Tiefe Anfang August noch jenes an der Oberfläche Ende August ließ sich in den Produktionswerten wiederfinden.

Das Picoplankton zeigte in der Kieler Förde allgemein nur eine geringe Produktion (Abb. 16d). In seinem generellen Verlauf stimmte sie aber mit der Entwicklung des Picoplankton-Chlorophylls überein. So wurde die höchste Produktion dieser Fraktion im Mai ($\leq 7 \mu\text{g C l}^{-2} \text{ h}^{-2}$) und Ende August ($\leq 15 \mu\text{g C l}^{-2} \text{ h}^{-2}$) gemessen, während sie im Juni/Juli unter $3 \mu\text{g C l}^{-2} \text{ h}^{-2}$ lag.

Integriert über die Wassersäule (0-14 m) erreichte die Primärproduktion in der Kieler Förde Werte zwischen 0.5 und $7.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-2}$ (Tab. 6). Ende Juni/Anfang Juli war die Produktivität mit $0.5-1.0 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-2}$ am geringsten. Das Mikroplankton produzierte im Mai und Ende Juni/Juli nur $0.1-0.3 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-2}$, entsprechend 13-36% der Gesamtproduktion. Anfang Juni und im August wurde in dieser Größenfraktion dagegen $2.0-5.1 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-2}$ und 43-70% der Gesamtproduktion gemessen. Das Nanoplankton erreichte Werte

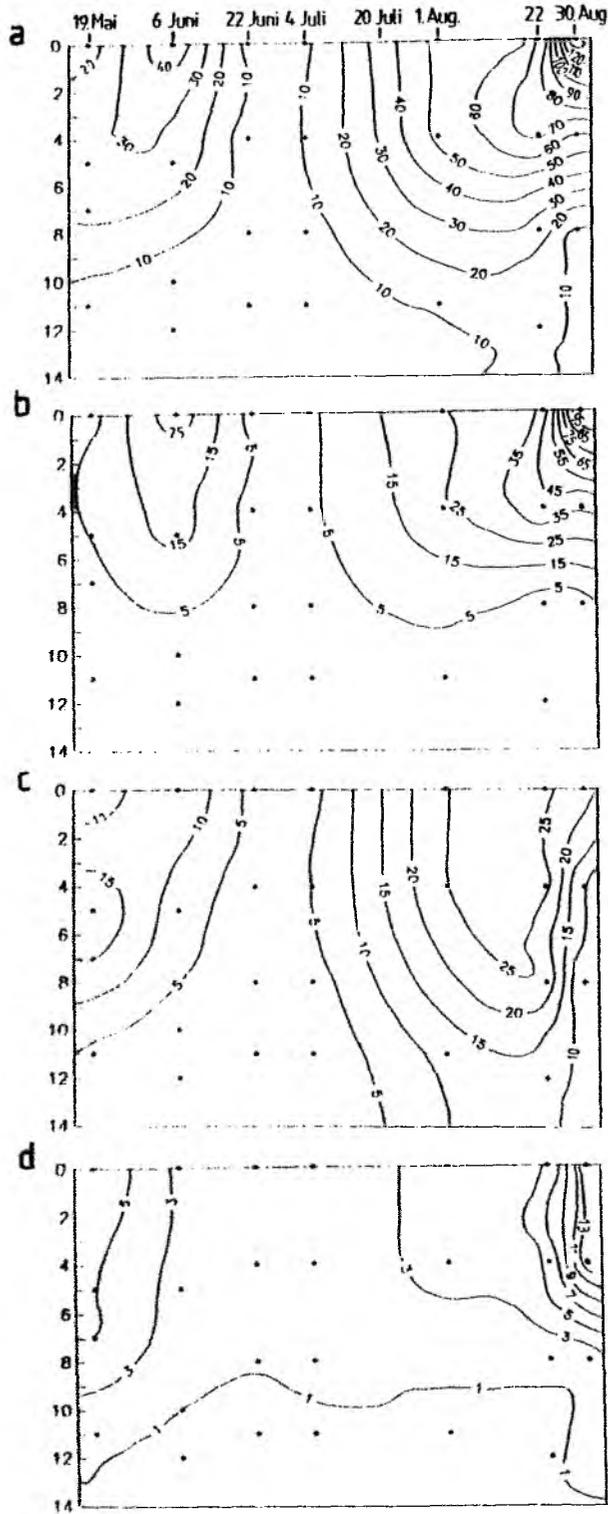


Abb. 16: Entwicklung der Primärproduktion ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$) des gesamten Phytoplanktons und der unterschiedenen Fraktionen an der Station A (Innenförde) im Sommer 1989. a. Gesamt; b. Mikroplankton; c. Nanoplankton; d. Picoplankton.

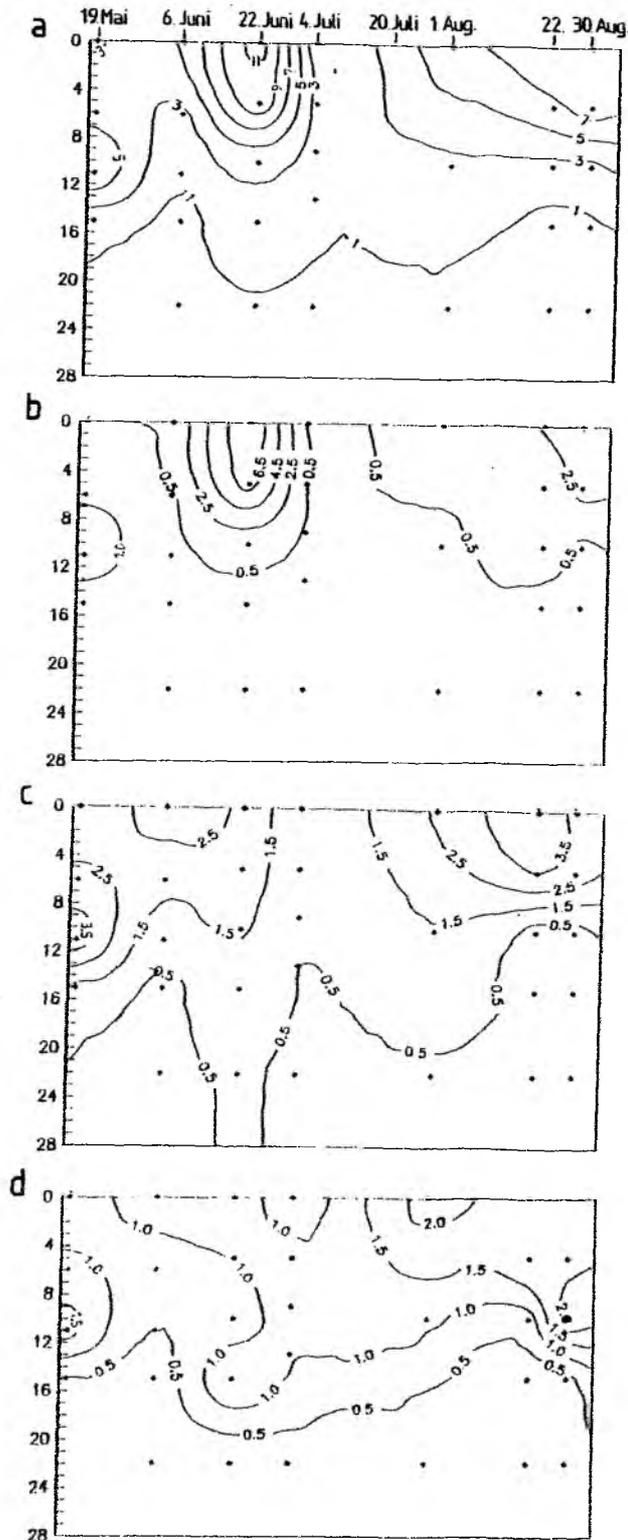


Abb. 17: Entwicklung der Primärproduktion ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$) des gesamten Phytoplanktons und der unterschiedenen Fraktionen an der Station BE (Boknis Eck) im Sommer 1989. a. Gesamt; b. Mikroplankton; c. Nanoplankton; d. Pico-plankton.

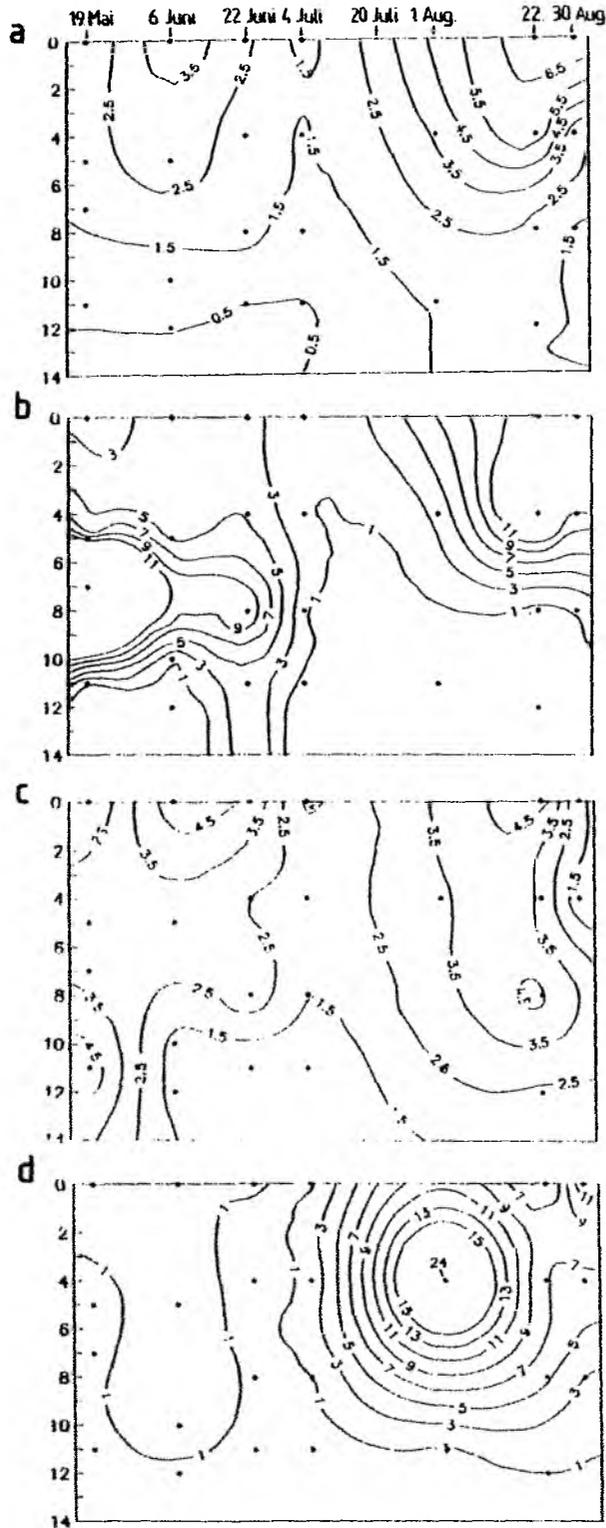


Abb. 18: In-situ Assimilationsraten ($\text{mg C (mg Chl a)}^{-1} \text{h}^{-1}$) des gesamten Phytoplanktons und der unterschiedenen Fraktionen an der Station A (Innenfjärde) im Sommer 1989. a. Gesamt; b. Mikroplankton; c. Nanoplankton; d. Picoplankton.

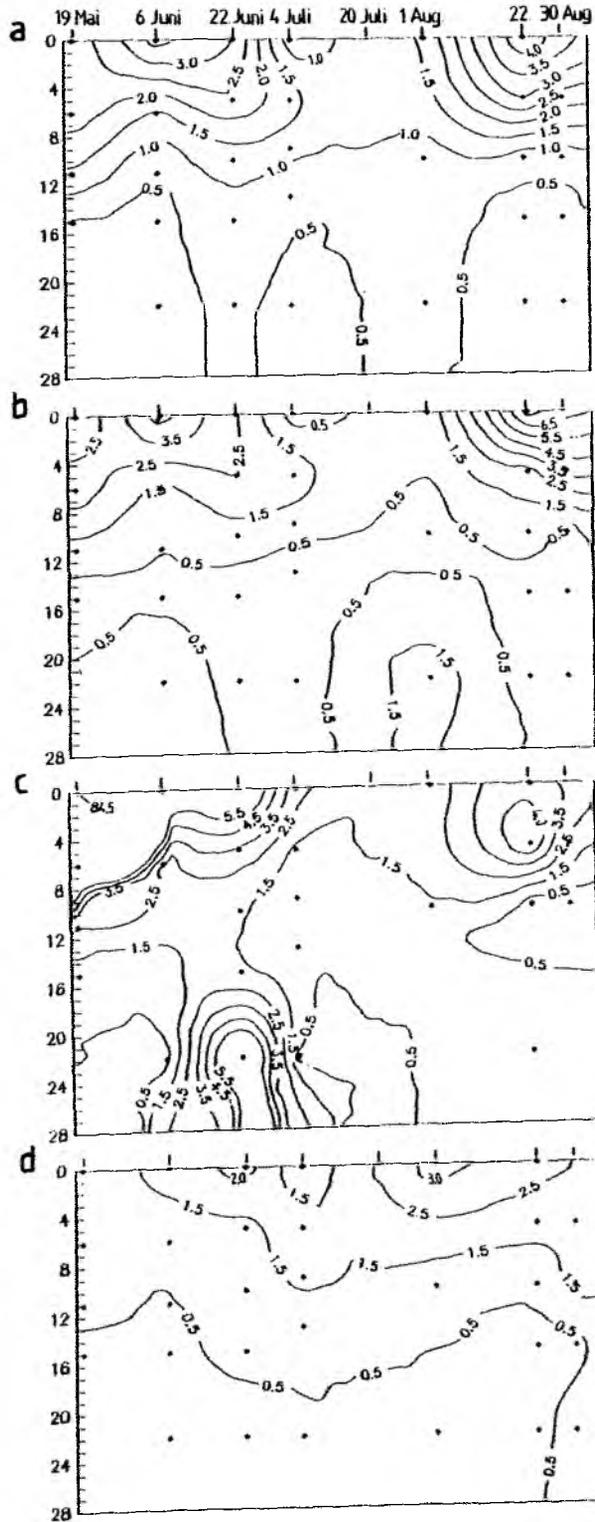


Abb. 19: In-situ Assimilationsraten ($\text{mg C (mg Chl } a\text{)}^{-1} \text{ h}^{-1}$) des gesamten Phytoplanktons und der unterschiedenen Fraktionen an der Station BE (Boknis Eck) im Sommer 1989. a. Gesamt; b. Mikroplankton; c. Nanoplankton; d. Pico-plankton.

Tabelle 6: Integrierte Produktions-Werte des Phytoplanktons und der einzelnen Größenfraktionen ($g\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$) sowie die Anteile der einzelnen Größenfraktionen an der Gesamtproduktion an den Stationen Bellevue und Boknis Eck. Umrechnung der Stunden-Produktionswerte auf Tagesproduktion unter Annahme von 10 Lichtstunden im Mai und Juni, 11 Stunden im Juli und 12 Stunden im August.

Datum	gesamt	Mikro	Nano	Pico	%Mikro	%Nano	%Pico
Innenfjärde, Stn A							
19-Mai	2.23	0.28	1.38	0.57	12.70	61.93	25.37
06-Juni	3.04	1.94	0.89	0.22	63.77	29.12	7.11
22-Juni	0.50	0.12	0.27	0.12	22.85	53.50	23.61
04-Juli	0.96	0.34	0.45	0.17	35.52	46.72	17.80
01-Aug.	5.54	2.36	2.77	0.40	42.63	50.10	7.27
22-Aug.	7.00	3.08	3.62	0.45	43.92	51.72	6.41
30-Aug.	7.24	5.05	1.06	1.14	69.72	14.59	15.69
Boknis Eck, Stn BE							
19-Mai	0.68	0.08	0.42	0.17	12.49	62.14	25.36
06-Juni	0.40	0.04	0.25	0.11	10.47	62.27	27.21
22-Juni	1.29	0.70	0.37	0.22	54.09	28.76	17.17
04-Juli	0.36	0.03	0.11	0.21	9.37	30.58	59.96
01-Aug.	0.79	0.10	0.39	0.30	13.03	49.38	37.59
22-Aug.	0.89	0.25	0.41	0.22	28.62	46.67	24.71
30-Aug.	1.01	0.32	0.34	0.35	31.53	33.35	35.13

von 0.3-3.6 g C m⁻² d⁻¹ und folgte der Entwicklung der Gesamtproduktion. Sein Anteil lag im allgemeinen bei 46-62% der Gesamtproduktion, nur Anfang Juni (29%) und Ende August (15%) lag der Nanoplankton-Anteil deutlich niedriger. Das Picoplankton zeigte in seiner Produktivität (0.1-1.1 g C m⁻² d⁻¹) eine abnehmende Tendenz von Mai zum Juli und eine erneute Zunahme über den August. Sein Anteil an der Gesamtproduktion betrug im Mai, Ende Juni/Juli und Ende August 16-25%, Anfang Juni und Anfang bis Mitte August aber nur ca. 7%.

In der Kieler Bucht (Stn BE) fand sich das Chlorophyllmaximum im Mai in ca. 10 m Tiefe auch als Produktionsmaximum wieder ($\leq 7.2 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$; Abb. 17a). Der Juni war durch eine hohe Produktivität ($\leq 12 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) an der Oberfläche charakterisiert, der Juli durch allgemein niedrige Produktionswerte ($< 3 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Im August fand sich eine vertikal kontinuierlich abnehmende mittlere Produktivität. Damit ergeben sich entfernte Ähnlichkeiten zur Chlorophyll-Entwicklung an dieser Station.

Auch in der Kieler Bucht zeigte das Mikroplankton (Abb. 17b) größere Ähnlichkeit mit der Gesamtproduktion. Das ausgeprägte Produktionsmaximum an der Oberfläche ($\leq 8.4 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) im Juni spiegelte deutlich die Blüte der fädigen Blaualge Anabaena baltica wider. Allgemein lag die Produktion dieser Fraktion unter $0.5 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, im August fanden sich leicht höhere Werte oberhalb 12 m Tiefe. Während sich die Oberflächenmaxima des Chlorophylls dieser Fraktion in der Primärproduktion wiederfanden, traf das für die Biomassemaxima in mittleren Tiefen nicht zu.

Auch die Produktion des Nanoplanktons (Abb. 17c) zeigte einige Ähnlichkeit mit der Entwicklung des Chlorophylls dieser Fraktion. Es fanden sich erhöhte Werte im Mai bei 10 m Tiefe und im Juni und Mitte August an der Oberfläche ($\leq 4 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, $\leq 4.5 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ im August). Deutlich wird die Parallelität von Nanoplankton- und Gesamtproduktion im August.

Wie in der Förde zeigte sich auch in der Kieler Bucht eine ähnliche Variabilität von Picoplankton-Produktion (Abb. 17d) und -Chlorophyll. Es fanden sich Produktionsmaxima im Mai in 10 m ($\leq 1.8 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$), Anfang August an der Oberfläche und Ende August in 10 m ($\leq 2.4 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$).

Integriert über die euphotische Zone der Kieler Bucht (0-22 m) erreichte die Primärproduktion 0.4-1.3 g C m⁻² d⁻¹ (Tab. 6). Das Maximum fand sich Ende Juni, während Anfang Juni und Anfang Juli die niedrigste Produktivität gemessen wurde. Die hohe Produktion Ende Juni wurde durch eine hohe Mikro-

plankton-Produktion zu dieser Zeit ($0.7 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) verursacht. Davon abgesehen produzierte das Mikroplankton bis Ende Juli nur $0.4\text{-}0.7 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ und im August $0.8\text{-}1.0 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Der Anteil dieser Fraktion an der Gesamtproduktion (9-54%) folgte direkt der Entwicklung der Mikroplankton-Produktion selbst. Die Produktion des Nanoplanktons war mit $0.3\text{-}0.4 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ relativ konstant über den Untersuchungszeitraum, nur Anfang Juli wurden mit $0.1 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ niedrigere Werte gemessen. Der Anteil dieser Fraktion (31-62%) war zu Beginn der Untersuchung am höchsten und Ende Juni/Anfang Juli am geringsten. Die Produktion des Picoplanktons zeigte mit $0.1\text{-}0.35 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ über den gesamten Untersuchungszeitraum die gleiche Größenordnung und zeigte eine steigende Tendenz. Der Anteil dieser Größenfraktion an der Gesamtproduktion der Kieler Bucht betrug 17-60%, der höchste Anteil wurde Anfang Juli gefunden.

Abb. 18 und 19 stellen die zeitliche Entwicklung der Assimilationsraten als Maß für die Produktivität der Phytoplanktongemeinschaften dar. In der Kieler Förde fanden sich Anfang Juni und Mitte/Ende August relativ produktive Phytoplanktongemeinschaften (≤ 4.3 bzw. $7.2 \text{ mg C (mg Chl } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$) an der Oberfläche. Der Juli zeichnet sich durch niedrige Assimilationsraten des Phytoplanktons aus ($< 1.5 \text{ mg Chl } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$). Im Mai und Juni wurden für das Mikroplankton in mittleren Tiefen (5-10 m) unrealistisch hohe Werte von bis zu $43 \text{ mg C (mg Chl } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$ gemessen; wenngleich diese Werte nicht als real angesehen werden können, deuten sie doch auf eine sehr produktive Mikroplanktonpopulation in diesen Tiefen. Gleiches gilt für den August mit bis zu $40 \text{ mg C (mg Chl } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$ in Oberflächennähe. Die Fraktion des Nanoplanktons zeigte eine relativ große Parallelität zum Gesamtphytoplankton; so fanden sich produktive Nanoplankton-Populationen im Juni und August an der Oberfläche ($\leq 5.4 \text{ mg C (mg Chl } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$). Daneben zeigten sich hohe Assimilationsraten dieser Größenfraktion in größeren Tiefen (10-12 m) im Mai. Das Picoplankton zeigte bis Juli niedrige Assimilationsraten ($< 1.5 \text{ mg C (mg Chl } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$), während sich Anfang August die höchste Assimilationsrate dieser Fraktion in mittleren Tiefen fand ($25 \text{ mg C (mg Chl } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$). Gegen Ende August nahmen die Assimilationsraten wieder leicht ab.

Bis Anfang August zeigte die Fraktion $< 2 \mu\text{m}$ also keine höheren Assimilationsraten als die größeren Fraktionen. Die hohe Assimilationsrate im August beruht auch lediglich auf einer Messung. Das Nanoplankton zeigte dagegen allgemein eine höhere Assimilationsrate als die Gesamtpopulation. Insgesamt die höchsten Assimilationsraten zeigte aber mit Ausnahme von Anfang Juni die Fraktion des Mikroplanktons.

Das Phytoplankton der Kieler Bucht zeigte in seinen Assimilationsraten ähnliche Tendenzen wie in der Förde. Auch hier fanden sich Maxima in Oberflächennähe im Juni und August (≤ 3.7 bzw. $4.5 \text{ mg C (mg Chl } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$). Im Gegensatz zur Förde zeigte hier aber das Mikroplankton auffallende Parallelität zum Gesamtplankton und erreichte bis zu $5 \text{ mg C (mg Chl } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$ im Juni und $8 \text{ mg C (mg Chl } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$ im August. Wie bereits in der Förde wurden im Mai und Juni auch in der Kieler Bucht für das Nanoplankton unreal hohe Assimilationsraten von bis zu $84.5 \text{ mg C (mg Chl } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$ in Oberflächennähe gemessen. Ende Juni fand sich eine weitere produktive Nanoplanktonpopulation ($8.6 \text{ mg C (mg Chl } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$) in einer Tiefe von ca. 22 m. Danach waren die Assimilationsraten dieser Größenfraktion relativ niedrig, erreichten Mitte August in ca. 5 m aber nochmals $5.7 \text{ mg C (mg Chl } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$. Die Assimilationsraten des Picoplanktons der Kieler Bucht waren deutlich niedriger als die der größeren Fraktionen, zeigten relativ geringe Schwankungen und nahmen entsprechend dem Lichtangebot mit der Tiefe ab. Das Maximum wurde mit $3 \text{ mg C (mg Chl } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$ Anfang August an der Oberfläche erreicht.

Insgesamt zeigten alle Fraktionen niedrigere Assimilationsraten als in der Förde. Das Nanoplankton erreichte im Mai und Juni an der Oberfläche extrem hohe Raten. Die Mischpopulation von Heterocapsa triquetra und Chrysochromulina spec. wies sich damit als sehr produktiv aus. Im Mai war die Größenfraktionierung des Chlorophylls im Vergleich zu jener der Produktion stark zugunsten des Picoplanktons verschoben; durch den geringeren Anteil des Nanoplanktons am Chlorophyll, verglichen mit der Produktion, erklären sich die unrealistisch hohen Assimilationsraten.

3.1.2.1.4 Wachstum und Wegfraß des autotrophen Picoplanktons

Dieses Kapitel stellt die Ergebnisse der Verdünnungsexperimente ('Serial Dilution Experiments') dar, mit denen die Wachstums- und Wegfraßraten der Picocyanobakterien, der eucaryontischen Picoplankter und der Flagellaten von $3\text{-}5 \mu\text{m}$ ermittelt werden sollten.

Die Picocyanobakterien zeigten eine Wachstumsrate (k) von $0.13\text{-}1.66 \text{ d}^{-1}$, entsprechend $0.2\text{-}2.4$ Teilungen d^{-1} (Tab. 7). Ihre Vermehrungsrate zeigte im Juni ein deutliches Minimum, die höchste Rate wurde Anfang August gemessen. Die Potentielle Produktion, bei deren Berechnung auch die Abundanz zu Beginn des Experiments eingeht, zeigte Ende Juli und im August die höchsten Werte (bis zu $111 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$). Der Grazingdruck (g) auf die Picocyano-

Tabelle 7: Zusammenfassung der Verdünnungsexperimente.

Teilung $d^{-1} = k/\ln 2$; Potentielle Produktion = $(B_0 \cdot e^{kx}) - B_0$; Netto-Produktion = $(B_0 \cdot e^{kx} - x) - B_0$; B_0 = Anfangs-Biomasse.

Datum	Tiefe m	Brutto- Wachstum k, d^{-1}	Grazing g, d^{-1}	Netto- Wachstum r, d^{-1}	Anfangs- Zahl $10^6 l^{-1}$	Anfangs- Biomasse $\mu g C l^{-1}$	Teilung pro Tag d^{-1}	Pot. Prod. $\mu g Cl^{-1} d^{-1}$	Netto- Prod. $\mu g Cl^{-1} d^{-1}$	%Prod. gefr. %
Cyanobakterien										
18-Mai-89	9	0.82	0.79	0.03	2	0.57	1.18	0.73	0.02	97.60
07-Jun-89	0	0.21	0.79	-0.58	14	4.33	0.30	1.01	-1.91	288.34
22-Jun-89	15	0.13	0.02	0.11	229	68.60	0.19	9.52	7.98	16.24
04-Jul-89	0	0.97	0.20	0.77	26	7.89	1.40	12.93	9.15	29.19
04-Jul-89	12	1.26	0.09	1.17	21	6.45	1.82	16.30	14.34	12.01
20-Jul-89	0	0.63	0.55	0.08	423	126.90	0.91	111.37	10.57	90.51
20-Jul-89	15	0.63	0.19	0.44	235	70.56	0.91	61.93	39.00	37.02
01-Aug-89	0-15	1.66	1.76	-0.10	57	17.26	2.39	73.52	-1.64	102.23
22-Aug-89	0-15	0.46	0.54	-0.08	268	80.52	0.66	47.03	-6.19	113.16
Flagellaten <3 μm										
18-Mai-89	9	0.67	0.73	-0.06	1.2	0.60	0.97	0.57	-0.03	106.10
07-Jun-89	0	0.30	0.80	-0.50	1.0	0.52	0.43	0.18	-0.20	212.47
22-Jun-89	15	1.05	0.16	0.89	2.7	1.35	1.51	2.51	1.94	22.74
04-Jul-89	0	0.00	0.95	-0.95	4.7	2.36	0.00	0.00	-1.44	
04-Jul-89	12	0.32	0.58	-0.26	2.3	1.14	0.46	0.43	-0.26	160.71
20-Jul-89	0	3.24	2.64	0.60	2.3	1.17	4.67	28.65	0.96	96.65
20-Jul-89	15	1.59	1.22	0.37	6.4	3.21	2.29	12.53	1.44	88.53
01-Aug-89	0-15	1.07	1.37	-0.30	5.9	2.95	1.54	5.65	-0.76	113.53
22-Aug-89	0-15	1.05	0.99	0.06	4.8	2.40	1.51	4.46	0.15	96.67
Flagellaten 3-5 μm										
18-Mai-89	9	0.63	0.49	0.14	0.4	0.40	0.91	0.35	0.06	82.88
07-Jun-89	0	0.42	0.43	-0.01	1.6	1.43	0.61	0.75	-0.01	101.91
04-Jul-89	0	1.25	1.63	-0.38	0.9	0.79	1.80	1.97	-0.25	112.69
04-Jul-89	12	2.88	1.02	1.86	0.1	0.13	4.15	2.16	0.70	67.74
20-Jul-89	0	2.19	1.90	0.29	1.6	1.44	3.16	11.47	0.49	95.76
20-Jul-89	15	0.58	0.49	0.09	3.4	3.02	0.84	2.37	0.28	88.02
01-Aug-89	0-15	0.73	4.27	-3.54	5.9	5.31	1.05	5.71	-5.16	190.32
22-Aug-89	0-15	1.07	0.72	0.35	1.3	1.20	1.54	2.31	0.50	78.12

bakterien betrug $0.09-1.76 \text{ d}^{-1}$ und war zu Beginn und Ende des Untersuchungszeitraumes am höchsten. Das aus Wachstum (k) und Grazing (g) resultierende Netto-Wachstum ('Apparent Growth Rate', r) zeigte zu Beginn und Ende der Untersuchung Werte nahe 0 oder leicht negative Werte, während im Juli bis zu 1.17 d^{-1} erreicht wurden. Die Netto-Produktion der Picocyanobakterien betrug bis zu $39 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$. Anfang Juni und August konnte jedoch keine Netto-Produktion gemessen werden. Während des Untersuchungszeitraumes wurden 12-100% der täglichen Picocyanobakterien-Produktion durch Mikro- und Nanozooplankton weggefressen, Anfang Juni und im August wurde mehr gefressen als produziert wurde ($\leq 288\%$).

Die Wachstumsrate (k) der Picoflagellaten lag bei $0.0-3.24 \text{ d}^{-1}$, entsprechend 0-4.7 Teilungen d^{-1} , und zeigte eine größere Varianz als bei den Picocyanobakterien. Die Picoflagellaten zeigten Anfang Juli ein deutliches Minimum in ihrem Wachstum, während Ende Juli das höchste Wachstum erreicht wurde. Die Potentielle Produktion betrug bis zu $29 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ und war Ende Juli und August deutlich höher als vorher. Der Grazingdruck (g) auf die Picoflagellaten betrug $0.16-1.37 \text{ d}^{-1}$ und war ebenso Ende Juli und im August höher. Das Netto-Wachstum (r) der Picoflagellaten war gering, oft negativ. Nur Ende Juli ließ sich ein deutliches Netto-Wachstum messen. Die Netto-Produktion erreichte zu dieser Zeit $1.0-1.4 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$. Daneben erreichte die Netto-Produktion $1.9 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ Anfang Juni und $0.2 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ Ende August. Es wurden 23-100% der Picoflagellaten-Produktion weggefressen, oftmals auch mehr als diese Organismengruppe zu produzieren vermochte ($\leq 212\%$).

Autotrophe Flagellaten von 3-5 μm Größe zeigten Wachstumsraten (k) von $0.42-2.88 \text{ d}^{-1}$, entsprechend 0.6-4.2 Teilungen d^{-1} . Ihr Wachstum war im Juli am höchsten. Ihre Potentielle Produktion betrug $0.4-11 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ und war Ende Juli und im August am höchsten. Der Grazingkoeffizient (g) betrug $0.43-4.27 \text{ d}^{-1}$ und war im Juli/Anfang August am höchsten. Das Netto-Wachstum (r) war im Juni, Anfang Juli und Anfang August negativ, Anfang Juli $+1.86 \text{ d}^{-1}$, im Mai und Ende Juli nahe 0. Die daraus resultierende Netto-Produktion betrug $0.1-0.7 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ und war im Juli und August am höchsten. Das Grazing auf Flagellaten von 3-5 μm machte 68-100% ihrer Produktion aus, z.T. war es größer als die Brutto-Produktion der Flagellaten ($\leq 190\%$).

3.1.2.2 Untersuchungen in der Westlichen Ostsee 1989

Während der ersten Kattegat-Fahrt im Juni 1989 (KAT1) lagen die Oberflächentemperaturen bei 14 °C, der Salzgehalt betrug an der Oberfläche 12-16 ‰ und zeigte nach Süden eine abnehmende Tendenz (Abb. 20). In 12-15 m Tiefe fand sich eine Sprungschicht. Die durchmischte Oberflächenschicht wies allgemein Silikat-Konzentrationen $\leq 0.5 \mu\text{mol l}^{-1}$ auf, nur an Stn K5 und K6 im Großen Belt wurden 5-10 $\mu\text{mol l}^{-1}$ gemessen. Die anderen Nährsalze lagen in Konzentrationen $\leq 0.5 \mu\text{mol l}^{-1}$ vor, die des Nitrats unter der Nachweisgrenze. Die Nutrikline fand sich in 15 m an Stn K1 und K2, in 10-15 m an den anderen Stationen (Abb. 21).

Das Chlorophyll erreichte auf den Stationen von KAT1 bis zu $4.7 \mu\text{g l}^{-1}$ und nahm nach Süden ab. Das Picoplankton-Chlorophyll erreichte bis zu $1.7 \mu\text{g l}^{-1}$ (Abb. 22). Das Chlorophyll-Maximum lag in mittleren Tiefen (5-10 m), nur an Stn K5 und K6 fanden sich leichte Oberflächenmaxima. An den Stationen mit einem Maximum in mittleren Tiefen zeigte das Picoplankton eine zum Gesamtchlorophyll parallele Vertikalverteilung, bei Oberflächenmaxima war der Picoplanktonanteil höher. Der Anteil des Picoplanktons am Gesamtchlorophyll betrug im Kattegat 22-24%, im Großen Belt 40-76% und in der Kieler Bucht 51% (Tab. 8) und lag damit über jenen der anderen Ausfahrten.

Die Picocyanobakterien (Abb. 22) zeigten nach Süden zunehmende Zellzahlen von $1 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ im Kattegat bis ca. $3 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$ in der Kieler Bucht. Autotrophe Picoflagellaten zeigten den gleichen Trend und erreichten $0.3-1.2 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ im Kattegat und $3.4-5.6 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ in der Kieler Bucht. Ihre höchste Abundanz ($6.6-7.7 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$) wurde im südlichen Großen Belt (Stn K5-K7) gefunden.

Die hydrographischen Verhältnisse während der zweiten Kattegat-Fahrt KAT2 im August 1989 waren ähnlich der auf KAT1. An der Oberfläche wurden ca. 16 °C und 15-17 ‰ registriert, wobei der Salzgehalt nach Süden abnahm. Die Sprungschicht fand sich ebenso in 12-15 m (Abb. 23). In der durchmischten Schicht wurden weniger als $3 \mu\text{mol l}^{-1}$ Silikat an Stn K1 bis K5 und 5-10 $\mu\text{mol l}^{-1}$ an Stn K6 bis K8 gemessen. Nitrat war unterhalb der Nachweisgrenze und die anderen Nährsalze erreichten weniger als $0.3 \mu\text{mol l}^{-1}$. Die Nutrikline fand sich ab 10 m Tiefe (Abb. 24).

Das Chlorophyll erreichte auf KAT2 bis zu $5.9 \mu\text{g l}^{-1}$ und bis zu $1.6 \mu\text{g l}^{-1}$ in der Fraktion $< 2 \mu\text{m}$ (Abb. 25). Im Kattegat (Stn K1, K2) waren die Konzentrationen besonders gering ($\leq 1.3 \mu\text{g l}^{-1}$). Auch auf dieser Fahrt fand sich

Tabelle 8: Integrierte Chlorophyll-Werte des Phytoplanktons und der einzelnen Größenfraktionen (mg m^{-2}) sowie die Anteile der Größenfraktionen am Gesamtchlorophyll auf den Ausfahrten in die Westliche Ostsee.

<u>Station</u>	<u>Gesamt</u>	<u>Mikro</u>	<u>Nano</u>	<u>Pico</u>	<u>ZMikro</u>	<u>ZNano</u>	<u>ZPico</u>
KAT1							
K1	38.39	7.14	20.87	9.40	18.60	54.36	24.49
K2	42.17	13.35	18.83	9.60	31.66	44.65	22.76
K3	49.46	9.53	18.31	20.50	19.27	37.02	41.45
K4	39.25	0.81	16.43	20.80	2.06	41.86	52.99
K5	32.60	2.48	9.25	19.50	7.61	28.37	59.82
K6	29.59	3.84	2.53	22.50	12.98	8.55	76.04
K7	29.76	1.24	7.58	20.30	4.17	25.47	68.21
K8	17.52	0.35	8.22	8.95	2.00	46.92	51.08
KAT2							
K1	20.82	6.90	4.96	8.96	33.14	23.82	43.04
K2	20.25	4.93	6.29	8.22	24.35	31.06	40.59
K3	51.5	36.78	8.67	6.05	71.42	16.83	11.75
K4	75.86	54.36	10.09	11.41	71.66	13.30	15.04
K5	69.75	43.79	16.96	9.00	62.78	24.32	12.90
K6	49.19	28.38	9.02	11.79	57.69	18.34	23.97
K7	61.72	36.41	8.26	17.05	58.99	13.38	27.62
K8	36.59	11.78	10.80	14.02	32.19	29.52	38.32
BORN1							
B1	64.87	9.73	26.31	28.83	15.00	40.56	44.44
B2	63.10	20.81	22.26	20.04	32.98	35.28	31.76
B3	41.76	4.46	16.20	21.10	10.68	38.79	50.53
B4	45.21	11.29	11.22	23.70	24.97	24.82	52.42
B5	105.75	11.43	50.03	44.29	10.81	47.31	41.88
B6	73.99	26.89	16.84	30.26	36.34	22.76	40.90
B7	93.60	21.73	34.50	37.38	23.22	36.86	39.94
BORN2							
B1	46.60	6.28	17.06	18.51	13.48	36.61	39.72
B2	35.98	8.38	13.32	15.28	23.29	37.02	42.47
B3	29.01	7.12	8.15	13.74	24.54	28.09	47.36
B4	35.80	2.61	12.71	20.28	7.29	35.50	56.65
B5	65.96	40.45	10.99	14.52	61.33	16.66	22.01
B6	56.17	25.59	16.67	17.75	45.56	29.68	31.60
B7	51.61	14.34	9.18	14.44	27.79	17.79	27.98

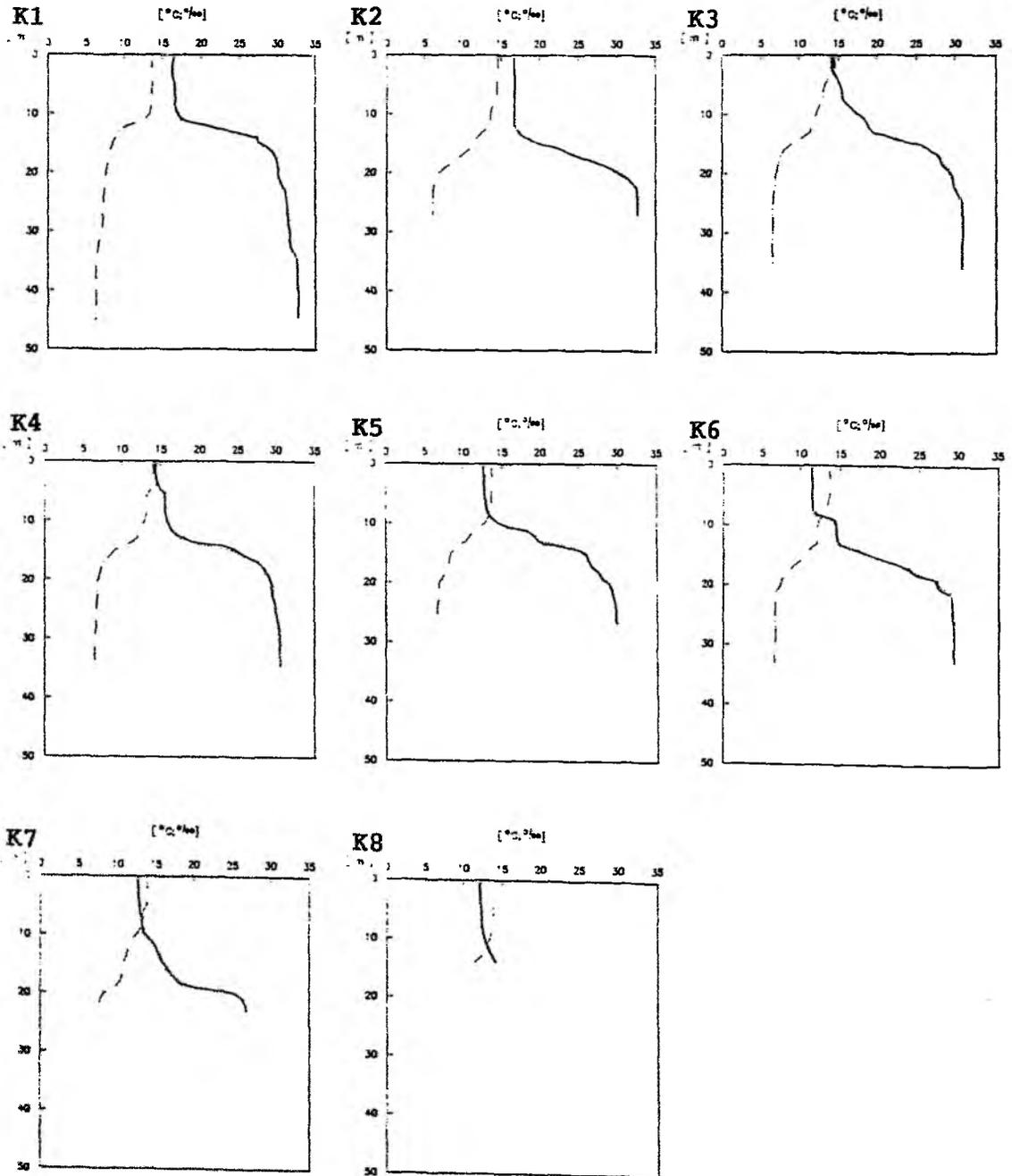


Abb. 20: Temperatur ($^{\circ}\text{C}$, ---) und Salzgehalt (‰ , —) auf den Stationen der Ausfahrt KAT1 (16.-18.5.89).

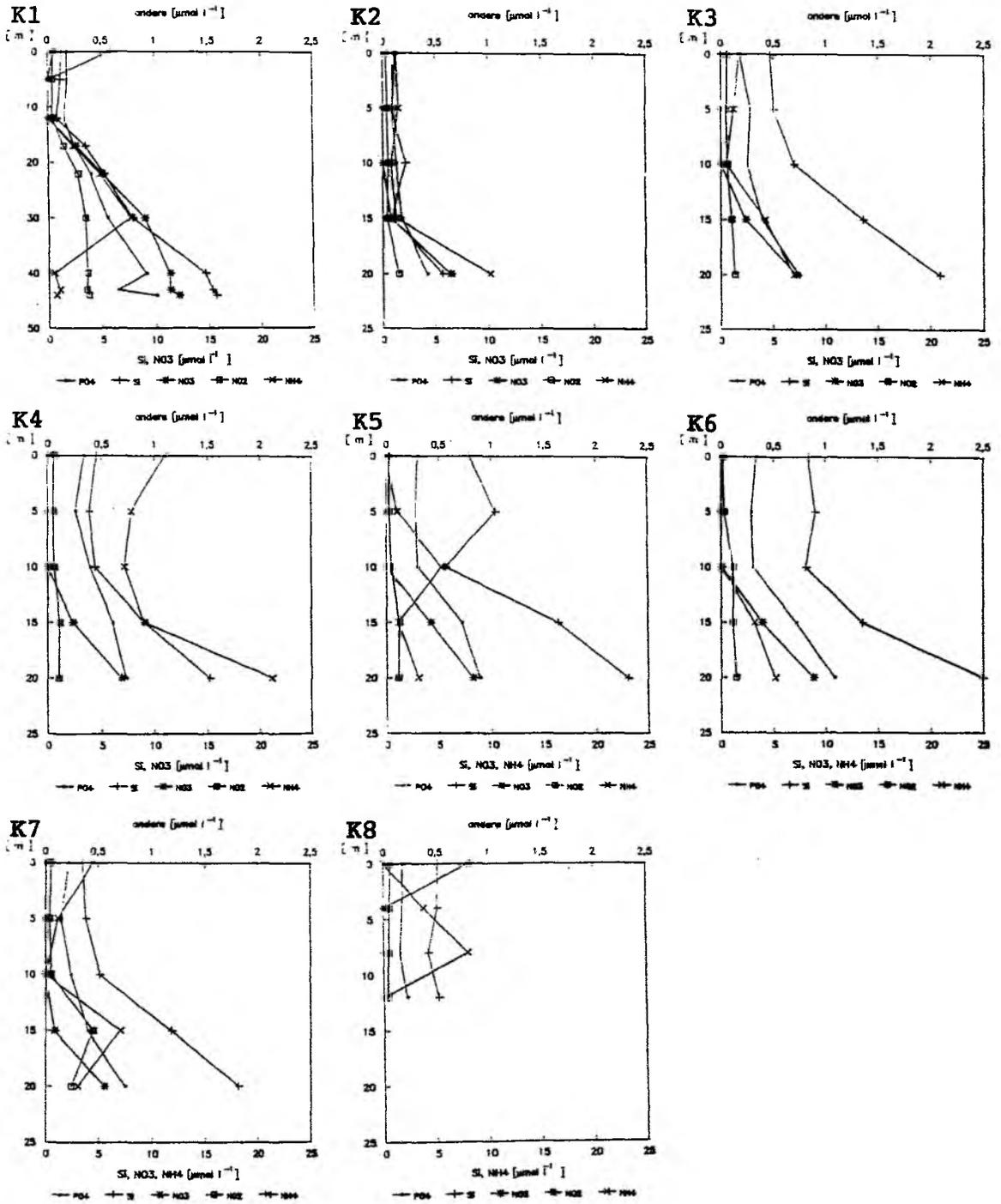


Abb. 21: Nährsalzkonzentrationen ($\mu\text{mol l}^{-1}$) auf den Stationen der Ausfahrt KAT1 (16.-18.5.89).

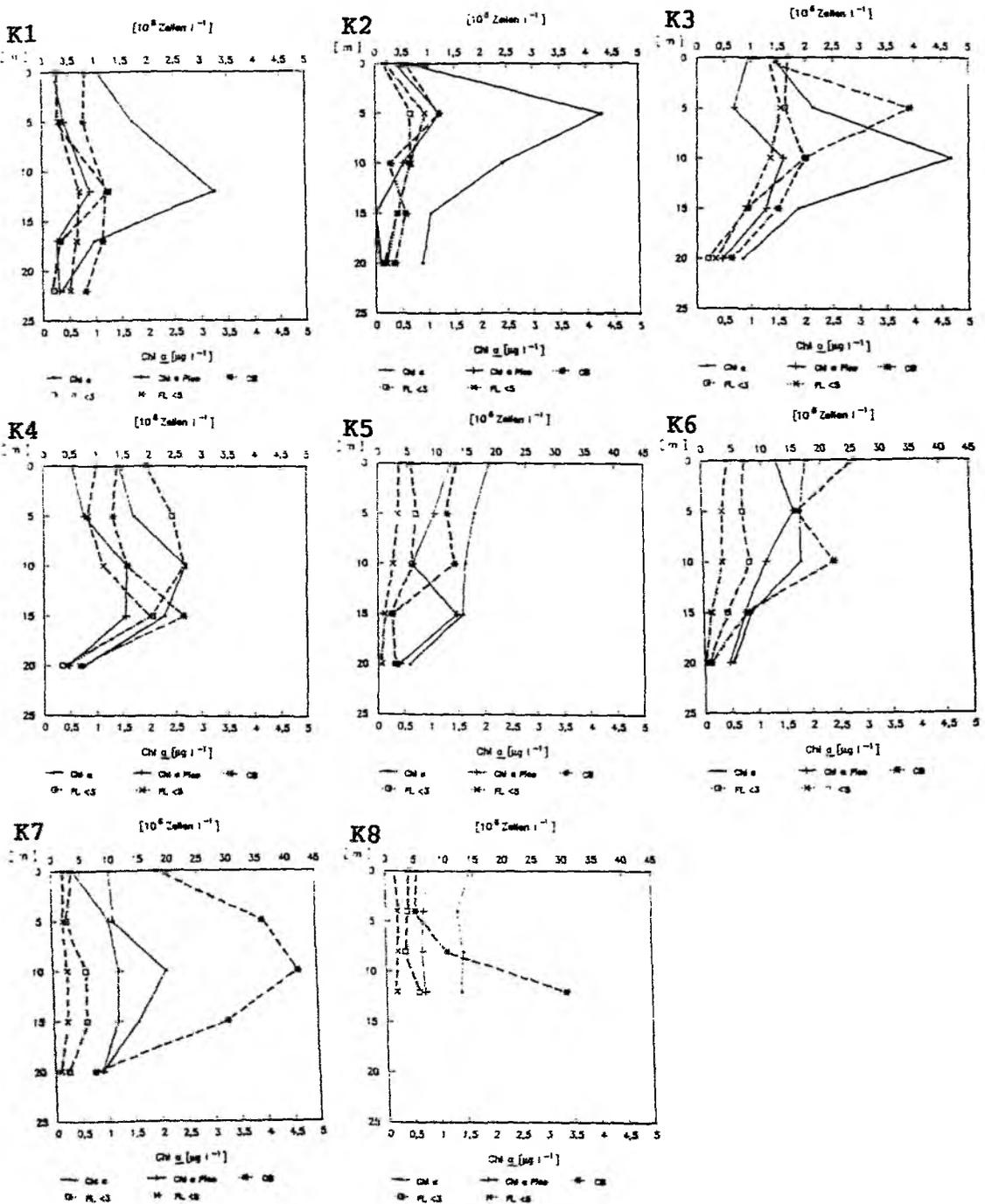


Abb. 22: Konzentration des gesamten Chlorophylls ($\mu g l^{-1}$) und des Chlorophylls der Picoplanktonfraktion ($\mu g l^{-1}$) sowie Abundanzen (10^6 Zellen l^{-1}) der Picocyanobakterien (CB), Eucaryonten $< 3 \mu m$ (FL<3) und Eucaryonten $3-5 \mu m$ (FL<5) auf den Stationen der Ausfahrt KAT1 (16.-18.5.89).

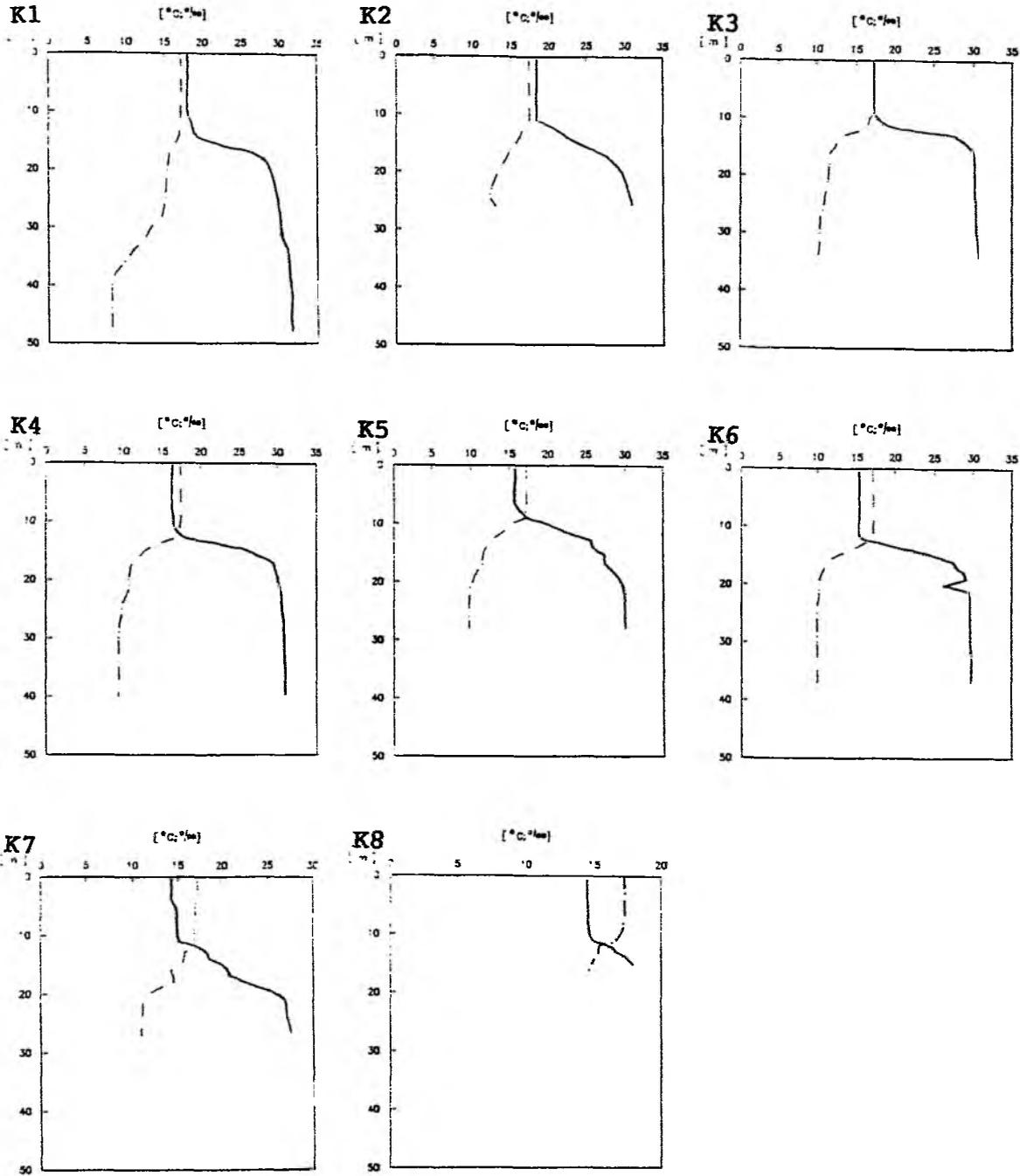
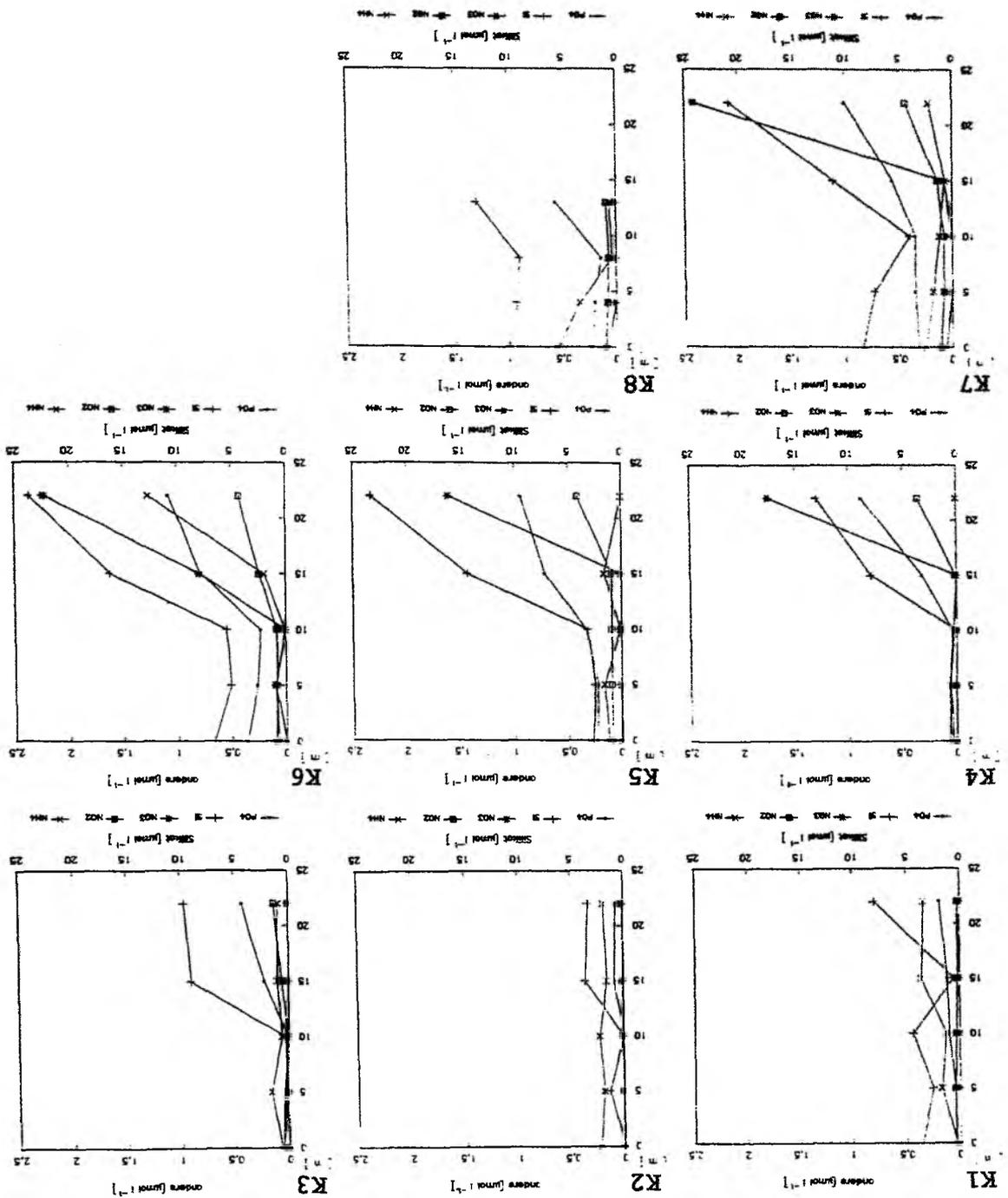


Abb. 23: Temperatur ($^{\circ}\text{C}$, -.-) und Salzgehalt (‰ , —) auf den Stationen der Ausfahrt KAT2 (22.-24.8.89).



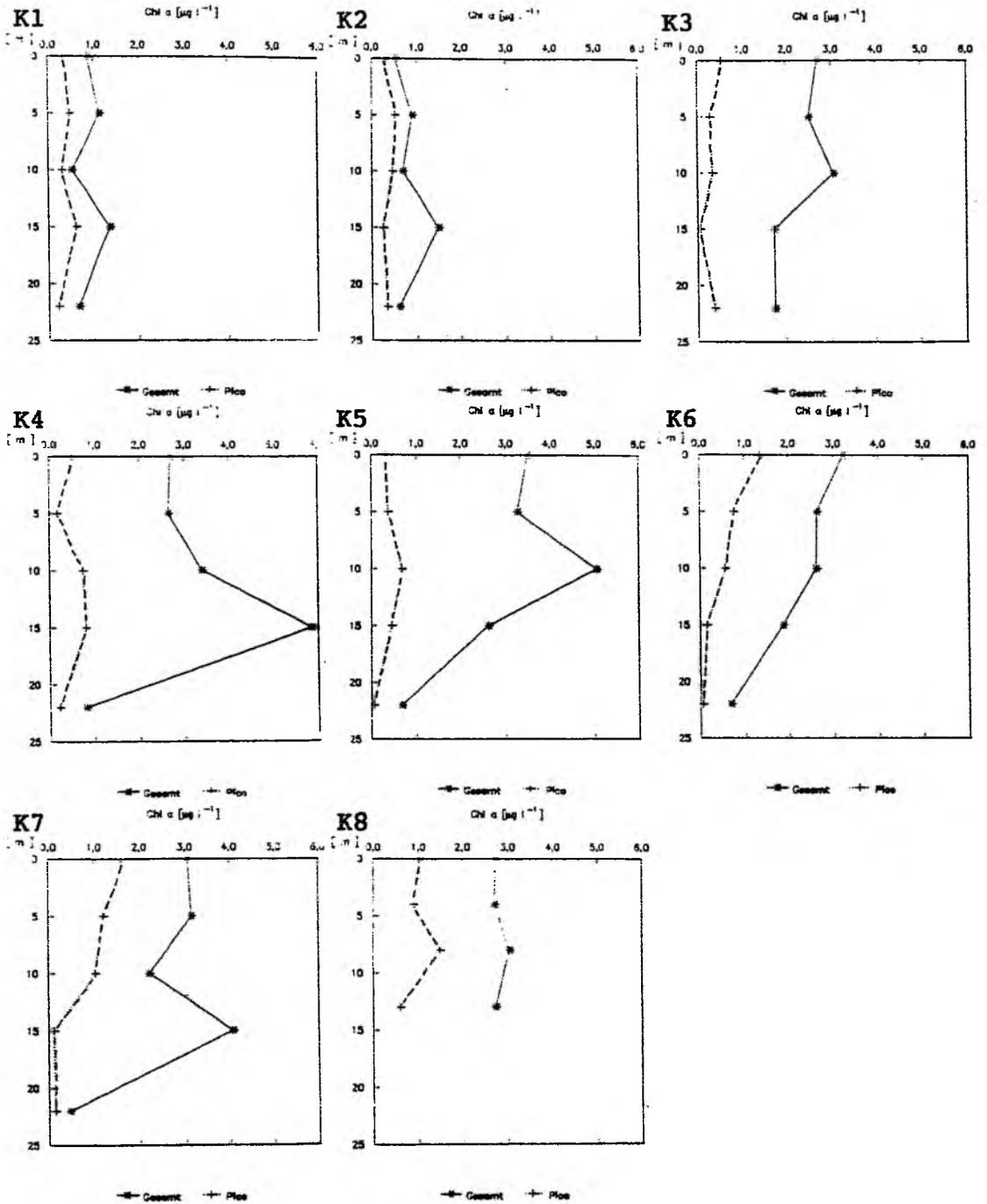


Abb. 25: Konzentrationen des gesamten Chlorophylls und des Chlorophylls des Picoplanktons ($\mu\text{g l}^{-1}$) auf den Stationen der Ausfahrt KAT2 (22.-24.8.89).

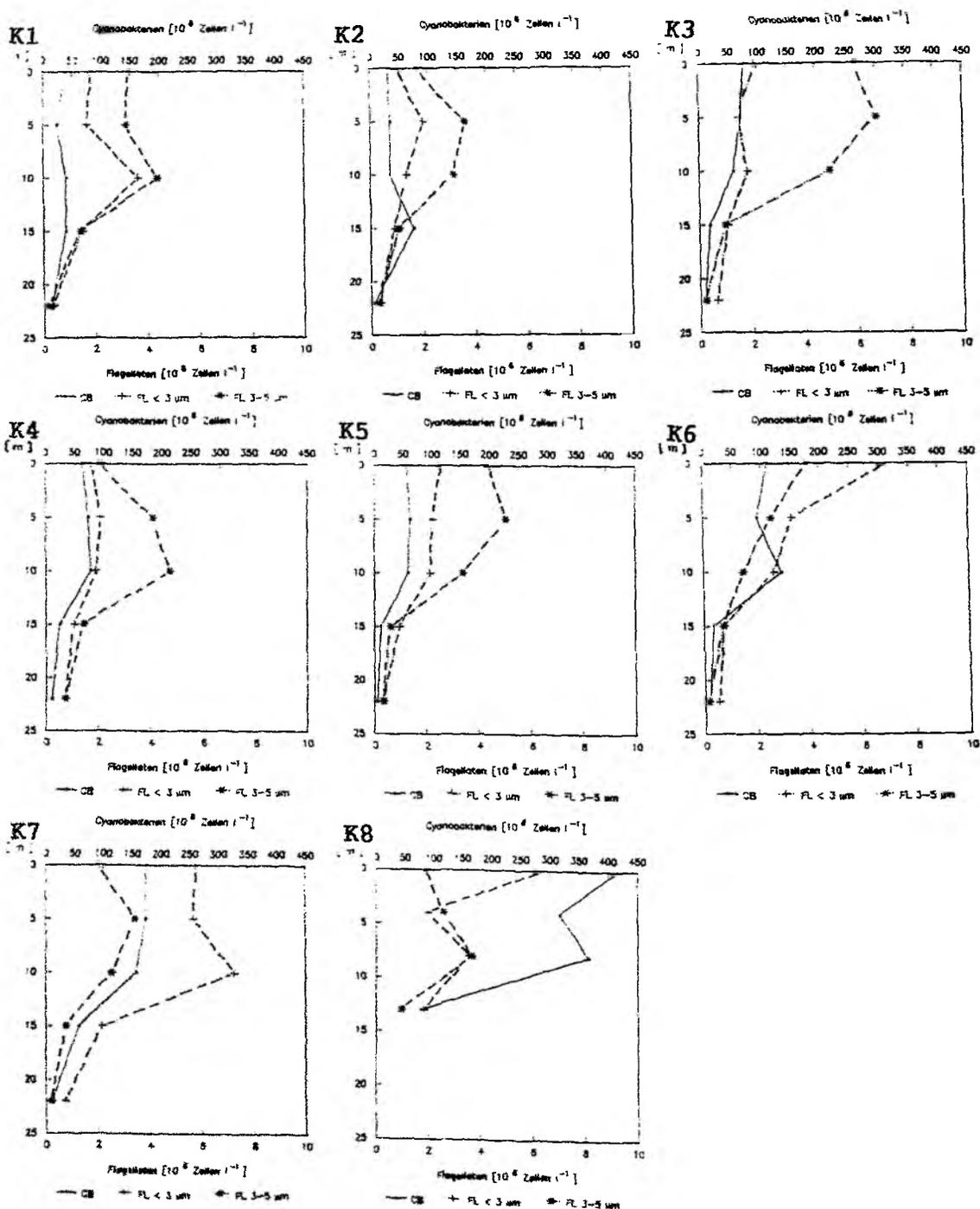


Abb. 26: Abundanzen (10^6 Zellen l^{-1}) der Picocyanobakterien (CB), Eucaryonten < 3 μm (FL<3) und Eucaryonten 3-5 μm (FL3-5) auf den Stationen der Ausfahrt KAT2 (22.-24.8.89).

das Chlorophyllmaximum mit Ausnahme von Station K6 in mittleren Tiefen. Im Gegensatz zu KAT1 nahm die Chlorophyllkonzentration somit nach Süden zu. Die Vertikalverteilung des Picoplankton-Chlorophylls verlief mehr oder weniger parallel zu jener des Gesamtchlorophylls. Diese Fraktion bildete im Kattegat mehr als 40% der Phytoplanktonpopulation, an den Stationen K3 bis K5, wo sich die höchsten Chlorophyllwerte fanden, nur $\leq 15\%$. Im südlichen Großen Belt betrug der Anteil nach Süden ansteigend 23-38% (Tab. 8).

Die Zellzahlen der Picocyanobakterien (Abb. 26) zeigten eine nach Süden zunehmende Tendenz von ca. $3 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$ im Kattegat auf $\leq 4.2 \cdot 10^8 \text{ l}^{-1}$ in der Kieler Bucht. Gleiches gilt für Flagellaten $< 3 \mu\text{m}$ ($2 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ im Kattegat, $\leq 6.4 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ in der Kieler Bucht). Flagellaten von 3-5 μm Größe waren im Kattegat häufiger als Picoflagellaten, nicht aber im Großen Belt und der Kieler Bucht und zeigten an allen Stationen Abundanzen von $2-5 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$. Picocyanobakterien waren um den Faktor 100 häufiger als Picoflagellaten. Erstere erreichten ihr Populationsmaximum in 5-10 m (Ausnahme Stn K6 Oberfläche), letztere meist etwas tiefer.

Auf BORN1 wurden an der Oberfläche ca. $15 \text{ }^\circ\text{C}$ und 7-15 ‰ registriert, wobei der Salzgehalt nach Westen hin zunahm (Abb. 27). In der Arkonasee fand sich eine Sprungschicht in 20 m und eine Temperaturinversion bis in 30 m Tiefe. Ansonsten lag die Sprungschicht bei 25 m (Stn B5, B6). Auf Stn B3, B4 und B7, die flacher als 25 m waren, zeigte sich keine Sprungschicht. In der durchmischten Schicht fanden sich ca. $10 \mu\text{mol l}^{-1}$ Silikat und $\leq 0.5 \mu\text{mol l}^{-1}$ der anderen Nährsalze. Nitrat lag unter der Nachweisgrenze, nur an Stn B6 konnten $0.2 \mu\text{mol l}^{-1}$ und an Stn B4 $1.1 \mu\text{mol l}^{-1}$ gefunden werden. Bis zur maximalen Beprobungstiefe von 25 m, die die gesamte euphotische Zone abdeckte, fand sich keine Nutrikline (Abb. 28).

Das Chlorophyll erreichte insgesamt bis zu $5.5 \mu\text{g l}^{-1}$, bis zu $2.5 \mu\text{g l}^{-1}$ in der Fraktion $< 2 \mu\text{m}$, und zeigte Maxima in wechselnden Tiefen von 5-15 m. Das Picoplankton-Chlorophyll verlief parallel zum Gesamtchlorophyll (Abb. 29) und hatte einen Anteil von 40-52%, mit den höchsten Werten an Stn B3 und B4 (Tab. 8).

Die Abundanz der Picocyanobakterien war in der Arkonasee am höchsten ($\leq 4.1 \cdot 10^8 \text{ l}^{-1}$), an Stn B6 am niedrigsten ($1.3-1.6 \cdot 10^8 \text{ l}^{-1}$; Abb. 30). Das Populationsmaximum der Picocyanobakterien (5-10 m) lag meist oberhalb des Chlorophyllmaximums. Die autotrophen Picoflagellaten zeigten in ihrer regionalen Verbreitung die gleiche Tendenz wie die coccalen Blaualgen ($2.5-18.6 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$) und waren generell häufiger als Flagellaten von 3-5 μm Größe

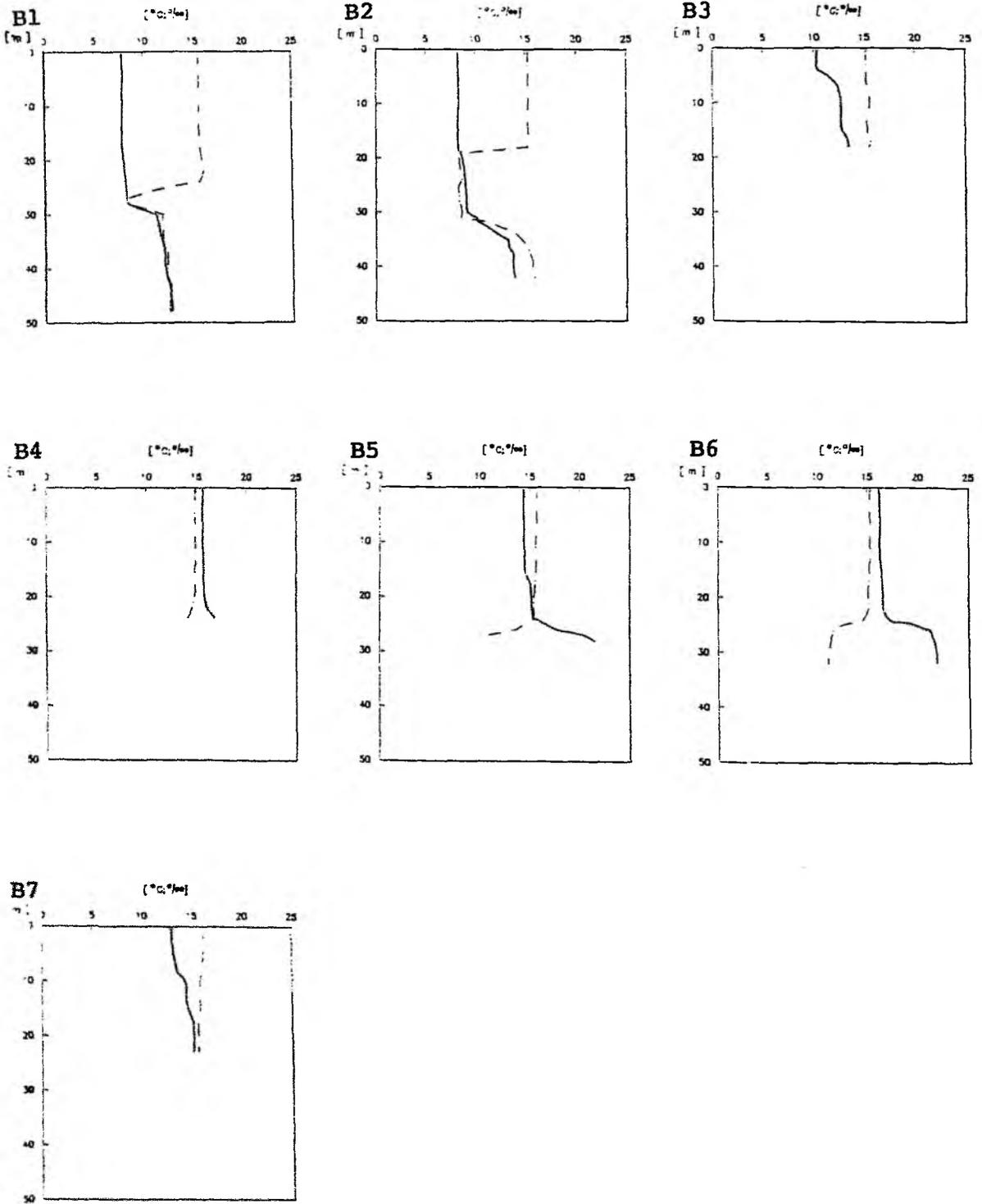


Abb. 27: Temperatur ($^{\circ}\text{C}$, - -) und Salzgehalt (‰ , —) auf den Stationen der Ausfahrt BORN1 (1.-3.8.89).

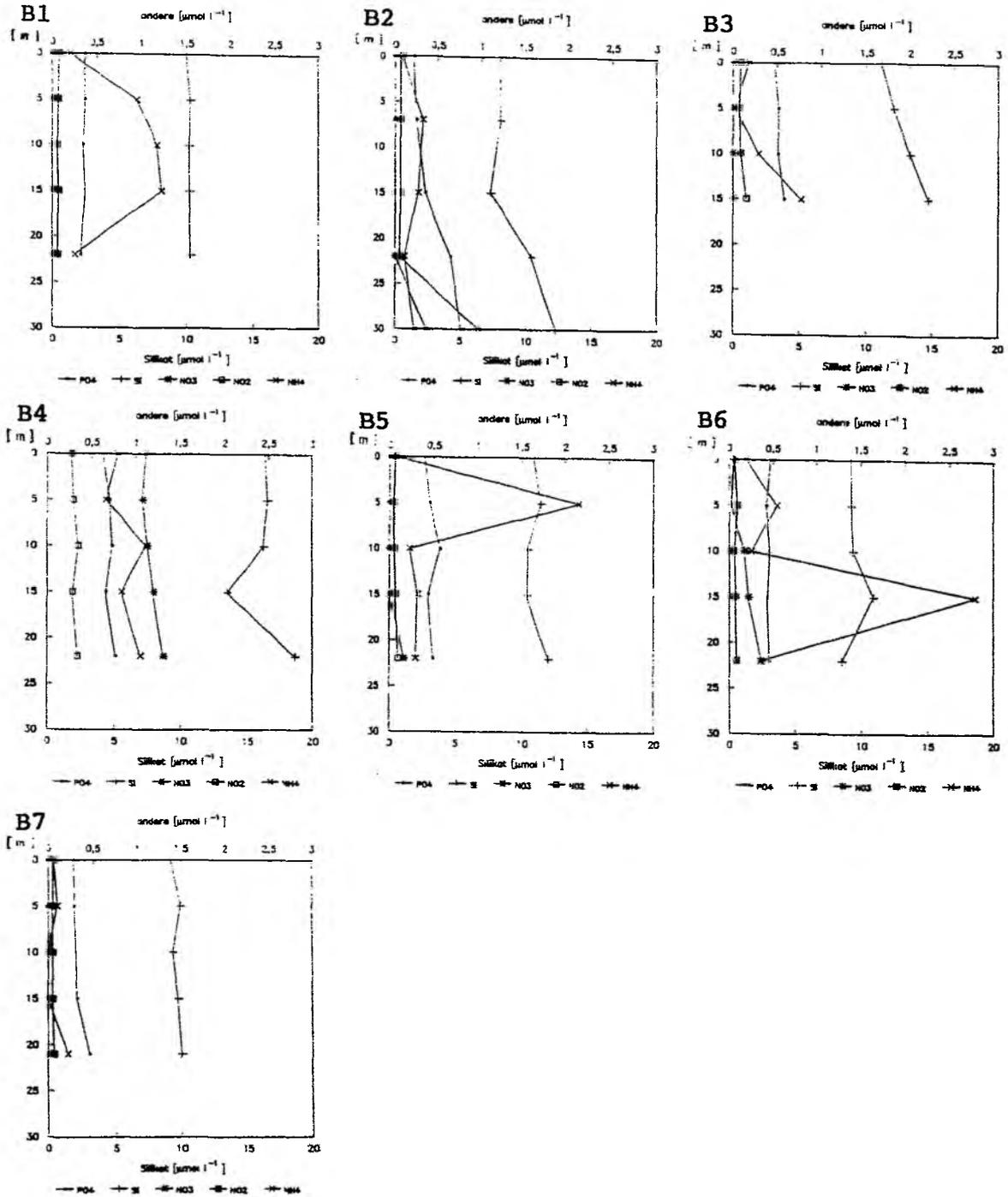


Abb. 28: Nährsalzkonzentrationen ($\mu\text{mol l}^{-1}$) auf den Stationen der Ausfahrt BORN1 (1.-3.8.89).

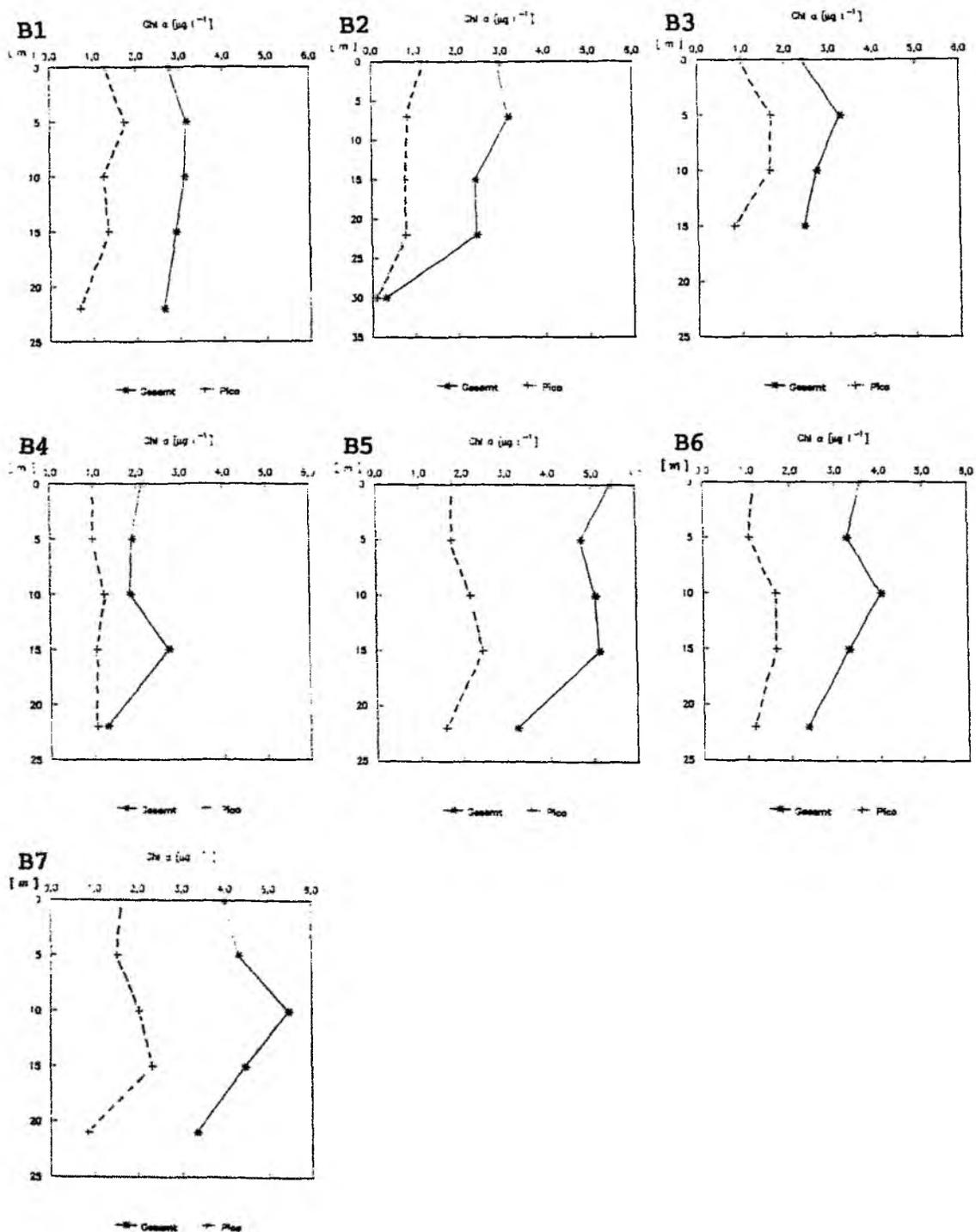


Abb. 29: Konzentrationen des gesamten Chlorophylls und des Chlorophylls des Picoplanktons ($\mu\text{g l}^{-2}$) auf den Stationen der Ausfahrt BORN1 (1.-3.8.89).

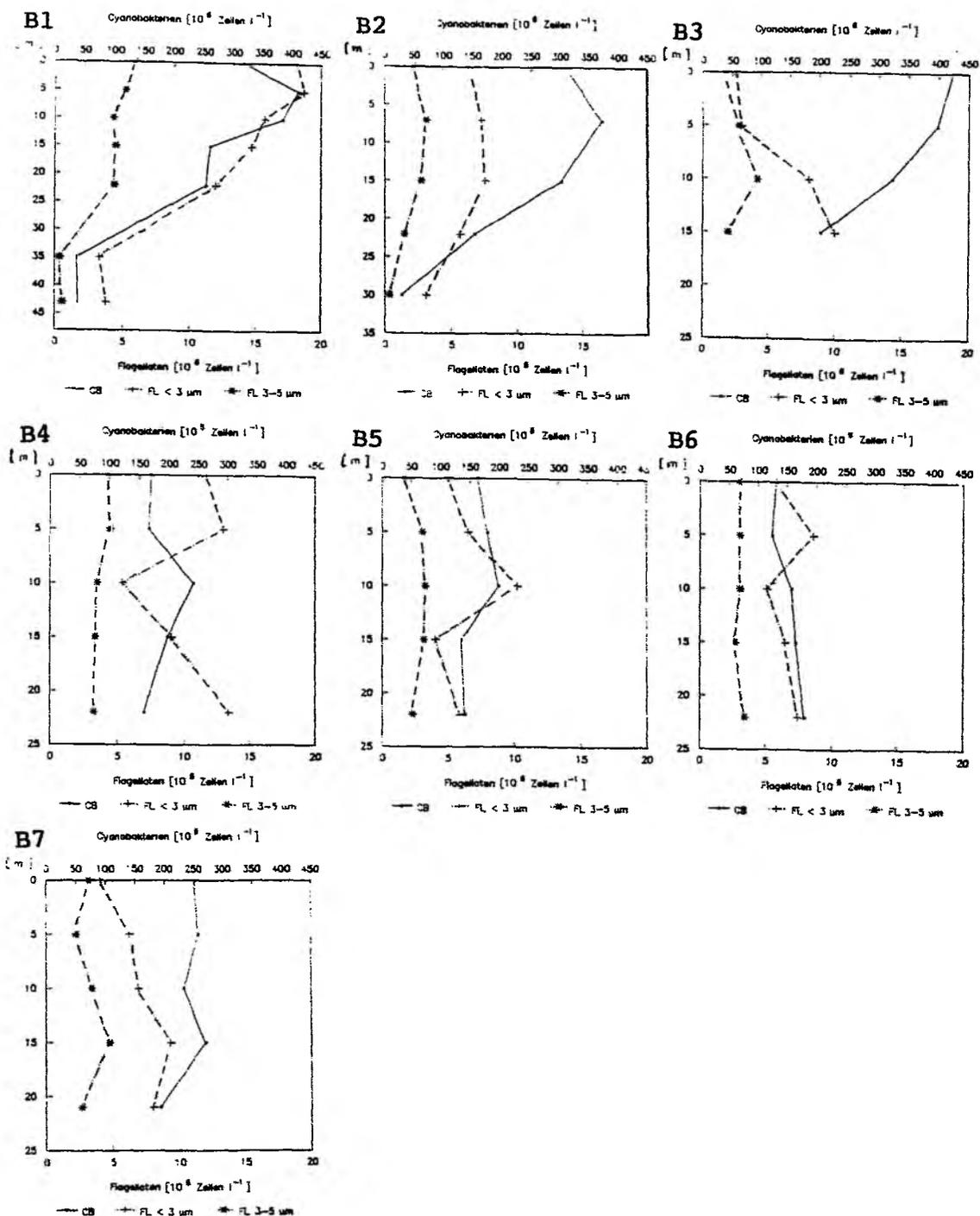


Abb. 30: Abundanzen (10^6 Zellen l^{-1}) der Picocyanobakterien (CB), Eucaryonten $< 3 \mu m$ (FL<3) und Eucaryonten $3-5 \mu m$ (FL3-5) auf den Stationen der Ausfahrt BORN1 (1.-3.8.89).

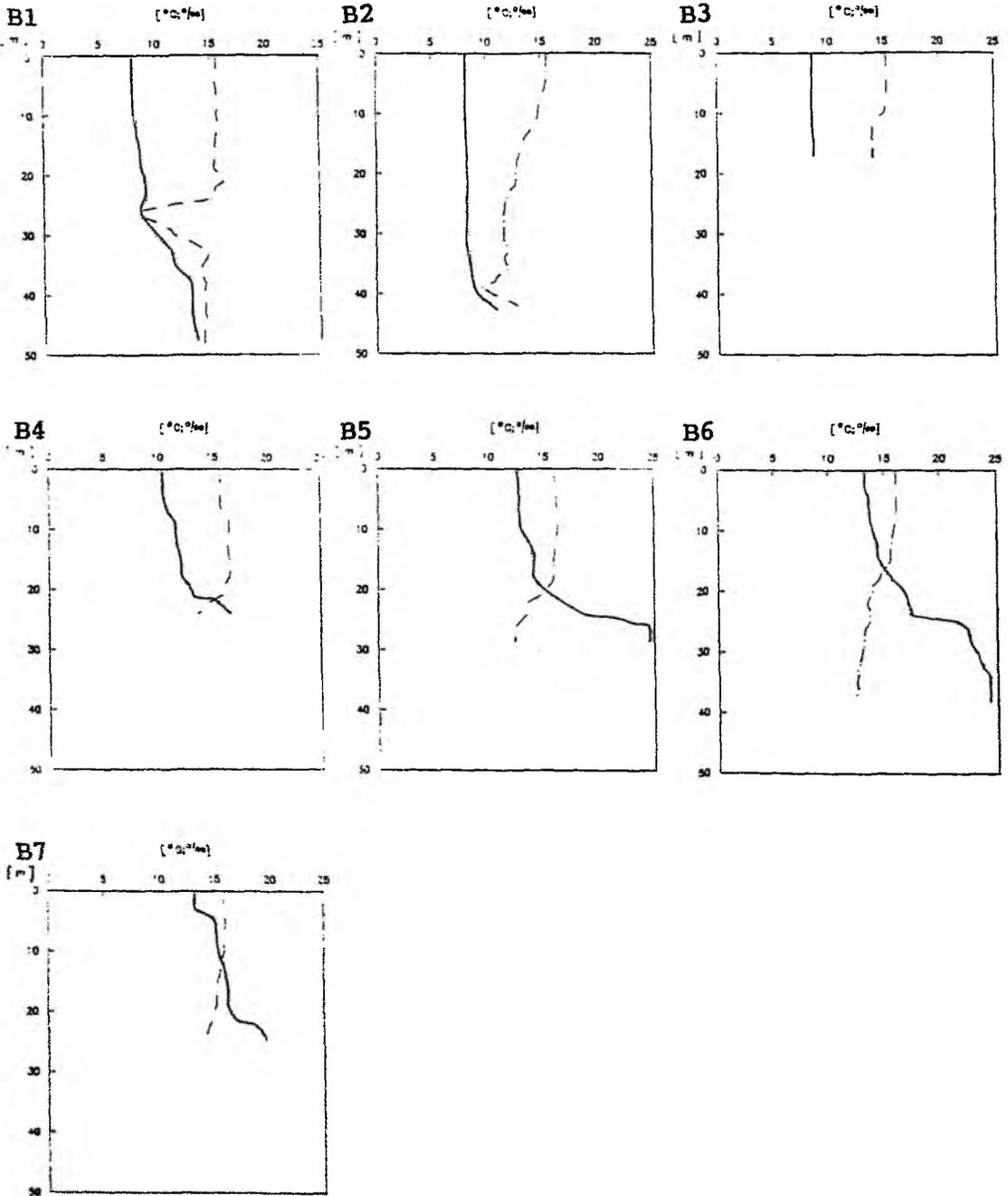


Abb. 31: Temperatur ($^{\circ}\text{C}$, - - -) und Salzgehalt (‰ , —) auf den Stationen der Ausfahrt BORN2 (30.8.-1.9.89).

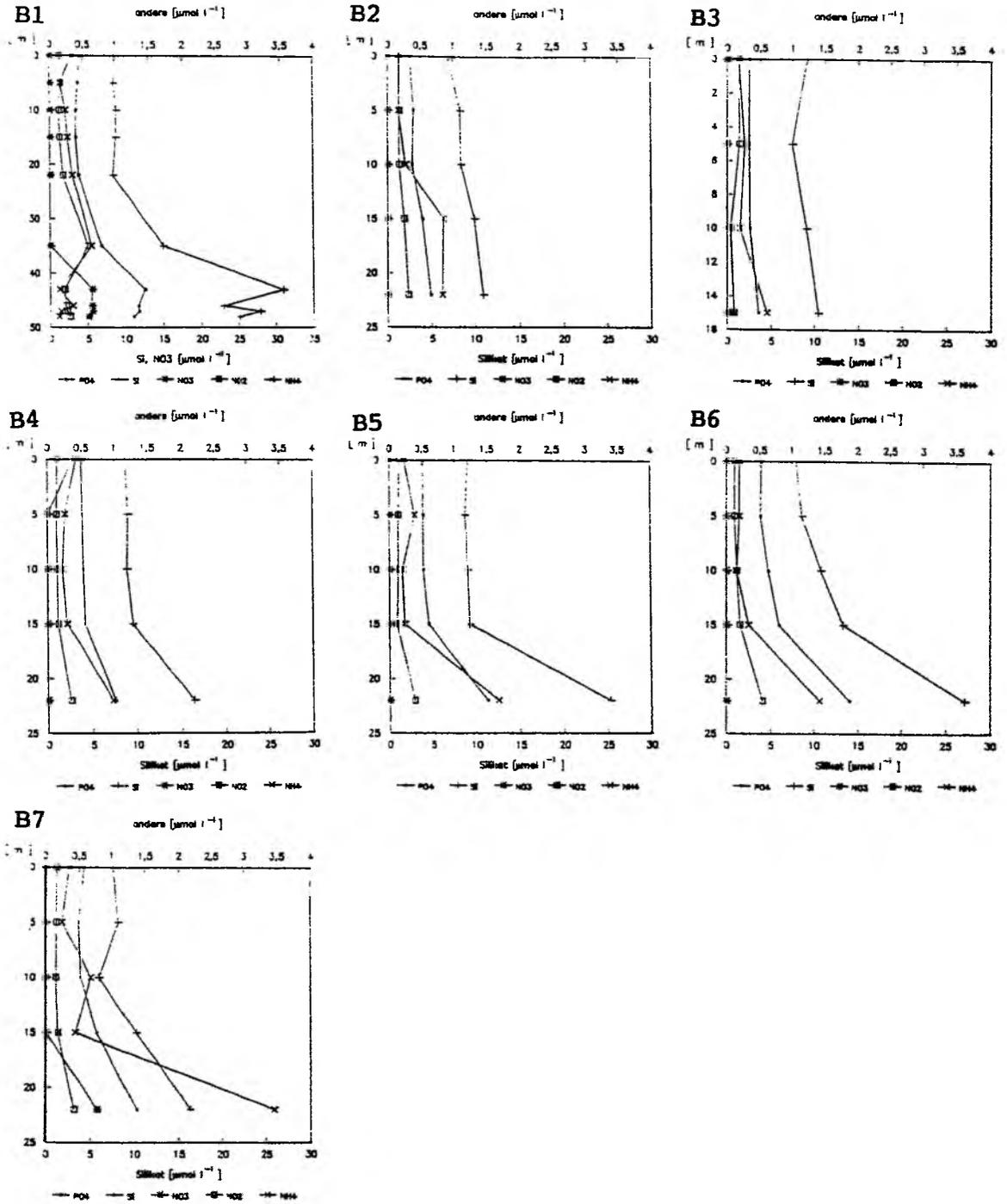


Abb. 32: Nährsalzkonzentrationen ($\mu\text{mol l}^{-2}$) auf den Stationen der Ausfahrt BORN2 (30.8.-1.9.89).

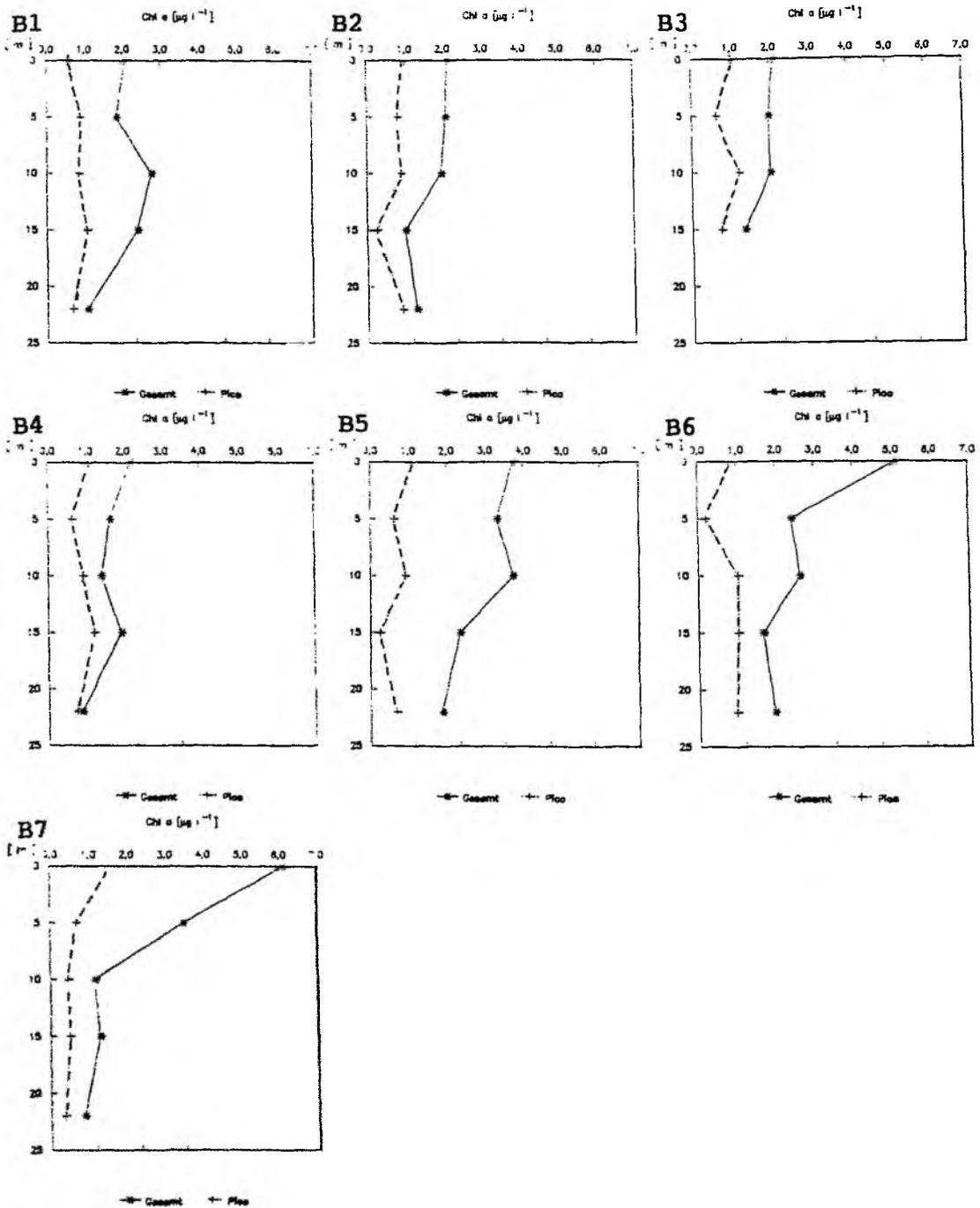


Abb. 33: Konzentrationen des gesamten Chlorophylls und des Chlorophylls des Picoplanktons ($\mu\text{g l}^{-2}$) auf den Stationen der Ausfahrt BORN2 (30.8.-1.9.89).

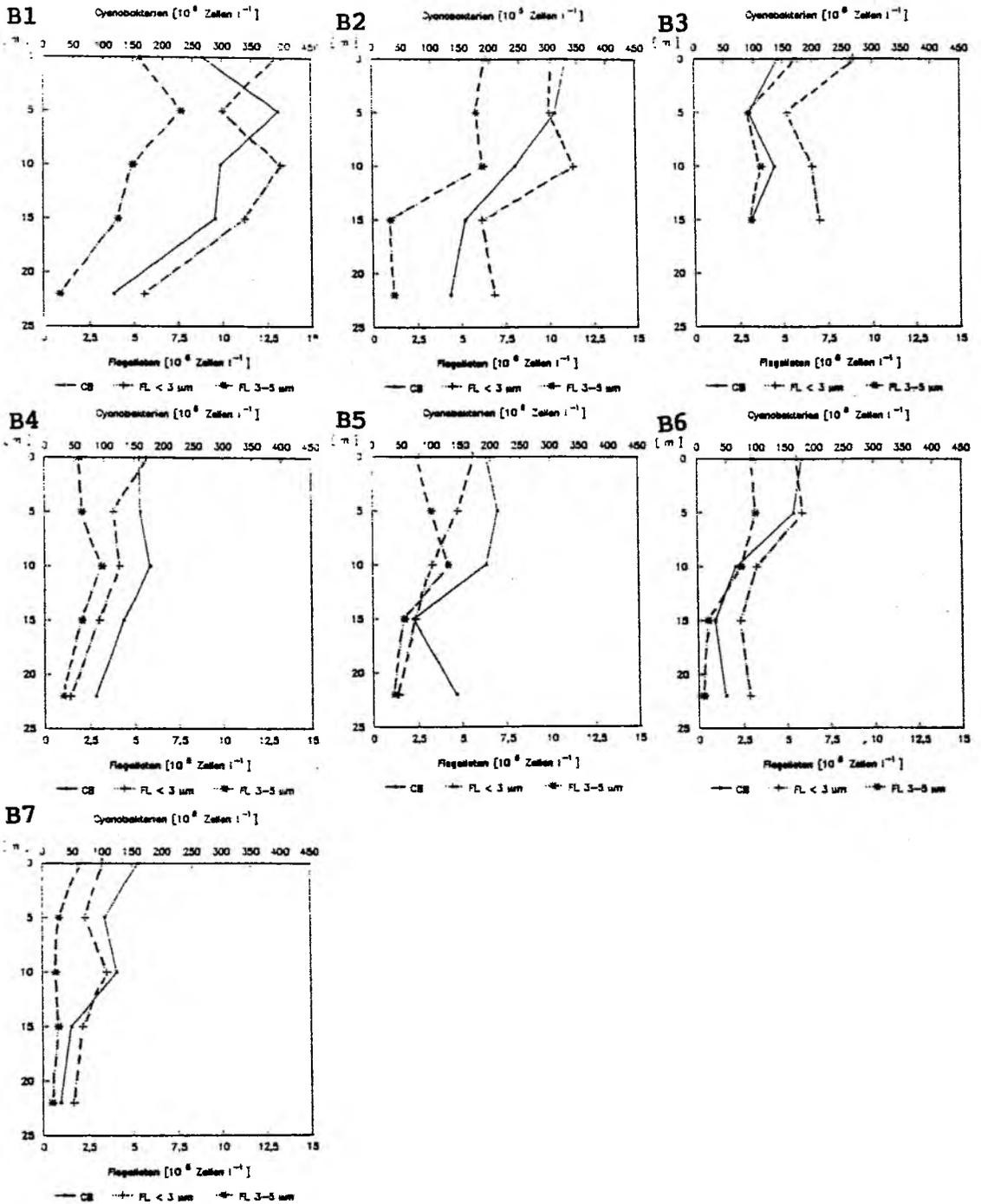


Abb. 34: Abundanz (10⁶ Zellen l⁻¹) der Picocyanobakterien (CB), Eucaryonten <3 μm (FL<3) und Eucaryonten 3-5 μm (FL3-5) auf den Stationen der Ausfahrt BORN2 (30.8.-1.9.89).

($0.3-5.9 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$). Picocyanobakterien waren um den Faktor 100 häufiger als Picoflagellaten.

Die hydrographische und chemische Situation auf der Fahrt BORN2 entsprach der auf BORN1. Die Oberflächentemperatur lag bei $16 \text{ }^\circ\text{C}$ und der Salzgehalt an der Oberfläche bei $8-14 \text{ }^\circ/\text{‰}$ (Abb. 31). Die Sprungschicht fand sich an den ausreichend tiefen Stationen bei 25 m. Stn B1 zeigte eine Temperaturinversion in 25-35 m Tiefe, Stn B2 aber in 38-42 m. Die Nährsalzkonzentrationen waren wie auf BORN1 (Si $\approx 10 \text{ } \mu\text{mol l}^{-1}$, andere $\leq 0.5 \text{ } \mu\text{mol l}^{-1}$); Nitrat war auf allen Stationen unter der Nachweisgrenze und konnte nur unterhalb 22 m auf Stn B7 und unter 40 m auf Stn B1 gemessen werden. Die anderen Nährsalze zeigten im Gegensatz zu BORN1 eine Nutrikline ab 15 m Tiefe (Abb. 32).

Das Chlorophyll erreichte bis zu $6.1 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ und bis zu $1.6 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ in der Fraktion $< 2 \text{ } \mu\text{m}$. In der Arkonasee zeigte es ein Maximum in 10-15 m Tiefe (Nutrikline), in der Region Fehmarn Belt/Kieler Bucht (Stn B5 bis B7) aber an der Oberfläche. Zwar verlief das Picoplankton-Chlorophyll in der vertikalen Verteilung parallel zum Gesamtchlorophyll, an den Stationen mit Maxima in mittleren Tiefen war dort das Maximum des Picoplanktons aber nicht so ausgeprägt (Abb. 33). Der Anteil des Picoplanktons am Gesamtchlorophyll betrug 30-50% mit ca. 40% in der Arkonasee, 56% an Stn B4 und ca. 30% in der Fehmarn Belt/Kieler Bucht - Region (Tab. 8).

Die Picocyanobakterien erreichten Zellzahlen von $1.2-3.9 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ in der Arkonasee, ansonsten $0.6-1.6 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ (Abb. 34). An Stn B6 und B7 zeigten sie ein Oberflächenmaximum; sonst fand sich ein Abundanzmaximum in 5-10 m, das flacher lag als das Chlorophyll-Maximum. Die Abundanz autotropher Flagellaten $< 5 \text{ } \mu\text{m}$ nahm nach Westen ab. Flagellaten $< 3 \text{ } \mu\text{m}$ erreichten $1.4-12.9 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$, Flagellaten von 3-5 μm Größe $1.0-7.7 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ in der Arkonasee und $0.5-3.3 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ im Westen. Picocyanobakterien waren um den Faktor 50-80 häufiger als Picoflagellaten.

3.1.3 Physiologische Untersuchungen an Picocyanobakterien der Kieler Bucht

Durch den Einsatz von selektiven Eucaryonten-Inhibitoren (Colchizin, Cycloheximid; Sherr et al. 1986) konnte im September 1988 eine Kultur von Picocyanobakterien der Kieler Bucht isoliert werden. Diese war makroskopisch grün gefärbt, was auf einen geringen Gehalt an Phycoerythrin

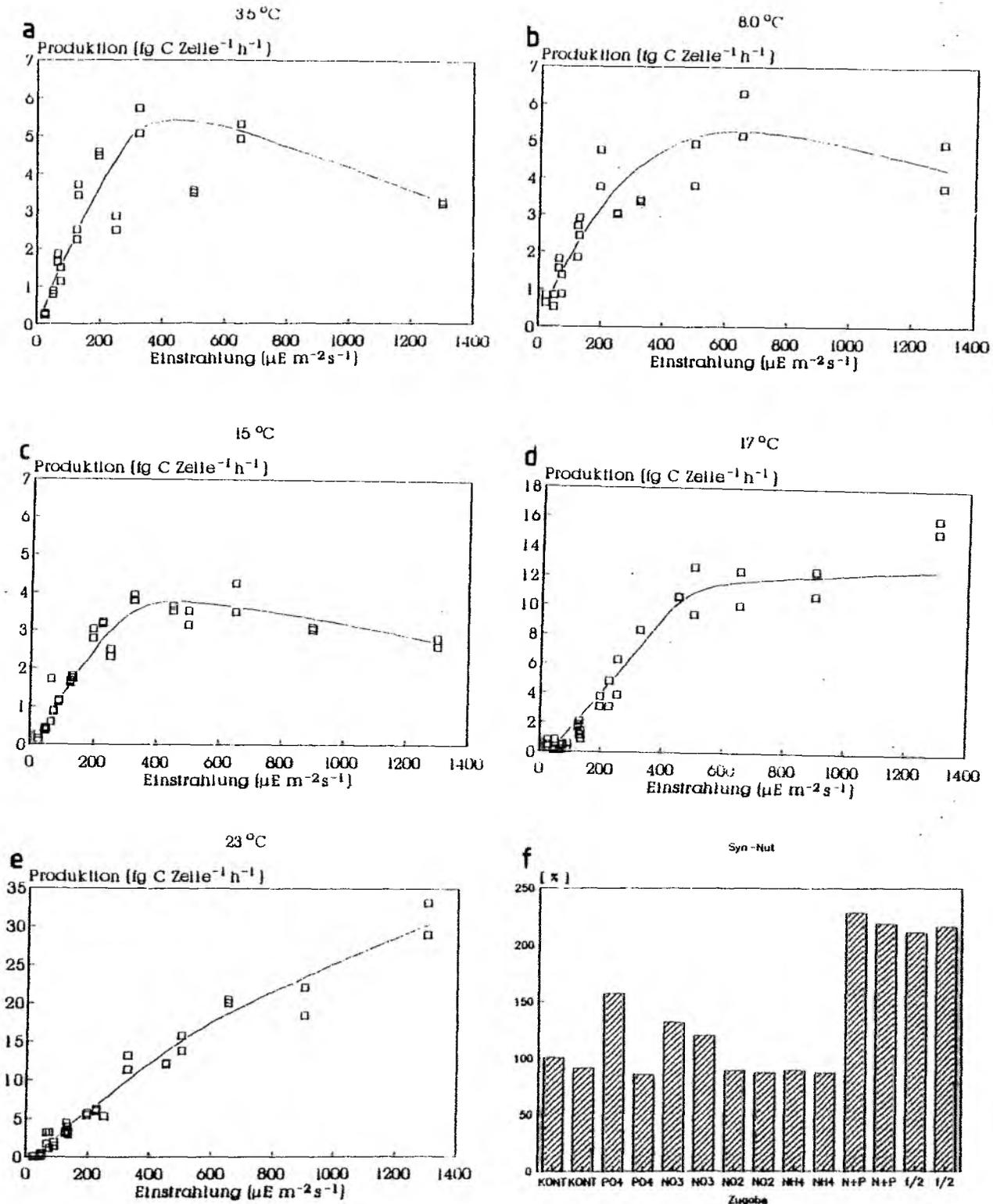


Abb. 35: Ergebnisse der Laborexperimente einer Phycocyanin-dominierten Picocyanobakterien-Kultur aus der Kieler Bucht. a-e. Produktions-Licht-Kurven bei unterschiedlichen Temperaturen. f. Nährsalzexperimente (Primärproduktion der Kultur nach Zugabe verschiedener Nährsalze im Vergleich zu der unbehandelten, Nährsalz-limitierten Kultur (=100%); KONT = Kontrolle, PO₄ = Phosphat, NO₃ = Nitrat, NO₂ = Nitrit, NH₄ = Ammonium, N+P = Nitrat und Phosphat, f/2 = f/2-Medium n. Guillard).

deutet, und enthielt neben Chlorophyll a lediglich Zeaxanthin und ein weiteres, nicht identifiziertes Carotinoid (A. Stuhr, pers. Mitt.).

Um die im Freiland gefundene vertikale und saisonale Verbreitung der Picocyanobakterien zu verstehen, wurden Produktions-Licht-Kurven bei unterschiedlichen Temperaturen aufgenommen und zum besseren Vergleich auf Produktion/Zelle normiert (Abb. 35a-e). Die Kulturen befanden sich zur Zeit der Experimente in der exponentiellen Wachstumsphase. Die Produktions-Licht-Kurven zeigten bei 3.5 bis 15 °C eine Lichtinhibition der Primärproduktion bei mehr als 600 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Bei 17 °C und 600 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ zeigte sich eine Produktionssättigung, die aber auch bei bis zu 1300 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ keine Inhibition bedingte. Bei 23 °C stieg die Produktion nahezu linear mit der Einstrahlung und zeigte auch bei 1300 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ noch keine Sättigung. Auch die maximale Produktion stieg mit der Temperatur; sie betrug bei Temperaturen bis 15 °C 4-6 fg C Zelle⁻¹ h⁻¹ und 16 fg C Zelle⁻¹ h⁻¹ bei 17 °C. Bei 23 °C und 1300 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ wurden bereits über 30 fg C Zelle⁻¹ h⁻¹ produziert.

An den gleichen Kulturen sollte im Nährsalzlimitierten Stadium (alte Kulturen) ein Hinweis auf die Fähigkeit zur Stickstoff-Fixierung erhalten werden. Zu den Nährsalzlimitierten Kulturen wurden einzelne Nährsalze gegeben und anschließend wurde die Primärproduktion gemessen (Abb. 35f). Weder die alleinige Zugabe der Stickstoffquellen Nitrit und Ammonium noch von Phosphat vermochte die Produktion gegenüber der Kontrolle (unbehandelte Kultur) zu steigern; bei Zugabe von Nitrat ergab sich eine leichte Steigerung auf 130% der Kontrolle. Nur die Zugabe von Nitrat und Phosphat sowie die Zugabe von f/2-Nährlösung nach Guillard (McLachlan 1973) verursachte eine Steigerung auf 220% der Kontrolle. Unter den gegebenen Versuchsbedingungen ließ sich mit der angewandten Methode kein Hinweis auf eine Stickstoff-Fixierung oder Stickstoff-unabhängige Produktion erkennen.

3.2 Untersuchungen in der Arabischen See

3.2.1 Das Driftgebiet MET 5/3a vor der Küste von Oman

3.2.1.1 Hydrographie und Chemie

Der durch eine frei driftende Sinkstoff-Falle markierte Wasserkörper wurde während drei Driftphasen untersucht. Die erste Driftphase dauerte 2 Tage (Stn 301-303), die zweite Driftphase umfaßte die Tage 6 bis 10 (Stn 333-359) und die dritte Phase die Tage 13 und 14 (Stn 387-392). Nach einer Westdrift während der ersten Driftphase beschrieb der Drifter anschließend im wesentlichen eine antizyklonale Bewegung (Abb. 3b).

Abb. 36a-c stellt die Profile von Dichte (σ_t), Salzgehalt und Temperatur der morgendlichen Stationen des Untersuchungsgebietes vor der Küste des Sultanats Oman dar. Die Profile der Dichte weisen eine nur flache durchmischte Schicht von ca. 20 m aus, die sich zum Ende der Untersuchung weiter verflacht. Unterhalb des Dichtesprungs schließt sich eine konstante Dichtezunahme an.

Die Oberflächentemperatur betrug im Untersuchungsgebiet 25.0-25.5 °C und nahm mit der Zeit leicht zu (Abb. 36b). Bis zum 10. Tag (Stn 358) war in ca. 20 m ein deutlicher Temperatursprung zu erkennen, der am letzten Tag (Stn 391) in etwa 10 m lag. Unterhalb der Thermokline nahm die Temperatur kontinuierlich ab. Die Profile der Temperatur zeigen eine auffallende Korrespondenz zu jenen der Dichte.

Der Salzgehalt der durchmischten Schicht lag bei 36.5-36.7 ‰ (Abb. 36c). Von der ersten Phase des Driftexperimentes (Stn 301-303) liegen keine Salzgehaltsprofile im Maßstab der Abb. 36c vor; im vertikalen Verlauf entsprach der Salzgehalt aber dem Verlauf der Stn 333 und 341 (J. Ribbe, unveröff. Daten). Auf den Stationen der zweiten Driftphase (Stn 351, 358) fand sich in 50-80 m eine Zone erhöhten Salzgehaltes, die das 'Arabian Sea High Salinity Water' darstellen könnte. Die letzte Driftphase zeichnete sich dagegen durch einen annähernd konstanten Salzgehalt bis in 65 (Stn 387) bzw. 85 m (Stn 391) und eine deutliche Halokline darunter aus; letztere entsprach der Unterkante des 'Arabian Sea High Salinity Water' in der zweiten Driftphase.

Die Nährsalze Silikat, Phosphat und Nitrat (Abb. 37a-c) zeigten über den Untersuchungszeitraum eine kontinuierliche Zunahme mit der Tiefe, wobei

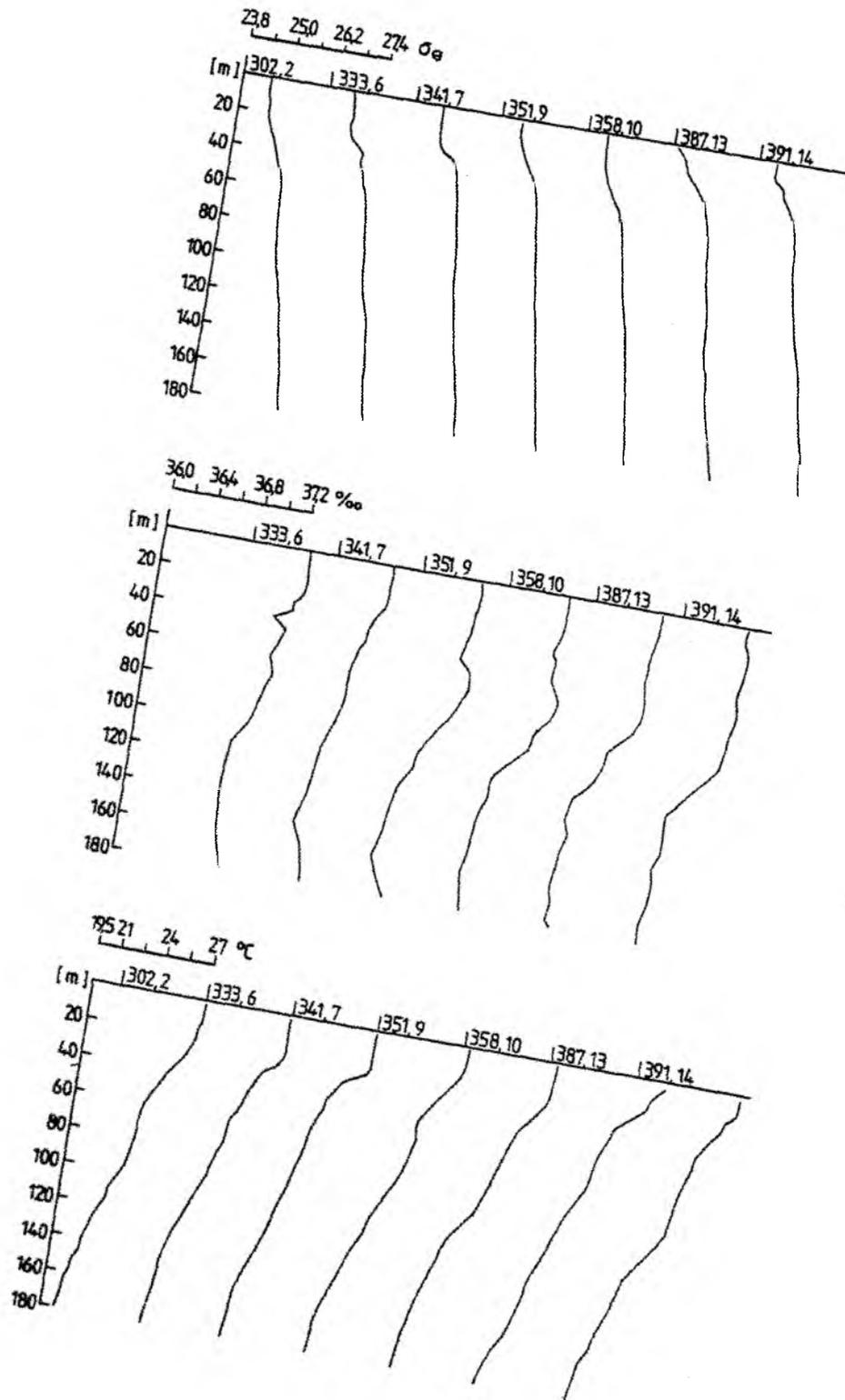


Abb. 36: Vertikalprofile von Dichte (σ_θ), Salzgehalt (‰) und Temperatur (°C) der morgendlichen Stationen (05.00 Uhr UTC) des Fahrtabschnittes MET5/3a.

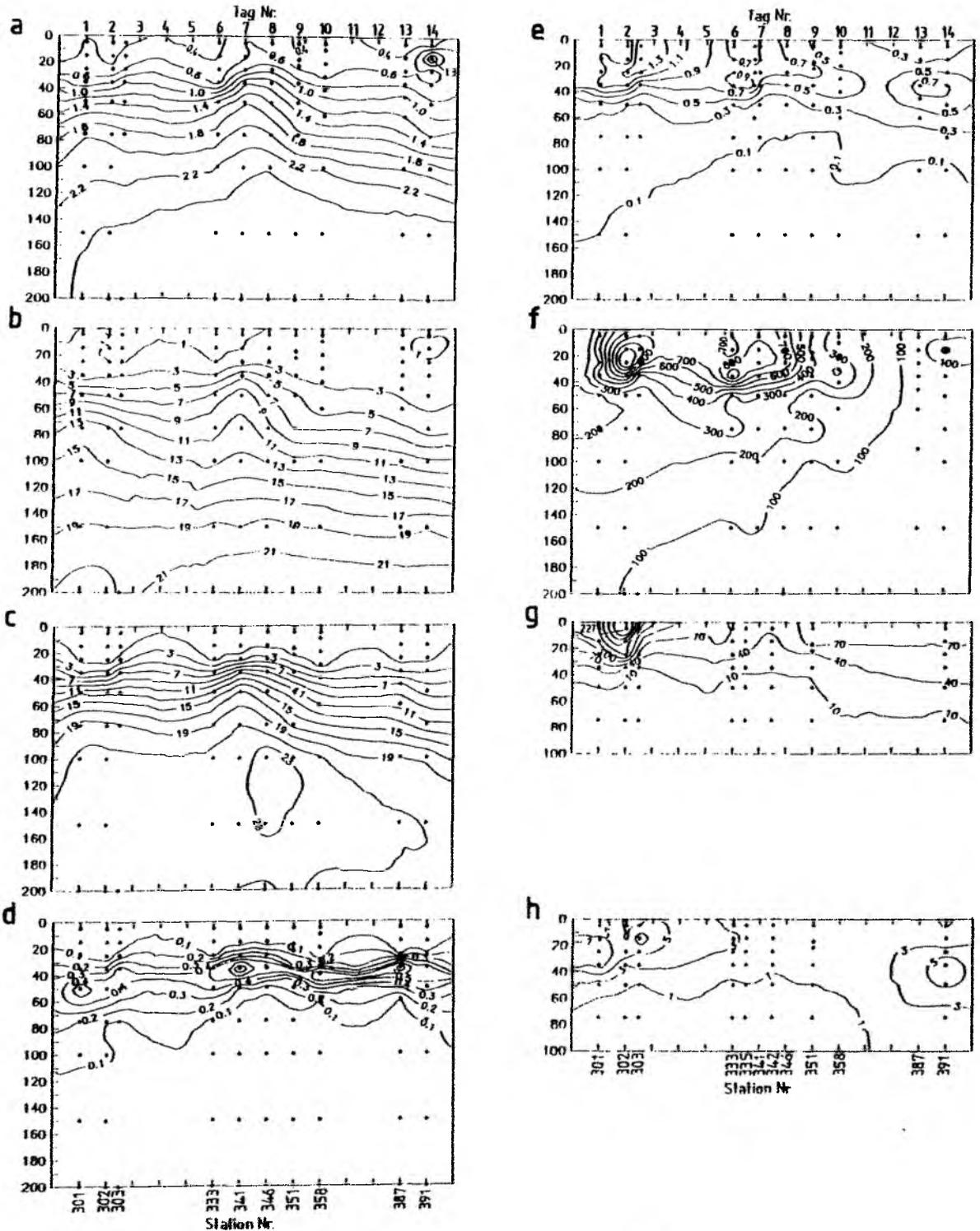


Abb. 37: Nährsalzkonzentrationen ($\mu\text{mol l}^{-1}$) und Biomasse-Parameter auf dem Fahrtabschnitt MET5/3a. a. Phosphat; b. Silikat; c. Nitrat; d. Nitrit; e. Gesamt-Chlorophyll ($\mu\text{g l}^{-1}$); f. Partikuläres Silikat ($\mu\text{g l}^{-1}$); g. Abundanz der Picocyanobakterien ($10^6 \text{ Zellen l}^{-1}$); h. Abundanz der Eucaryonten $<3 \mu\text{m}$ ($10^6 \text{ Zellen l}^{-1}$).

Nitrat in 30-60 m eine deutlichere Nutrikline aufwies als die anderen Nährsalze. In den oberen 30 m wurden weniger als $3 \mu\text{mol l}^{-2}$ Silikat und Nitrat und weniger als $0.6 \mu\text{mol l}^{-2}$ Phosphat gemessen. An der Unterkante der euphotischen Zone (75 m) lagen die Konzentrationen deutlich über $12 \mu\text{mol l}^{-2}$ für Silikat und Nitrat und über $1.6 \mu\text{mol l}^{-2}$ für Phosphat. Zum Ende der Untersuchung (ab Stn 358) lagen die Isoplethen um 10-20 m tiefer als zu Beginn der Untersuchung. Nitrit (Abb. 37d) zeigte konstant über den Untersuchungszeitraum ein primäres Maximum von bis zu $0.86 \mu\text{mol l}^{-2}$ in einem Tiefenhorizont von 35-50 m.

3.2.1.2 Abundanz und Biomasse des Phytoplanktons

Die Vertikalprofile der Fluoreszenz als relatives Maß für die Verteilung des Chlorophylls (Abb. 39) zeigten in der ersten Hälfte der Untersuchung (bis Stn 341) ein Maximum knapp unterhalb der Oberfläche. Die Profile waren dabei sehr unruhig, was auf ein Vorkommen größerer Phytoplankter deutet. Unterhalb von 40-50 m nahm die Fluoreszenz stark ab und zeigte einen ruhigen Kurvenverlauf. Zwischen Tag 7 (Stn 341) und Tag 9 (Stn 351) erfolgte ein deutlicher Wechsel in der Qualität der Fluoreszenzprofile, es erfolgte eine Ausbildung eines typischen subtropischen Tiefen-Chlorophyll-Maximums. Dieses verlagerte sich im Verlauf der nächsten 5 Tage von 10-30 m auf 15-40 m. Die Profile waren während dieser Phase deutlich ruhiger als zu Beginn der Untersuchung, während die Amplitude des Maximums zu Beginn und Ende der Untersuchung vergleichbar war.

Die aus Wasserproben gewonnenen Chlorophyll-Konzentrationen (Abb. 37e) folgten im allgemeinen dem Verlauf der Fluoreszenzprofile. Nachdem sich zu Beginn der Untersuchung auf Stn 301 und 302 ein leichtes Maximum in 20-30 m fand, zeigte sich am Ende der ersten Driftphase (Stn 303) und zu Beginn der zweiten Driftphase (Stn 333-341) ein Oberflächenmaximum des Chlorophylls. Dieses verlagerte sich im weiteren Verlauf in die Tiefe und am Ende der zweiten Driftphase und während der dritten Driftphase (Stn 391) fand sich ein deutliches Tiefen-Maximum in 30-50 m Tiefe. Die Chlorophyll-Konzentrationen waren zu Beginn der Untersuchung mit mehr als $1.3 \mu\text{g l}^{-2}$ im Maximum deutlich höher als zum Ende der Untersuchung, als im Maximum nur bis zu $0.7 \mu\text{g l}^{-2}$ gefunden wurden. Unterhalb 60 m betragen die Konzentrationen über den gesamten Untersuchungszeitraum weniger als $0.3 \mu\text{g l}^{-2}$.

Eine mit dem Verlauf der Untersuchung deutlich abnehmende Tendenz zeigten auch die über 75 m integrierten Chlorophyll-Werte (Abb. 40). Während der

ersten Driftphase lagen etwa $60 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$ vor. Zu Beginn der zweiten Driftphase (Stn 333) konnten noch $42 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$ gemessen werden, die auf ca. $30 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$ zum Ende dieser Driftphase (Stn 358) absanken. Auf Stn 391 (dritte Driftphase) wurden $35 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$ gemessen.

Eine Größenfraktionierung des Chlorophylls liegt nur von Stn 301 und 302 vor (Tage 1 und 2, erste Driftphase; Abb. 38). Während dieser Zeit zeigten alle Größenfraktionen ein Konzentrationsmaximum in 15-35 m Tiefe. Das Mikroplankton erreichte maximal 0.5 (Stn 301) bzw. $0.9 \mu\text{g l}^{-1}$ (Stn 302), das Nanoplankton 0.08 bzw. $0.28 \mu\text{g l}^{-1}$ und das Picoplankton 0.6 bzw. $0.9 \mu\text{g l}^{-1}$. Mikro- und Picoplankton dominierten zu dieser Zeit in etwa gleichen Anteilen von 40-60% die Biomasse des Phytoplanktons, während das Nanoplankton nur 0-20% zur Phytoplanktonbiomasse beitrug. Der Anteil des Picoplanktons zeigte im Bereich des Chlorophyll-Maximums ein Minimum, wohingegen Mikro- und Nanoplankton in diesem Horizont ihre höchsten Anteile am Gesamtchlorophyll erreichten.

Abb. 37f stellt die Entwicklung der Konzentration des partikulären Silikats während des Abschnittes MET 5/3a dar. Wenngleich die absoluten Konzentrationen wegen methodischer Fehler nicht verlässlich sind (Pollehne, pers. Mitt.), vermag die Abbildung aber doch einen qualitativen Eindruck über die relative Verteilung des partikulären Silikats geben. Es zeigten sich deutlich höhere Konzentrationen in einem Tiefenhorizont von 10-30 m im Zeitraum von Tag 2 (Stn 302, 303) bis zur Mitte der zweiten Driftphase. Von Tag 9 (Stn 351) an erfolgte ein deutlicher Rückgang der Konzentration des partikulären Silikats über die gesamte Wassersäule, was zeitlich mit der deutlichen Strukturänderung der Fluoreszenzprofile einherging. Zum Ende der Untersuchung fand sich nur noch ca. $1/8$ der Konzentration des Beginns der Untersuchung.

Während die Picocyanobakterien (Abb. 37g) im Verlauf des gesamten Untersuchungszeitraumes ein Oberflächenmaximum aufwiesen, neigten die Picoflagellaten (Abb. 37h) eher zur Ausbildung eines Tiefen-Maximums in anfangs etwa 20 m, während der letzten Driftphase in 35-50 m. Die coccalen Blaualgen zeigten während der ersten Driftphase die deutlich höchsten Abundanzen ($\leq 3.2 \cdot 10^8 \text{ l}^{-1}$), während in der zweiten Driftphase die niedrigsten Abundanzen ($\leq 6.9 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$ an der Oberfläche) ermittelt wurden. Auf der letzten Driftphase wurden bis zu $8.4 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$ gefunden. Während der ersten und zweiten Driftphase fanden sich unterhalb von 40-45 m nur noch weniger als 10^7 Blaualgen l^{-1} ; auf Stn 391 (Tag 14, 3. Driftphase) verlagerte sich diese Isoplethe auf 70 m. Auch die Picoflagellaten zeigten während der

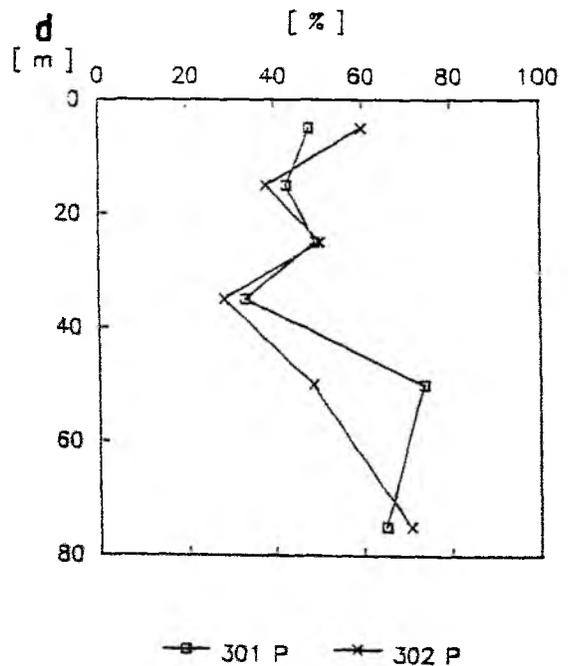
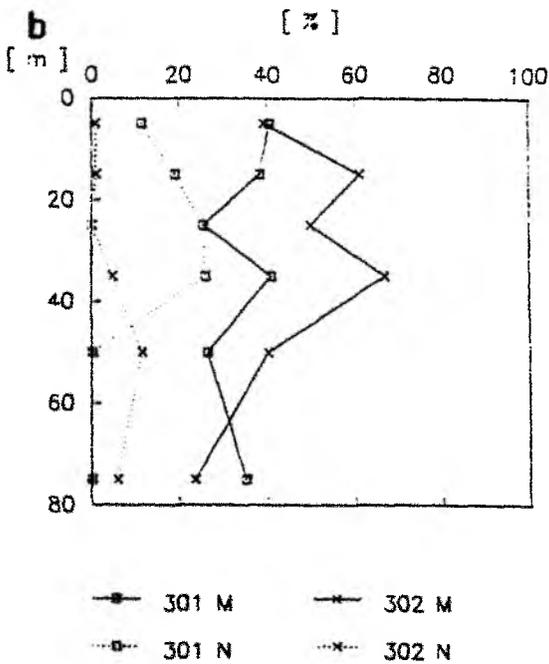
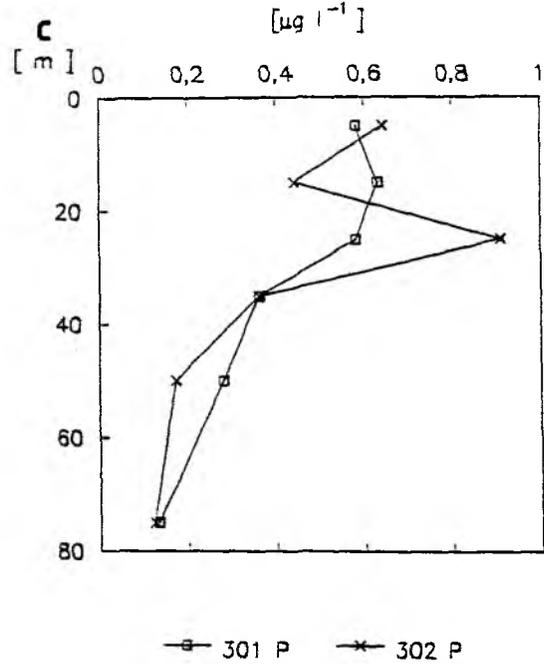
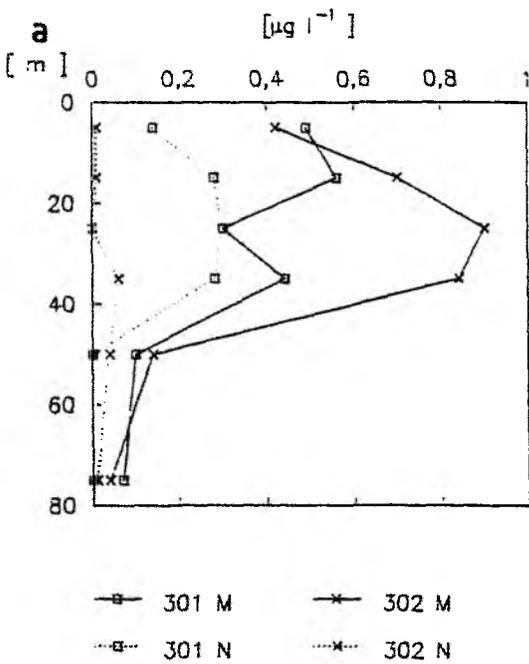


Abb. 38: Größenfraktionierung des Chlorophylls auf dem Fahrtabschnitt MET5/3a (Stn 301, 302). a. Konzentration des Mikro- und Nanoplanktons ($\mu\text{g l}^{-1}$); b. Anteil des Mikro- und Nanoplanktons (%) am Gesamt-Chlorophyll; c. Konzentration des Picoplanktons ($\mu\text{g l}^{-1}$); d. Anteil des Picoplanktons (%) am Gesamt-Chlorophyll.

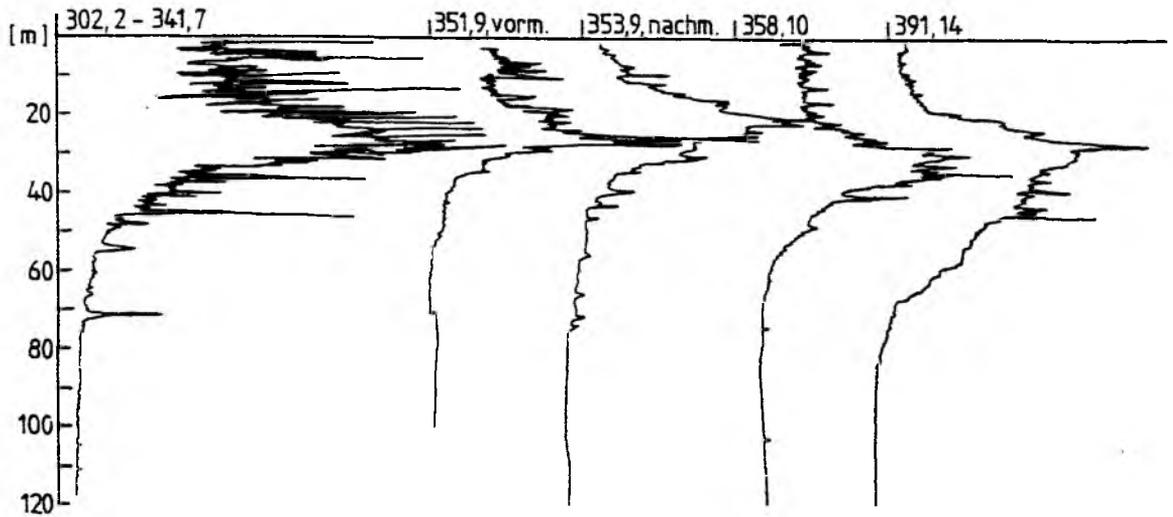


Abb. 39: Fluoreszenzprofile der morgendlichen Stationen des Fahrtabschnittes MET5/3a, relative Einheiten. Die Stationen 302-341 zeigten die gleichen Profile, daher ist nur Stn 303 als Beispiel dargestellt. Beschriftung: Stn Nr., Tag Nr.

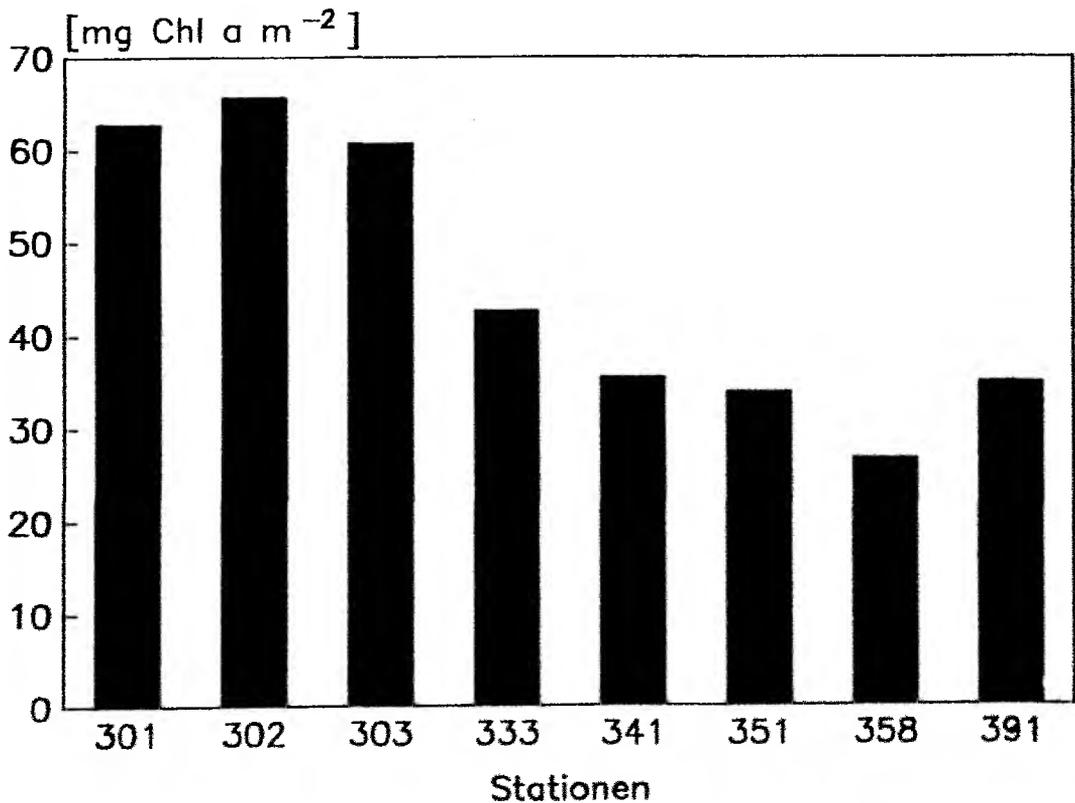


Abb. 40: Über 0-75 m integriertes Chlorophyll (mg m⁻²) auf dem Fahrtabschnitt MET5/3a.

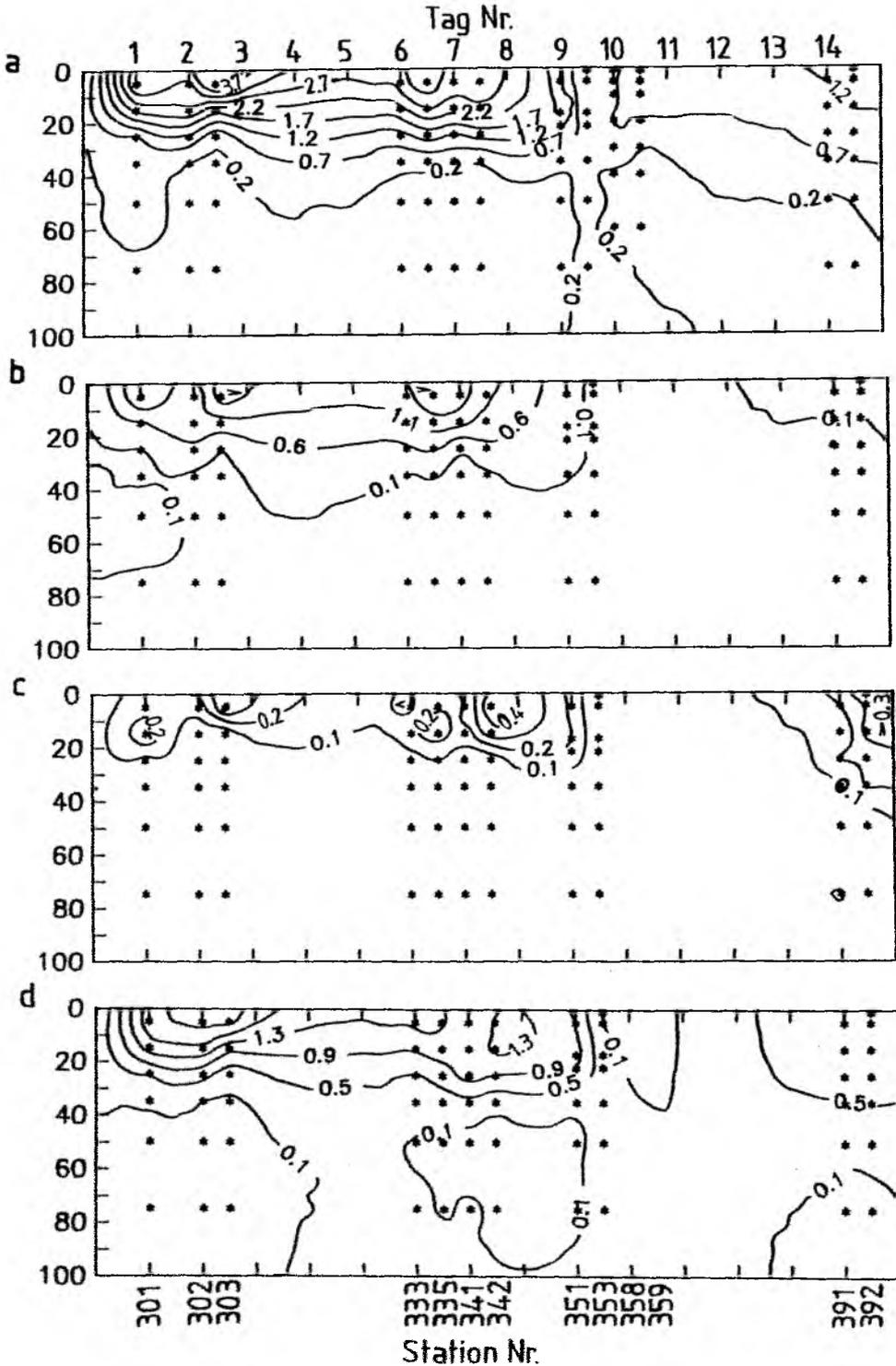


Abb. 41: Primärproduktion des gesamten Phytoplanktons und der unterschiedlichen Fraktionen ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$) auf dem Fahrabschnitt MET5/3a. a. Gesamt; b. Mikroplankton; c. Nanoplankton; d. Picoplankton.

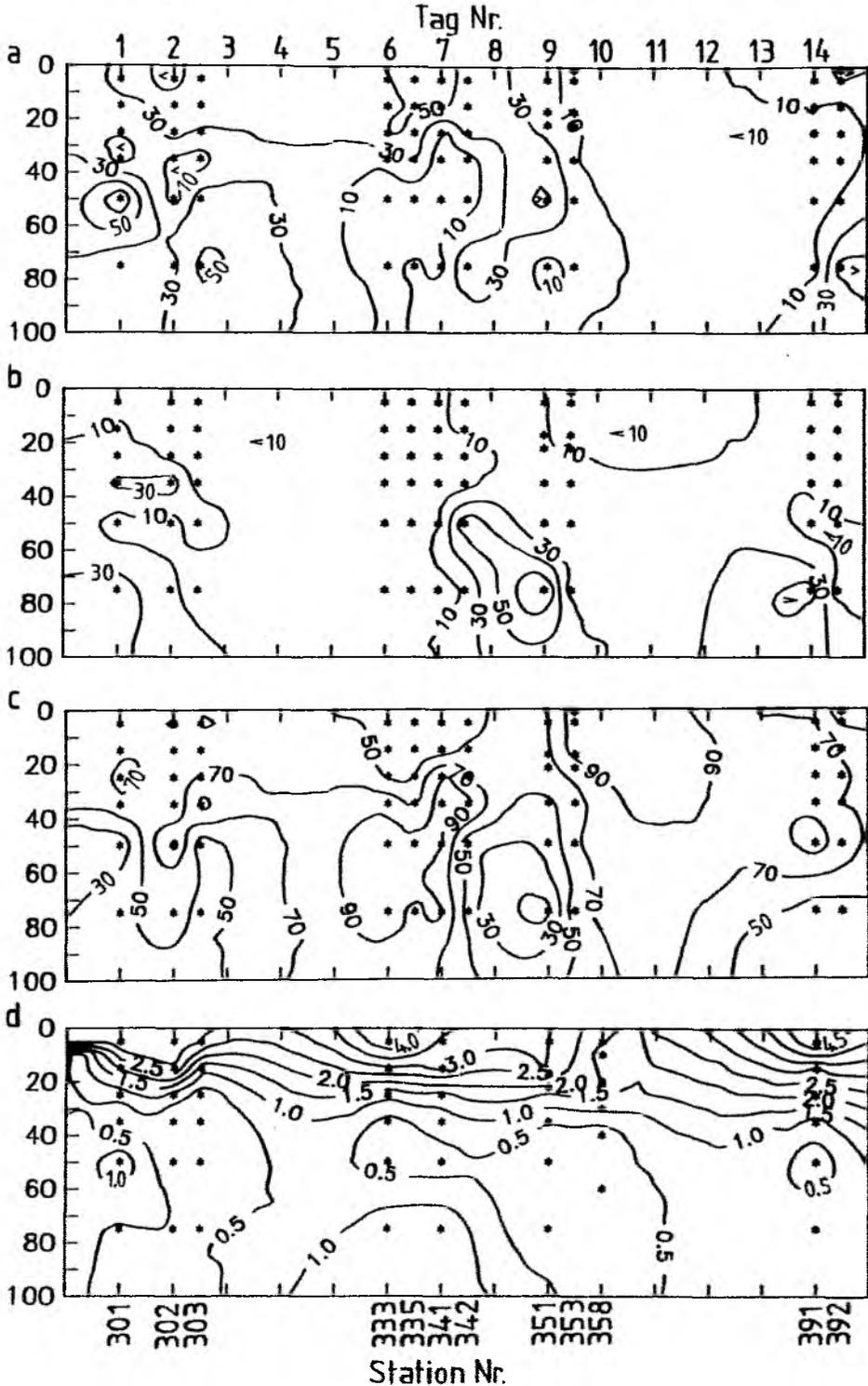


Abb. 42: a-c. Anteil des Mikro- (a), Nano- (b) und Picoplanktons (c) an der gesamten Primärproduktion (%). d. In-situ Assimilationsraten ($\text{mg C (mg Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$) des gesamten Phytoplanktons auf dem Fahrtabschnitt MET5/3a.

ersten Driftphase deutlich höhere Abundanzen ($\leq 9 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$) als während der zweiten Driftphase ($\leq 4.5 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$). Auf Stn 391 wurden maximal $7.2 \cdot 10^6$ Flagellaten l^{-1} gezählt. Die Picoplanktonbiomasse wurde durch die Picyanobakterien dominiert, die um den Faktor 10-20, teilweise 50, häufiger waren als die eucaryontischen Picoplankter.

3.2.1.3 Produktivität des Phytoplanktons

Die Primärproduktion (Abb. 41) zeigte in diesem Untersuchungsgebiet stets ein Oberflächenmaximum, das während der ersten und zweiten Driftphase sehr deutlich (oberhalb 30 m) ausgeprägt war. An der Oberfläche wurden in der Regel mehr als $3 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ($\leq 4.6 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, Stn 303) gemessen. Unterhalb von 30 m nahm die Produktion rasch ab und betrug lag unterhalb von 40 m weniger als $0.2 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Wie in den Fluoreszenzprofilen zeichnete sich auch in der Primärproduktion eine Änderung ab Tag 9 (Stn 351) ab. Die Produktion war danach insgesamt geringer und das Oberflächenmaximum ($\leq 1.6 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) war deutlich schwächer ausgeprägt.

Diese Entwicklung wird auch aus der über 75 m integrierten Primärproduktion (Abb. 43) deutlich. Bis Stn 342 lag die Produktion relativ konstant bei $0.9 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Stn 353 zeigte mit nur $0.3 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ die niedrigste Produktion, während der letzten Driftphase (Stn 391, 392) wurden $0.5\text{-}0.6 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ produziert.

Alle drei unterschiedenen Größenfraktionen des Phytoplanktons hatten ihr Produktionsmaximum an der Oberfläche und zeigten in ihren Isodiagrammen eine große Parallelität zur Gesamtproduktion (Abb. 41b-d). Das Mikroplankton erreichte während der ersten und zweiten Driftphase bis zu $2.1 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Stn 335), das Nanoplankton nur bis zu $0.5 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Stn 342). Unterhalb von 30-40 m produzierten beide Fraktionen weniger als $0.1 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Zum Ende der zweiten Driftphase und während der dritten Driftphase zeigten beide Fraktionen eine deutlich niedrigere Produktion als zuvor. Das Picoplankton produzierte während der ersten und zweiten Driftphase oberhalb von 30 m mehr als $0.5 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ und erreichte maximal $2.3 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Stn 303). Auch in dieser Größenklasse fiel Stn 353 durch eine niedrige Produktion ($< 0.5 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) auf; während der dritten Driftphase wurden aber oberhalb von 35 m wieder mehr als $0.5 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ($\leq 1.1 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) gemessen. Das Nanoplankton stellte mit meist weniger als 20% einen nur unbedeutenden Teil der Gesamtproduktion (Abb. 42a-c). Nur zum Ende der zweiten Driftphase zeigten sich in 50-80 m höhere Anteile bis 87.5%. Das

Mikroplankton zeigte höhere Anteile (>30-50%) in der Oberflächenschicht und am unteren Rand der euphotischen Zone. Um 35 m dagegen zeigte sich in der Regel eine Zone niedrigerer Anteile (bis Null) dieser Fraktion. Das Picoplankton wies im Gegenzug während der ersten und zweiten Driftphase leicht niedrigere Anteile in der Oberflächenschicht auf. Sein Anteil lag aber während der ersten Driftphase allgemein über 45%, während der zweiten Driftphase unterhalb 30 m über 70% ($\leq 100\%$). Auch hier zeichnete sich ab Stn 353 eine Veränderung ab, indem das Picoplankton von dieser Station an über die gesamte Wassersäule mehr als 63% ($\leq 100\%$) der Gesamtproduktion stellte und damit die Produktion des Phytoplanktons dominierte.

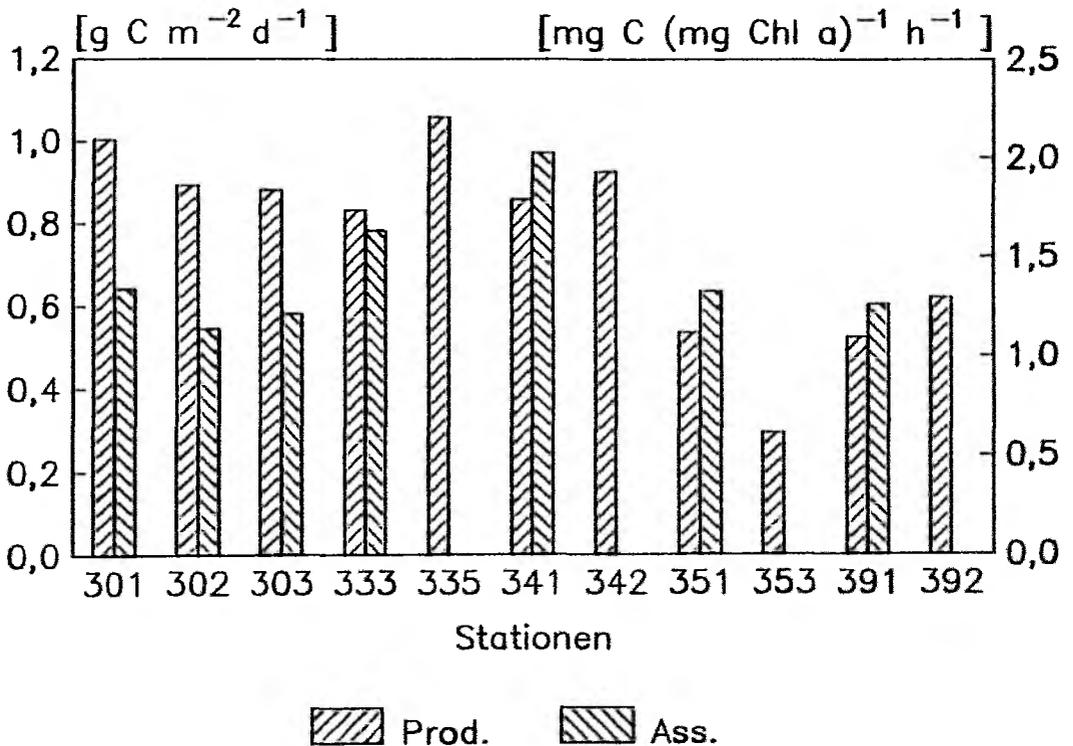


Abb. 43: Über 0-75 m integrierte Primärproduktion ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-2}$) und Assimilationsrate ($\text{mg C (mg Chl a)}^{-2} \text{h}^{-2}$) auf dem Fahrtabschnitt MET5/3a.

Die Assimilationsraten des Phytoplanktons (Abb. 42d) wiesen im Gegensatz zu den Veränderungen in der Fluoreszenz und der Primärproduktion keine signifikante Veränderung auf und nahmen mit der Tiefe ab. An der Oberfläche betragen sie mehr als $3 \text{ mg C (mg Chl a)}^{-2} \text{h}^{-2}$ ($\leq 5.12 \text{ mg C (mg Chl a)}^{-2} \text{h}^{-2}$), unterhalb von 30 m weniger als $1 \text{ mg C (mg Chl a)}^{-2} \text{h}^{-2}$.

3.2.2 Das Driftgebiet MET5/3b in der zentralen Arabischen See

3.2.2.1 Hydrographie und Chemie

Auch in der zentralen Arabischen See wurde der durch eine treibende Sinkstoff-Falle markierte Wasserkörper in drei Driftphasen untersucht. Die erste Driftphase umfaßte 2 Tage (Stn 432-434), die zweite Driftphase die Tage 6 bis 9 (Stn 463-466) und die dritte Phase die Tage 13 bis 14 (Stn 493-495). Der Drifter zeigte über den gesamten Untersuchungszeitraum eine südöstliche Drift (Abb. 3c).

Die Dichteprofile (Abb. 44a) weisen, wie für das Untersuchungsgebiet vor der Küste von Oman, eine turbulente Durchmischungstiefe von nur 20-30 m aus, die während der zweiten Driftphase am tiefsten reichte. Unterhalb des Dichtesprunges, der in der gleichen Größenordnung wie auf dem ersten Abschnitt lag, schloß sich eine kontinuierliche Dichtezunahme an.

Der Oberflächensalzgehalt (Abb. 44b) lag bei 36.5-36.8 ‰. Während der ersten Driftphase stellten sich die Salzgehaltsprofile recht variabel dar und in 130 m deutete sich eine leichte Halokline an. Während der zweiten Driftphase dagegen zeigte sich eine leichte Halokline in 30-40 m Tiefe sowie, noch weniger deutlich ausgebildet, um 90 m. Während der dritten Driftphase verdeutlichte sich die Halokline in 80-90 m, während an der Oberfläche eine höhere Variabilität des Salzgehaltes zu erkennen war.

Die Oberflächentemperatur (Abb. 44c) lag mit 28.0-29.5 °C deutlich über der des Küstengebietes. Die Thermokline fand sich während der ersten Driftphase in 20 m, während der zweiten Driftphase in 30 m und wiederum in 20 m während der dritten Phase, was dem Verlauf der Dichteprofile entspricht. Während der ersten Driftphase fand sich eine weitere, weniger deutliche Thermokline in etwa 130 m, die während der zweiten Untersuchungsphase nicht auftrat und während der dritten Phase in 95 m wiedergefunden wurde.

Silikat (Abb. 45b) lag in den oberen 50 m in Konzentrationen von weniger als 3 $\mu\text{mol l}^{-1}$ vor, am ersten Tag und während der zweiten Driftphase weniger als 1 $\mu\text{mol l}^{-1}$. Auch Phosphat und Nitrat (Abb. 45a,c) waren in der Oberflächenschicht verarmt, Nitrat lag meist unter der Nachweisgrenze. Eine Ausnahme bildete Stn 464, an der sich in 5 und 10 m höhere Konzentrationen von Silikat, Phosphat und Nitrat fanden. In etwa 50 m fand sich eine Nutricline, die im Falle des Silikats weniger deutlich ausgeprägt war. Stn

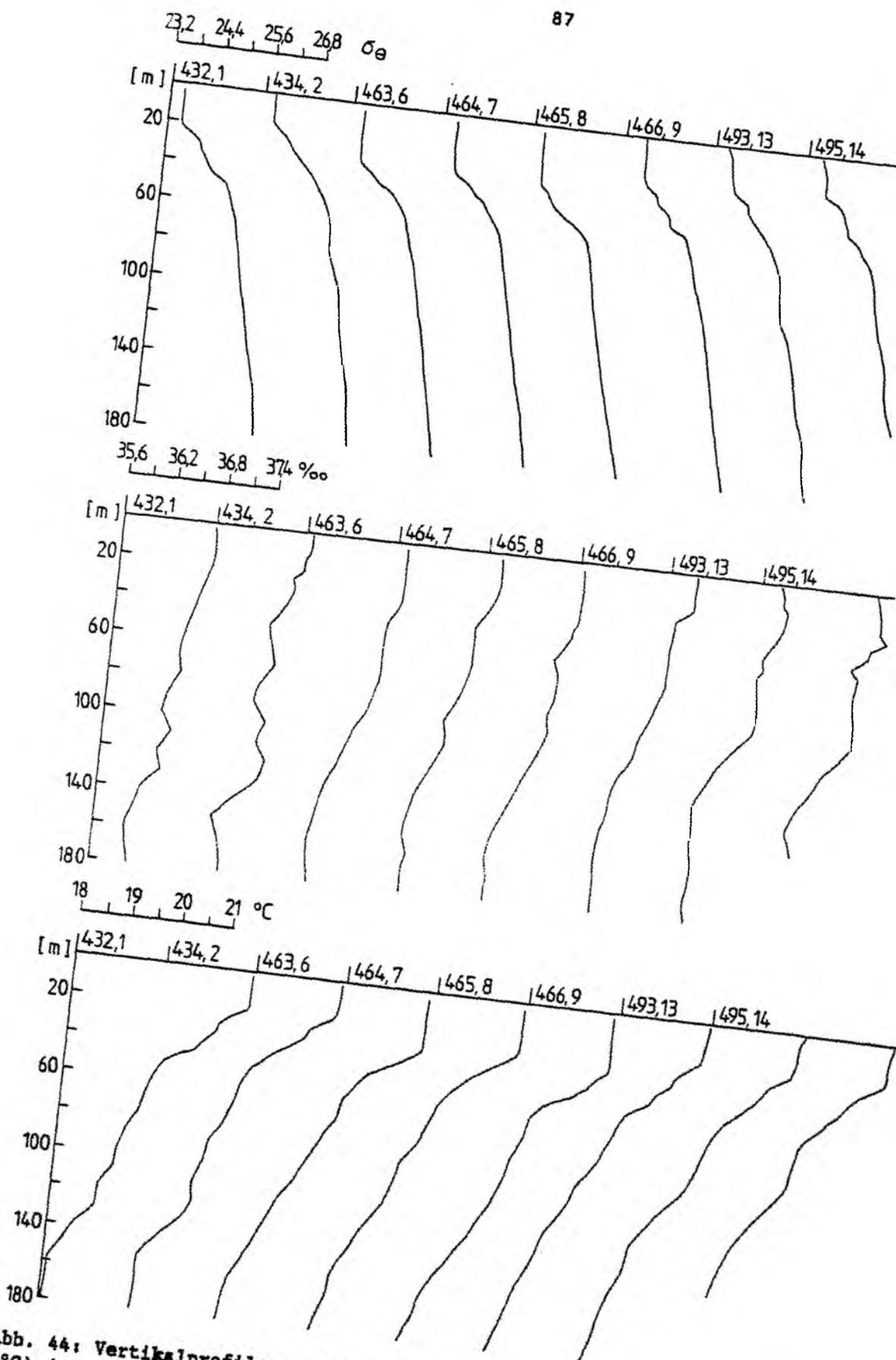


Abb. 44: Vertikalprofile von Dichte (σ_θ), Salzgehalt (‰) und Temperatur (°C) der morgendlichen Stationen (05.00 Uhr UTC) des Fahrtabschnittes MET5/3b.

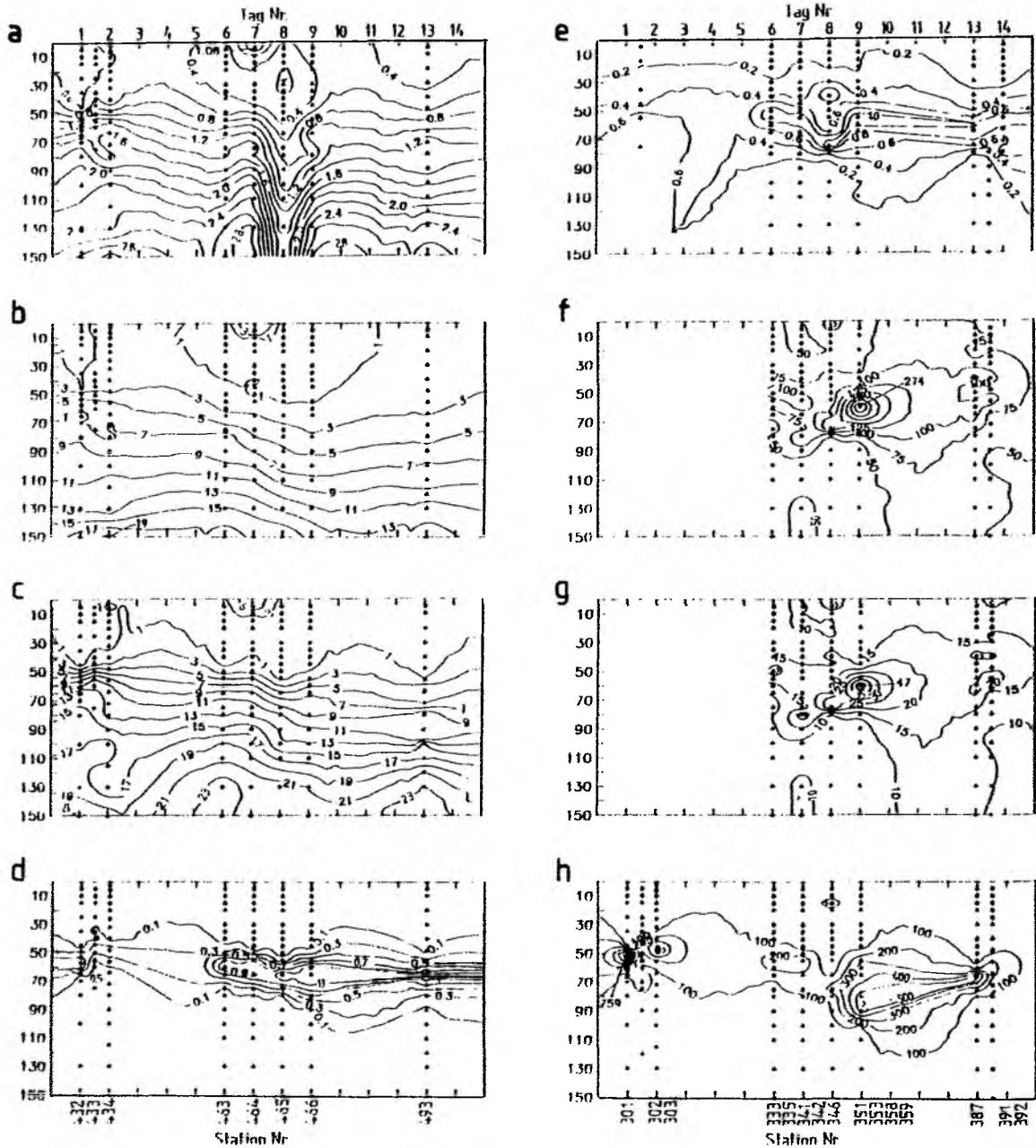


Abb. 45: Nährsalzkonzentrationen ($\mu\text{mol l}^{-2}$) und Biomasse-Parameter auf dem Fahrtabschnitt MET5/3b. a. Phosphat; b. Silikat; c. Nitrat; d. Nitrit; e. Gesamt-Chlorophyll ($\mu\text{g l}^{-2}$); f. Partikulärer organischer Kohlenstoff ($\mu\text{g l}^{-2}$); g. Partikulärer organischer Stickstoff ($\mu\text{g l}^{-2}$); h. Partikuläres Silikat ($\mu\text{g l}^{-2}$), absolute Werte sind überschätzt (F. Pollehne, pers. Mitt., Abb. gibt nur relative Verteilung wieder.

465 fiel in den Phosphatkonzentrationen durch eine Tiefenverschiebung der Isoplethen um bis zu 60 m ($1.2 \mu\text{mol l}^{-2}$ Isoplethe) auf, die sich aber bei keinem der anderen Nährsalze widerspiegelte. An der Untergrenze der euphotischen Zone (80 m) lagen die Konzentrationen des Silikats bei 5-7 $\mu\text{mol l}^{-2}$, des Phosphats bei $1.6 \mu\text{mol l}^{-2}$ und die des Nitrats bei 11-13 $\mu\text{mol l}^{-2}$. Über den gesamten Untersuchungszeitraum bildete das Nitrit ein primäres Maximum von bis zu $1.4 \mu\text{mol l}^{-2}$ in einem Tiefenbereich von 50-80 m (Abb. 45d). Oberhalb und unterhalb dieser Tiefenzone lagen die Nitrit-Konzentrationen unter $0.1 \mu\text{mol l}^{-2}$.

3.2.2.2 Abundanz und Biomasse des Phytoplanktons

Die Fluoreszenzprofile (Abb. 47) zeigten für dieses Untersuchungsgebiet einen sehr ruhigen Verlauf mit einem typischen subtropischen Tiefenmaximum. Dieses war während der ersten Driftphase ausgesprochen schmal, zeigte eine große Amplitude und fand sich in 35-50 m. Während der zweiten und dritten Driftphase war die Amplitude deutlich niedriger und das Tiefenmaximum erstreckte sich über einen Tiefenhorizont von 40-60 m für die Stn 463-465 (Tag 6-8) und 45-70 m für die Stn 466-495 (Tag 9-14).

Chlorophyllmessungen aus diskreten Tiefen (Abb. 45e) liegen für das erste Driftgebiet nur für einige Tiefen der Stn 433 vor. Diese zeigten eine mit der Tiefe ansteigende Tendenz, die aufgrund fehlender Daten nach unten offene $0.6 \mu\text{g l}^{-2}$ -Isoplethe verläuft in etwa 50 m. Obgleich die Schöpferprobe aus 75 m deutlich unterhalb des Fluoreszenzpeaks hätte gelegen sein müssen, wurde mit $0.75 \mu\text{g l}^{-2}$ nur unbedeutend weniger gemessen als in der Probe 55 m ($0.80 \mu\text{g l}^{-2}$), die, im Vergleich zum Fluoreszenzprofil deutlich tiefer gelegen, die höchste Konzentration aufwies. Während der zweiten und dritten Driftphase wurde das Tiefenmaximum der Fluoreszenz auch in den diskreten Chlorophyllproben sichtbar, die eine maximale Konzentration von $1.40 \mu\text{g l}^{-2}$ (Stn 465, 75 m) erreichten. Im Chlorophyllmaximum lagen die Konzentrationen stets über $0.8 \mu\text{g l}^{-2}$. Während sich in den Fluoreszenzprofilen Stn 466 durch eine tiefere Lage des Maximums auszeichnete, war dies in den Chlorophyllmessungen auf Stn 465 der Fall. Generell lag das Chlorophyll-Maximum (50-65 m) tiefer als das Fluoreszenzmaximum.

In der in den oberen 75 m der Wassersäule enthaltenen Phytoplankton-Biomasse (Abb. 48) ließ sich kein Trend über die Untersuchungszeit erkennen. Es lagen durchschnittlich um $30 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$ vor, die Stn 465 und

466 fallen durch leicht höhere Konzentrationen (36 bzw. $38 \text{ mg Chl a m}^{-2}$) auf.

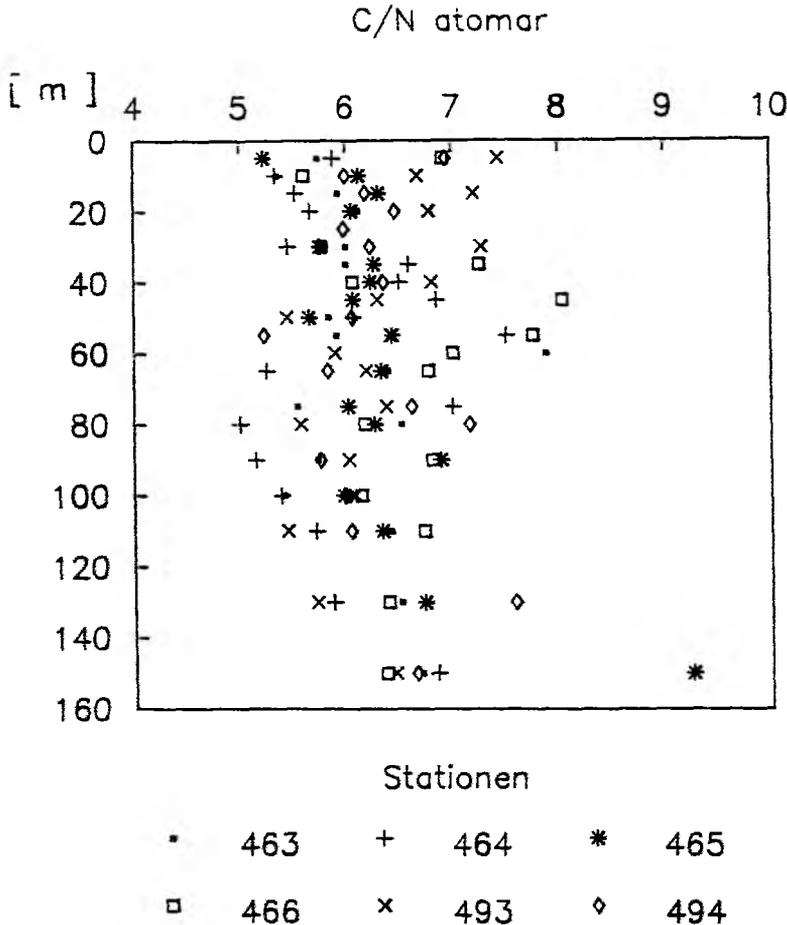


Abb. 46: Vertikale Verteilung des atomaren C/N-Verhältnisses der organischen Substanz auf dem Fahrtabschnitt MET5/3b.

Eine Größenfraktionierung des Chlorophyll liegt von je einer Station jeder Driftphase vor (Stn 432, 465, 493; Abb. 49). Alle drei unterschiedenen Fraktionen zeigten ihr Chlorophyll-Maximum um 50 m. Das Maximum des Mikro- und Nanoplanktons war aber viel extremer als das des Picoplanktons, bei dem ein mit der Tiefe zunehmender Gradient festzustellen war. Das Mikroplankton erreichte maximal $0.37 \mu\text{g l}^{-1}$, das Nanoplankton $0.14 \mu\text{g l}^{-1}$ und das Picoplankton $0.60 \mu\text{g l}^{-1}$. Der Anteil von Mikro- und Nanoplankton am Gesamtchlorophyll lag jeweils bei 0-30% mit tendentiell höheren Werten an der Oberfläche und unterhalb 50 m. Der Anteil des Picoplanktons war in Oberflächennähe und unterhalb 50 m am niedrigsten, sank aber nicht unter 50%.

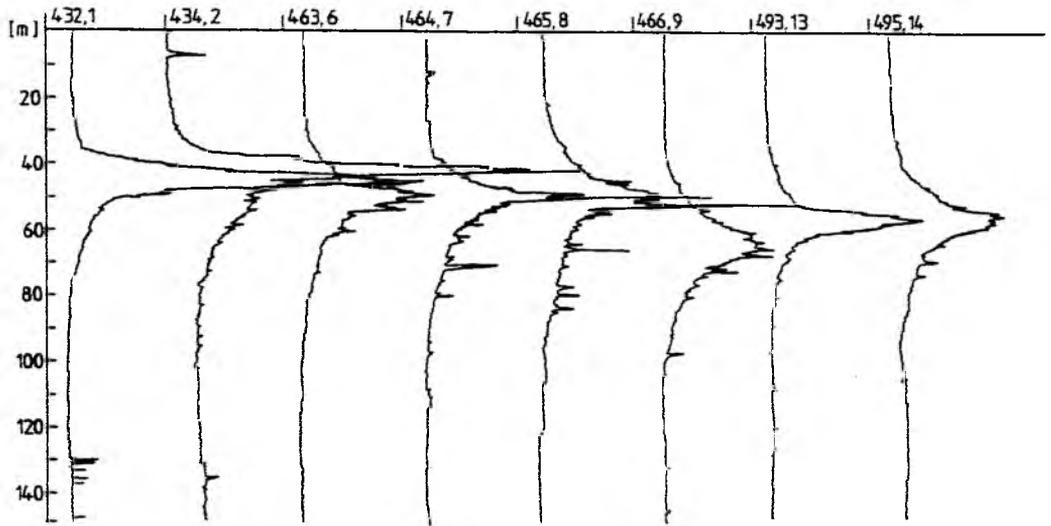


Abb. 47: Fluoreszenzprofile der morgendlichen Stationen des Fahrtabschnittes MET5/3b, relative Einheiten. Beschriftung: Stn Nr., Tag Nr.

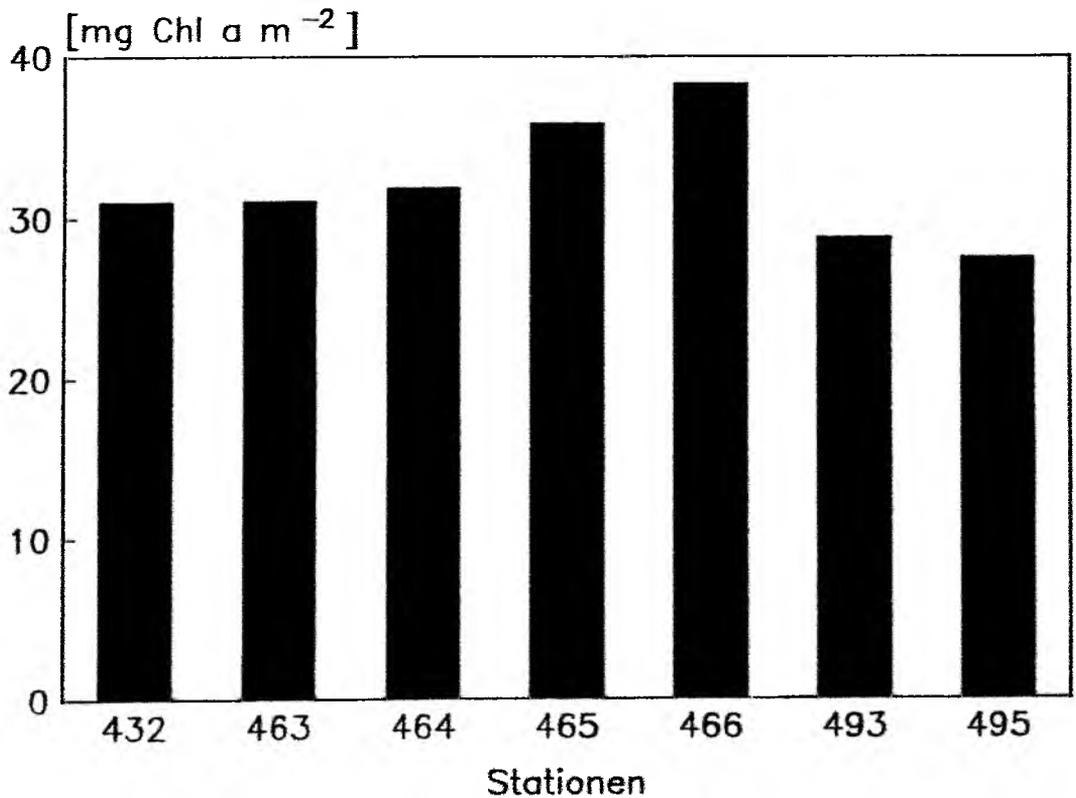


Abb. 48: Über 0-75 m integriertes Chlorophyll (mg m^{-2}) auf dem Fahrtabschnitt MET5/3b.

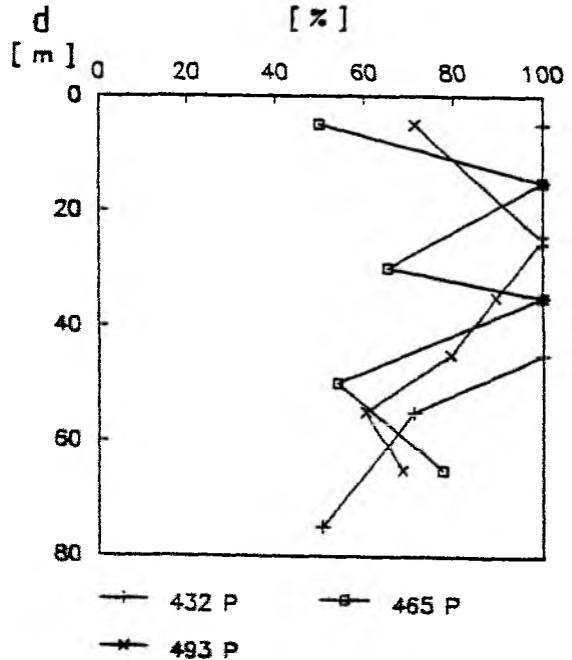
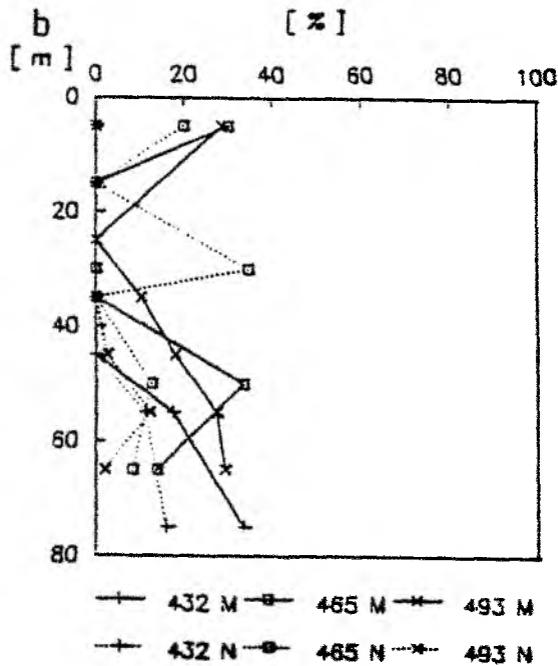
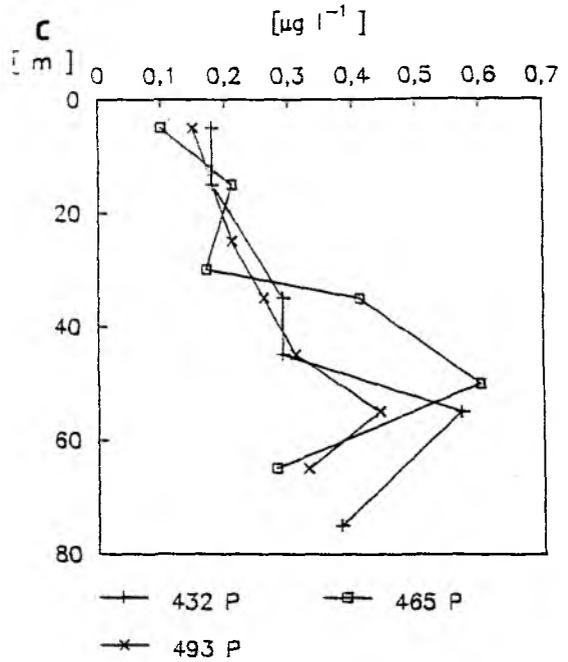
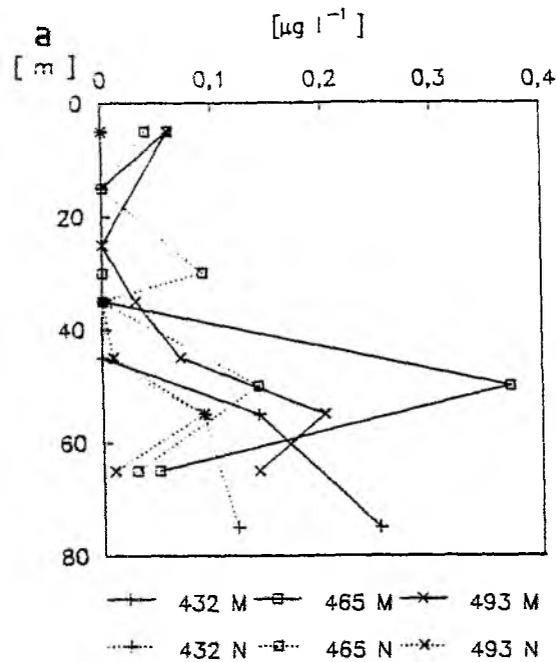


Abb. 49: Größenfraktionierung des Chlorophylls auf dem Fahrtabschnitt MET5/3b (Stn 432, 465, 493). a. Konzentration des Mikro- und Nanoplanktons ($\mu\text{g l}^{-2}$); b. Anteil des Mikro- und Nanoplanktons (%) am Gesamt-Chlorophyll; c. Konzentration des Picoplanktons ($\mu\text{g l}^{-2}$); d. Anteil des Picoplanktons (%) am Gesamt-Chlorophyll.

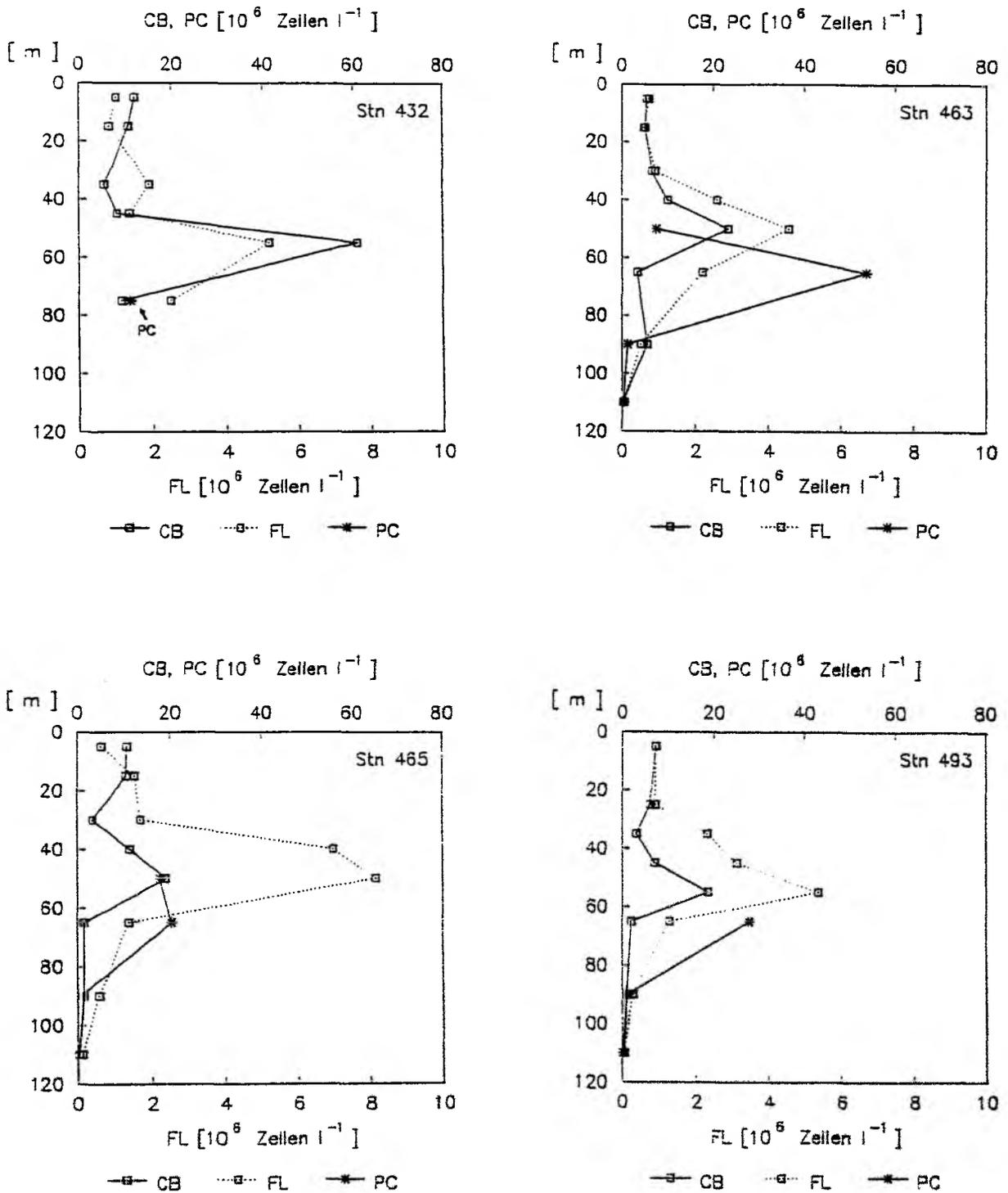


Abb. 50: Vertikalprofile der Abundanz autotropher Picoplankter (10^6 Zellen l^{-1}) auf dem Fahrtabschnitt MET5/3b, Stn 432, 463, 465, 493. CB = Picyanobakterien, FL = Eucaryonten $< 3 \mu\text{m}$, PC = 'Prochlorophyten'.

Im Tiefenbereich von 15-50 m steuerte die kleinste Größenfraktion 75-100% zum Gesamtchlorophyll bei.

Auch für das Untersuchungsgebiet der zentralen Arabischen See liegen Messungen des partikulären Silikats vor (Abb. 45h), die aber in ihren absoluten Konzentrationen nicht vertrauenswürdig sind (F. Pollehne, pers. Mitt.) und nur als Maß für die relative Verteilung angesehen werden können. Sie zeigten ein deutliches Maximum im Tiefenhorizont von 40-70 m, der sich zum Ende der zweiten Driftphase leicht in die Tiefe verlagerte. Der Verlauf des partikulären Silikats folgt damit gut den Fluoreszenzprofilen des Untersuchungsgebietes, was auf ein vermehrtes Vorkommen von Diatomeen im Bereich des Fluoreszenzmaximums schließen läßt.

Als weitere Biomasse-Summenparameter liegen Messungen des partikulären Kohlenstoffs und Stickstoffs der zweiten und dritten Driftphase vor, deren Verlauf nahezu identisch ist (Abb. 45f,g). Auch hier wird deutlich, daß das Fluoreszenzmaximum im Untersuchungsgebiet ein Biomassemaximum des Planktons darstellte. Der partikuläre Kohlenstoff erreichte eine maximale Konzentration von $274 \mu\text{g C l}^{-1}$, der partikuläre Stickstoff von $47 \mu\text{g C l}^{-1}$. Wie auch beim Chlorophyll und partikulären Silikat wurden auf Stn 466 die höchsten Konzentrationen gefunden. Das C/N-Verhältnis (atomar, Abb. 46) lag zwischen 5 und 8 und zeigte von Station zu Station eine hohe Varianz. Es ist ein leichter Trend zu leicht erhöhten Werten in 30-50 m Tiefe und leicht erniedrigten Werten in 60-90 m zu erkennen.

Zählungen des autotrophen Picoplanktons liegen von insgesamt vier Stationen (432, 463, 465, 493; Abb. 50) vor und zeigen die Abundanz der Picocyanobakterien, Eucaryonten $<3 \mu\text{m}$ und der hier als 'Prochlorophyten' bezeichneten rot fluoreszierenden Organismen von $\leq 0.5 \mu\text{m}$ Größe auf. Die Abundanz der Picocyanobakterien war während der ersten Driftphase deutlich höher ($\leq 61 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$) als während der anderen Driftphasen ($23.2 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$). Die Picoflagellaten dagegen zeigten über den gesamten Untersuchungszeitraum ähnliche Abundanzen ($\leq 4.5 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$), aber eine deutlich höhere Abundanz auf Stn 465 ($\leq 8.1 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$). Picocyanobakterien waren um einen Faktor von ca. 10 häufiger als eucaryontische Picophytoplankter und dominierten die Biomasse des autotrophen Picoplanktons. Während Picocyanobakterien und eucaryontische Picophytoplankter ihr Abundanzmaximum stets im gleichen Tiefenhorizont um 50 m aufwiesen, fand sich unterhalb dieses Peaks ein Abundanzmaximum sehr kleiner, rot fluoreszierender Organismen, die hier als 'Prochlorophyten' bezeichnet werden. Ihre Abundanz erreichte bis zu $53.5 \cdot 10^6$ Zellen l^{-1} und lag damit in der Größenordnung der Picocyanobakterien-

Abundanz. Die 'Prochlorophyten' fanden ihr Abundanzmaximum meist um 70 m, wohingegen sie sich in den Proben oberhalb 50 m nicht nachweisen ließen.

3.2.2.3 Produktivität des Phytoplanktons

Die Primärproduktion (Abb. 51a) zeigte nur am Vormittag des ersten Tages der Untersuchung ein Oberflächenmaximum, danach fand sich im Gegensatz zum Untersuchungsgebiet vor der Omanischen Küste auch in der Produktion ein Tiefenmaximum von stets mehr als $1 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ (maximal $2.1 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$) in einem Horizont von 30-50 m. Auch in 75 m konnte noch eine geringe Produktion gemessen werden. Die dritte Driftphase zeichnete sich durch eine sehr viel geringere Produktion (meist $<0.2 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$) und ein weniger ausgeprägtes Tiefenmaximum aus.

Die über 75 m Wassersäule integrierten Produktionswerte (Abb. 53) zeigen die gleichen Tendenz. So lag die integrierte Produktion am Vormittag des ersten Tages und während der zweiten Driftphase bei etwa $0.7 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$. Am Nachmittag des ersten Tages wurde mit $0.36 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ nur die Hälfte der Vormittags-Produktion bestimmt. Während der dritten Driftphase wurden mit nur $0.05\text{-}0.11 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ sehr geringe Produktionsraten gemessen.

Sowohl das Mikro- als auch das Nanoplankton zeigten stets ein deutliches Tiefenmaximum in ihrer Produktion (Abb. 51b,c). Das Mikroplankton produzierte maximal $0.24 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$, das Nanoplankton $0.35 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$. Das Picoplankton (Abb. 51d) zeigte zu Beginn der Untersuchung neben einem Tiefenmaximum in 35 m auch ein kleines Oberflächenmaximum. Während der zweiten und dritten Driftphase fand sich auch in dieser Größenklasse ein Tiefenmaximum in der Produktion, das jedoch nicht so scharf abgesetzt war wie das des größeren Phytoplanktons. In allen drei Fraktionen wird der Einschnitt in der Produktion beim Übergang von der zweiten zur dritten Driftphase deutlich. Das Picoplankton stellte im allgemeinen mehr als 85% (bis 100%) der Primärproduktion. Deutlich niedrigere Anteile ($<25\%$) fanden sich in großer Tiefe während der ersten und dritten Driftphase in Proben, die durch einen hohen Anteil der Mikroplanktonfraktion (79% bzw. 63%) gekennzeichnet waren. Dessen Anteil lag ansonsten meist unter 10%. Das Nanoplankton erlangte eine große Bedeutung (85%) in der 75 m-Probe der Stn 432, trug ansonsten aber im allgemeinen weniger als 25% zur Gesamtproduktion bei (Abb. 52a-c).

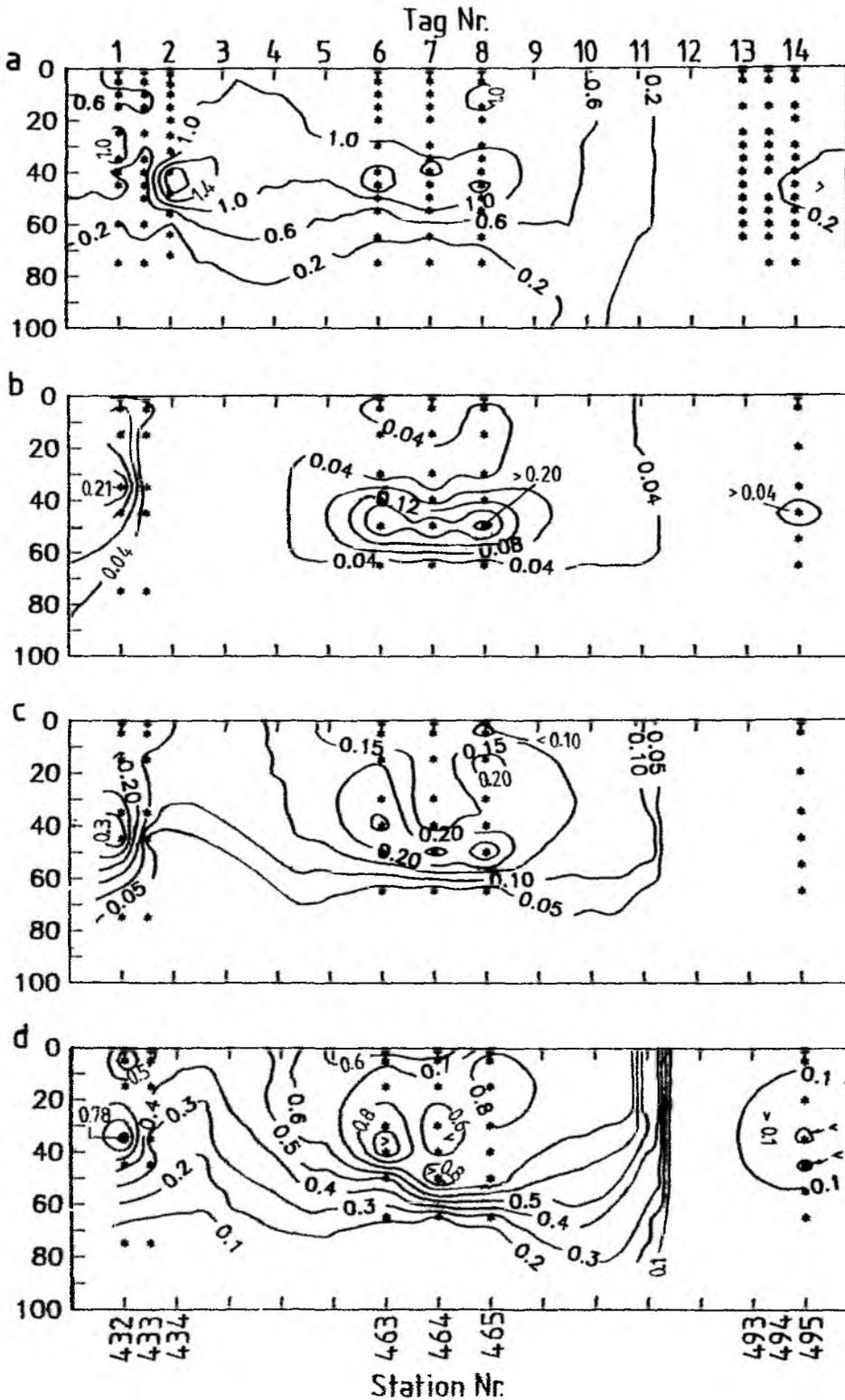


Abb. 51: Primärproduktion des gesamten Phytoplanktons und der unterschiedlichen Fraktionen ($\mu\text{g C l}^{-2} \text{h}^{-2}$) auf dem Fahrabschnitt MET5/3b. a. Gesamt; b. Mikroplankton; c. Nanoplankton; d. Picoplankton.

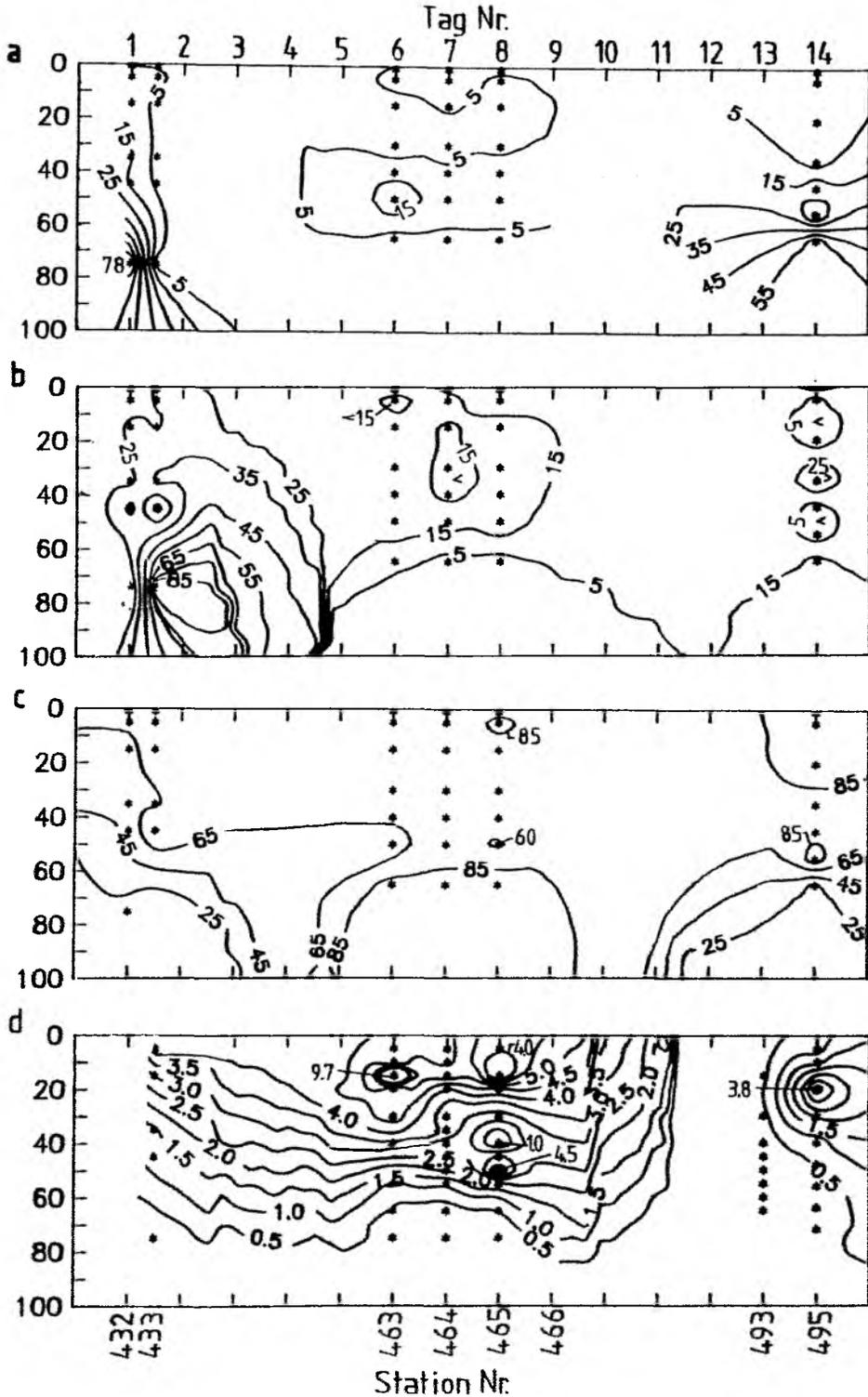


Abb. 52: a-c. Anteil des Mikro- (a), Nano- (b) und Picoplanktons (c) an der gesamten Primärproduktion (%). d. In-situ Assimilationsraten ($\text{mg C} (\text{mg Chl a})^{-1} \text{h}^{-1}$) des gesamten Phytoplanktons auf dem Fahrtabschnitt MET5/3b.

Entgegen der Ausbildung eines Tiefenmaximums sowohl in der Biomasse als auch in der Produktion des Planktons zeigten die Assimilationsraten (Abb. 52d) während der ersten und zweiten Driftphase eine mit der Tiefe abnehmende Tendenz; nur während der dritten Driftphase zeigte sich auch in den Assimilationsraten ein Tiefenmaximum. Die zweite Driftphase zeigte mit bis zu $9.7 \text{ mg C (mg Chl a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ die höchste Assimilation, die dritte Driftphase mit maximal $3.9 \text{ mg C (mg Chl a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ die niedrigste.

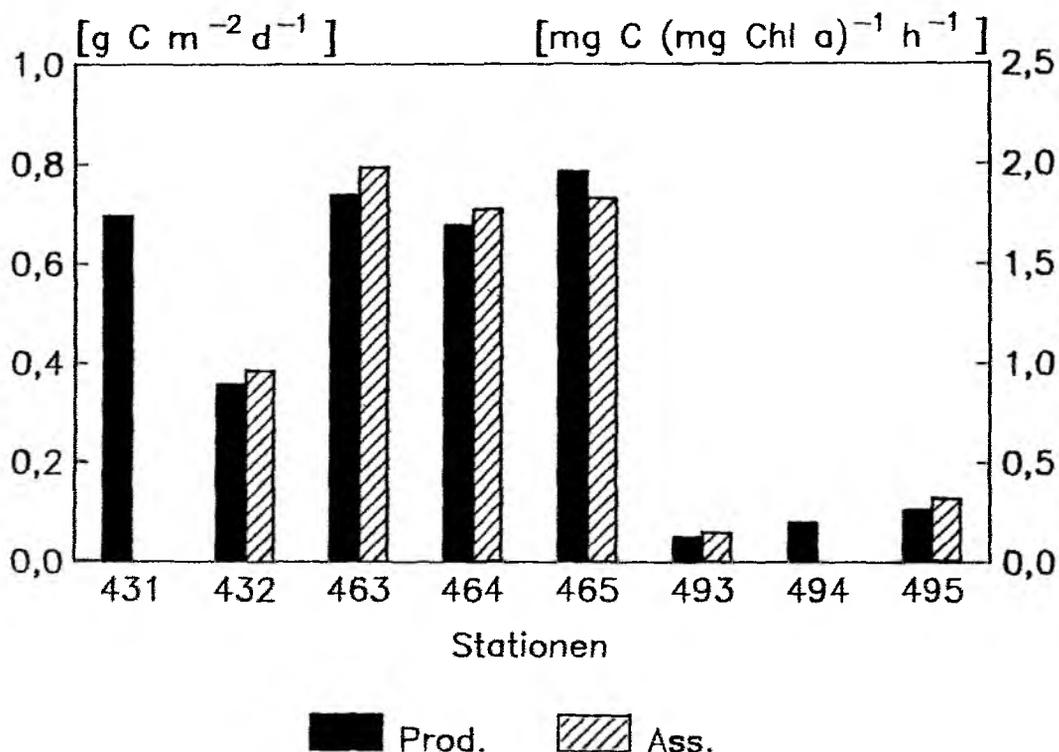


Abb. 53: Über 0-75 m integrierte Primärproduktion ($\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) und Assimilationsrate ($\text{mg C (mg Chl a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$) auf dem Fahrtabschnitt MET5/3b.

3.2.3 Das Driftgebiet MET 5/3c auf dem Pakistanischen Schelf

3.2.3.1 Hydrographie und Chemie

Das Untersuchungsgebiet auf dem Pakistanischen Schelf wurde in zwei zeitlich getrennten Driftphasen (Stn 521-525, Tage 1-2, und Stn 552-561, Tage 6-12) beprobt. Die Driftbahn auf dem Pakistanischen Schelf (Abb. 3d) erscheint komplizierter als in den anderen Untersuchungsgebieten. Während der ersten Driftphase trieb der Drifter nach Nord-Nordost. Zu Beginn der zweiten Driftphase trieb er zunächst wieder zurück nach Süd-Südwest, anschließend nach West-Nordwest, dann nach Nordost und während der zweiten Hälfte der zweiten Driftphase (ab Stn 555) in Richtung Nordwest.

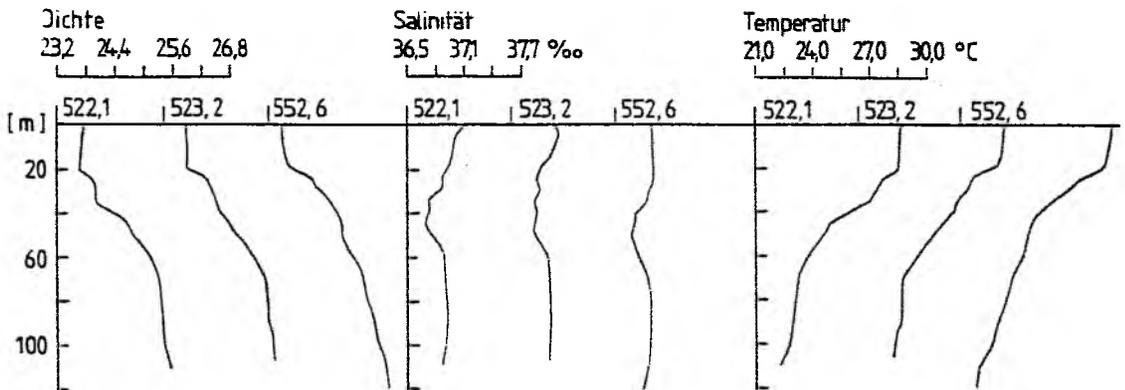


Abb. 54: Vertikalprofile von Dichte (σ_t), Salzgehalt (‰) und Temperatur ($^{\circ}\text{C}$) der morgendlichen Stationen (05.00 Uhr UTC) des Fahrtabschnittes MET5/3c.

Aufgrund defekter Sonden liegen hydrographische Daten nur von drei Stationen (Stn 522, 523, 552; Abb. 54) dieses Untersuchungsgebietes vor. Die Profile der Dichte zeigen eine turbulente Durchmischung bis in 20 m Tiefe. Stn 522 weist in der Dichte einen weiteren Sprung in 40 m auf.

Die Oberflächentemperaturen waren mit 28.7-29.8 $^{\circ}\text{C}$ die höchsten der drei Untersuchungsgebiete in der Arabischen See. In 20 m fand sich, mit den Dichteprofilen korrespondierend, eine deutlich Thermokline, auf Stn 522 eine weitere in 40 m. Darunter nahm die Temperatur kontinuierlich ab und lag in 100 m bei etwa 21.5 $^{\circ}\text{C}$.

Auch der Oberflächensalzgehalt war mit 36.9-37.1 ‰ der höchste der drei Untersuchungsgebiete. Ein Salzgehaltsmaximum unterhalb der durchmischten

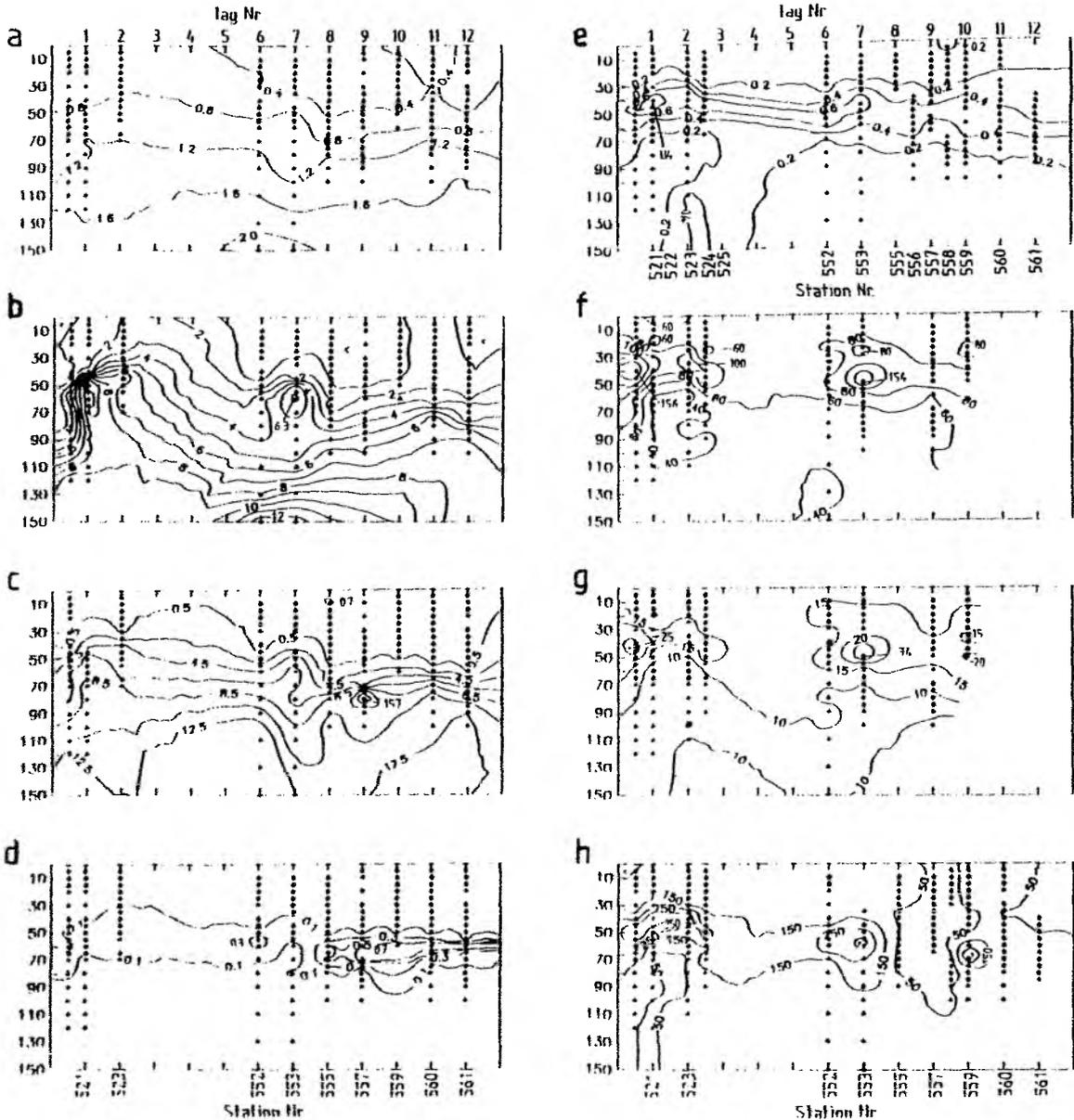


Abb. 55: Nährsalzkonzentrationen ($\mu\text{mol l}^{-2}$) und Biomasse-Parameter auf dem Fahrtabschnitt MET5/3c. a. Phosphat; b. Silikat; c. Nitrat; d. Nitrit; e. Gesamt-Chlorophyll ($\mu\text{g l}^{-2}$); f. Partikulärer organischer Kohlenstoff ($\mu\text{g l}^{-2}$); g. Partikulärer organischer Stickstoff ($\mu\text{g l}^{-2}$); h. Partikuläres Silikat ($\mu\text{g l}^{-2}$), absolute Werte sind überschätzt (F. Pollehne, pers. Mitt.), Abb. gibt nur relative Verteilung wieder.

Zone durch 'Arabian Sea High Salinity Water' konnte nicht gefunden werden, es fand sich dagegen ein Salzgehaltsminimum unterhalb der durchmischten Zone, das bis ca. 60 m reichte. Darunter lag der Salzgehalt konstant bei etwa 36.9 ‰.

Wie im Untersuchungsgebiet MET5/3b zeigte sich auch auf dem Pakistanischen Schelf eine Nährsalzverknappung im oberen Teil der euphotischen Zone. Oberhalb von 40 m betragen die Konzentrationen von Silikat weniger als 2-3 $\mu\text{mol l}^{-1}$, die des Phosphats weniger als 0.8 $\mu\text{mol l}^{-1}$ und die des Nitrats lagen mit Ausnahme von Stn 521 unter der Nachweisgrenze (Abb. 55a-c). Nitrat und Silikat zeigten eine deutliche Nutrikline in 40-50 m, wohingegen sich bei Phosphat eine leichte und kontinuierliche Zunahme mit der Tiefe fand. An der unteren Grenze der produktiven Zone (75 m) wurden ca 4 $\mu\text{mol Silikat l}^{-1}$, 1.2 $\mu\text{mol Phosphat l}^{-1}$ und 8.5 $\mu\text{mol Nitrat l}^{-1}$ gemessen. Auch in diesem Untersuchungsgebiet konnte ein primäres Nitritmaximum im Tiefenhorizont von 50-70 m gemessen werden ($>0.1 \mu\text{mol l}^{-1}$, maximal 0.96 $\mu\text{mol l}^{-1}$; Abb. 55d).

3.2.3.2 Abundanz und Biomasse des Phytoplanktons

Die Fluoreszenzprofile (Abb. 56; doppelte Spreizung im Vergleich zu MET5/3a und MET5/3b) zeigten auf allen Stationen ein Tiefenmaximum, das sich von 30-50 m während der ersten Driftphase auf 40-60 m während der zweiten Driftphase verlagerte. Trotz doppelter Spreizung der Profile erscheint die Amplitude des Maximums nicht größer als in Abb. 47 für die zentrale Arabische See, was niedrigere Chlorophyllwerte in dem Pakistanischen Untersuchungsgebiet erwarten läßt. Die Amplitude des Peaks nahm zudem mit der Zeit ab.

Die aus den diskreten Tiefen gewonnenen Chlorophyll-Konzentrationen (Abb. 55e) bestätigen die aus den Fluoreszenzprofilen gewonnenen Ergebnisse. So fand sich stets ein Chlorophyllmaximum von bis zu 1.14 $\mu\text{g l}^{-1}$ in einem Tiefenhorizont von anfangs 30-50 m, später 40-60 m. Die Chlorophyll-Konzentrationen des Maximums nahmen mit der Zeit deutlich ab. Oberhalb von 30 m und unterhalb von 70 m lagen die Konzentrationen unter 0.2 $\mu\text{g l}^{-1}$.

Durch die konstante Tiefenlage der 0.2 $\mu\text{g l}^{-1}$ -Isoplethe spiegelt die Entwicklung des über die oberen 75 m integrierten Chlorophylls (Abb. 57) auch die Entwicklung im Chlorophyll-Maximum direkt wider. Es zeigte sich das Maximum auf Stn 522 und 524 (28 mg Chl g m^{-2}) und die nachfolgende Abnahme

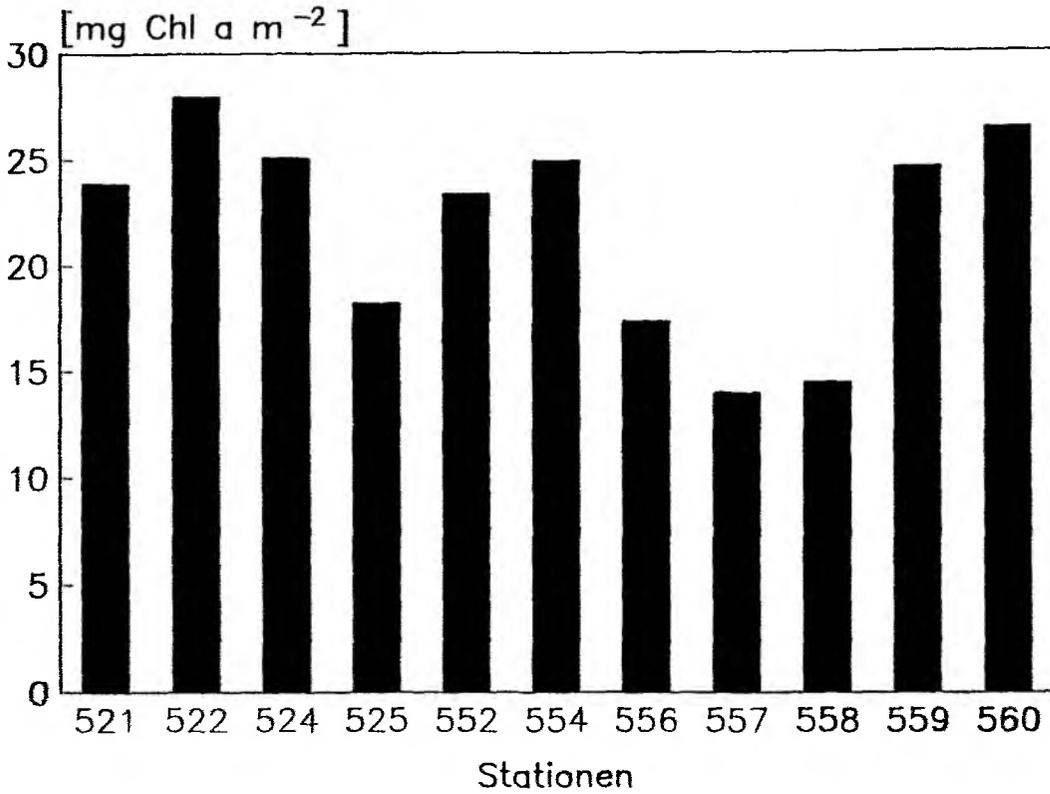


Abb. 57: Über 0-75 m integriertes Chlorophyll (mg m⁻²) auf dem Fahrtabschnitt MET5/3c.

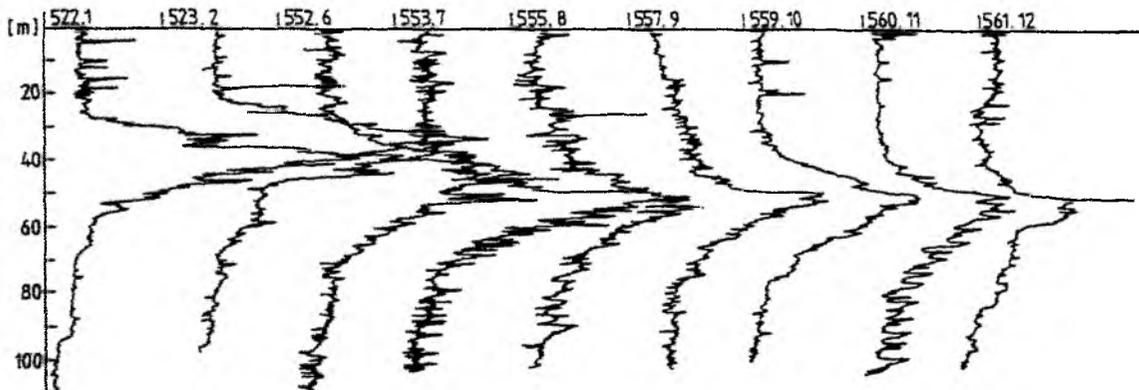


Abb. 56: Fluoreszenzprofile der morgendlichen Stationen des Fahrtabschnittes MET5/3c, relative Einheiten. Beschriftung: Stn Nr., Tag Nr.

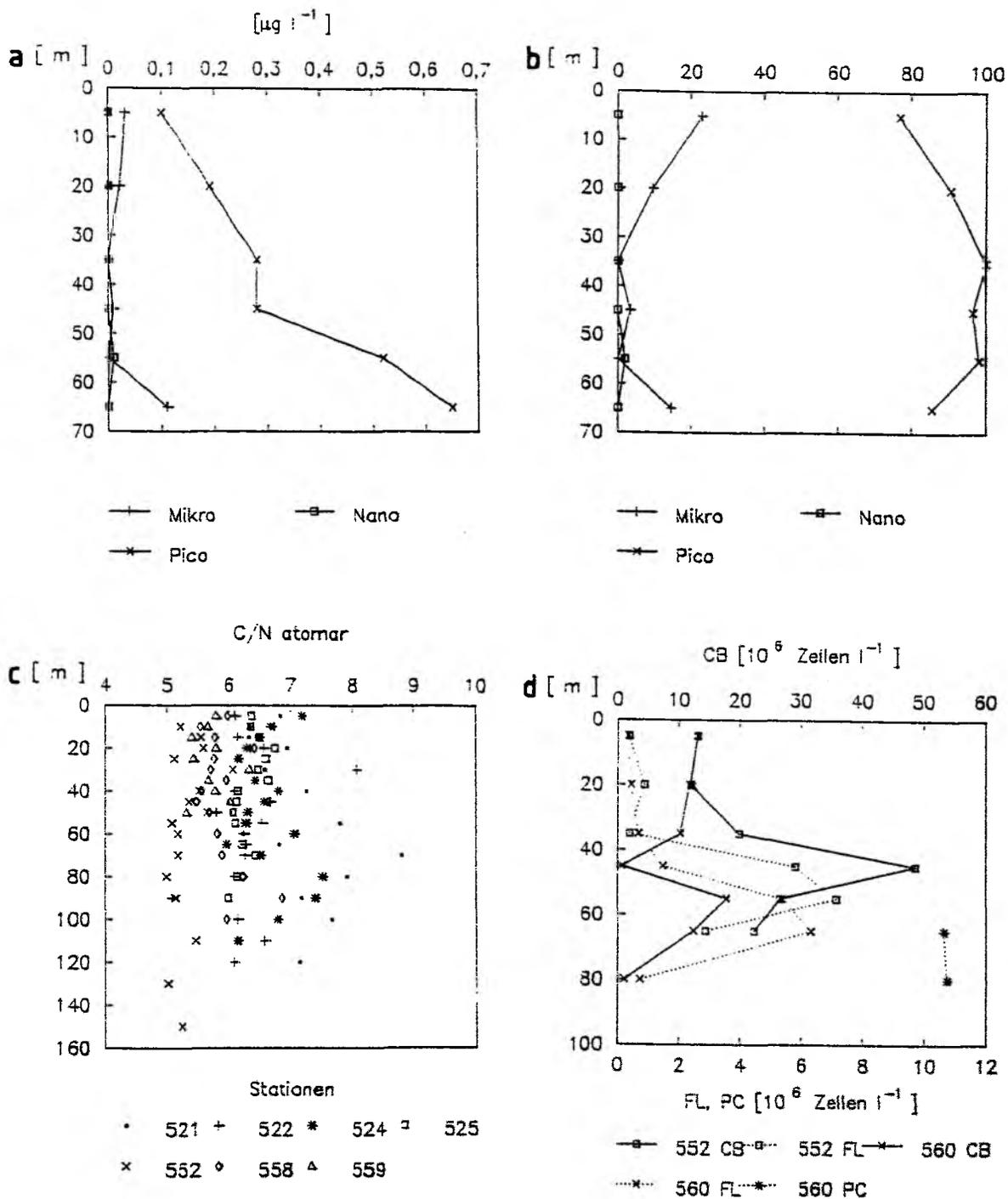


Abb. 58: a, b. Größenfraktionierung des Chlorophylls auf dem Fahrtabschnitt MET5/3c (Stn 560). a. Konzentration der unterschiedenen Fraktionen ($\mu\text{g l}^{-2}$); b. Anteil der einzelnen Fraktionen (%) am Gesamt-Chlorophyll; c. Vertikale Verteilung des atomaren C/N-Verhältnisses der organischen Substanz auf dem Fahrtabschnitt MET5/3c; d. Abundanz der autotrophen Pico-plankter ($10^6 \text{ Zellen l}^{-2}$) auf dem Fahrtabschnitt MET5/3c, Stn 552, 560, CB = Picocyanobakterien, FL = Eucaryonten $< 3 \mu\text{m}$, PC = 'Prochlorophyten'.

bis Stn 558 ($14.4 \text{ mg Chl } \underline{a} \text{ m}^{-2}$). An den letzten beiden Tagen der Untersuchung (Stn 559, 560) wurden trotz des schwächeren Chlorophyll-Maximums wieder 24.6 bzw. $26.4 \text{ mg Chl } \underline{a} \text{ m}^{-2}$ gemessen, was durch die Aufspreizung der $0.2 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ -Isoplethe in Abb. 55e erklärt werden kann.

Die Größenfraktionierung des Chlorophylls auf Stn 560 (Abb. 58a,b) verdeutlicht die geringe Bedeutung des Mikro- und Nanoplanktons für dieses Untersuchungsgebiet. In der Fraktion $2-20 \text{ } \mu\text{m}$ konnte nur in einer Probe (55 m) Chlorophyll nachgewiesen werden, das Mikroplankton erreichte maximal $0.1 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ und einen Anteil von 23% an der Oberfläche und 14% in 65 m. Das Pico-plankton erreichte daher an der Oberfläche nur 77% und 86% in 65 m, lag ansonsten aber bei 90-100%.

Nimmt man auch hier wieder die Messungen des partikulären Silikats (Abb. 55h) trotz der nicht korrekten absoluten Konzentrationen (F. Pollehne, pers. Mitt.) als Indikator für das Vorkommen von Diatomeen, so zeichnet sich für diese Algengruppe ein Abundanzmaximum zwischen 30 und 60 m während der ersten Driftphase und 50-70 m zu Beginn der zweiten Driftphase, also innerhalb des Fluoreszenz- und Chlorophyll-Maximums, ab, das sich im Verlauf des Untersuchungszeitraumes abschwächt. Während der zweiten Hälfte der zweiten Driftphase ließ sich kein deutliches Tiefenmaximum des partikulären Silikats erkennen.

Große Ähnlichkeit zum partikulären Silikat zeigen auch die Abbildungen des partikulären Kohlenstoffs und partikulären Stickstoffs (Abb. 55f,g). Während der ersten Driftphase fand sich ein Maximum in 30-50 m von $\leq 156 \text{ } \mu\text{g C l}^{-1}$ und $\leq 27.8 \text{ } \mu\text{g N l}^{-1}$. Während der zweiten Driftphase zeigte lediglich Stn 553 (Tag 7) ein deutliches Tiefenmaximum mit $\leq 154 \text{ } \mu\text{g C l}^{-1}$ und $33.9 \text{ } \mu\text{g N l}^{-1}$ in 50 m. Das Fluoreszenz- und Chlorophyll-Maximum stellte also auch in diesem Untersuchungsgebiet ein Biomassemaximum dar.

Das C/N-Verhältnis (atomar, Abb. 58c) lag zwischen 5 und 7, nur Stn 521 und 524 zeigten in einer Reihe von Proben Werte >7 (≤ 8.78). Während der ersten Driftphase waren die C/N-Verhältnisse leicht höher als während der zweiten Driftphase und es konnte ein leichter Trend zu einem Maximum in 80 m auf Stn 521 und 524 erkannt werden. Bei einigen Stationen (Stn 521, 525, 558) zeigte sich auch ein leichter Trend zu einem Minimum in 40-50 m.

Eine Aufnahme der Abundanz des autotrophen Picoplanktons liegt von Stn 552 und 560 vor (Abb. 58d). Abundanz und Vertikalverteilung sind vergleichbar der in der zentralen Arabischen See. Auf Stn 552 zeigten Picocyanobakterien

und Picoflagellaten ihr Maximum in 45 bzw. 55 m ($48.5 \cdot 10^6$ Picocyanobakterien l^{-2} , $7.2 \cdot 10^6$ Picoflagellaten l^{-2}), auf Stn 560 in 55 bzw. 65 m ($17.8 \cdot 10^6$ Picocyanobakterien l^{-2} , $5.4 \cdot 10^6$ Picoflagellaten l^{-2}). Auf beiden Stationen lag das Abundanzmaximum der eucaryontischen Picophytoplankter leicht unterhalb des Picocyanobakterien-Maximums. 'Prochlorophyten' konnten nur auf Stn 560 in 65 und 80 m festgestellt werden; sie lagen mit 10.6 bzw. $10.7 \cdot 10^6$ Zellen l^{-2} hier deutlich unter der Abundanz der Picocyanobakterien, sondern vielmehr in der Größenordnung der Picoflagellaten.

3.2.3.3 Produktivität des Phytoplanktons

Der Vertikalverteilung von Fluoreszenz und Chlorophyll entsprechend fand sich am Ende der ersten Driftphase und zu Beginn der zweiten Driftphase ein Tiefenmaximum der Produktion ($\leq 1.24 \mu\text{g C } l^{-2} h^{-2}$) in 40-50 m (Abb. 59a). Während der zweiten Hälfte der zweiten Driftphase wurde dagegen ein Oberflächenmaximum der Produktion vorgefunden, das auf Stn 557 (Tag 9) am deutlichsten ausgebildet war und die höchste in diesem Untersuchungsgebiet gemessene Produktion aufwies ($2.59 \mu\text{g C } l^{-2} h^{-2}$).

Dies wird auch in der über 75 m integrierten Produktion (Abb. 61) deutlich. Während der ersten Driftphase lag die Primärproduktion bei $0.2-0.4 \text{ g C } m^{-2} d^{-2}$. Während der zweiten Driftphase erfolgte eine Zunahme der Produktion von ca. $0.2 \text{ g C } m^{-2} d^{-2}$ (Stn 552, Tag 6) auf maximal $0.6 \text{ g C } m^{-2} d^{-2}$ auf Stn 559 (Tag 10). Auf Stn 560 (Tag 11) war sie mit $0.35 \text{ g C } m^{-2} d^{-2}$ vorübergehend niedriger.

Eine Größenfraktionierung der Primärproduktion liegt vom Beginn, der Mitte und dem Ende der zweiten Driftphase vor (Stn 552, 555, 560; Abb. 60). Produktion und Anteile des Mikro- und Nanoplanktons waren sehr variabel. Das Mikroplankton produzierte bis zu $0.13 \mu\text{g C } l^{-2} h^{-2}$, sein Anteil lag auf Stn 552 und 560 bei 0-20%; auf Stn 555 wurden in Oberflächennähe bis 40% in dieser Fraktion gemessen. Das Nanoplankton zeigte auf den Stationen 552 und 560 ein Produktionsmaximum im Tiefenbereich des Fluoreszenz-Maximums (55 bzw. 35 m) von bis zu $0.07 \mu\text{g C } l^{-2} h^{-2}$. Stn 555 zeichnete sich durch ein deutliches Oberflächenmaximum von $0.15 \mu\text{g C } l^{-2} h^{-2}$ aus. Der Anteil dieser Fraktion lag bei 0-20% mit deutlich höheren Anteilen an der Oberfläche. Das Picoplankton zeigte auf den Stationen 552 und 555 ein Produktionsmaximum im Tiefenhorizont des Fluoreszenz-Maximums (35-45 m). Stn 560 dagegen wies ein Oberflächenmaximum auf. Die maximale Produktion lag bei $0.4-0.5 \mu\text{g C } l^{-2} h^{-2}$. Die kleinste Größenklasse machte auch in diesem Untersuchungsgebiet

70-100% der Gesamtproduktion aus, niedrigere Anteile fanden sich nur an der Oberfläche der Stn 555.

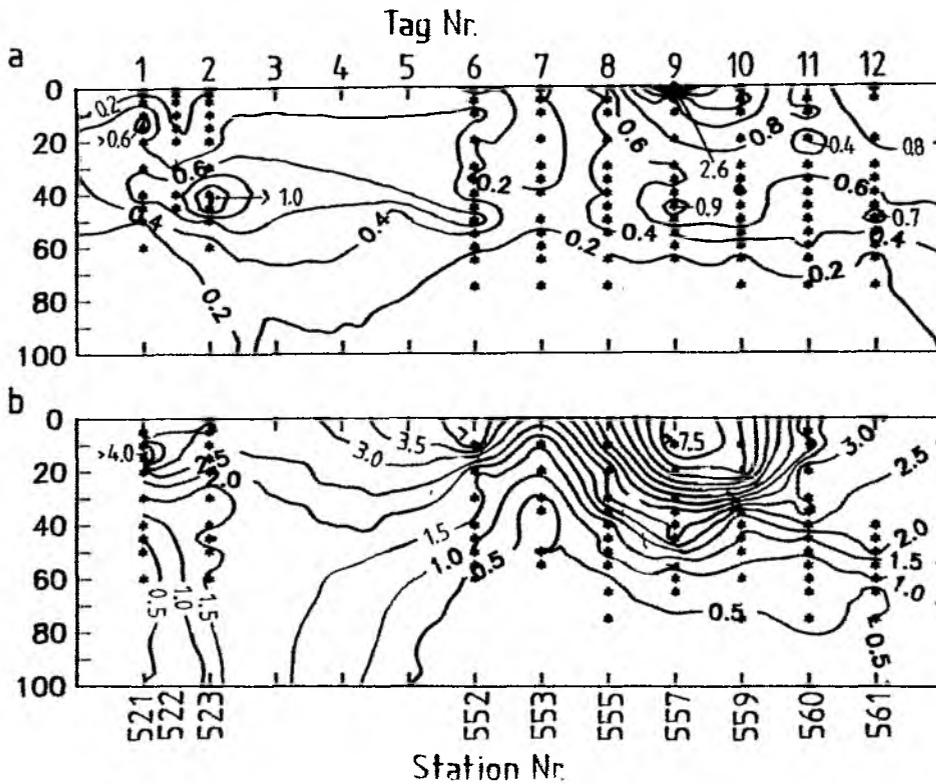


Abb. 59: Primärproduktion ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$, a.) und in-situ Assimilationsraten ($\text{mg C (mg Chl } a)^{-1} \text{h}^{-1}$, b.) des gesamten Phytoplanktons auf dem Fahrabschnitt MET5/3c.

Zu dieser Zeit erreichten die allgemein mit der Tiefe abnehmenden Assimilationsraten (Abb. 59b) ihre höchsten Werte ($\leq 7.6 \text{ mg C (mg Chl } a)^{-1} \text{h}^{-1}$). Ansonsten lagen sie in einem Bereich von etwa $3-4 \text{ mg C (mg Chl } a)^{-1} \text{h}^{-1}$ an der Oberfläche bis etwa $0.5 \text{ mg C (mg Chl } a)^{-1} \text{h}^{-1}$ in 75 m. Die auf der Basis integrierter Werte ermittelten Assimilationsraten (Abb. 61) folgten in ihrem zeitlichen Verlauf jenem der integrierten Produktion und nicht dem integrierten Chlorophyll. So zeigten die Stationen mit der höchsten Produktion auch die höchsten Assimilationsraten von $2.0-3.4 \text{ mg C (mg Chl } a)^{-1} \text{h}^{-1}$.

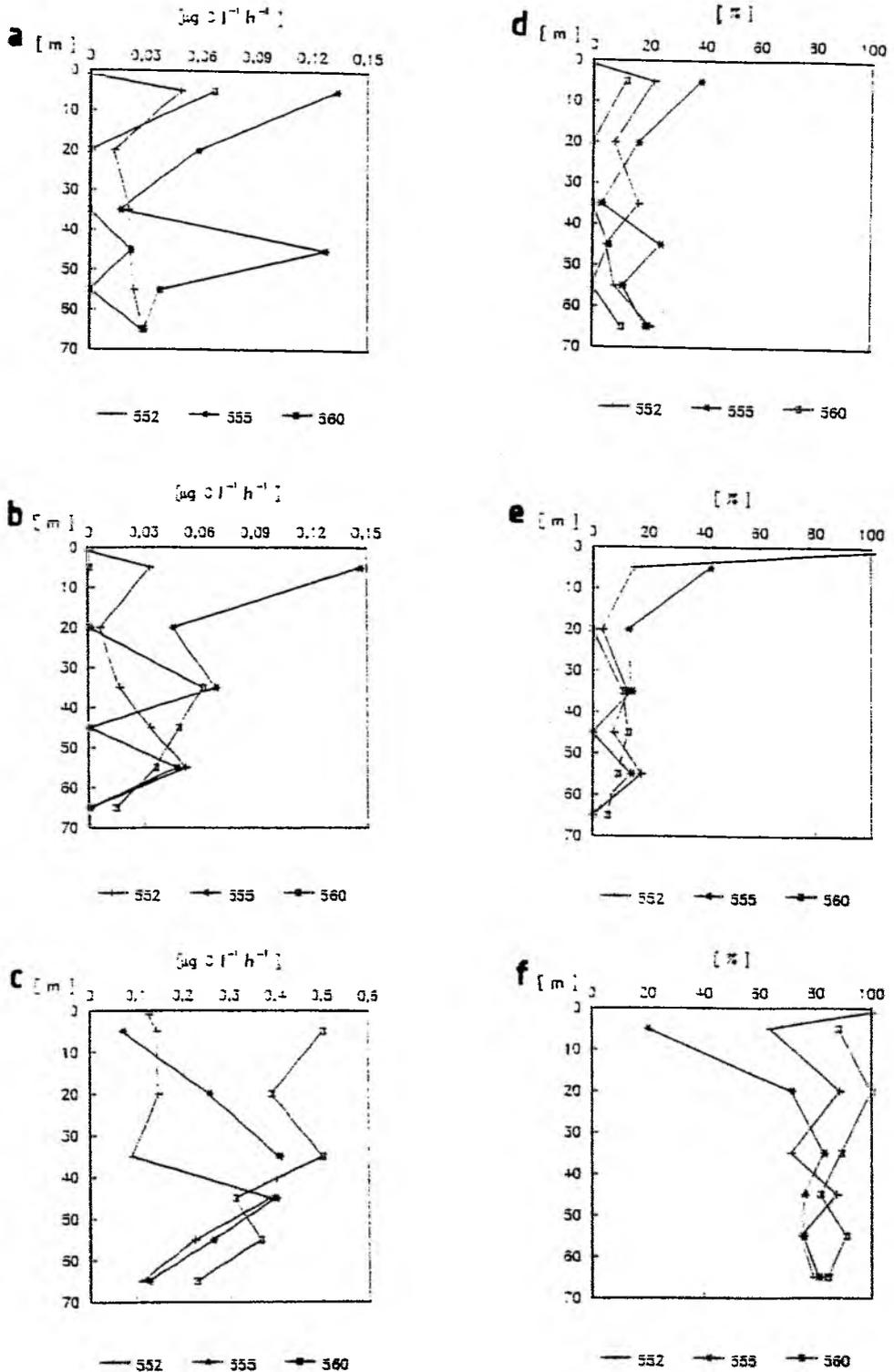


Abb. 60: a-c. Primärproduktion der unterschiedenen Größenfraktionen ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$) auf dem Fahrtabschnitt MET5/3c, Stn 552, 555, 560; a. Mikroplankton; b. Nanoplankton; c. Picoplankton; d-f. Anteil der einzelnen Fraktionen (%) an der Gesamt-Primärproduktion; d. Mikroplankton; e. Nanoplankton; f. Picoplankton.

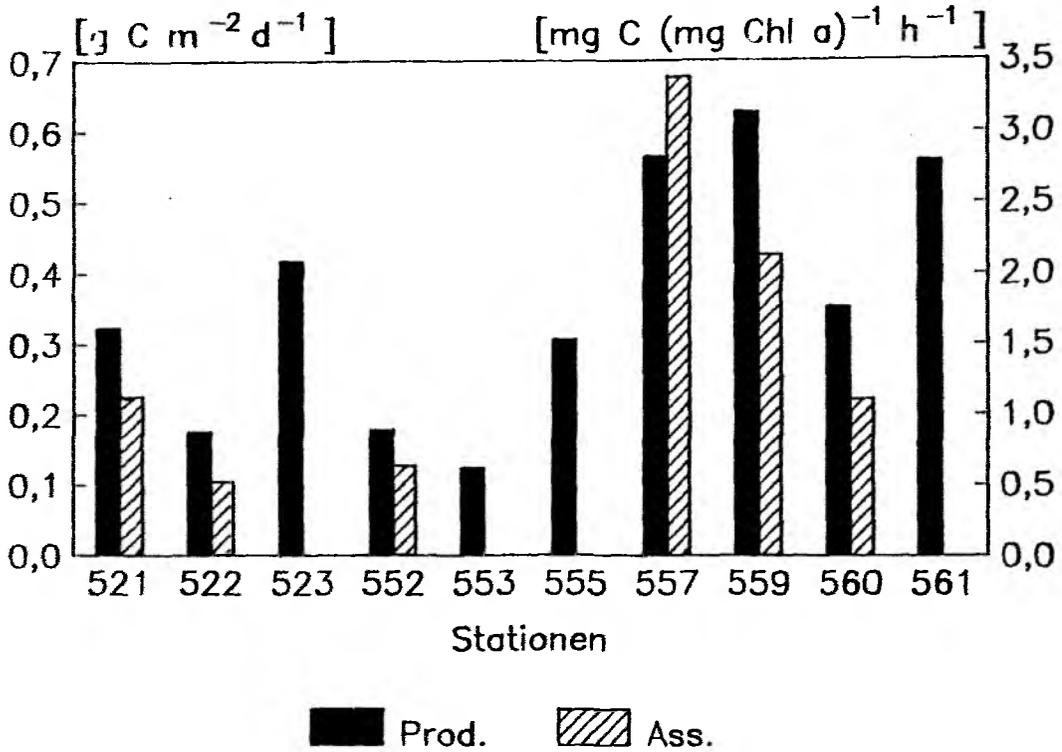


Abb. 61: Über 0-75 m integrierte Primärproduktion ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) und Assimilationsrate ($\text{mg C (mg Chl a)}^{-1} \text{h}^{-1}$) auf dem Fahrtabschnitt MET5/3c.

3.3 Untersuchungen im zentralen Atlantischen Ozean (JGOFS Pilotstudie, MET 10/1)

3.3.1 Driftgebiet MET 10/1-1 bei 18°N 30°W

3.3.1.1 Hydrographie und Chemie

Abb. 62a-c stellt die Profile von Dichte (σ_θ), Salinität und Temperatur der morgendlichen Stationen eines jeden Tages des Untersuchungsgebietes MET 10/1-1 dar. Die Vertikalprofile der Dichte (σ_θ) geben Auskunft über die Durchmischungstiefe während des Untersuchungszeitraumes. Diese lag bei 50-60 m (Ausnahme Tag 4, Stn 254 mit lediglich 35 m). In der durchmischten Schicht wurden konstante Temperaturen von ca. 21.8 °C und Salinitäten von etwa 36.7 ‰ angetroffen. Es schloß sich eine an Deutlichkeit gewinnende Dichtesprungschicht von ca. 18 m Dicke an (bis zu 0.025 m⁻¹) und eine kontinuierliche Dichtezunahme mit der Tiefe darunter.

Die Hauptthermokline (ca. 0.1 °C m⁻¹) fand sich am ersten Tag noch in 100 m Tiefe, während sie später (Stn 254-266) in 60 m lag. Während der zweiten Hälfte der Untersuchung (ab Stn 273) zeigte sich in 60-70 m ein deutlich kühlerer Wasserkörper, der bereits am dritten Tag (Stn 249) registriert wurde und sich langsam nach oben verlagerte. Unterhalb dieses Wasserkörpers fand sich wiederum eine konstante Temperatur, die nur wenig unter der Oberflächentemperatur lag, und die Thermokline verlagerte sich auf ca. 110 m. Dies läßt darauf schließen, daß es sich im Bereich des Temperaturminimums um einen zwischengeschobenen Wasserkörper handelte. Am letzten Tag konnte der kühlere Wasserkörper nicht mehr gefunden werden.

Der Salzgehalt zeigte zu Beginn der Untersuchung ein der Temperatur entsprechendes Profil. An den folgenden Tagen (Stn 249-266) zeigte sich in etwa 110 m ein leicht salzreicherer Wasserkörper, der das für den tropischen Atlantik charakteristische Salzgehaltsmaximum bildete. Er dehnte sich während der zweiten Hälfte der Untersuchung aus und verschmolz mit einem kleinen Salzgehaltsmaximum um 50-60 m Tiefe, das dem eingeschobenen, kühleren Wasserkörper entsprach. Letzterer zeigte während der zweiten Hälfte des Untersuchungszeitraumes einen Salzgehalt, wie er in der oberen Halokline des tropischen Salzgehaltsmaximums gemessen wurde, und läßt sich daher nicht leicht vom Salzgehaltsmaximum differenzieren.

Das Lichtklima zeigte während der ersten Hälfte des Untersuchungszeitraums einen leicht steigenden Trend und einen leichten Rückgang zum Ende der

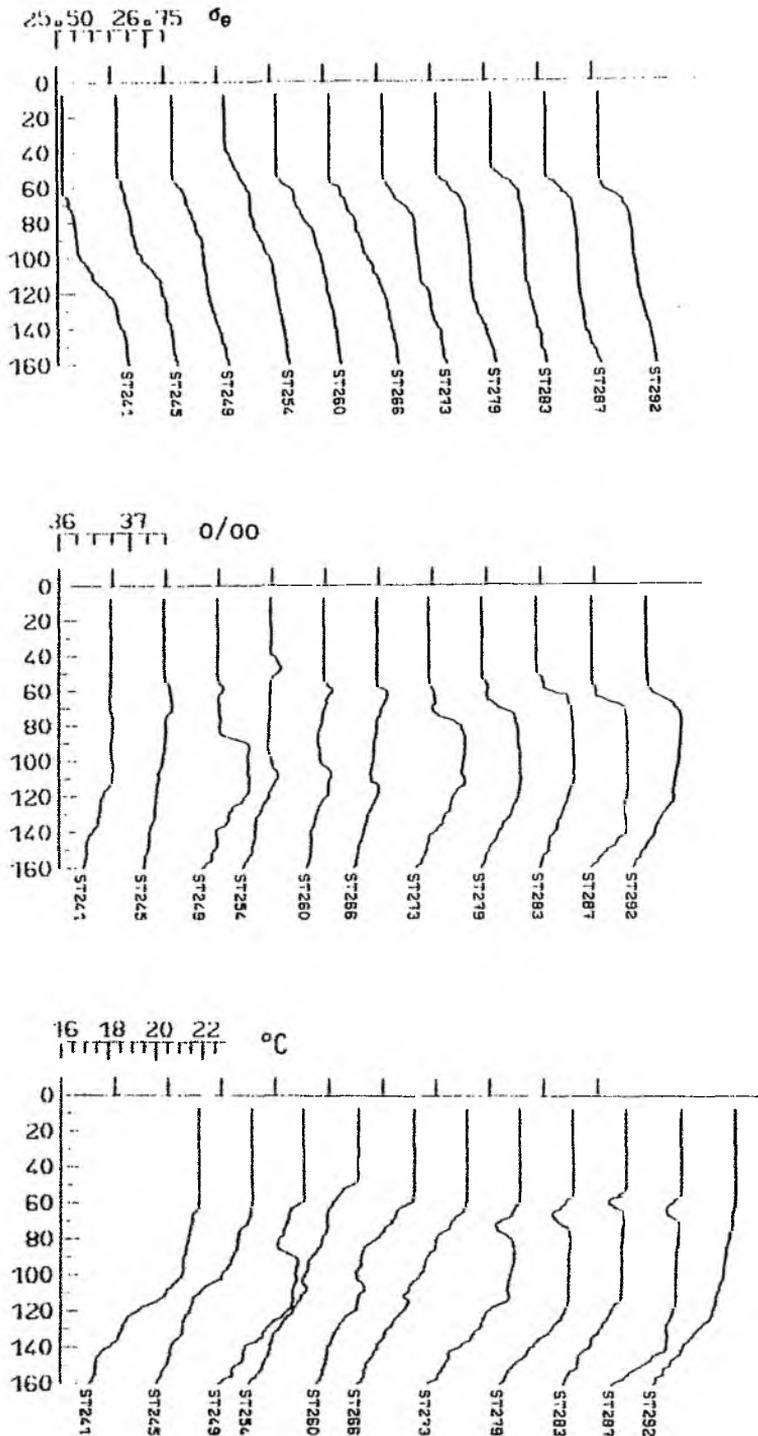


Abb. 62: Vertikalprofile von Dichte (σ_e), Salzgehalt (‰) und Temperatur ($^{\circ}\text{C}$) der morgendlichen Stationen (05.00 Uhr UTC) des Fahrtabschnittes MET10/1-1.

Untersuchung hin (Abb. 63b). Die mittlere stündliche Globalstrahlung des Lichttages (06:00-21:00 h UTC) betrug etwa $400-500 \text{ W m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, nur der erste Untersuchungstag zeichnete sich durch eine deutlich niedrigere Einstrahlung ($222 \text{ W m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) aus. Der Tagesgang der Einstrahlung (Abb. 63a) zeigte einen symmetrischen Verlauf mit dem lokalen Mittag um ca. 13:00 h UTC und belegt, daß die Inkubationszeit der Primärproduktion (07:00-19:00 h UTC) den gesamten Lichttag (12 h) abdeckte.

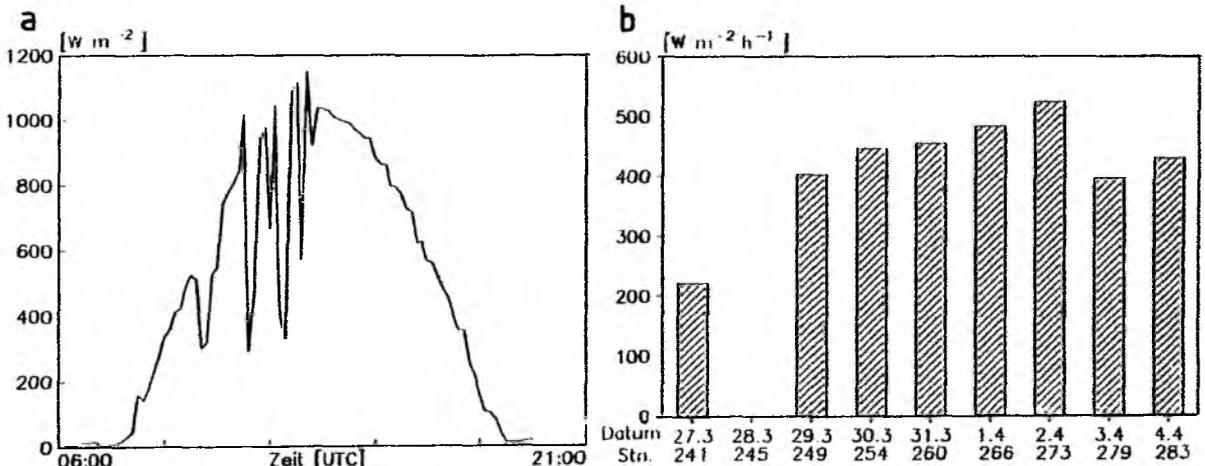


Abb. 63: Lichtverhältnisse auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-1; a. Tagesgang der Einstrahlung (W m^{-2}) am 1. April 1989 (Stn 266); b. Mittleres Stundenmittel der Einstrahlung ($\text{W m}^{-2} \text{ h}^{-1}$).

Während der gesamten Untersuchung zeigte sich in der durchmischten Zone eine deutliche Nährsalzverknappung. Die Konzentrationen von Silikat, Phosphat und Nitrat lagen unter $0.2 \mu\text{mol l}^{-1}$, die des Nitrits unter $0.02 \mu\text{mol l}^{-1}$ (Abb. 64). In etwa 80-90 m fand sich die Nutrikline von Silikat, Phosphat und Nitrat. Nitrit zeigte in dieser Zone ein lokales Tiefenmaximum von bis zu $0.15 \mu\text{mol l}^{-1}$. Daneben fand sich ein Oberflächenmaximum an Stn 287. Das Nitritmaximum verlagerte sich während des Auftretens des zwischen-geschobenen kühleren Wasserkörpers in größere Tiefen ($>120 \text{ m}$), während dieser Wasserkörper selber durch Nitratkonzentrationen $>0.5 \mu\text{mol l}^{-1}$ gekennzeichnet war. Gleichzeitig zeigte sich eine der Oberflächenschicht ähnliche Nährsalzverknappung bis über 150 m Tiefe. Silikat und Phosphat zeigten in dem kühleren Wasserkörper keine höheren Konzentrationen. Am letzten Tag (Stn 292), an dem der kühleren Wasserkörper nicht mehr angetroffen wurde, lag das Nitritmaximum wieder bei 100 m, und auch die anderen Nährsalze zeigten wieder eine schwach ausgeprägte Nutrikline in 90-110 m. Eine Ausnahme der Nährsalzverteilung bildete Stn 266, an der sich sowohl in Oberflächennähe als auch unterhalb der Nutricline auffallend hohe Silikat-

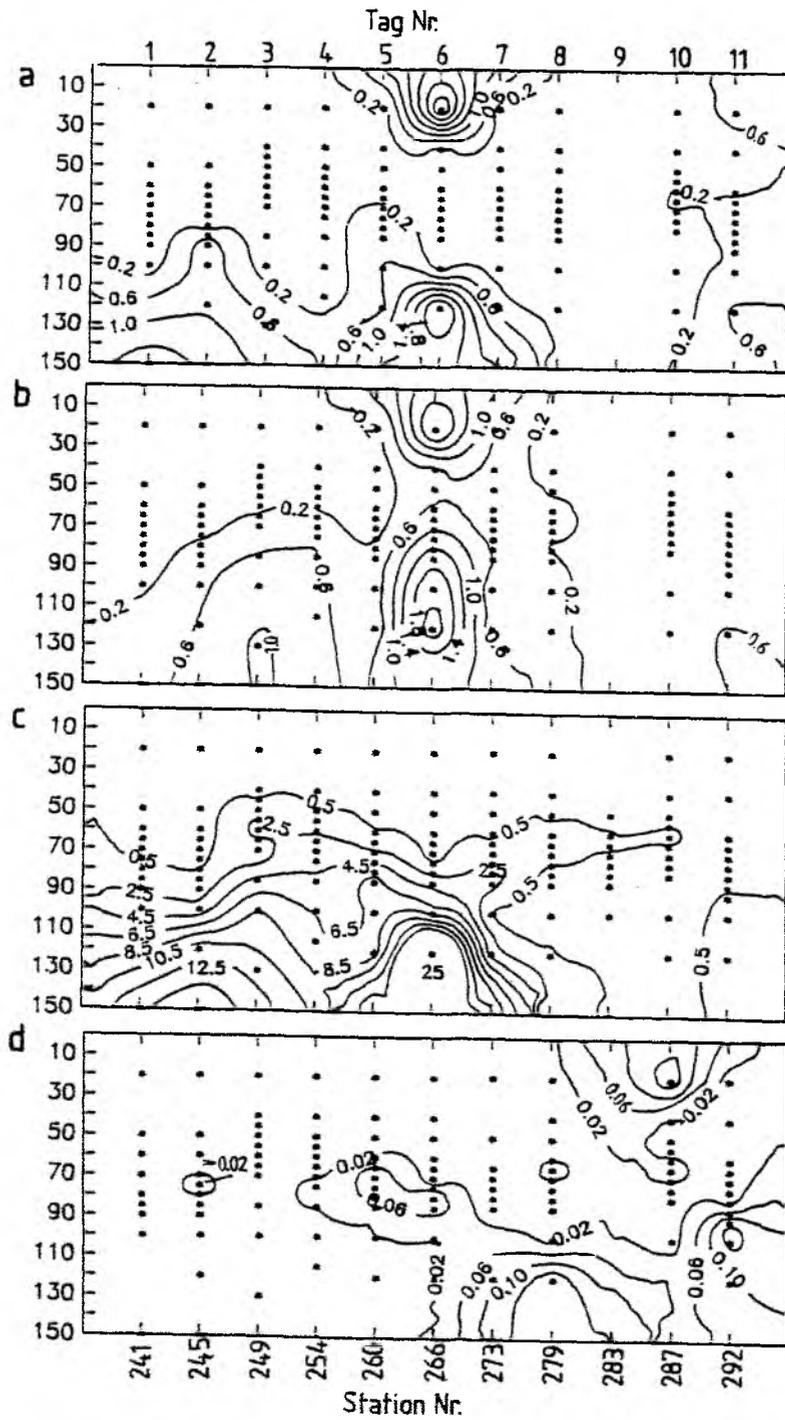


Abb. 64: Nährsalzkonzentrationen ($\mu\text{mol l}^{-1}$) während des Fahrtabschnittes MET10/1-1; a. Silikat; b. Phosphat; c. Nitrat; d. Nitrit.

und Phosphatkonzentrationen fanden. An diesem Tage wurden in 120 m auch Nitratkonzentrationen von $25 \mu\text{mol l}^{-1}$ gemessen.

Ammoniummessungen liegen nur von einigen Stationen vor und betragen $0.8\text{--}2.2 \mu\text{mol l}^{-1}$. Sie waren an Stn 245 und 258 besonders hoch. Sie zeigten keinen erkennbaren Trend mit der Tiefe und eine starke, zum Ende des Untersuchungszeitraum zunehmende Variabilität, die die Reproduzierbarkeit der Messungen zweifelhaft erscheinen läßt.

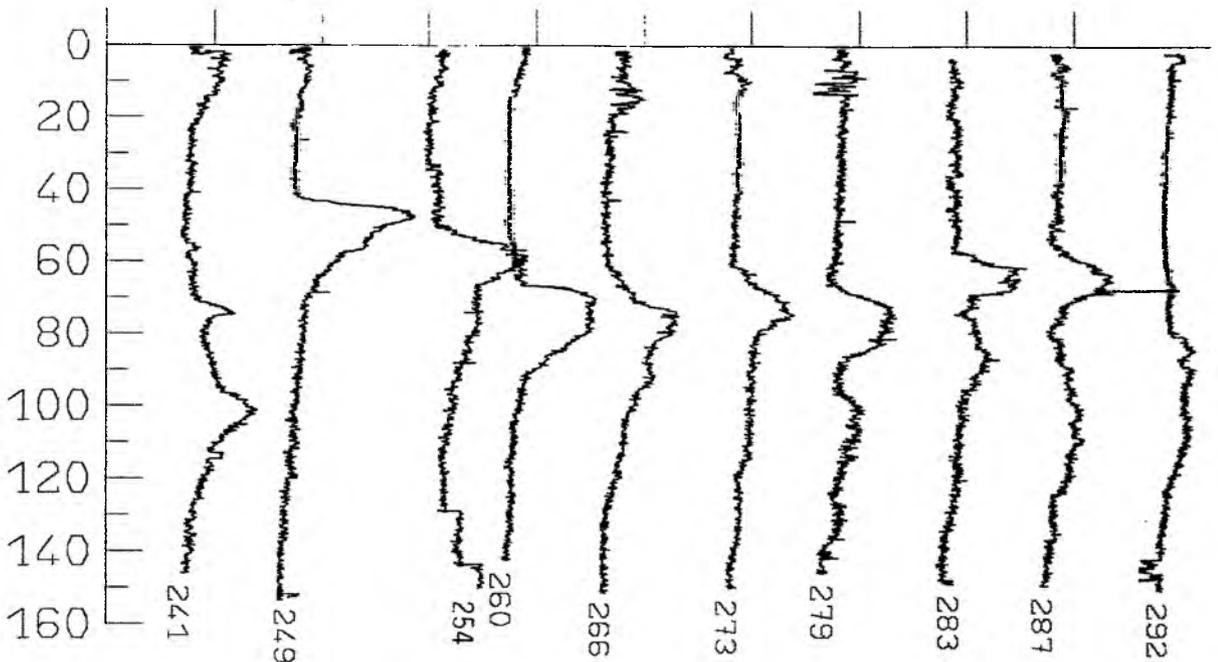


Abb. 65: Fluoreszenzprofile der morgendlichen Stationen auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-1, relative Einheiten. Beschriftung: Stn Nr.

3.3.1.2 Abundanz und Biomasse des Phytoplanktons

Abb. 65 zeigt als relatives Maß der vertikalen Chlorophyll-Verteilung die Fluoreszenzprofile der morgendlichen Stationen des Untersuchungsabschnittes MET 10/1-1. Alle Stationen zeigten ein meist deutlich ausgeprägtes Chlorophyllmaximum in mittleren Tiefen. Zu Beginn der Untersuchung lag dies bei 80-100 m und verlagerte sich auf 45-60 m; im weiteren Verlauf war es in 60-80 m Tiefe anzutreffen. Im wesentlichen folgten die Fluoreszenzprofile der Entwicklung der Temperaturprofile (Abb. 62c), wobei die Maxima knapp unterhalb der Thermokline und oberhalb der Nutrikline lagen. Während des Auftretens des kühleren Wasserkörpers entsprach sein Tiefenhorizont dem des Fluoreszenzmaximums.

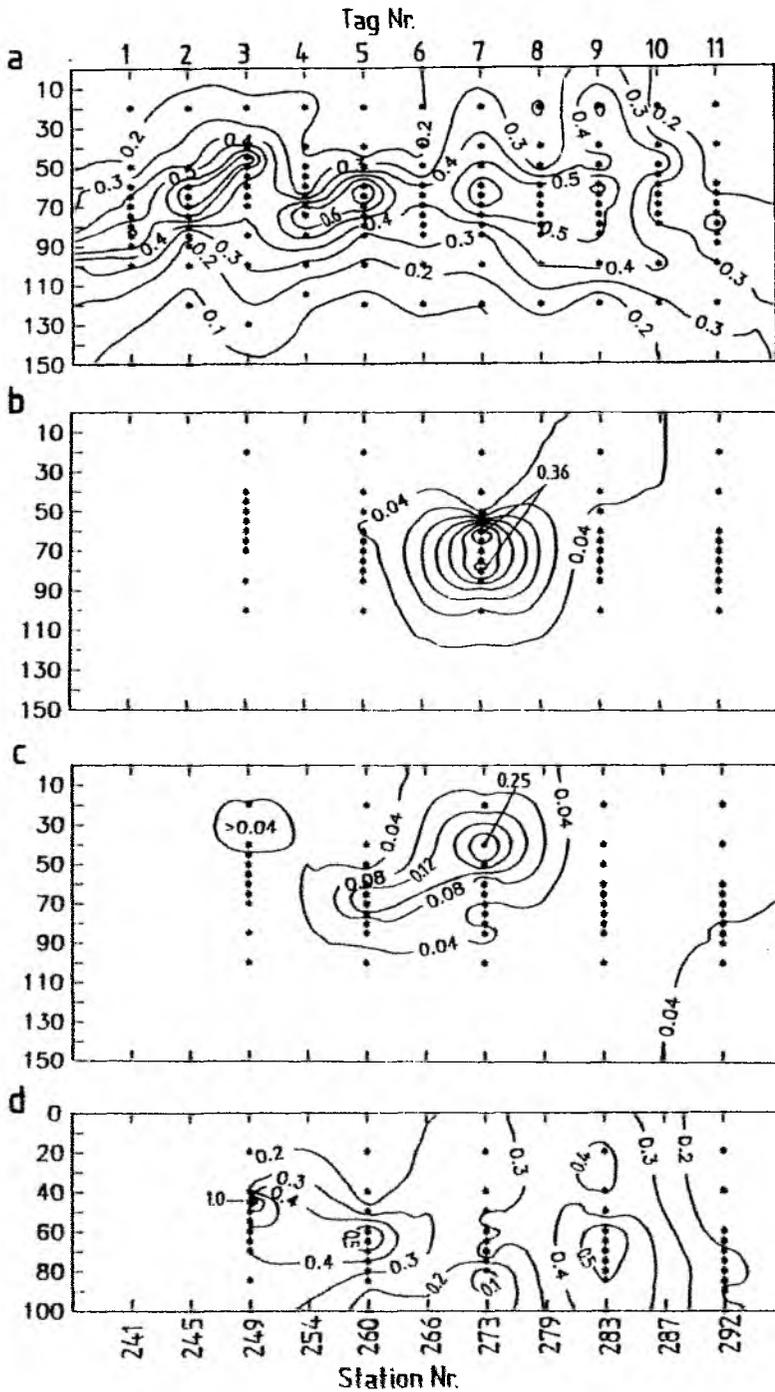


Abb. 66: Konzentration des Chlorophylls ($\mu\text{g l}^{-1}$) des gesamten Phytoplanktons und der unterschiedenen Fraktionen auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-1; a. Gesamt; b. Mikroplankton; c. Nanoplankton; d. Picoplankton.

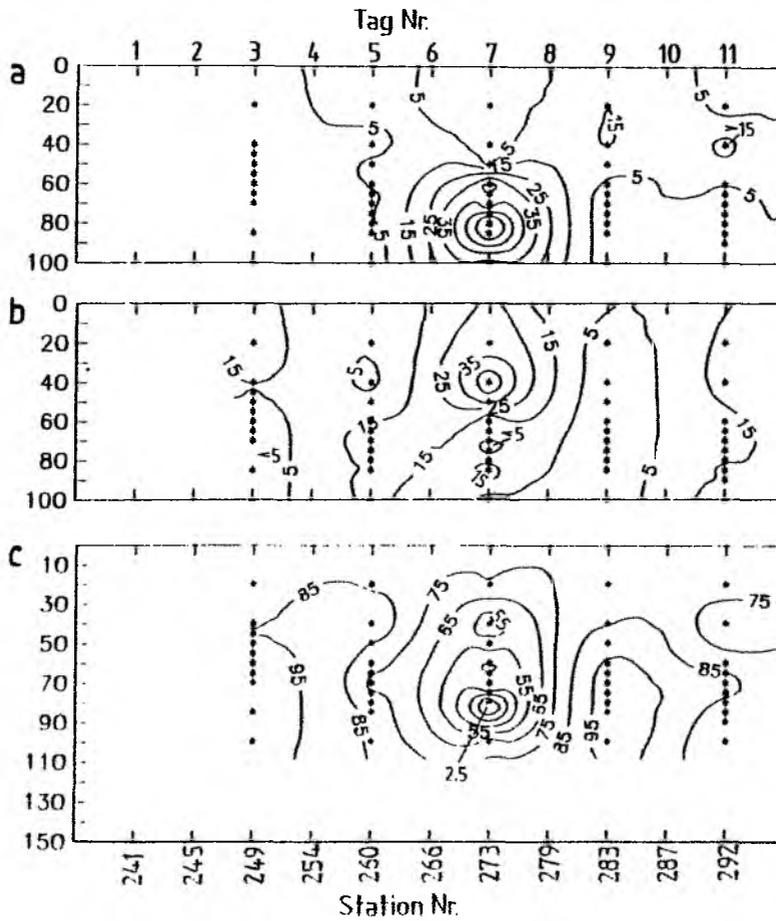


Abb. 67: Anteil der einzelnen Fraktionen am Gesamt-Chlorophyll (X) auf dem Fahrabschnitt MET10/1-1; a. Mikroplankton; b. Nanoplankton; c. Pico-plankton.

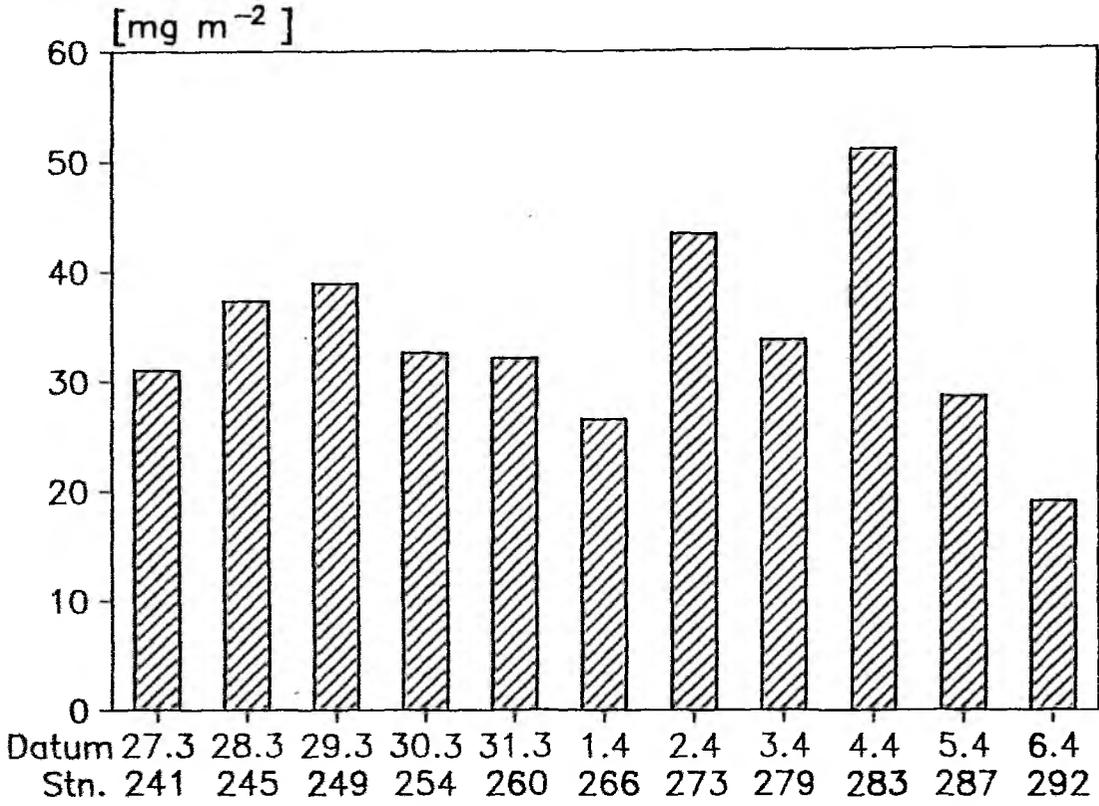


Abb. 68: Über 0-100 m integriertes Chlorophyll (mg m^{-2}) auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-1.

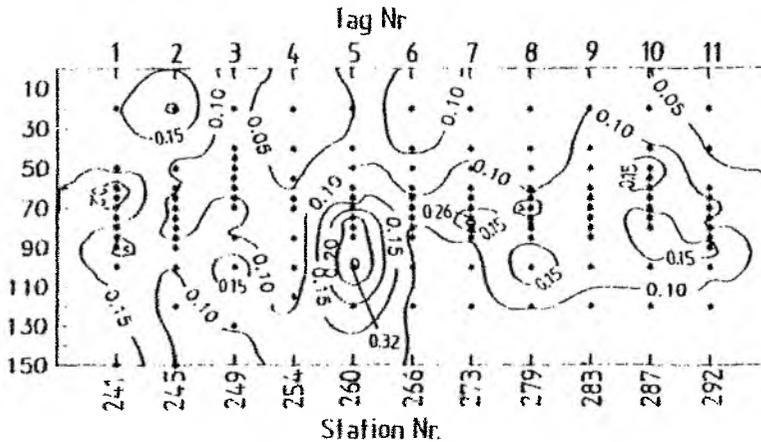


Abb. 69: Partikuläres Silikat ($\mu\text{mol l}^{-1}$) auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-1.

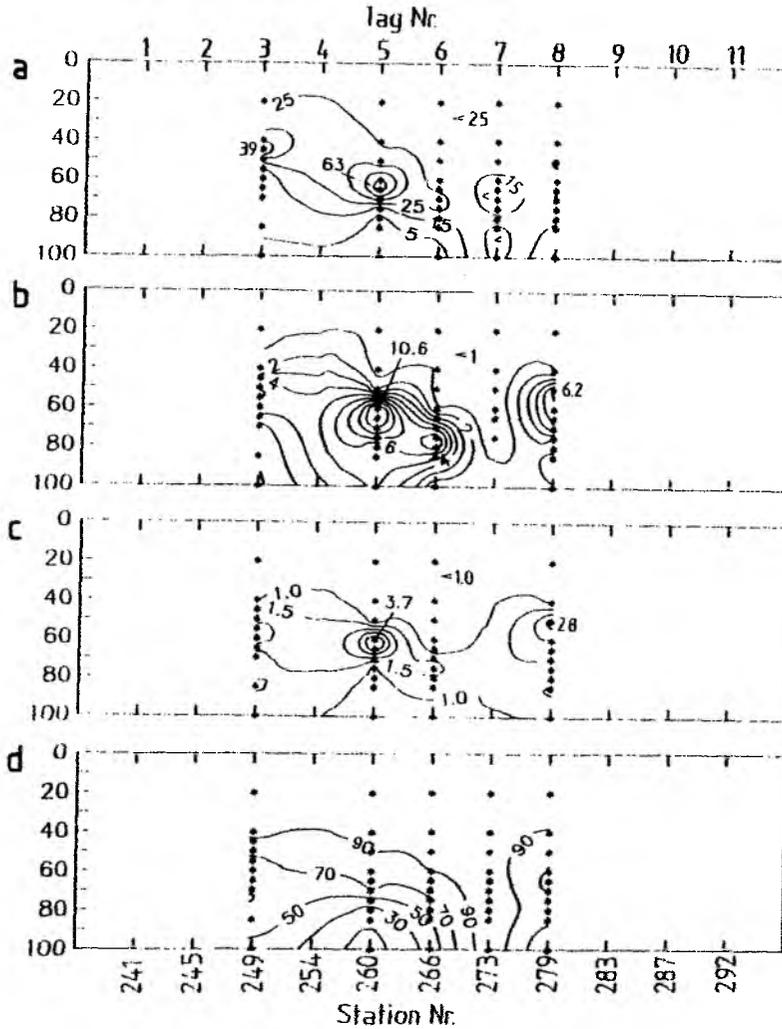


Abb. 70: a-c. Abundanz (10^6 Zellen l^{-1}) der Picocyanobakterien (a), Eucaryonten $< 3 \mu\text{m}$ (b) und Eucaryonten 3-5 μm (c) auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-1; d. Anteil der Picocyanobakterien an der Kohlenstoff-Biomasse des autotrophen Picoplanktons.

Die Ergebnisse der aus diskreten Wasserproben gewonnenen Chlorophyll-Proben (Abb. 66a) entsprechen den Fluoreszenzprofilen. Im Horizont des Chlorophyll-Maximums waren die Konzentrationen stets höher als $0.4 \mu\text{g l}^{-1}$ und erreichten bis zu $0.82 \mu\text{g l}^{-1}$ (Stn 260, 60 m). Während der ersten Hälfte der Untersuchung waren die Konzentrationen leicht höher. In 120 m wurden mit $0.1-0.2 \mu\text{g l}^{-1}$ Konzentrationen gemessen, die nur wenig unter jenen der Oberflächenschicht lagen.

Integriert über 100 m Wassersäule (euphotische Zone) lag der Chlorophyllgehalt bei $28-37 \text{ mg m}^{-2}$ und zeigte keinen signifikanten zeitlichen Trend (Abb. 68). Die Stationen 273 und 283 fallen durch höhere (43 bzw. 51 mg m^{-2}) und Stn 292 durch eine niedrigere (19 mg m^{-2}) Konzentration auf.

Die Größenfraktionierung des Chlorophylls (Abb. 66b-d, 67) ergab, daß das Picoplankton den wesentlichen Teil der Phytoplanktongemeinschaft stellte. Sein Anteil am Gesamtchlorophyll lag zumeist deutlich über 75% und zeigte auf 3 der 5 Stationen, von denen Fraktionierungen vorliegen, eine mit der Tiefe zunehmende Tendenz. Eine auffällige Ausnahme bildete Stn 273, an der im Bereich des Chlorophyll-Maximums weniger als 55% in der Fraktion $<2 \mu\text{m}$ gemessen wurden. Allein an dieser Station erreichte das Mikroplankton, dessen Konzentration im allgemeinen unter $0.04 \mu\text{g l}^{-1}$ lag und oft überhaupt nicht auftrat, Werte bis $0.35 \mu\text{g l}^{-1}$ und Anteile bis zu 87.5%. Auch das Nanoplankton erreichte an dieser Station Konzentrationen bis $0.25 \mu\text{g l}^{-1}$ und eine höhere Bedeutung ($\leq 54\%$). Das Nanoplankton-Maximum lag über jenem des Mikroplanktons. Darüberhinaus konnten auch an Stn 266 bis zu $0.2 \mu\text{g l}^{-1}$ (29%) in der Nanoplanktonfraktion gemessen werden, hier jedoch deutlich tiefer. Ansonsten zeigte auch das Nanoplankton Konzentrationen von meist unter $0.04 \mu\text{g l}^{-1}$.

Die Verteilung des partikulären Silikats (Abb. 69), das als Maß für das Vorkommen von Diatomeen gesehen werden kann, zeigte über den gesamten Untersuchungszeitraum ein Maximum ($>0.1 \mu\text{mol l}^{-1}$) in Tiefen von 70-110 m und somit an der Unterkante des Chlorophyll-Maximums. Die höchsten Konzentrationen ($\leq 0.33 \mu\text{mol l}^{-1}$) wurden auf Stn 260 gemessen und korrespondieren mit den dort gefundenen höheren Biomassen der Nanoplankton-Fraktion. Das im Vergleich zu anderen Proben relativ hohen Verhältnis von partikulärem Silikat zu Chlorophyll von 20-50 deutet auf ein Vorkommen von Diatomeen. Auf Stn 273, die sich durch besonders hohe Anteile und Chlorophyllkonzentrationen von Mikro- und Nanoplankton auszeichnete, wurden in 75 m bis zu $0.26 \mu\text{mol partikuläres Silikat l}^{-1}$ gemessen. Hier lag das part.Si/Chl a-

Verhältnis mit 8-15 aber im Größenbereich anderer Proben. An der Oberfläche betrug das Verhältnis allgemein 7.5 ± 3.1 . Die hohen Nährsalzkonzentrationen an der Oberfläche auf Stn 266 bedingten offenbar auch ein vermehrtes Diatomeen-Wachstum, lag das part.Si/Chl a-Verhältnis doch bei 22.

Picocyanobakterien, Flagellaten $< 3 \mu\text{m}$ und Flagellaten von $3-5 \mu\text{m}$ zeigten ihre höchste Abundanz im Tiefenhorizont des Chlorophyll-Maximums (Abb. 70a-c). Die Zellzahl der Picocyanobakterien lag in den oberen 80 m im allgemeinen über $25 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$, die der Flagellaten jeweils über 10^6 l^{-1} . Stn 260 war durch ein Abundanzmaximum der drei Organismengruppen charakterisiert (Picocyanobakterien $\leq 63 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$, Flagellaten $< 3 \mu\text{m} \leq 10.6 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$, Flagellaten $3-5 \mu\text{m} \leq 3.7 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$), während Stn 273 entsprechend den Ergebnissen der Größenfraktionierung des Chlorophylls niedrige Abundanzen aufwies. Im Gegensatz zu den Picocyanobakterien zeigten die Flagellaten nochmals Abundanzmaxima auf Stn 279 (FL $< 3 \mu\text{m} \leq 6.2 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$, FL $3-5 \mu\text{m} \leq 2.8 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$). Die Biomasse des autotrophen Picoplanktons wurde oberhalb von 50 m durch Picocyanobakterien dominiert, deren Anteil unterhalb von 50 m deutlich abnahm (Abb. 70d).

3.3.1.3 Produktivität des Phytoplanktons

Die Primärproduktion (Abb. 71a) zeigte zu Beginn der Untersuchung (Stn 249 bis 266) ein Maximum im Tiefenhorizont des Chlorophyllmaximums, das mehr als $0.5 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ und auf Stn 260 bis zu $0.90 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ aufwies. Stn 273, die sich durch das vermehrte Auftreten der größeren Größenfraktionen auszeichnete, war durch die geringste Produktion gekennzeichnet. Die höchste Produktion ($\leq 1.85 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) wurde dagegen am nächsten Tag (Stn 279) gemessen, wobei ein Oberflächenmaximum gefunden wurde. Am letzten Tag der Untersuchung (Stn 292) zeigte sich bis in eine Tiefe von 70 m eine Produktion von mehr als $0.3 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Die über 100 m integrierte Produktion spiegelte die oben beschriebene Entwicklung wider (Abb. 73). Während der ersten Hälfte der Untersuchung lag die Produktion relativ konstant bei $0.4 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Stn 273 wies nur $0.1 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ auf, wogegen sich auf Stn 279 $1.10 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ messen ließen. Stn 292 zeigte mit $0.45 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ wieder die Größenordnung des Beginns der Untersuchung.

Die Größenfraktionierung der Primärproduktion (Abb. 71b-d, 72a-c) ergab allgemein einen Anteil von mehr als 80% ($\leq 100\%$) in der Fraktion $< 2 \mu\text{m}$. Das

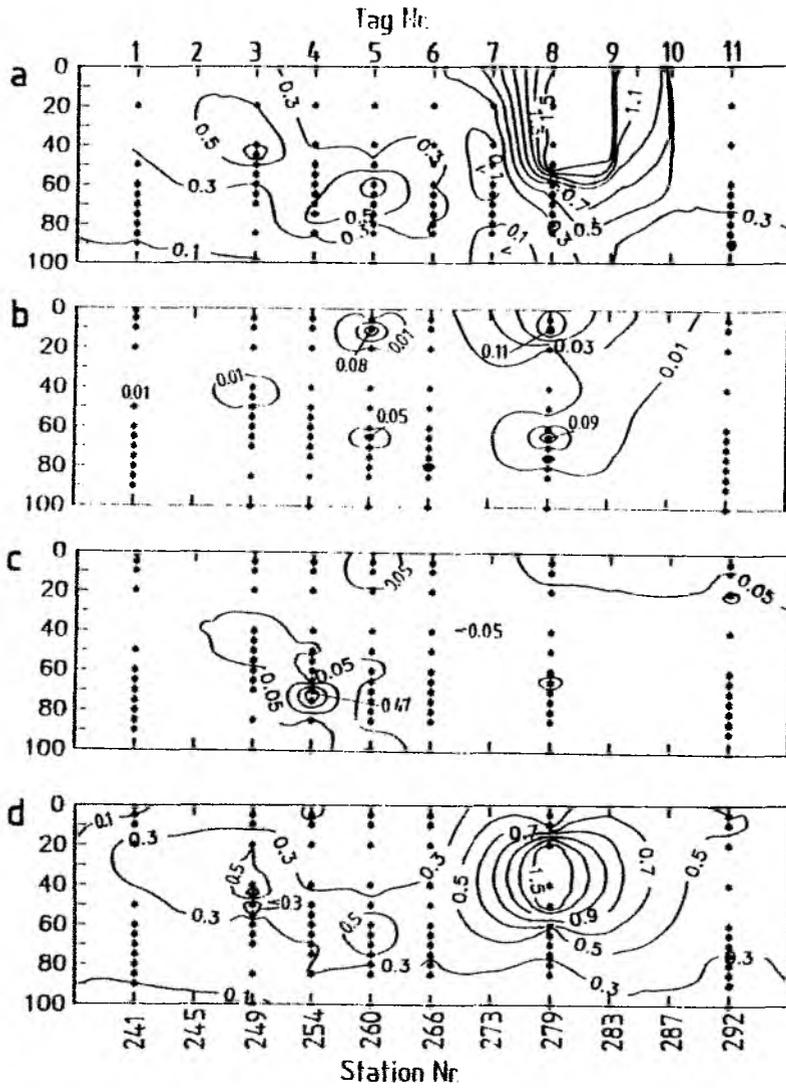


Abb. 71: Primärproduktion ($\mu\text{g C l}^{-2} \text{ h}^{-2}$) des gesamten Phytoplanktons und der unterschiedenen Fraktionen auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-1; a. Gesamt; b. Mikroplankton; c. Nanoplankton; d. Picoplankton.

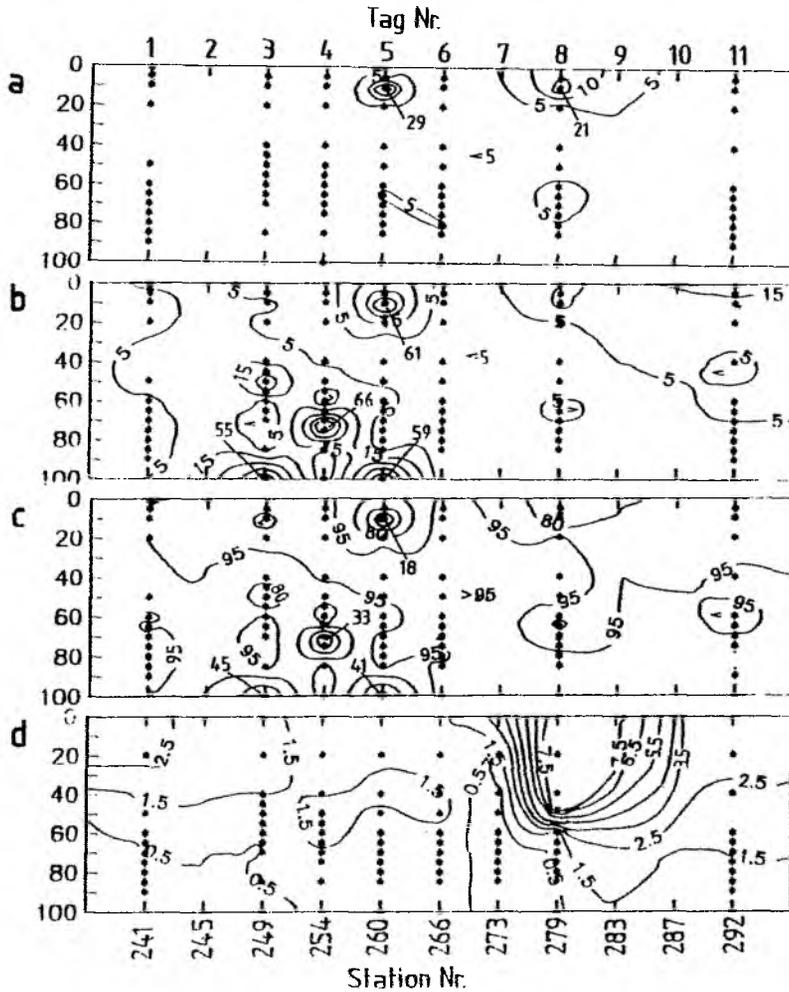


Abb. 72: a-c. Anteil der einzelnen Fraktionen an der Gesamt-Primärproduktion (Z) auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-1; a. Mikroplankton; b. Nanoplankton; c. Picoplankton; d. In-situ Assimilationsraten ($\text{mg C (mg Chl a)}^{-1} \text{h}^{-1}$) des gesamten Phytoplanktons.

Mikroplankton zeigte eine Produktion von weniger als $0.01 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$, die Produktion des Nanoplanktons lag allgemein unter $0.05 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$; oftmals ließ sich keine Produktion in diesen Größenfraktionen messen. Das Mikroplankton produzierte auf Stn 260 $0.08 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ in Oberflächennähe, auf Stn 279 $0.11 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ in Oberflächennähe und $0.87 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ in 65 m Tiefe. Das Nanoplankton zeigte eine erhöhte Produktion bis zu $0.47 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ in 70-75 m auf Stn 254. In diesen Proben zeigte sich auch ein niedrigerer Anteil der Picoplanktonfraktion an der Gesamtproduktion. Die erhöhte Biomasse der größeren Größenfraktionen auf Stn 273 wurde nicht durch erhöhte Produktionswerte dieser Fraktionen reflektiert.

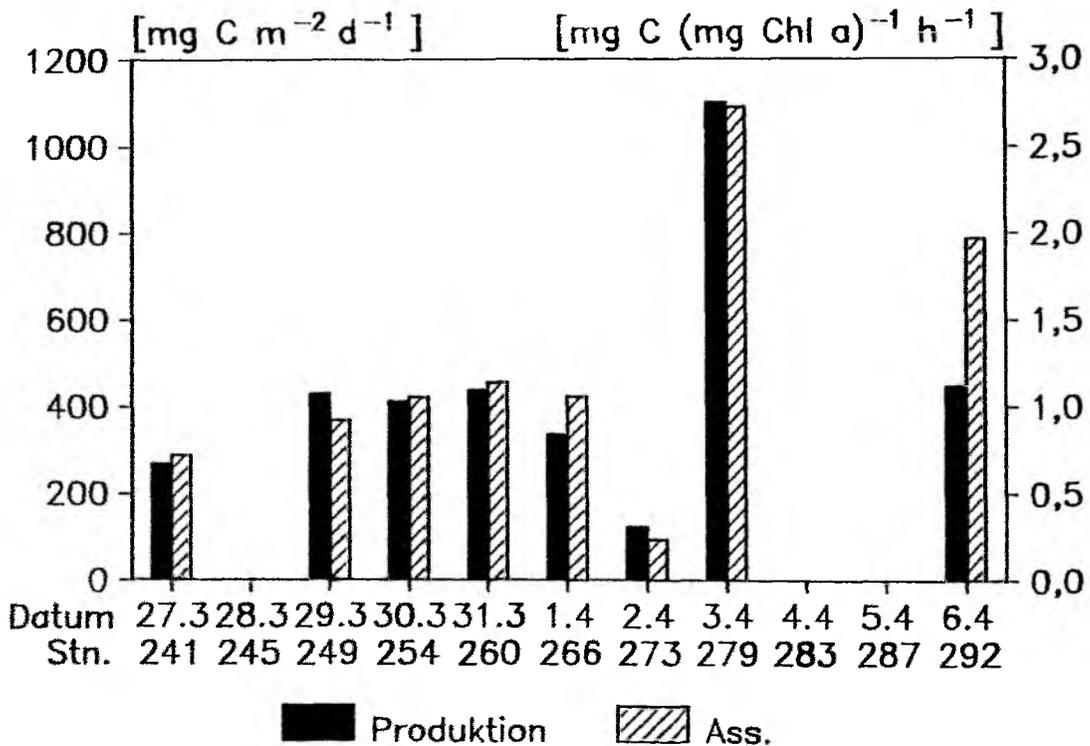


Abb. 73: Abb. : Über 0-100 m integrierte Primärproduktion ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) und Assimilationsrate ($\text{mg C (mg Chl a)}^{-1} \text{h}^{-1}$) auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-1.

Die Assimilationsraten folgten der Entwicklung der Primärproduktion (Abb. 72d). Am ersten Tag nahmen sie mit der Tiefe ab, später zeigten auch sie ein Maximum im Tiefenhorizont des Produktionsmaximums. Mit Werten $\leq 2.8 \text{ mg C (mg Chl a)}^{-1} \text{h}^{-1}$ wiesen sie eine niedrige Produktivität aus. Nach Werten $< 0.5 \text{ mg C (mg Chl a)}^{-1} \text{h}^{-1}$ auf Stn 273 wurden hohe, mit der Tiefe abnehmende Werte ($\leq 9.8 \text{ mg C (mg Chl a)}^{-1} \text{h}^{-1}$) gemessen, während sie auf der letzten Station (292) wieder im Größenbereich des ersten Tages lagen.

Auf der Basis der integrierten Werte von Chlorophyll und Primärproduktion lagen die Assimilationsraten der Wasserschale bei 0.72 bis 2.72 mg C (mg Chl a)⁻¹ h⁻¹. Die Assimilationsraten folgen stets direkt der Entwicklung der Primärproduktion selbst und schienen durch die Konzentration des Chlorophylls relativ wenig beeinflusst zu sein.

3.3.2 Driftgebiet MET 10/1-2 bei 33°N 20°W

3.3.2.1 Hydrographie und Chemie

Abb. 74a-c stellt die Profile von Dichte (σ_θ), Salinität und Temperatur der morgendlichen Stationen eines jeden Tages des Untersuchungsgebietes MET 10/1-2 im gleichen Maßstab wie für das Untersuchungsgebiet MET 10/1-1 dar. Deutlich werden die insgesamt viel geringeren Gradienten im 2. Untersuchungsgebiet. Die Vertikalprofile der Dichte zeigen in den oberen 160 m kaum einen Gradienten. Turbulente Durchmischung, gekennzeichnet durch gleiche Werte der Dichte, fand sich im 2. Untersuchungsgebiet aber nur in den oberen 20 m.

Die Temperatur lag bei 17.6 °C und zeigte in den Vertikalprofilen eine hohe Variabilität bei gerigen Gradienten. So läßt sich z.T. ein leichter Temperaturgradient in ca. 40 m feststellen, der auf eine Erwärmung der Oberflächenschicht zurückzuführen sein könnte. Die Stationen 370, 382 und 398 wiesen eine Schicht leicht kühleren Wassers in 95-130 m Tiefe auf, wogegen sich auf Stn 387 und 392 eine deutliche Thermokline unterhalb 150 m andeutete.

Die Vertikalprofile des Salzgehaltes, der bei etwa 36.5 ‰ lag, zeigten einen zu den Temperaturprofilen ausnahmslos parallelen Verlauf.

Das Lichtklima entsprach trotz der nördlicheren Position dem des ersten Untersuchungsgebietes und war über den Untersuchungszeitraum recht konstant (Abb. 75b). Die mittlere stündliche Globalstrahlung des Lichttages (06:00-21:00 h UTC) lag um 400 W m⁻² h⁻¹. Der Tagesgang der Einstrahlung (Abb. 75a) zeigte einen zum ersten Untersuchungsgebiet vergleichbaren Verlauf. Auch hier deckte die Inkubationszeit der Primärproduktion (07:00-19:00 h UTC) den Lichttag gut ab.

Auch im 2. Untersuchungsgebiet fand sich eine deutliche Nährsalzverknappung in der euphotischen Zone. Oberhalb 60 m lag Nitrat (Abb. 76a) in Konzen-

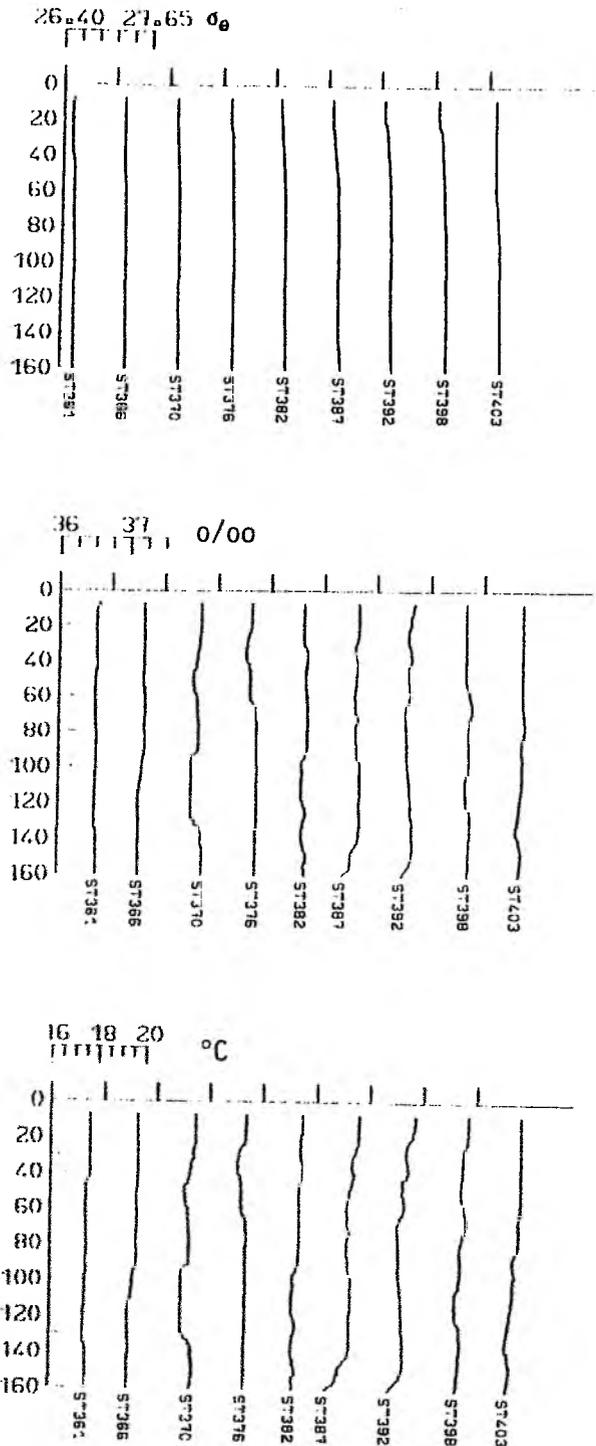


Abb. 74: Vertikalprofile von Dichte (σ_e), Salzgehalt (‰) und Temperatur ($^{\circ}\text{C}$) der morgendlichen Stationen (05.00 Uhr UTC) des Fahrtabschnittes MET10/1-2.

trationen $<0.1 \mu\text{mol l}^{-1}$ vor, nur Stn 376 wies hier Konzentrationen bis zu $0.38 \mu\text{mol l}^{-1}$ auf. Zum Ende der Untersuchung schienen die Nitratkonzentrationen in der Schicht 60-100 m anzusteigen und es fand sich eine deutliche Zunahme ab etwa 70 m.

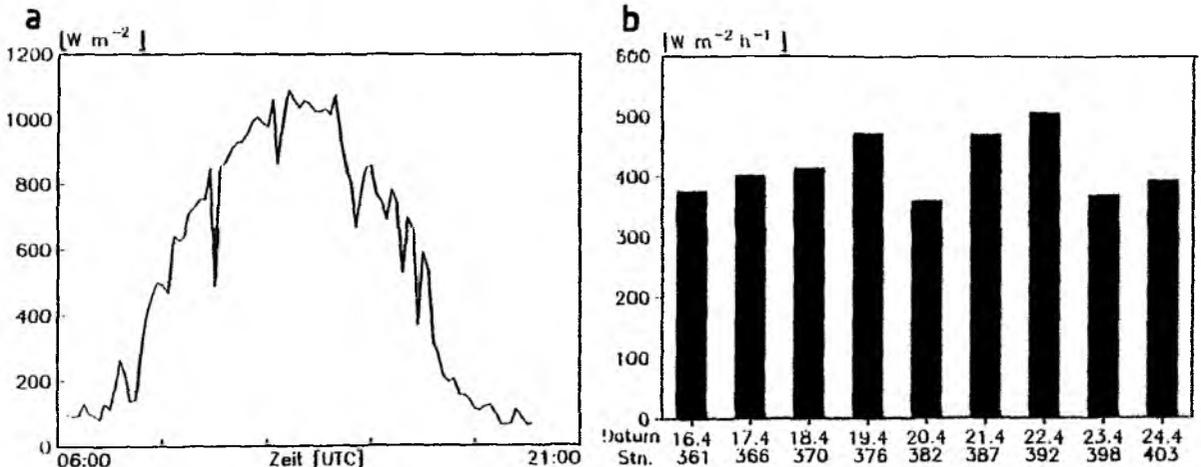


Abb. 75: Lichtverhältnisse auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-2; a. Tagesgang der Einstrahlung (W m^{-2}) am 21. April 1989 (Stn 387); b. Mittleres Stundenmittel der Einstrahlung ($\text{W m}^{-2} \text{h}^{-1}$).

Messungen von Nitrit, Ammonium und Phosphat liegen nur von den Stationen 361 und 376 vor (Abb. 76b,c). Nitrit lag in den oberen 40 m in Konzentrationen unterhalb der Meßgrenze (Stn 361) bzw. unter $0.1 \mu\text{mol l}^{-1}$ vor. In 80-150 zeigte sich mit bis zu $0.38 \mu\text{mol l}^{-1}$ ein primäres Nitritmaximum. Ammonium konnte in der euphotischen Zone in Konzentrationen von $0.6-1.6 \mu\text{mol l}^{-1}$ gemessen werden und zeigte auf beiden Stationen je ein Maximum in 20 und 60 m. Die Messungen erscheinen verlässlicher als jene des Abschnittes MET 10/1-1. Phosphat zeigte in ca. 80 m eine deutliche Nutrikline; oberhalb dieser wurden Konzentrationen $<0.1 \mu\text{mol l}^{-1}$ gemessen. Aus dem Untersuchungsgebiet MET 10/1-2 liegen keine Silikat-Messungen vor.

3.3.2.2 Abundanz und Biomasse des Phytoplanktons

Die Vertikalprofile der Fluoreszenz als relatives Maß für die Chlorophyll-Verteilung (Abb. 77) der morgendlichen Stationen - im gleichen Maßstab wie für das erste Untersuchungsgebiet - zeigen eine höhere Variabilität und kräftigere Ausschläge. Letzteres läßt auf ein Vorkommen größerer Phyto-

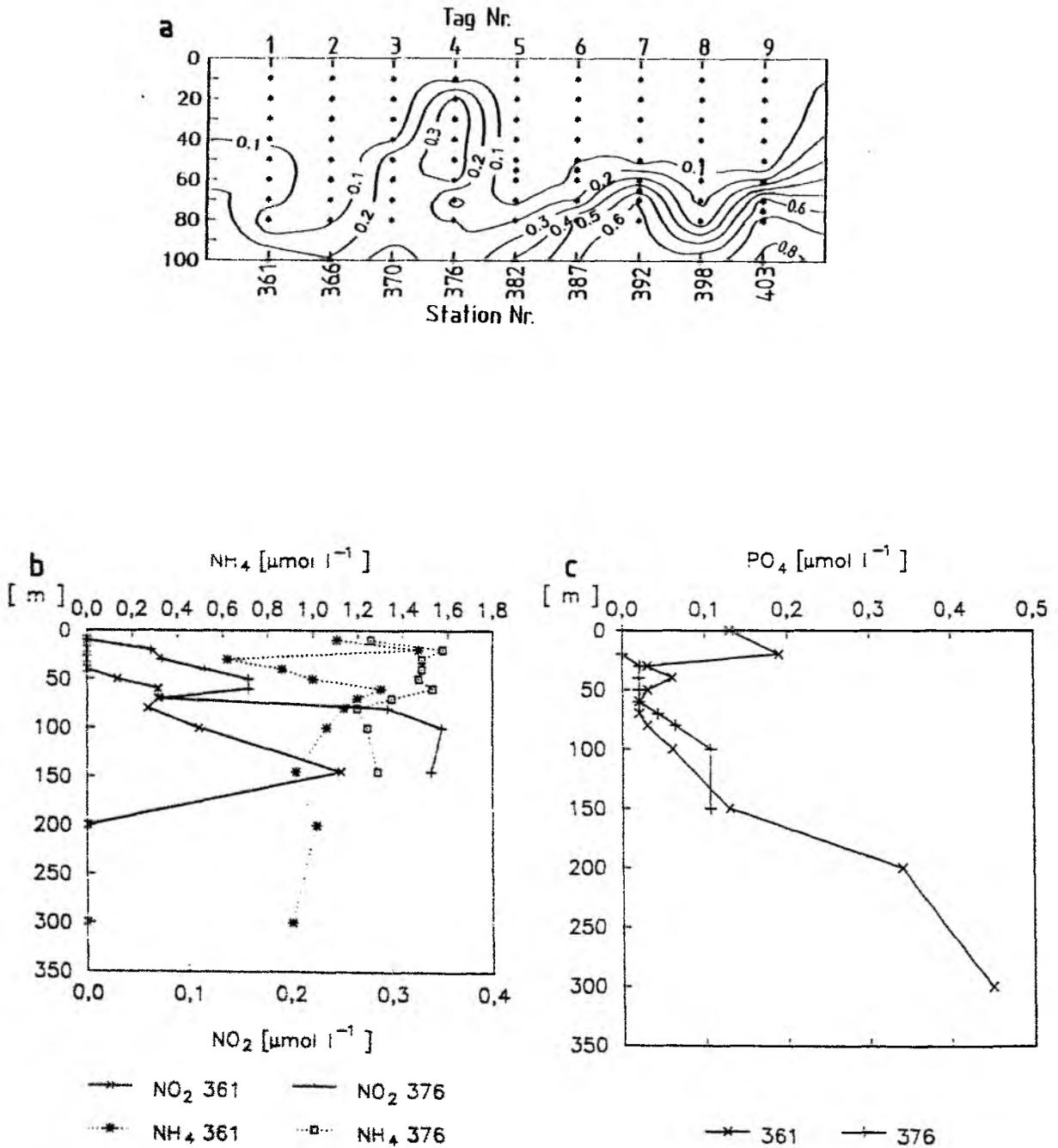


Abb. 76: Nährsalzkonzentrationen ($\mu\text{mol l}^{-2}$) während des Fahrtabschnittes MET10/1-1; a. Nitrat; b. Ammonium und Nitrit (Stn 361, 376); c. Phosphat (Stn 361, 376).

plankter schließen. Während sich am ersten Tag der Untersuchung (Stn 361) ein Chlorophyll-Maximum in 40 m fand, wiesen die beiden nächsten Tage (Stn 366, 370) ein schwaches 'Subsurface'- bzw. Oberflächenmaximum auf. Nachdem sich auf Stn 376 zwei Maxima zeigten (30 m und 80 m), waren die letzten drei Tage (Stn 382-392) durch ein Tiefenmaximum in 40-70 m charakterisiert. Von den Stationen 398 und 403 liegen keine Fluoreszenzprofile vor.

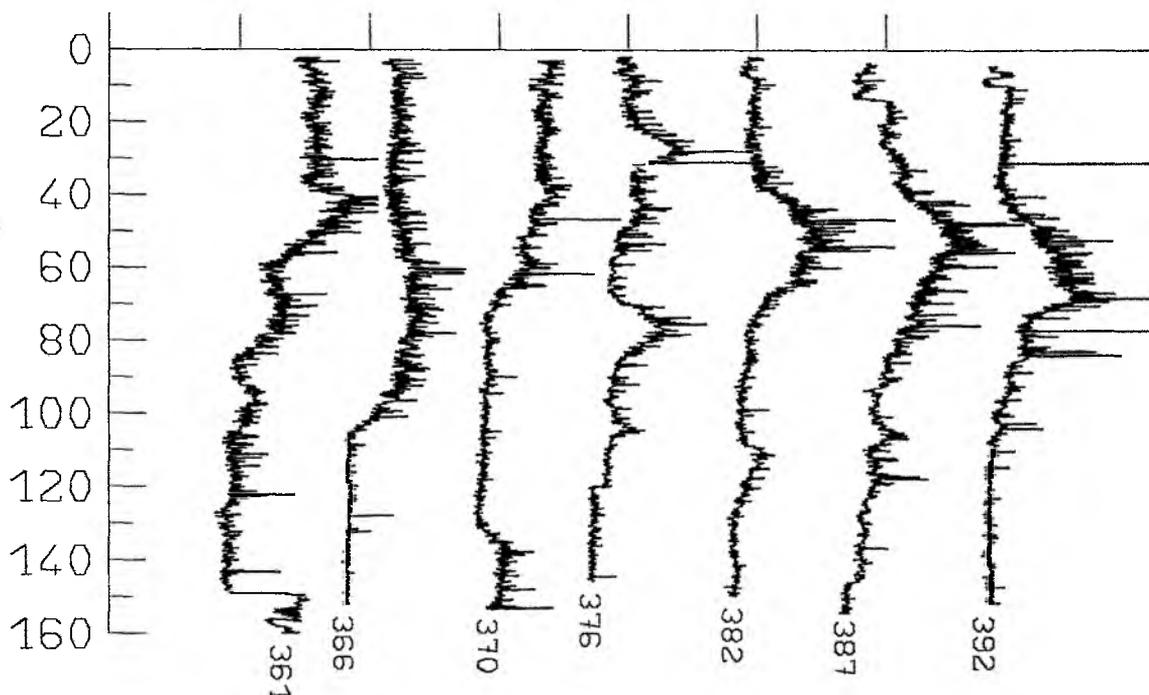


Abb. 77: Fluoreszenzprofile der morgendlichen Stationen auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-2, relative Einheiten. Beschriftung: Stn Nr.

Auch die aus den Schöpferproben gewonnen Chlorophyllwerte (Abb. 78a) spiegeln die Variabilität der Fluoreszenzprofile wider. Auf Stn 387 lag das ChlorophyllMaximum der Schöpfer-Proben (20 m) deutlich höher als das des Fluoreszenzprofils (40-60 m), ansonsten stimmen die Ergebnisse gut überein. Allgemein fand sich ein Horizont höherer Konzentrationen (meist $>0.5 \mu\text{g l}^{-2}$) in mittleren, aber variablen Tiefen. Die höchsten Konzentrationen betragen etwa $1 \mu\text{g l}^{-2}$. Auch in diesem Untersuchungsgebiet lagen die Konzentrationen in 100 m nicht wesentlich unter jenen der Oberflächenschicht.

Während die Konzentrationen im Chlorophyll-Maximum des 2. Untersuchungsgebietes nur wenig über jenen des ersten Gebietes lagen, waren die Konzentrationen ober- und unterhalb des Maximums hier deutlich höher. Dadurch

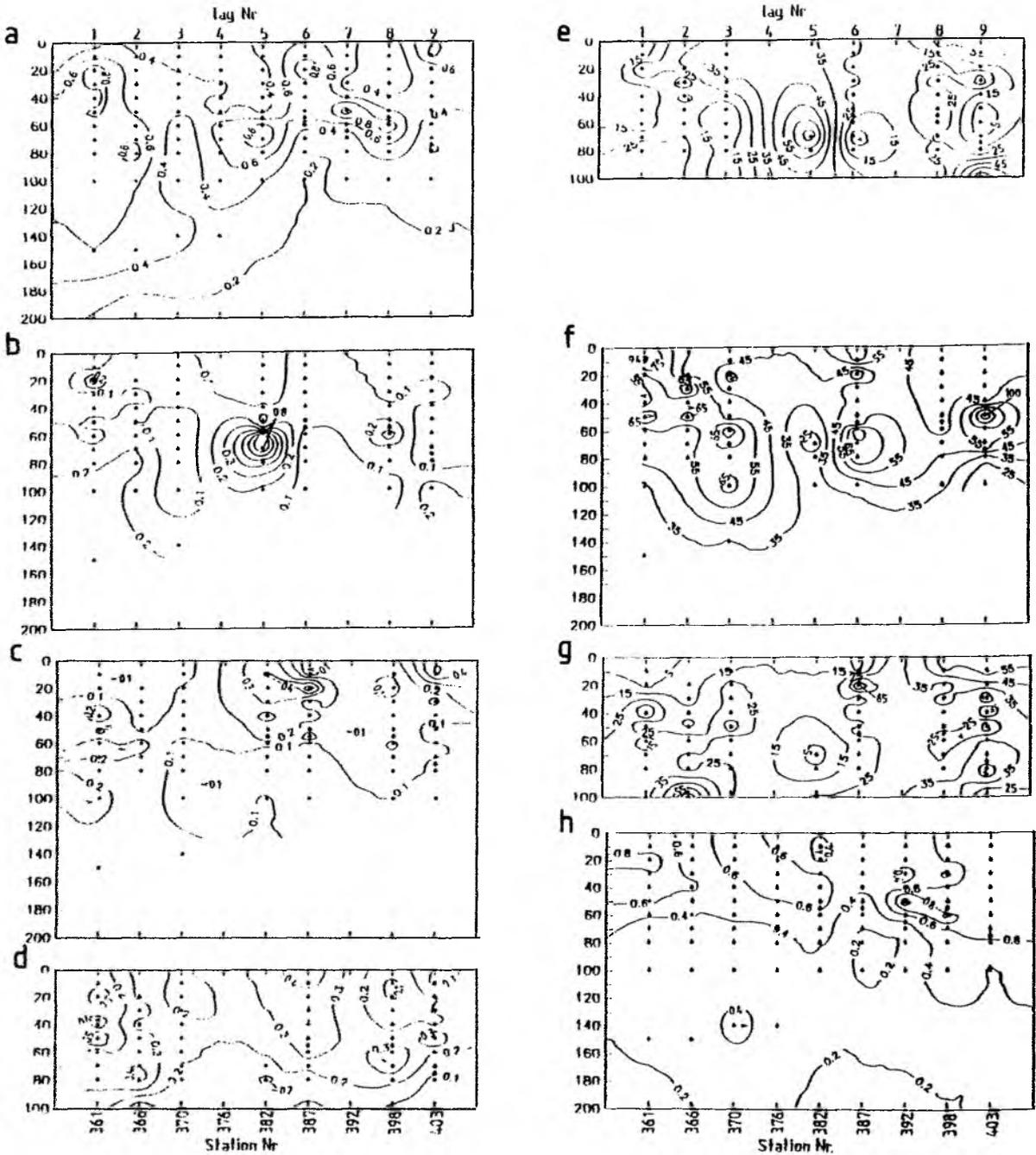


Abb. 78: Biomasse-Parameter des Phytoplanktons auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-2. a-d. Konzentration des Chlorophylls ($\mu\text{g l}^{-2}$) des gesamten Phytoplanktons und der unterschiedenen Fraktionen; a. Gesamt; b. Mikroplankton; c. Nanoplankton; d. Picoplankton; e-g. Anteil der einzelnen Fraktionen am Gesamt-Chlorophyll; e. Mikroplankton; f. Nanoplankton; g. Picoplankton; h. Partikuläres Silikat ($\mu\text{mol l}^{-2}$).

lagen die über die euphotische Zone (100 m) integrierten Chlorophyllwerte mit 20-73 mg m⁻² deutlich über den des ersten Abschnittes (Abb. 79). Über den Untersuchungszeitraum läßt sich eine abnehmende Tendenz der integrierten Werte erkennen.

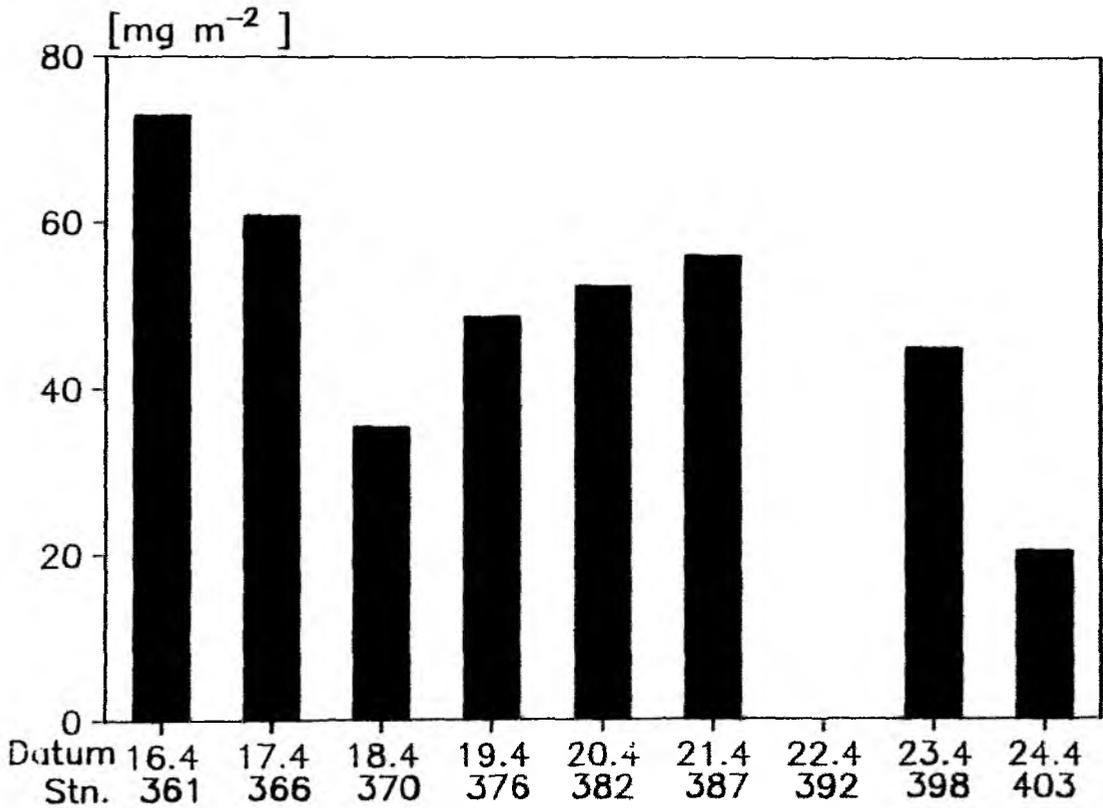


Abb. 79: Über 0-100 m integriertes Chlorophyll (mg m⁻²) auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-2.

Auch während dieses Untersuchungsabschnittes ergab die Größenfraktionierung des Chlorophylls (Abb. 78b-g) das Picoplankton als dominierende Größenklasse. Sein Anteil am Gesamtchlorophyll war wesentlich kleiner als im ersten Untersuchungsgebiet, lag aber dennoch meist über 55%. Die Konzentration des Mikroplankton-Chlorophylls lag meist unter 0.2 µg l⁻¹, z.T. unter 0.1 µg l⁻¹. Eine auffallend hohe Biomasse (≤0.96 µg l⁻¹) bildete das Mikroplankton auf Stn 382 und war damit verantwortlich für die Ausbildung des 'Subsurface'-Chlorophyll-Maximums (≤86%). Gleiches gilt, wenngleich nicht so deutlich ausgeprägt, für Stn 398, wo das Mikroplankton in 60 m mit 0.42 µg l⁻¹ 41% des Chlorophylls stellte. Die Konzentrationen der Nanoplankton-Fraktion lagen allgemein in der selben Größenordnung wie die des Mikroplanktons. Das Nanoplankton zeigte auf den Stationen 382 und 387 eine höhere Biomasse (≤0.67 µg l⁻¹) in den oberen 30 m der Wassersäule.

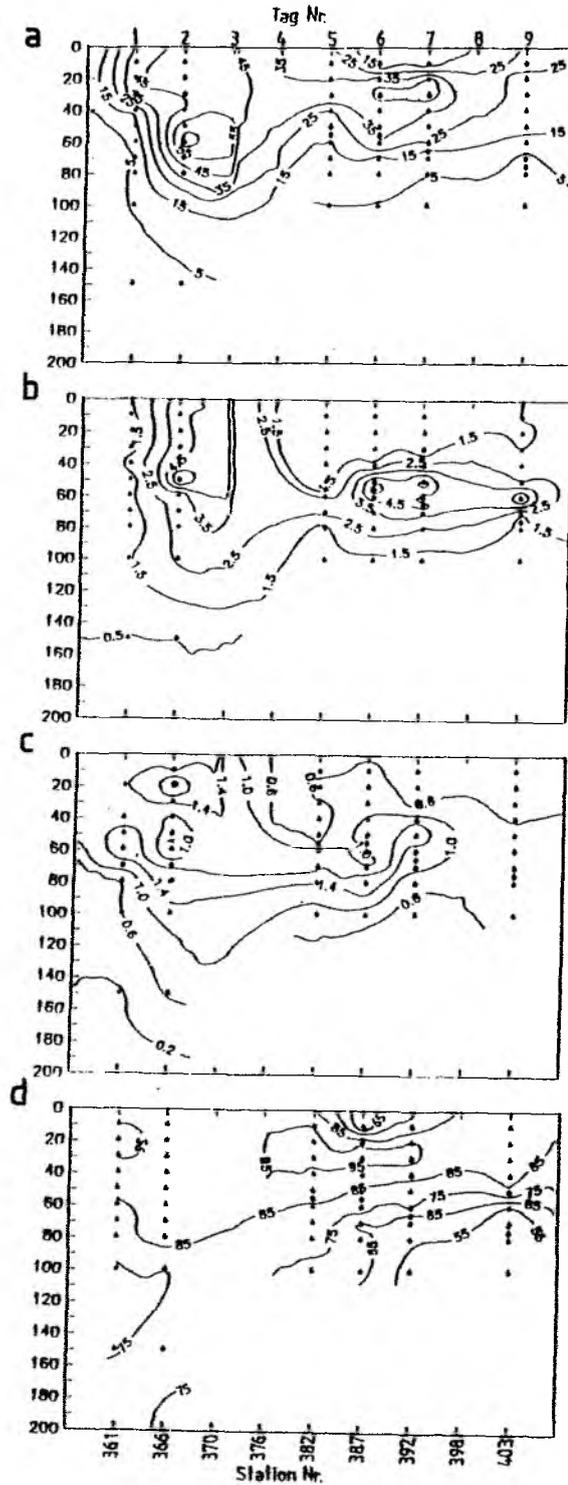


Abb. 80: Abundanz (10^6 Zellen l^{-1}) der Picocyanobakterien (a), Eucaryonten $< 3 \mu m$ (b) und Eucaryonten $3-5 \mu m$ (c) auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-2; d. Anteil der Picocyanobakterien an der Kohlenstoff-Biomasse des autotrophen Picoplanktons.

Das partikuläre Silikat, ein Indikator für das Auftreten von Diatomeen, zeigte eine mit der Tiefe abnehmende Tendenz (Abb. 78h). Eine Ausnahme bildete Stn 392, an der ein deutliches Maximum in 50 m ($\leq 1.23 \mu\text{mol l}^{-1}$) gefunden wurde. Allgemein wurden in den oberen 50 m Konzentrationen $> 0.4 \mu\text{mol l}^{-1}$, oft $> 0.6 \mu\text{mol l}^{-1}$ gemessen. Das Biomassemaximum des Mikroplanktons auf Stn 382 lag unterhalb der $0.6 \mu\text{mol l}^{-1}$ -Isoplethe des partikulären Silikats, so daß es sich bei dieser Mikroplanktonpopulation wahrscheinlich um größere Dinoflagellaten gehandelt hat. Auch die höheren Nanoplankton-Biomassen in Oberflächennähe der Stn 382, 387 und 403 bedingten keine erhöhten Konzentrationen des partikulären Silikats.

Die Picocyanobakterien, Flagellaten $< 3 \mu\text{m}$ und Flagellaten von $3-5 \mu\text{m}$ zeigten auch in diesem Untersuchungsgebiet einen einander ähnlichen Verlauf ihrer Isoplethendiagramme der Zellzahlen (Abb. 80a-c). Alle drei Gruppen wiesen 'Subsurface'-Maxima auf. Die Zellzahlen der Picocyanobakterien lagen in den oberen 80 m über $15 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$. Die höchste Abundanz fand sich auf Stn 366 ($\leq 70.3 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$). An gleicher Stelle fand sich auch ein Abundanzmaximum der Picoflagellaten ($\leq 7.0 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$), und auch die Flagellaten von $3-5 \mu\text{m}$ zeigten Abundanzen $> 1.4 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$, jedoch oberhalb und unterhalb des Picoplankton-Maximums. Sowohl Picocyanobakterien als auch Picoflagellaten zeigten Abundanzmaxima an Stn 387 und 392 (Picocyanobakterien $\leq 52.4 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$, Picoflagellaten $\leq 6.3 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$), wobei das Maximum der Flagellaten (ca. 50 m) unter dem der Picocyanobakterien (30 m) lag. Nochmals unterhalb des Maximums der Flagellaten $< 3 \mu\text{m}$ fand sich ein Abundanzmaximum der Flagellaten von $3-5 \mu\text{m}$ ($\leq 1.8 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$). Die Entwicklung der Zellzahlen des Picoplanktons korrespondiert gut mit dem Anteil dieser Größenfraktion am Gesamtchlorophyll. Picocyanobakterien waren um den Faktor 10 häufiger als Eucaryonten $< 3 \mu\text{m}$ und dominierten die Biomasse des Picoplanktons. Ihr Anteil an der Kohlenstoff-Biomasse des autotrophen Picoplanktons nahm, ähnlich wie im südlichen Gebiet, mit der Tiefe ab (Abb. 80d).

3.3.2.3 Produktivität des Phytoplanktons

Die Primärproduktion war in diesem Untersuchungsgebiet niedriger als in dem südlichen. Das Produktionsmaximum ($> 0.3 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) verlagerte sich von der Oberfläche am ersten Tag (Stn 361) zu einem 'Subsurface'-Maximum in ca. 40 m Tiefe (Abb. 81a). Am Ende der Untersuchung lag wieder ein Oberflächenmaximum vor. Am deutlichsten war das 'Subsurface'-Maximum an Stn 366 ausge-

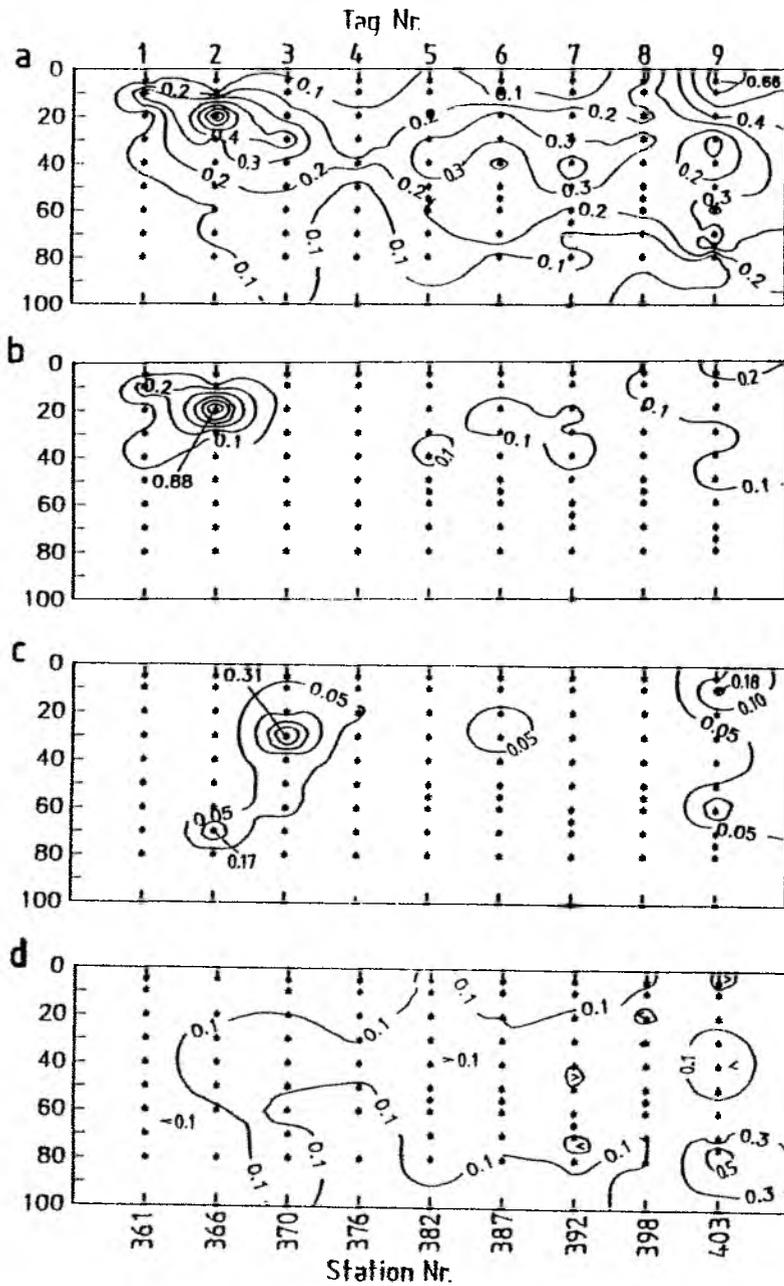


Abb. 81: Primärproduktion ($\mu\text{g C l}^{-2} \text{h}^{-2}$) des gesamten Phytoplanktons und der unterschiedenen Fraktionen auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-2; a. Gesamt; b. Mikroplankton; c. Nanoplankton; d. Picoplankton.

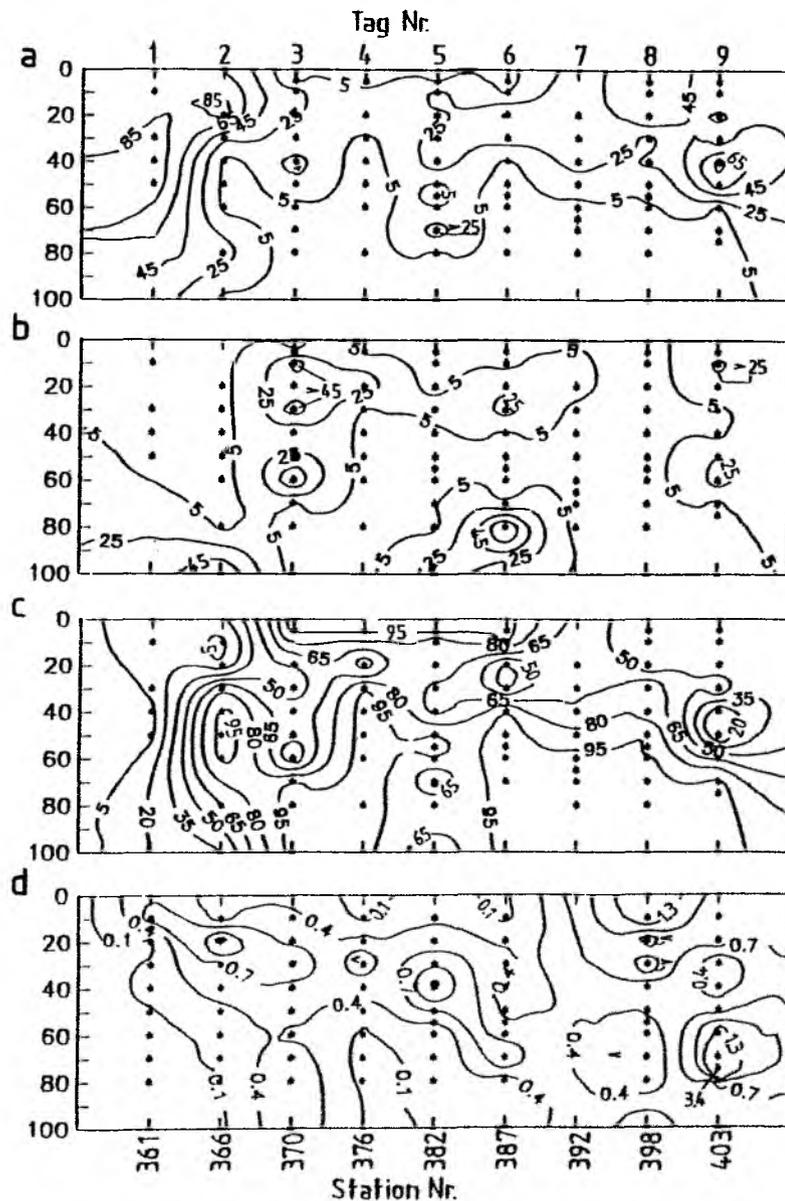


Abb. 82: a-c. Anteil der einzelnen Fraktionen an der Gesamt-Primärproduktion ($\%$) auf dem Fahrabschnitt MET10/1-2; a. Mikroplankton; b. Nanoplankton; c. Picoplankton; d. In-situ Assimilationsraten ($\text{mg C (mg Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-2}$) des gesamten Phytoplanktons.

bildet, wo mit bis zu $0.88 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ die höchste Produktion im Untersuchungsgebiet gemessen wurden. Sowohl in 100 m als auch an der Oberfläche der meisten Stationen wurden weniger als $0.1 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ gemessen, oftmals konnte in diesen Proben keine Produktion festgestellt werden. Stn 403 zeigte entgegen der Chlorophyll-Verteilung ein deutliches Produktionsminimum, wo sonst ein Maximum gemessen wurde.

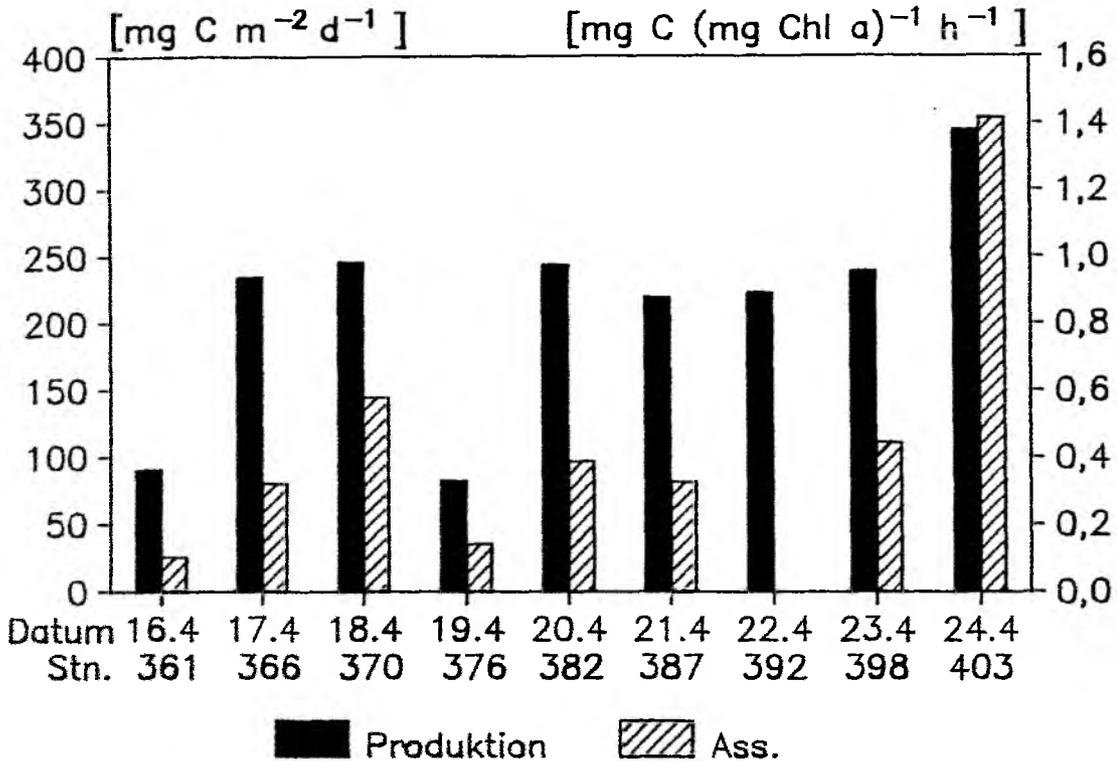


Abb. 83: Über 0-100 m integrierte Primärproduktion ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) und Assimilationsrate ($\text{mg C (mg Chl a)}^{-1} \text{h}^{-1}$) auf dem Fahrtabschnitt MET10/1-2.

Die über die euphotischen Zone integrierte Produktion (Abb. 83) lag im Durchschnitt bei $0.23 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$. Stn 361 und 376 fallen durch ihre niedrige Produktion (0.09 bzw. $0.08 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) auf, während Stn 403 durch ihre hohe Produktion ($0.35 \text{ g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) herausfällt. Der zum Ende der Untersuchung hin abfallende Trend der integrierten Chlorophyll-Werte ließ sich in der Primärproduktion nicht feststellen.

Die Größenfraktionierung der Produktion (Abb. 81b-d, 82a-c) zeigte erneut das Picoplankton als dominierende Fraktion. Die Darstellung des Anteils der kleinen Fraktion an der Gesamtproduktion zeigt eine große Ähnlichkeit mit der entsprechenden Darstellung des Chlorophylls (Abb. 78g), der Anteil

dieser Fraktion an der Produktion war aber höher als der am Chlorophyll. Die Produktion des Mikroplanktons lag allgemein unter $0.1 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$, auffällig wurde lediglich eine Produktion bis $0.88 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ um 20 m auf Stn 366. Die Produktion des Nanoplanktons, allgemein $<0.05 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$, zeigte auf Stn 370 bis zu $0.31 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$. Auf der letzten Station zeigten Mikro- und Naoplankton eine erhöhte Produktion. Die Chlorophyll-Maxima des Mikro- und Nanoplanktons zeichneten sich nicht durch höhere Produktionswerte in diesen Fraktionen aus.

Die Entwicklung der Assimilationsraten (Abb. 82d) folgte in groben Zügen der Entwicklung der Primärproduktion. Im Tiefenhorizont des Produktionsmaximums wurden bis $1.7 \text{ mg C (mg Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$ gemessen. Die letzte Station (403) zeigte hohe Assimilationsraten sowohl an der Oberfläche als auch in 60-80 m. Auf der Basis der integrierten Werte von Chlorophyll und Primärproduktion lagen die Assimilationsraten bei $0.1-1.4 \text{ mg C (mg Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$. Die Stationen mit auffallend niedriger Produktion (361, 376) zeigten auch niedrige Assimilationsraten, Stn 403 mit auffallend hoher Produktion eine hohe Assimilationsrate. Auf den anderen Stationen mit annähernd gleicher Produktion zeigten die Assimilationsraten eine stärkere Varianz als es auf dem ersten Untersuchungsabschnitt festgestellt wurde. Dies deutet auf einen stärkeren Einfluß des Chlorophylls auf die Assimilationsraten als im ersten Untersuchungsgebiet.

4. Diskussion

4.1 Eine kritische Betrachtung der angewandten Methoden

4.1.1 Die Quantifizierung des Nano- und Picoplanktons durch fraktionierte Filtration

Die Größenfraktionierung natürlicher Planktonpopulationen mittels Gaze oder Filtern birgt erheblich methodische Probleme, die bereits ausführlich von Elser et al. (1986) diskutiert wurden. Eine hohe Biomasse kann zu einer Verstopfung der Gaze oder Filter führen, was zu einer Retention kleinerer Partikel beitragen kann und so zu einer Unterschätzung der kleineren Fraktionen führt. Ein Problem speziell bei der Anwendung von Gazen ist der Zerfall von Zellketten oder Kolonien durch die mechanische Einwirkung, was eine Unterschätzung der größeren Fraktion bedingt. Labile Zellketten wie etwa Thalassiosira trennen und nach der Größe der einzelnen Zellen fraktionierte werden. Längliche Zellen können längs durch die Gaze treten und tragen damit zur Überschätzung der kleineren Fraktion bei. In einem Fraktionierungsexperiment traten 50% von Nitzschia closterium durch eine 20 µm-Gaze, obgleich sie bis zu 100 µm lang waren (Jochem 1987). Bei der Fraktionierung des Picoplanktons durch Nuclepore-Filter könnten bei Anwendung eines leichten Unterdruckes, wie in dieser Arbeit, größere Flagellaten durch die Poren treten, da sie keine feste Zellwand und damit eine hohe Flexibilität besitzen. Andererseits können größere Zellen die Poren des Filters rasch verstopfen und somit den Durchlaß kleinerer Zellen behindern. Daneben könnten empfindliche nackte Flagellaten während der Filtration per Unterdruck geschädigt werden, so daß sie organische Substanz abgeben ('cell leakage') oder gar platzen. Beides führt zu einer Unterschätzung sowohl der Gesamtparameter als auch der größeren Fraktion.

Li (1986) kontrollierte die Qualität von Filter-Fraktionierungen durch Zytometrie-Analysen des Filtrats. 100% der Synechococcus-Stämme WH7803 und WH7805 sowie 73-91% des Stammes WH5701 passierten einen 3 µm Nuclepore Filter. Der autotrophe Nanoflagellat Pavlova wurde dagegen zu 100% von 3 µm Filtern zurückgehalten. Kuparinen (1987) fand dagegen nur eine Retention von 40% einer Cryptomonas-Population (1-5x2-10 µm) in der Ostsee. Auch 1 µm Filter werden häufig zur Trennung des Picoplanktons benutzt, zeigen aber eine erhebliche Retention von Picoplanktern (z.B. Larsson & Hagström 1982, Craig 1986) und erscheinen daher nicht sinnvoll für die Differenzierung des Picoplanktons bei der Messung von Summenparametern (Chlorophyll, Produktion).

Es scheint nicht möglich, das Ausmaß und den Netto-Effekt dieser methodischen Probleme bei der Größenfraktionierung zu benennen. Elser et al. (1986) kommen zu dem Schluß, daß der Netto-Effekt unter Umständen nur gering ist, da die verschiedenen Effekte gegenläufig erscheinen und sich letztlich neutralisieren können. Sheldon (1972) kommt zu dem Schluß, daß Nuclepore-Filter ein akzeptables Mittel zur Größenfraktionierung sind, solange das Filtrationsvolumen relativ klein und die Partikelkonzentration nicht zu hoch ist. Tab. 9 zeigt für die in dieser Arbeit berücksichtigten Untersuchungen das Verhältnis von Filtrationsvolumen zur Filterfläche. Alle Fraktionierungen der Primärproduktion wurden mit gleichem Volumen auf gleichen Filtern durchgeführt und zeigen ein gutes Verhältnis von Volumen/Fläche, so daß hier gute Fraktionierungsergebnisse zu erwarten sind. Auch die Chlorophyll-Fraktionierung der Frühjahrsstudie in der Kieler Förde 1988, in der Ostsee 1989 und während JGOFS 1989 zeigen ein gutes Verhältnis, während dies für MINDIK 87 höher liegt. Die Fraktionierung des Chlorophylls zeigt stets ein ungünstigeres Verhältnis, so daß hier mit einer höheren Unterschätzung der Picoplanktonfraktion durch eine höhere Wahrscheinlichkeit der Filterverstopfung zu rechnen ist.

Tabelle 9: Verhältnis von Filtrationsvolumen und Filterfläche bei der Größenfraktionierung mittels 3 µm Nuclepore-Filter. Während MINDIK 1987 wurden je 3 Filter für eine Chlorophyll-Fraktionierung benutzt, während JGOFS 1989 je 2.

Parameter	Expedition	filtr. Volumen	Filter	Volumen/Filterfläche
Chlorophyll	Ostsee 1989	500 ml	47 mm	0.288
	Kieler Förde 1988	500 ml	47 mm	0.288
	MINDIK 1987	2000 ml/3	25 mm	1.358
	JGOFS 1989	2000 ml/2	47 mm	0.576
	Kieler Bucht 1986			
	(Jochem 1987, 1989)	500 ml	25 mm	1.019
Produktion	alle	75 ml	25 mm	0.153

Die mikroskopische Auswertung der Utermöhl-Proben erbrachte im Vergleich zu den Chlorophyll-Fraktionierungen in der Regel niedrigere Nanoplankton-Anteile. Dies scheint an dem Fraktionierungsverhalten länglicher Zellen zu liegen. Wie bereits erwähnt, gehen Partikel gemäß ihrer kleinsten Ausdehnung durch die 20 µm-Gaze, werden aufgrund ihrer objektiven Größe bei der mikroskopischen Analyse aber dem Mikroplankton zugerechnet. Dies trifft nicht nur für extrem längliche Zellen wie Nitzschia closterium, sondern

offenbar auch für ovoidale Zellen wie beispielsweise Heterocapsa triquetra zu (s. Kap. 4.3.1).

4.1.2 Der Lagrange'sche Ansatz als Probenahmestrategie in pelagischen Studien

Zur Untersuchung dynamischer Prozesse im Pelagial der Meere bieten sich zwei prinzipiell unterschiedliche Probenahmestrategien an. Die erste Strategie besteht in der Verfolgung der pelagischen Prozesse an einem festen geographischen Ort und repräsentiert das statische 'Euler'sche Prinzip'. Dieser Probenahmestrategie bedient man sich in der Regel, wenn man Informationen über die geographische Verteilung der aufzunehmenden Parameter erarbeiten möchte. Die Verfolgung zeitlicher Entwicklungen in einem bestimmten Wasserkörper, wie sie in der Arabischen See und dem zentralen Atlantik angestrebt war, ist mit einer Euler'schen Probenahmestrategie nur schwer bis gar nicht möglich. Die beobachtete Entwicklung wird stets eine Mischung aus zeitlichen Veränderungen des anfangs beprobten Wasserkörpers und lateralen advektiven Prozessen sein. Da diese meist nicht voneinander zu trennen sind, werden Aussagen über eine zeitliche Entwicklung des pelagischen Systems oder über Sukzessionsstadien sehr erschwert.

Ziel der Lagrange'schen Probenahmestrategie ist es, sich mit dem zu analysierenden Wasserkörper zu bewegen und so unabhängig von seiner horizontalen Verdriftung zu werden. Im Idealfall werden advektive Prozesse ausgeschlossen und eine reine Zeitreihe kann erarbeitet werden. Um eine Lagrange'sche Probenahme in der Praxis zu realisieren, wird der entsprechende Wasserkörper mit einer Treibboje markiert, der das Schiff über den Untersuchungszeitraum folgen kann. Bei den Untersuchungen in der Arabischen See und im Atlantik wurden frei treibende Sinkstoff-Fallen mit einer Markierungsboje an der Wasseroberfläche als Driftkörper in verschiedenen Tiefen eingesetzt. Die Sinkstoff-Fallen übernahmen die Funktion der sonst üblichen Driftsegel im Zentrum der jeweils markierten Wassermasse. Als Orientierungshilfe für die sich bewegenden oberflächennahen Wasserschicht wurde ein Drifter mit einer in ca. 100 m Tiefe ausgesetzten Falle verfolgt.

Das Erreichen des Lagrange'schen Prinzips ist in hohem Maße von der horizontalen Stromscherung und somit von der hydrographischen Schichtung des zu untersuchenden Wasserkörpers abhängig. Eine starke Stromscherung durch zwei in unterschiedliche Richtungen driftende Wassermassen in verschiedenen Tiefenhorizonten ist in der Regel an die Präsenz einer deutlichen

Dichteschichtung, die die Grenze der unterschiedlich driftenden Wassermassen bildet, gebunden. Im Falle einer Stromscherung kann nur der Wasserkörper, in dem die Falle hängt, wirklich verfolgt werden. Weist die Oberflächenschicht beispielsweise eine andere Stromrichtung auf, so spielen hier wiederum advektive Prozesse in die aufgenommene Zeitserie herein.

Die Interpretation von aus einer Lagrange'schen Probenahme gewonnenen Daten ist daher stark abhängig von der Kontrolle, inwieweit dieser Ansatz realisiert werden konnte. Dazu dient die Aufnahme der hydrographischen Parameter (Salinität, Temperatur), die zur ozeanographischen Charakterisierung von Wasserkörpern genutzt werden. Passow (1990) macht aber darauf aufmerksam, daß biologische Patchiness größer sein kann als hydrographisch-chemische Patchiness. Obgleich sich in den hydrographischen Parametern keine erkennbare Veränderung zeigt, kann eine Veränderung biologischer Parameter, deren Höhe eine rein biologische Ursache ausschließt, auch auf ein Verlassen des ursprünglichen Wasserkörpers deuten. 'Wasserkörper' im hydrographischen Sinne muß in seiner Größenskala also nicht unbedingt mit 'Wasserkörper' im biologischen Sinne übereinstimmen. Anders ausgedrückt kann innerhalb eines hydrographisch gleichförmigen Wasserkörpers eine ausgeprägte biologische Patchiness herrschen, die eine Interpretation von beobachteten Veränderungen als reine Zeitserie erschweren kann. Aus diesem Grund wurden während der Untersuchungen in der Arabischen See und dem Atlantik zusätzlich zu hydrographischen Daten auch Fluoreszenzprofile als semi-quantitatives Maß für die Verteilung des Phytoplanktons aufgenommen.

Unter den in dieser Studie untersuchten Gebieten fiel besonders die zentrale Arabische See durch eine große horizontale und zeitliche Homogenität in ihren hydrographischen und biologischen Parametern auf. Hier kann davon ausgegangen werden, daß der Lagrange'sche Ansatz nahezu ideal erreicht wurde. Durch die große Homogenität, die den Gleichgewichtszustand dieses Systems (s.u.) widerspiegelte, waren aber auch keine signifikanten Veränderungen innerhalb dieses als mehr oder weniger reiner Zeitreihe anzusehenden Datensatzes zu erkennen. Trotz der größeren horizontalen Heterogenität auf dem Pakistanischen Schelf zeigte sich eine gewisse Konstanz in der hydrographischen und biologischen Struktur des Pelagials, was auch diesen Datensatz als überwiegend zeitliche Aufnahme erscheinen läßt. Das plötzliche Auftreten fädiger Blaualgen an der Oberfläche während der letzten Tage der Untersuchung und die sehr unregelmäßige Driftbahn des verfolgten Drifters machen einen advektiven Einfluß in der Oberflächenschicht nicht unwahrscheinlich.

Die Veränderungen in der Mitte des Untersuchungszeitraumes vor der Küste von Oman erscheinen zu groß, um allein durch biologische Prozesse erklärt werden zu können. Hier ist sicherlich mit einem nicht zu vernachlässigen advektiven Einfluß zu rechnen. Die Aufnahme der Fluoreszenzprofile in einem Euler'schen Untersuchungsraaster von 40x80 sm um den Drifter herum vor der ersten und nach der zweiten Driftphase zeigte aber, daß die am Drifter beobachtete Veränderung von einem System mit Oberflächenmaximum des Phytoplanktons zu einem solchen mit Tiefenmaximum, verbunden mit einem allgemeinen Rückgang der Phytoplankton-Biomasse und einem ruhigeren Verlauf der Fluoreszenzprofile, für das gesamte Schelfgebiet charakteristisch war. Wenngleich die beobachtete Veränderung auch nicht als reine Zeitreihe interpretiert werden kann, zeigt sie doch die kennzeichnenden Tendenzen der zeitlichen Entwicklung, wie sie für große Bereiche des Untersuchungsgebietes vor der Küste von Oman zutreffend waren.

Im südlichen Untersuchungsgebiet des Atlantiks (MET 10/1-1) demonstriert das Auftreten des kühleren und Nitrat-reicheren Wasserkörpers in mittleren Tiefen während des 7. bis 10. Tages der Untersuchung einen deutlichen Einfluß durch laterale Advektion. Erscheinen und Verschwinden dieses Wasserkörpers können sicherlich nicht durch zeitliche Entwicklungen erklärt werden und spiegeln eine Stromscherung oberhalb des in 130 m positionierten Drifters wider. Die Entwicklungen während der Zeit des eingeschobenen Wasserkörpers dagegen liegen im Bereich der biologischen Möglichkeiten. Auch hier fand sich eine Vermischung zeitlicher Entwicklungen und horizontaler Patchiness. Die Interpretation der Daten als Zeitserie ist unter dieser Einschränkung zu verstehen.

Im Untersuchungsgebiet MET 10/1-2 war bei sehr geringen horizontalen und vertikalen hydrographischen Gradienten eine relativ hohe Heterogenität zu finden. Das Fehlen deutlicher hydrographischer Strukturen im Epipelagial des subtropischen Atlantiks ermöglichte dem Phytoplankton offenbar, von der Hydrographie unbeeinflusste biologische Gradienten aufzubauen, die sich in einer hohen zeitlichen und horizontalen Heterogenität der Fluoreszenzprofile des um den Drifter gelegten Euler'schen Untersuchungsraasters zeigte. Die biologische Patchiness erschien in diesem Gebiet größer als die hydrographisch-chemische Patchiness. Wenngleich der Wasserkörper im ozeanographischen Sinne eventuell nicht verlassen wurde, kann nicht ausgeschlossen werden, daß im Verlauf der Untersuchung verschiedene Phytoplankton-Populationen beprobt wurden. Daher ist auch dieser Datensatz nur mit dieser Einschränkung als Zeitserie zu deuten. Bezüglich einer zeitlichen Entwicklung können nur generelle Tendenzen aufgezeigt werden, ohne der Veränderung

der absoluten Höhe einzelner Meßwerte eine zu große Bedeutung als zeitliche Veränderung innerhalb des Wasserkörpers zuzumessen.

4.2 Der Übergang von der Frühjahrs- zur Frühsommersituation in der Kieler Bucht und Kieler Förde

Die Sukzession des größeren Phytoplanktons der Kieler Bucht ist seit langer Zeit gut untersucht (z.B. Smetacek et al. 1984). Der Beginn der Wachstumsperiode ist durch eine Frühjahrsblüte der Diatomeen charakterisiert, die Ende März bis Mitte April zusammenbricht. Nach einer Übergangsphase findet sich im Sommer eine Population kleinerer Dinoflagellaten und nackter Flagellaten, die ein System 'regenerierter Produktion' sensu Dugdale & Goering (1967) kennzeichnen. Smetacek et al. (1984) teilen die Wachstumsperiode aufgrund zahlreicher Jahresgänge hydrographischer, chemischer und biologischer Daten und Sedimentationsstudien in 4 charakteristische Phasen ein. Den Übergang von der Frühjahrs-Phase mit 'neuer Produktion', deren hauptsächliches Schicksal im Untersuchungsgebiet weniger Grazing als vielmehr Sedimentation ist, zur Sommersituation mit 'regenerierter Produktion' und geringer, sporadischer Sedimentation bezeichnen die Autoren als die Phase des 'späten Frühjahrs'. In dieser Phase basiere die Produktion bereits teilweise auf regenerierten Nährsalzen, die aus der zu dieser Zeit aktiven Copepoden-Population stammen; die von diesen gebildeten 'Fecal Pellets' werden zum großen Teil bereits in der Wasserschale remineralisiert und erreichen nur in geringem Umfang das Sediment. Die drei oben beschriebenen Systemzustände spiegeln sich auch im Größenspektrum des Phytoplanktons wider (Jochem 1989). Demnach ist die Phase der Frühjahrsblüte gekennzeichnet durch die Dominanz des Mikroplanktons, die des Sommers durch eine Dominanz des Nanoplanktons (Moigis 1983) mit hohen Anteilen des Picoplanktons. Der Übergang des Mikroplankton-dominierten in das durch kleines Phytoplankton dominierte System und vice versa wird charakterisiert durch das Auftreten von Nanoflagellaten-Blüten, die im Mai durch Dictyocha speculum (syn. Distephanus speculum; Moestrup & Thomsen, im Druck) und im September durch Prorocentrum minimum gestellt werden. Erst nach der Nanoflagellaten-Blüte im Mai steigt das Picoplankton in seiner Abundanz und Bedeutung an.

Die engabständige Aufnahme der Frühjahrssituation 1988 in der Kieler Förde bestätigt die auf einer zeitlich sehr viel geringer auflösenden Untersuchung basierenden Ergebnisse aus dem Jahr 1986 (Jochem 1987, 1989). Im Frühjahr 1988 war die Abundanz des autotrophen Picoplanktons bis Ende April

sehr gering ($<2 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$) und zeigte einen nur leicht steigenden Trend. Mit 4-11% war der Beitrag zum Phytoplankton-Chlorophyll gering. Gegen Ende April stellte sich, einhergehend mit einem starken Anstieg der Wassertemperatur, eine Zunahme der Abundanz der Picocyanobakterien ein, die Mitte Mai mit $46 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ etwa 10% der Sommerabundanz (Jochem 1988, diese Studie Kap. 3.1.2.1.2) erreichten. Zu dieser Zeit stellte die Fraktion $<2 \mu\text{m}$ bereits bis zu 20% des Gesamtchlorophylls; allerdings sind diese Werte wahrscheinlich eine Überschätzung und stark beeinflusst durch die nackten Dictyocha speculum, die bei der Größenfraktionierung leicht zerfallen und deren Chloroplasten in der Picoplankton-Fraktion mitgemessen werden.

Dictyocha speculum dagegen prägte die Phytoplanktongemeinschaft während der Untersuchungsphase und zeigte erneut das Auftreten einer Nanoflagellaten-Blüte zwischen Diatomeen-Frühjahrsblüte und Sommersituation in der Kieler Bucht. Neben der Bestätigung der Sukzession des Größenspektrums des Phytoplanktons (Jochem 1989) trat D. speculum auch 1988 wieder als nackte Form, d.h. ohne das sie normalerweise charakterisierende Silikat-Skelett, auf. Die potentiellen Ursachen für eine solch drastische Änderung des Phaenotyps eines lange bekannten Phytoplankters sollen im folgenden erörtert werden.

In den frühen 1980'igern sind Zahl und Ausmaß außergewöhnlicher Phytoplanktonblüten in Deutschen, Dänischen und Schwedischen Gewässern deutlich angestiegen (Anderson et al. 1985). Es ist heute bekannt, daß sowohl in der Nordsee als auch in der Ostsee der jährliche Eintrag von Stickstoff und Phosphor in den letzten dreißig Jahren um einen Faktor von 3 angestiegen ist und auch die organische Biomasseproduktion sich in dieser Größenordnung vermehrt hat (Babenerd & Zeitzschel 1985, Radach & Berg 1986). Dennoch ist es immernoch umstritten, inwieweit Nährsalzeinträge einen direkten Zusammenhang zu außergewöhnlichen Phytoplanktonblüten aufweisen. Die Ausbildung von Planktonblüten hängt nicht nur von der Verfügbarkeit von Nährsalzen ab (obgleich dies eine Voraussetzung zur Bildung großer Biomassebestände ist), sondern auch von einer Vielzahl anderer abiotischer und biotischer Faktoren (Licht, Stabilität der Wassersäule, Bestand und Aktivität der Grazer etc.).

Ohne Zweifel erhöhte sich während des letzten Jahrzehnts auch die Zahl von ungewöhnlichen Phytoplanktonblüten in dem Übergangsbereich von Nord- und Ostsee. Beispiele sind Gyrodinium aureolum (Brockmann et al. 1985, Lindahl 1985), Chrysochromulina polylepis (Dahl et al. im Druck) und Prorocentrum minimum (Edler et al. 1982, Tangen 1983). In der Kieler Bucht bildete P. minimum seit 1983 alljährlich eine Blüte im August/September und wurde zu

einem inzwischen festen Bestandteil der jährlichen Phytoplankton-Sukzession (Kimor et al. 1985, Neuer 1986, Stienen 1986, Jochem 1989).

Eine ähnliche Entwicklung nahm auch eine neue Form von Phytoplanktonblüte: die der nackten Form des Silicoflagellaten Dictyocha speculum. Blüten dieses Organismus traten in der Kieler Bucht zum ersten Mal im Mai 1983 auf und sind seither, mit Ausnahme von 1989, ein alljährlicher Teil der Phytoplankton-sukzession.

Die ersten Beobachtungen dieses Organismus stammten aus dem Dänischen Allsund, wo von einer Blüte eines nackten, bis dahin unbekanntes Flagellaten im Zusammenhang mit schwerem Fischsterben in Fischzuchtanlagen berichtet wurde. Der Flagellat wurde von Moestrup & Thomsen (H. Thomsen, Univ. Kopenhagen, pers. Mitt.) als nackte, d.h. Skelett-lose, Form von Dictyocha speculum identifiziert, was durch Beobachtungen in der Kieler Bucht bestätigt wurde (Neuer 1986, Jochem 1987).

Nöthig (1984) beobachtete sie am 10. Mai 1983 zum ersten Mal in der Kieler Bucht (Stn BE, Abb. 1). Die Blüte ging zu diesem Zeitpunkt bereits ihrem Ende entgegen. Nackte D. speculum bildeten mit $2.3 \cdot 10^6$ Zellen l^{-1} 80% der Phytoplanktonbiomasse. Gegen Ende Mai 1983 bestand die Blüte (max. $5.7 \cdot 10^6$ l^{-1}) in der Kieler Förde und auch in der Kieler Bucht wurden die Flagellaten noch beobachtet (Stienen 1986).

1984 bildete Dictyocha speculum keine auffälligen Blüten im Untersuchungsgebiet, war aber in der Kieler Bucht und in der Kieler Förde im Mai präsent (C. Stienen, pers. Mitt.). Im Mai 1985 dagegen wurde erneut eine dichte Blüte in mittleren Tiefen der Kieler Förde beobachtet. Neuer (1986) berichtet von $7 \cdot 10^6$ nackten Zellen l^{-1} , während Skelett-tragende Zellen nur Konzentrationen von 100 l^{-1} am 22. Mai und $2.6 \cdot 10^5$ l^{-1} am 30. Mai erreichten.

Im Mai 1986 blühte die Art erneut im Untersuchungsgebiet. Am 28. Mai 1986 wurden Konzentrationen von $6.6 \cdot 10^6$ l^{-1} in der Kieler Innenförde und $3-5 \cdot 10^6$ l^{-1} in der Kieler Außenförde und Kieler Bucht gefunden. Die Phytoplanktonbiomasse betrug an der Oberfläche 5.5 in der Innenförde bzw. 2.6 mg C l^{-1} in der Außenförde und der Kieler Bucht. Nackte Dictyocha speculum bildeten 98% des Phytoplankton-Kohlenstoffs und 96.3-99.3% der gesamten D. speculum-Population. Profile des Chlorophylls (Jochem 1987, Jochem & Babenerd 1989) zeigten das Populationsmaximum in mittleren Tiefen mit der Pycnokline assoziiert (Probenahme 07:00 bis 08:00 Uhr MESZ).

Aus dem Frühjahr 1987 liegen keine mikroskopischen Beobachtungen vor. Chlorophyllmessungen zeigten in der Kieler Innenförde im Mai aber Konzentrationen von bis zu $26.9 \mu\text{g l}^{-1}$, was auf eine Phytoplanktonblüte hinweist (Jochem & Babenerd 1989).

Es gibt einige Hinweise darauf, daß das wiederholte Auftreten dieser Spätfrühjahrsblüte mit Veränderungen des Nährsalzregimes des Untersuchungsgebietes durch Eutrophierung, im speziellen durch den Eintrag anorganischen Stickstoffs, zusammenhängt. Bis in die späten 1970'iger verbrauchten die Diatomeenblüten des Frühljahrs anorganischen Stickstoff und Phosphor bis unter die Nachweisgrenze, während immer noch messbare Silikat-Konzentrationen zurückblieben (Bodungen 1975). In den letzten Jahren scheinen die Diatomeenblüten aber vielmehr durch Silikat limitiert gewesen zu sein (Bodungen 1986). Nach ihrem Zusammenbruch verbleiben noch Konzentrationen von Nitrat und Phosphat, die offenbar eine Blüte Silikat-unabhängiger Nanoflagellaten fördern können.

Um diese Hypothese zu prüfen, wurde die Entwicklung von Nitrat und Silikat in den durch das Auftreten von Dictyocha speculum gekennzeichneten Frühjahren 1984, 1986 und 1988 in der Kieler Innenförde verfolgt (Abb. 84). In jedem dieser Jahre wurden zu Beginn der D. speculum-Blüte niedrige Silikat-Konzentrationen vorgefunden. 1984 und 1988 waren sie bereits im frühen April unter $10 \mu\text{mol l}^{-1}$ gefallen. 1986 und 1988 lag zur Zeit der Blüte weniger als $5 \mu\text{mol Silikat l}^{-1}$ vor. Silikat lag damit nahe dem unteren Limit der Silikataufnahme, wie sie Paasche (1980) für einige küstennahe marine Gewässer angibt. In der Kieler Bucht und der Kieler Förde fallen die Silikat-Konzentrationen selten unter $2 \mu\text{mol l}^{-1}$. Nitrat dagegen wurde in jedem Jahr bis zum 7. Mai in mehr als $20 \mu\text{mol l}^{-1}$ in der Innenförde gemessen. Es ist erst gegen Ende Mai verbraucht, wahrscheinlich durch D. speculum selbst. 1988 scheint die Abnahme des Nitrats in der Wassersäule bereits etwas früher eingesetzt zu haben, was mit dem im Vergleich zu den anderen Jahren deutlich früheren Auftreten von D. speculum korrespondiert. Obgleich in Abb. 84 nur Oberflächenwerte aufgetragen sind, zeigten Werte aus 5 m Tiefe die gleiche Tendenz.

Aus natürlichen Wasserproben leiteten Redfield et al. (1963) ein atomares Verhältnis von Si:N von 0.94 ab. In der Kieler Förde lag das molare Verhältnis von Si:NO₃ im April und Mai 1984, 1986 und 1988 (Abb. 84d) sowohl in Oberflächenproben als auch in Proben aus 5 m unter 1.0. Silikat scheint daher eher limitierend gewesen zu sein als Nitrat.

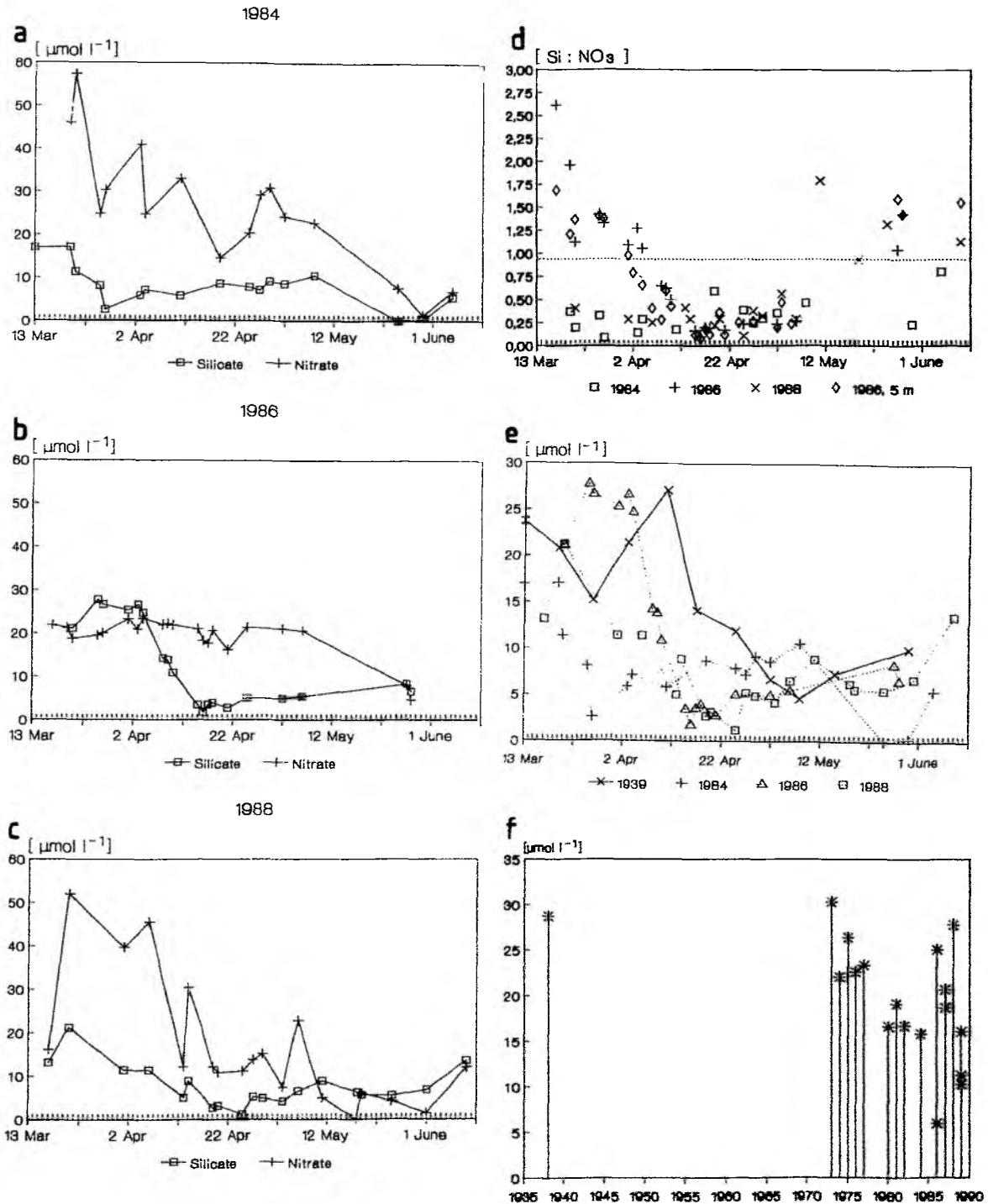


Abb. 84: a-e. Die Nährsalzentwicklung in der Kieler Innenförde während des Frühjahrs. a-c. Oberflächenkonzentration von Nitrat und Silikat ($\mu\text{mol l}^{-2}$) in den Jahren 1984 (a), 1986 (b) und 1988 (c); d. Molares Si:NO₃-Verhältnis im Oberflächen- und 'Subsurface'-Wasser in den Jahren 1984, 1986 und 1988; e. Oberflächenkonzentration des Silikats ($\mu\text{mol l}^{-2}$) in den Frühjahren 1939, 1984, 1986 und 1988; f. Winter-Konzentration des Silikats ($\mu\text{mol l}^{-2}$, Mittel der oberen 20 m) in der Kieler Bucht (Stn BE), für 1986 bis 1989 lagen mehrere Werte pro Winter vor (verändert nach Babenerd & Zeitzschel 1985). Alle Abb. aus Jochem & Babenerd 1989.

Abb. 84e zeigt den Vergleich der Entwicklung des Silikats (Oberflächenproben) in der Kieler Förde in den Frühjahren 1984, 1986 und 1988 mit jener von 1939 (Krey 1942). Die Konzentrationen waren in allen Jahren ähnlich. Im Vergleich zu 1939 wurden Werte unter $8 \mu\text{mol l}^{-1}$ 1986 und 1988 aber bereits 20 Tage eher erreicht, 1984 sogar bereits 30 Tage früher.

Die Winter-Konzentrationen der anorganischen Nährsalze werden als Maß für die Basis der 'neuen Produktion' (Dugdale & Goering 1967) im Frühjahr angesehen. Die Winter-Konzentrationen des Silikats in der Kieler Bucht (Stn BE, Abb. 1) sind in Abb. 84f dargestellt. Seit Mitte der 1970'iger zeigt sich ein signifikanter Trend zu niedrigeren Konzentrationen ($r = -0.63$, $p < 0.05$, $n = 17$). Als Konsequenz dieser Entwicklung sollten die Diatomeen-Blüten des Frühjahrs schwächer werden und über längere Zeit sollte eine verstärkte Silikat-Limitation zu einer Artenverschiebung zugunsten Silikat-unabhängiger Phytoplankter, vor allem Flagellaten, führen. Ähnliche Trends abnehmender Winter-Konzentrationen des Silikats sind auch aus den angrenzenden Gebieten der Arkona See (H. Dahlin, pers. Mitt.), dem Skagerrak (S. Carlberg, pers. Mitt.) und der Deutschen Bucht (Radach & Berg 1986) bekannt. Letztere berichten auch von einer Verschiebung zugunsten steigender Flagellatenzahlen und abnehmender Diatomeenzahlen in der Deutschen Bucht. Leider stehen keine Langzeitbeobachtungen für die Kieler Innenförde zur Verfügung, wo die Blüten von Dictyocha speculum am deutlichsten ausgeprägt sind.

Dictyocha speculum demonstriert nicht nur, daß eine außergewöhnliche Planktonblüte Teil der alljährlichen Plankton-Sukzession werden kann, sondern daß solche Veränderungen auch im Zusammenhang mit dem anthropogenen Eintrag von Stoffen, hier Nährsalzen, in das Meer gesehen werden können. Offensichtlich fand D. speculum seine ökologische Nische, wo die Diatomeen aufgrund von Silikat-Limitierung nicht mehr in der Lage waren, den Winter-Pool des gelösten anorganischen Stickstoffs zu erschöpfen (Bodungen 1986, Jochem 1989). Sowohl die Abnahme der winterlichen Silikat-Konzentrationen als auch der vermehrte Eintrag anorganischen Stickstoffs durch die menschliche Zivilisation (insbesondere aus der Landwirtschaft) mögen Gründe für diese Entwicklung sein. Skelett-tragende D. speculum sind seit Jahren aus der Kieler Bucht und Kieler Förde bekannt (Smetacek 1975). Auch wenn das vereinzelte Auftreten nackter D. speculum in früheren Zeiten nicht ausgeschlossen werden kann und diese eventuell durch Unkenntnis übersehen wurden, so kam es doch offenbar nie zu einer Blütenbildung durch diese Organismen. Die veränderten Umweltbedingungen stimulierten diese Art, in

einer bisher unbekannten Form, d.h. ohne ihr Silikat-Skelett, zu wachsen und Blüten zu bilden.

Dictyocha speculum ist nicht das einzige Beispiel von Nanoflagellaten-Blüten im späten Frühjahr. Ähnliche Blüten, dominiert durch Gonyaulax catenata, Nannochloropsis spec. und Cryptomonas spec., sind auch aus der östlichen Ostsee berichtet (Kuparinen 1987). Die giftige Blüte der Prymnesiophyceae Chrysochromulina polylepsis im Skagerrak und Kattegat im Mai 1988 (Dahl et al. im Druck) zeigte einige Ähnlichkeiten mit den Blüten von D. speculum in der Kieler Bucht. Auch C. polylepsis war seit Jahren als Bestandteil des Phytoplanktons im Blütengebiet bekannt (K. Vagn Hansen, pers. Mitt.), bildete aber nie zuvor Blüten. Da sich die meisten toxischen Algen unter den Nanoflagellaten finden, erhöht Eutrophierung und die Favorisierung von Nanoflagellaten auch die Wahrscheinlichkeit weiterer toxischer Blüten und ist damit nicht nur ein ökologisches, sondern in weiten Bereichen des Übergangsgebietes von Nord- und Ostsee auch ein ökonomisches Problem. Fatale Folgen hätte es, wenn ein toxischer Nanoflagellat Bestandteil der normalen Phytoplankton-Sukzession würde, wie es D. speculum tat.

4.3 Das sommerliche Pelagial der Westlichen Ostsee

4.3.1 Die Sommersituation in der Kieler Bucht und Kieler Förde

In der Kieler Bucht fand sich über den gesamten Untersuchungszeitraum eine deutliche Schichtung. Nachdem die Sprungschicht im Mai noch in 6 m lag, konnte sie danach bis Mitte August in einer Tiefe von 10-12 m gefunden werden. Eine deutliche Nutrikline fand sich knapp unterhalb der Pycnocline in 12-16 m. Mit Konzentrationen des Phosphats $<0.2 \mu\text{mol l}^{-2}$ und des Ammoniums $<0.4-0.8 \mu\text{mol l}^{-2}$ und Nitrat meist unter der Nachweisgrenze lagen in der Kieler Bucht deutlich oligotrophe Verhältnisse vor. Durch die niedrigen Konzentrationen des Nitrits erschien Ammonium in der euphotischen Zone als primäre Stickstoffquelle und die Primärproduktion in der durchmischten Schicht der Kieler Bucht kann als vornehmlich 'regenerierte Produktion' sensu Dugdale & Goering (1967) angesehen werden. Unberücksichtigt blieben allerdings andere Stickstoffquellen wie freie Aminosäuren und vor allem Harnstoff, dem eine große Bedeutung zukommen könnte. Die in der euphotischen Zone der Kieler Bucht gefundenen Silikat-Konzentrationen $<5 \mu\text{mol l}^{-2}$ könnten für Diatomeen wachstumslimitierend gewesen sein. Wenn gleich Silikat in ozeanischen Gebieten bis unter $1 \mu\text{mol l}^{-2}$ verbraucht

werden kann, sinken die Konzentrationen in der Kieler Bucht selten unter $2 \mu\text{mol l}^{-2}$ (IfM Kiel, Abt. Planktologie, unveröff. Daten). Ähnlich hohe Restkonzentrationen, die nicht aufgebraucht werden können, liegen auch aus anderen Küstengewässern vor (Paasche 1980).

Im August 1989 brach die Schichtung der Wassersäule in der Kieler Bucht durch erste Herbststürme auf und die Temperatur erniedrigte sich bis in eine Tiefe von 20 m. Gleichzeitig fand sich Mitte und Ende August ein deutliches Sauerstoff-Defizit in einer Zone unterhalb 25 m, die von der Durchmischung nicht erreicht wurde und in der Ende September und im Oktober auch die Bildung von H_2S registriert wurde (H. Giesenhangen, pers. Mitt.). In dieser Zone fanden sich im August sehr hohe Konzentrationen von Silikat ($\leq 85.2 \mu\text{mol l}^{-2}$) und Phosphat ($\leq 5.6 \mu\text{mol l}^{-2}$), und Nitrat konnte nicht nachgewiesen werden.

Diese hohen Nährsalzkonzentrationen standen offenbar in direktem Zusammenhang mit den niedrigen Sauerstoff-Konzentrationen. So sollen bei niedriger Sauerstoff-Spannung die den Silikatschalen der Diatomeen oberflächlich aufsitzenden Metalle reduziert und damit leichter löslich werden, womit die Remineralisierung des Silikats gefördert wird (Lewin 1961). Auch Bodungen (1975) und Jochem (1987) berichten von hohen Silikatwerten bei niedriger Sauerstoffspannung in der Kieler Bucht. Das im Tiefenwasser auch über den Sommer stets in höheren Konzentrationen vorliegende Nitrat war während der sauerstoffarmen Periode vollständig reduziert worden, was die erhöhten Ammonium-Konzentrationen Ende August erklären könnte.

In der Kieler Innenförde bildete sich, einhergehend mit dem Temperaturmaximum, erst Ende Juni eine Sprungschicht in 10 m Tiefe aus, die sich im August aber bereits wieder abschwächte. Eine Nutrikline ließ sich in der Förde nicht erkennen. Die Phosphat-Konzentrationen lagen unter $1 \mu\text{mol l}^{-2}$ und Nitrat war auch hier oft nicht nachweisbar. Ammonium konnte in $0.5-1.0 \mu\text{mol l}^{-2}$ gemessen werden. Mit $10-15 \mu\text{mol l}^{-2}$ wurden in der Förde relativ hohe Silikat-Konzentrationen gemessen, die keine Limitierung der Diatomeen darstellen sollten.

Wie in der Kieler Bucht fanden sich auch in der Förde im August hohe Silikat-Konzentrationen ($\leq 52 \mu\text{mol l}^{-2}$). Gleichzeitig konnten aber auch hohe Nitratwerte ($\leq 5.5 \mu\text{mol l}^{-2}$) gemessen werden, was ein Sauerstoff-Defizit in der Förde zu dieser Zeit unwahrscheinlich erscheinen läßt. Die hohen Silikatwerte mögen vielleicht aus dem Einstrom von Silikat-reichem Tiefenwasser aus der Kieler Bucht in die Förde und der Verteilung desselben über die

Wasserschleife der Förde stammen. Ähnliche Einstromlagen nährsalzreichen Tiefenwassers aus der Kieler Bucht in die Förde sind auch aus früheren Untersuchungen bekannt (Neuer 1986, Stienen 1986, Jochem 1987).

Im Vergleich zu den Verhältnissen der Kieler Bucht wies die Förde eine geringere Stabilität und eine weniger deutliche hydrographisch-chemische Zonierung der Wasserschleife auf. Auch hier war, vorbehaltlich der Nicht-Berücksichtigung von Harnstoff, Ammonium die primäre Stickstoffquelle für die Primärproduktion. Stienen (1986) macht aber darauf aufmerksam, daß durch den Eintrag der Stadt Kiel und des Flusses Schwentine eine auf Ammonium basierende Produktion in der Kieler Förde auch 'neue Produktion' im Sinne von Dugdale & Goering (1967) darstellen kann. Die während des Sommers 1989 gewonnenen hydrographisch-chemischen Ergebnisse sowohl der Kieler Bucht als auch der Kieler Förde entsprachen den aus dem Untersuchungsgebiet bekannten Verhältnissen (Bodungen 1986, Stienen 1986, Neuer 1986, Jochem 1987).

Zu Beginn der Untersuchung Mitte Mai wurden an beiden Stationen hohe Chlorophyll-Konzentrationen vorgefunden. In der Kieler Bucht fand sich in einer Tiefe um 12 m, also an der Oberkante der Nutrikline, eine durch die Nano- und Picoplanktonfraktion dominierte Phytoplanktonpopulation, die eine hohe Produktion aufwies. In der Innenförde fand sich dieses Maximum in einer Tiefe von ca. 5 m. Die Größenfraktion $<20 \mu\text{m}$ stellte 88-90% des integrierten Chlorophylls und der integrierten Primärproduktion, 53-60% des Chlorophylls und 25% der Produktion entfielen auf die Fraktion $<2 \mu\text{m}$. Das Nanoplankton zeigte extrem hohe Assimilationsraten, was auf eine sehr produktive und gesunde Population hinweist. Offensichtlich wurde hier die für den Übergang von der Frühjahrs- zur Sommersituation charakteristische Nanoflagellatenblüte (Jochem 1989, Jochem & Babenerd 1989) angetroffen. Die von der Innenförde zur Kieler Bucht hin beobachtete Verlagerung des Populationsmaximum in die Tiefe wurde auch bei der Nanoflagellaten-Blüte im Mai 1986 beschrieben (Jochem 1987, 1989). Im Gegensatz zu den letzten 6 Jahren wurde die 1989 gefundene Population nicht durch die nackte Form des Silicoflagellaten Dictyocha speculum gebildet, sondern stellte eine Mischpopulation von Heterocapsa triquetra und Chrysochromulina spec. dar. Das vorgefundene Maximum im Picoplankton-Chlorophyll konnte durch die fluoreszenzmikroskopische Abundanzaufnahme des autotrophen Picoplanktons nicht verifiziert werden, wie es auch bei der Untersuchung im Jahr 1986 der Fall war. Die auf Utermöhl- und Fluoreszenzzählungen beruhenden Kohlenstoff-Biomassen, die von dem Verhalten bei der Fraktionierung durch Filter unabhängig sind, weisen dem Picoplankton so auch nur einen Anteil von 0.2% (11 m)

bzw. 2.7% (0 m) zu. Zu berücksichtigen sind die Probleme der Größenfraktionierung während der Zeit der D. speculum-Blüte infolge der leichten Disintegration der Zellen während des Fraktionierungsvorgangs (Jochem 1987). Über das Verhalten von H. triquetra und Chrysochromulina spec. liegen keine mikroskopischen Beobachtungen vor. Eventuell passierten die kleinen Chrysochromulina (ca. 4 µm) zu einem gewissen Anteil die 2 µm-Filter. Kuparinen (1987) berichtet, daß 60% einer kleinen Cryptomonas-Art (1-5x2-10 µm) die 2 µm-Filter passierten. Auch das Nanoplankton weist bei den Zählungen nur Anteile von 33% bzw. 17% auf. Die Größe von H. triquetra wurde mit 17x25 µm bestimmt und bei der Auswertung der Utermöhlproben wurde diese Art daher dem Mikroplankton zugerechnet. Offenbar ging ein großer Anteil der Population längs durch die 20 µm-Gaze. Die ökologische Bedeutung der Nanoflagellaten-Blüten im Mai wurde bereits in Kapitel 4.2 diskutiert.

Von Anfang Juni bis Mitte August zeigte sich dann auf beiden Stationen die für das Untersuchungsgebiet typische Sommersituation mit allgemein niedriger Chlorophyll-Konzentration, Phytoplankton-Biomasse (Zellzahlen) und Primärproduktion (Smetacek et al. 1984). In der Förde wurden dabei stets deutlich höhere Werte erreicht. Dies entspricht allgemein in Richtung Kieler Förde zunehmenden Eutrophierungsgradienten (Stienen 1986).

Der Anteil des Mikroplanktons an Produktion und Biomasse des Phytoplanktons erreichte während dieser Zeit sein Jahresminimum und betrug in der Förde 2-53% und in der Kieler Bucht 0-26%. Er zeigte eine zur Kieler Bucht und eine allgemein mit der Tiefe abnehmende Tendenz. Auffällig war ein Oberflächenmaximum des Mikroplanktons im Juni, das auch seine Anteile an den Summenparametern des Phytoplanktons steigerte (56-81%) und durch Anabaena baltica gestellt wurde. Im Sommer 1989 zeigte das Mikroplankton somit eine höhere Bedeutung als im Sommer 1986 (10-30%; Jochem 1987, 1989), in dem die fädige Blaualge A. baltica nicht gefunden wurde.

Das Picoplankton zeigte sein Chlorophyll-Maximum in mittleren Tiefen an der Oberkante der Nutrikline und erreichte mit 22-81% eine hohe Bedeutung für die Struktur und Dynamik der sommerlichen Phytoplanktongemeinschaft. Der Anteil der Fraktion <20 µm wies in den Hochsommern 1986 und 1989 annähernd gleiche Anteile auf. Im Gegensatz zu der früheren Studie fand sich aber 1989 ein deutlich höherer Anteil in der Fraktion des Picoplanktons. Die Verwendung von 3 µm Membranfiltern anstelle von 2 µm Nuclepore-Filtern führte während der Untersuchung 1986 sehr wahrscheinlich zu einer weitaus größeren Retention kleiner Partikel auf diesen Filtern, da die seinerzeit verwandten Membranfilter keine geraden Porenkanäle besaßen und daher nicht,

wie die Nuclepore-Filter in der vorliegenden Studie, wie ein Siebfilter arbeiteten. Ein Vergleich der 3 μm Membranfilter mit 2 μm Nuclepore-Filtern bei der Fraktionierung einer Probe der Gotlandsee vom April 1986 ergab eine Unterschätzung des Picoplanktons um 40-60% (Jochem 1987). Weiterhin ist auch aufgrund des ungünstigeren Verhältnisses von Filtrationsvolumen/Filterfläche im Sommer 1986 (s. Kapitel 4.1.1) mit einer größeren Retention kleiner Partikel zu rechnen.

Eine Dominanz des Ultraplanktons (Fraktion $<20 \mu\text{m}$) während des Sommers ist auch aus anderen borealen Gewässern beschrieben und seit einiger Zeit bekannt (z.B. McCarthy et al. 1974, Durbin et al. 1975, Thronsen 1978, Malone 1980, Moigis 1983). Neu an den Ergebnissen der Untersuchung im Sommer 1986 (Jochem 1987, 1988, 1989) war die große Bedeutung des bis dahin weitestgehend vernachlässigten autotrophen Picoplanktons. Die in dieser Studie gefundenen Anteile des Picoplanktons lagen nochmals über jenen von 1986 (s.o.) und entsprechen in ihrer Größenordnung Ergebnissen, wie sie auch in anderen Küstengebieten gefunden wurden. Douglas (1984) fand vor Nova Scotia 13-30% der Primärproduktion in der Fraktion des Picoplanktons, Furnas (1983) berichtet von 29-53% der Phytoplankton-Biomasse in der Narragansett Bay und Thronsen (1978) von bis zu 90% $<5 \mu\text{m}$ im Oslo-Fjord. Joint & Pomroy (1983) fanden im August/Okttober 1982 55-70% der Phytoplanktonproduktion der Keltischen See in der Fraktion $<5 \mu\text{m}$ und 20-30% in der Fraktion $<1 \mu\text{m}$. In einer weiteren Studie berichten Joint et al. (1986) für das gleiche Untersuchungsgebiet von einem Anteil von 59-75% der Primärproduktion in der Fraktion $<5 \mu\text{m}$ und 35% in der Fraktion $<1 \mu\text{m}$. In der Straße von Messina fanden Magazzu et al. (1987) bis zu 58% des Chlorophylls und 24-43% der Primärproduktion in der Fraktion $<1 \mu\text{m}$. Aus dem Gebiet der Ostsee fanden Larsson & Hagström (1982) vor der Schwedischen Küste 40% in der Fraktion $<2 \mu\text{m}$ und Kuparinen (1987) 15-50% vor der Finnischen Küste.

Der Umbruch in der hydrographisch-chemischen Situation der Wassersäule, besonders in der Kieler Bucht, fiel mit der Änderung der Größenstruktur des Phytoplanktons zusammen, die den Übergang zur Herbstsituation (Smetacek et al. 1984, Jochem 1989) einleitete. Von Ende Juli an nahm die Kohlenstoff-Biomasse des Phytoplanktons deutlich zu, was sich auch in der Primärproduktion, nicht aber so deutlich in der Chlorophyll-Konzentration zeigte. Während die Anteile des Picoplanktons am Chlorophyll, dem Phytoplankton-Kohlenstoff und der Primärproduktion in der Kieler Bucht nur geringfügig zurückgingen, wies diese Fraktion im August in der Förde nur noch 3-16% an den Summenparametern auf. Die mikroskopische Analyse zeigte, daß in der Kieler Bucht vor allem größere Dinoflagellaten (Geratium tripos, G. fusus,

Prorocentrum micans) auftraten. In der Kieler Förde begann die Blüte des Nanoflagellaten Prorocentrum minimum. Blüten dieses aus dem Bereich der Nordsee und des nördlichen Kattegats eingewanderten Organismus sind in der Kieler Bucht seit 1983 bekannt (Kimor et al. 1985) und sind seither ein fester Bestandteil der jährlichen Phytoplankton sukzession (Neuer 1986, Stienen 1986, Jochem 1989), der das Ende der Sommersituation charakterisiert (Jochem 1987). Während sich die Blüte dieses Flagellaten 1986 erst Ende August/Anfang September ausbildete (Jochem 1989), wurde sie 1989 bereits Anfang August eingeleitet. Ähnliche Nanoflagellaten-Blüten zur selben Jahreszeit sind auch aus der östlichen Ostsee (Kuparinen 1987: Katodinium rotundatum) und der Narragansett Bay (Furnas 1983: Prorocentrum minimum, P. triestum, K. rotundatum) bekannt.

Entgegen dem allgemein zur Förde ansteigenden Trophiegradienten zeigte das Picoplankton im Juni/Juli in der Kieler Bucht eine höhere Biomasse und Produktion als in der Förde und erreichte entsprechend auch höhere Anteile. In den integrierten Werten erreichte das Picoplankton in der Kieler Bucht höhere Chlorophyll-Anteile als das Nanoplankton, nicht aber in den Produktionswerten. Das Picoplankton scheint in der in ihrem allgemeinen Charakter mehr oligotrophen Kieler Bucht eine größere Bedeutung zu erlangen als in der Kieler Förde, wo aufgrund allochthonen Eintrages von Nährsalzen (Stienen 1986) hinreichend hohe Konzentrationen vorliegen, um auch größerem Phytoplankton ein effektives Wachstum zu ermöglichen. Dies entspricht den Ergebnissen aus der Studie 1986 (Jochem 1987), in der ebenfalls über den Sommer zur Kieler Bucht hin ansteigende Anteile des Picoplanktons gefunden wurden. Im August 1989, zur Zeit der Prorocentrum minimum-Blüte in der Förde, lag der Anteil des Picoplanktons an Biomasse und Chlorophyll in der Kieler Bucht deutlich höher, absolute Biomasse und vor allem Produktion waren aber in der Förde höher. Dies zeigt, daß auch das Picoplankton auf die dort vorgefundenen höheren Nitrat-Konzentrationen reagieren kann, wie es auch Glover et al. (1988b) für Synechococcus in der Sargasso See berichten.

Auch aus anderen Küstengebieten ist eine relativ höhere Bedeutung des Picoplanktons in Bereichen niedrigerer Eutrophierung bzw. niedrigerer Nährsalzkonzentrationen bekannt. Thronsen (1978) berichtet von einer zum Ausgang des Oslo-Fjordes und mit abnehmender Eutrophierung ansteigenden Bedeutung des Picoplanktons. Larsson & Hagström (1982) fanden niedrigere Picoplankton-Anteile an Biomasse und Produktion an einer eutrophierten Station vor der Schwedischen Küste. McCarthy et al. (1974) berichten ebenso von niedri-

geren Anteilen der Fraktion $<10 \mu\text{m}$ an der Primärproduktion in der Nähe der Einmündung eines eutrophierten Flusses in die Chesapeake Bay, USA.

Über den gesamten Untersuchungszeitraum war das Mikroplankton in der Förde die Fraktion mit den höchsten Assimilationsraten. Die Maximalwerte von 43 und 40 $\text{mg C (mg Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$ im Mai und August liegen deutlich über der noch als sinnvoll und realistisch angesehenen Grenze von 20 $\text{mg C (mg Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Bodungen 1975, Parsons et al. 1984), deuten aber zumindest qualitativ auf eine sehr produktive Phytoplanktonpopulation hin. Daher sind sie hier berücksichtigt. Das gleiche gilt für die unrealistische Rate von 84.5 $\text{mg C (mg Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$ für die Nanoplankton-Gemeinschaft von Heterocapsa triquetra und Chrysochromulina spec. zu Beginn der Untersuchung in der Kieler Bucht. Der Grund für die Überschätzung der Assimilationsraten (Überschätzung der Mikroplankton-Produktion, Unterschätzung des Mikroplankton-Chlorophylls) bleibt unklar, da beide Parameter nach der gleichen Methode mit derselben Gaze fraktioniert wurden. Da die Assimilationsraten des Gesamt-Phytoplanktons in einem realen Bereich liegen, muß die Fehlerquelle in der Fraktionierung zu suchen sein und weist auf unterschiedliche Fraktionierungseigenschaften von Primärproduktion und Chlorophyll. Nach McCarthy et al. (1974) ist bei einer Post-Inkubations-Fraktionierung der Primärproduktion eher mit einer Unterschätzung der Produktion durch Abgabe von ^{14}C -Kohlenstoff während der Fraktionierung zu rechnen, und damit mit einer Unterschätzung der Assimilationsraten. Allerdings konnten auch Larsson & Hagström (1982) die Hypothese des ^{14}C -Verlustes durch Fraktionierung nicht bestätigen.

Weder in der Förde noch in der Kieler Bucht ließen sich in der Fraktion $<2 \mu\text{m}$ im Vergleich zu den größeren Fraktionen höhere Assimilationsraten feststellen, wie es von Platt et al. (1983), Parsons et al. (1984), Stockner & Antia (1986) und Magazzu et al. (1988) berichtet wird. Dies deutet auf eine ausgeglichene Koexistenz der kleineren und größeren Fraktionen. Die Umweltbedingungen in der Kieler Bucht bieten offenbar hinreichende Wachstumsmöglichkeiten, vor allem auch noch hinreichende Nährsalz-Konzentrationen oder kurzzeitige Nährsalz-Einträge, auch für das Nano- und Mikroplankton. In der Kieler Förde profitieren vor allem die größeren Fraktionen von dem allgemein höheren Nährsalzangebot. Auch in der 1986 durchgeführten Studie lagen die Assimilationsraten des Picoplanktons nicht über jenen der anderen Fraktionen (Jochem 1987). In nordamerikanischen Seen konnten Elser et al. (1986) ebenso keine gegenüber den anderen Fraktionen erhöhten Raten des Picoplanktons nachweisen.

Auch die Bestandsaufnahme der Picoplankton-Organismen zeigte einen deutlichen Jahresgang. Nach relativ niedrigen Abundanzen im Mai und Juni erfolgte an beiden Stationen im Juli eine deutliche Zunahme der Zellzahlen der Eucaryonten $<5 \mu\text{m}$. Die maximalen Abundanzen wurden Anfang und Mitte August vorgefunden. Eucaryonten $<3 \mu\text{m}$ erreichten maximal $1.0 \cdot 10^7$ Zellen l^{-1} in der Kieler Bucht und $2.3 \cdot 10^7$ Zellen l^{-1} in der Kieler Förde. Sie waren damit etwa doppelt so häufig wie die Eucaryonten von 3-5 μm Größe ($\leq 5.0 \cdot 10^6$ l^{-1} in der Bucht und $\leq 3.6 \cdot 10^6$ l^{-1} in der Förde). Das Populationsmaximum der Pico- und kleinen Nanoflagellaten lag, der Verteilung des Picoplankton-Chlorophylls entsprechend, in mittleren Tiefen und verlagerte sich während des August nach oben.

Die Abundanz autotropher Picoplankter wurde im Gegensatz zu zahlreichen Arbeiten über die Verbreitung der Picocyanobakterien erst relativ selten mit der Fluoreszenzmikroskopie verlässlich bestimmt. Daten aus dem Nordatlantik (Murphy & Haugen 1985), der Sargasso See (Murphy & Haugen 1985) und dem Gulf of Maine (Murphy & Haugen 1985, Glover et al. 1985), zeigen aber die gleiche Größenordnung wie in der Kieler Bucht. In einem norditalienischen und einem sizilianischen Brackwassergebiet (Andreoli et al. 1989) sowie in der östlichen Ostsee (Kuosa 1988) lagen die maximalen Eucaryonten-Abundanzen aber eine Größenordnung niedriger. Die während des Sommers 1989 gefundenen maximalen Zellkonzentrationen der eucaryontischen Picoplankter lagen etwa 50% unter jenen des Jahres 1986 (Jochem 1987). Während die eucaryontischen Picoplankter im Sommer 1986 ihr Populationsmaximum Anfang Juli erreichten und zum August stark abnahmen, zeigten sie 1989 eine deutliche Zunahme über den Juli und erreichten ihr Maximum erst im August. Ein August-Maximum der kleinen Eucaryonten fanden auch Andreoli et al. (1989). Neben diesen Arbeiten liegen bisher keine Jahresgänge der eucaryontischen Picoplankter vor.

Auch die Abundanz der Picocyanobakterien war im Mai und Juni noch relativ gering und stieg über den Juli stark an, um wie die kleinen Eucaryonten im August ihr Abundanzmaximum zu erreichen. Im Gegensatz zu den eucaryontischen Picoplanktern waren die Picocyanobakterien mit maximal $5.8 \cdot 10^6$ l^{-1} bzw. $1.1 \cdot 10^6$ l^{-1} in der Kieler Bucht häufiger als in der Förde. Die Picocyanobakterien waren durchschnittlich um den Faktor 10-50 häufiger als die Picoflagellaten. Ihr Populationsmaximum fand sich in mittleren Tiefen, meist aber etwas flacher als das der eucaryontischen Picoplankter, und verlagerte sich nach oben, so daß Mitte/Ende August ein Oberflächenmaximum beobachtet wurde.

Im Vergleich zur Studie 1986 (Jochem 1988) war die maximale Abundanz der Picocyanobakterien 1989 doppelt so hoch wie 1986. Zudem fand sich in der Studie 1986 für die Zellzahlen ein generell abnehmender Trend zur Kieler Bucht hin, der in der vorliegenden Studie nicht gefunden werden konnte. Die in der Kieler Bucht gefundenen Abundanzen der Picocyanobakterien lagen 2 Größenordnungen über jenen aus tropischen Gebieten (z.B. Johnson & Sieburth 1979, Waterbury et al. 1979, Li et al. 1983, Platt et al. 1983, Murphy & Haugen 1985, Glover et al. 1986, Joint 1986, Lenz et al. 1988), jedoch in derselben Größenordnung, wie sie aus anderen Küstengebieten berichtet sind (Takahashi et al. 1985, El Hag & Fogg 1986, Waterbury et al. 1986, Kuosa 1988). Andreoli et al. (1989) fanden in einem norditalienischen und einem sizilianischen Brackwassergebiet um ein Größenordnung geringere maximale Abundanzen.

Die Picocyanobakterien zeigten auch in dieser Studie eine deutliche Relation zur Temperatur, wie sie von Murphy & Haugen (1985) postuliert wurde. Die Zunahme der Abundanz im Juni/Juli war mit dem Erreichen hoher Wassertemperaturen gekoppelt. Dies korrespondiert mit den Ergebnissen aus dem Frühjahr 1988 (Kap. 4.2), wo im April/Mai niedrige Abundanzen gefunden wurden, die erst nach Erreichen von mehr als 8 °C deutlich anstiegen. Die gleiche Tendenz wurde auch 1986 in die Kieler Bucht (Jochem 1988) gefunden und entspricht dem Jahrgang im Hafen von Woods Hole (Waterbury et al. 1986) und in den italienischen Brackwassergebieten (Andreoli et al. 1989). Wie bereits 1986 (Jochem 1988) erreichten die Picocyanobakterien auch 1989 ihr Abundanzmaximum im August bei einer Temperatur von mehr als 16 °C. El Hag & Fogg (1986) fanden das Populationsmaximum der Picocyanobakterien in der Irischen See bei 17.5 °C, ebenso Krempin & Sullivan (1981) vor der Californischen Küste, Waterbury et al. (1986) im Hafen von Woods Hole und Caron et al. (1985b) im Lake Ontario.

Während Picocyanobakterien und autotrophe Picoflagellaten zum Beginn der Untersuchung zu etwa gleichen Teilen die Biomasse des Picophytoplanktons stellten, wurde diese ab Juni deutlich durch die Picocyanobakterien dominiert, die im August 97-99% erreichten. Durch die etwas höhere Abundanz der Eucaryonten in der Förde war der Anteil der Picocyanobakterien dort etwas niedriger. Die Ergebnisse stimmen mit den Befunden aus dem Sommer 1986 (Jochem 1988) überein. Glover et al. (1985) berichten von einem Anteil der Picocyanobakterien von 50-99% des Picoplankton-Kohlenstoffs, der an Stationen mit höherer Primärproduktion niedriger lag; Takahashi et al. (1985) fanden vor der Japanischen Küste bis zu 79%, meist aber mehr als

50%, des Picoplankton-Kohlenstoffs durch Picocyanobakterien gebildet (beide Autoren: nur Kohlenstoff autotropher Picoplankter).

Auf der Basis der Utermöhl- und fluoreszenzmikroskopischen Auswertung stellten die Picocyanobakterien in der Kieler Bucht zu Beginn der Untersuchung lediglich 0.1-2.5% des Phytoplankton-Kohlenstoffes, erreichten aber im Juli durchschnittlich 13-19% und maximal 45% der Kohlenstoff-Biomasse. Ende August lag ihr Anteil mit 5-6% wieder niedriger. In der Förde erreichten sie einen maximalen Anteil von nur 2.7% Ende August und trugen allgemein 0.1-2.1% zum Phytoplankton-Kohlenstoff bei.

Der Beitrag der Picocyanobakterien zur Phytoplankton-Biomasse war in der Kieler Bucht deutlich höher als in der Förde. Dies korrespondiert mit dem in der Kieler Bucht höheren Anteil des Picoplanktons am Gesamtchlorophyll und dem Phytoplankton-Kohlenstoff, was ob der hohen Dominanz der Picocyanobakterien in dieser Fraktion nicht verwundert.

Auch 1986 entfiel ein zur Kieler Bucht hin zunehmender Anteil des Phytoplankton-Kohlenstoffes auf die Picocyanobakterien (Jochem 1988). Die Anteile von 10-25% im Juli und September sowie 30-52% im August wurden aber 1989 bei weitem nicht erreicht. Die Ursache für die niedrigeren Anteile in der vorliegenden Studie sind mehrschichtig. Zum einen zeigte das Mikroplankton 1989 eine höhere Populationsdichte und damit auch höhere Anteile am Phytoplankton-Kohlenstoff als dies 1986 der Fall war. Auch schien die Picocyanobakterien-Population des Sommers 1989 sich von der des Jahres 1986 zu unterscheiden. Im Sommer 1986 waren die meisten Picocyanobakterien runde bis ellipsoide Zellen von 1.0-2.5 μm Größe; diese coccalen Blaualgen vom Synechococcus-Typ waren größer als aus anderen ozeanischen und Schelfgebieten berichtet (Johnson & Sieburth 1979, Krempin & Sullivan 1981, Joint & Pipe 1984, Takahashi et al. 1985, El Hag & Fogg 1986, Glover et al. 1986, Waterbury et al. 1986). Nur wenige Zellen waren vom runden, ca. 0.8-1.0 μm messenden Typ. Auch Schmaljohann (1984) fand im Kattegat und der Zentralen Ostsee relativ große (0.6-0.8x0.9-1.5 μm) Blaualgen vom Synechococcus-Typ, die an Stationen niedriger Salinität besonders groß (1.5x2.0-3.0 μm) waren. El Hag & Fogg (1986) fanden eine Zunahme der Zellgröße der Picocyanobakterien der Irischen See zur Küste hin, ähnlich wie es auch für heterotrophe Bakterien bekannt ist (Floodgate et al. 1981, Davis et al. 1985). Kuosa (1988) dagegen berichtet von einer Mischpopulation runder, 0.5-1.5 μm messender und länglicher, 0.5-1.5x0.7-2.5 μm messender Zellen. Eine diesem Befund ähnliche Mischpopulation aus den aus dem Sommer 1986 bekannten großen und wesentlich kleineren coccalen Blaualgen wurde auch über den

Sommer 1989 gefunden. Zu berücksichtigen sind auch die unterschiedlichen in der Literatur verwendeten Umrechnungsfaktoren von Zellzahl und Biovolumen auf Kohlenstoff-Einheiten, die die Resultate erheblich beeinflussen (Jochem 1988). In Anbetracht der Größe der Picocyanobakterien der Kieler Bucht und der für die Umrechnung des Nano- und Mikroplanktons aus Utermöhl-Proben verwendeten hohen Faktors von Strathmann (1967) und Smetacek (1975) wurde 1986 ein Faktor von $0.7 \text{ pg C Zelle}^{-1}$ verwendet. Für wesentlich kleinere Synechococcus-Zellen aus der Sargasso See geben Waterbury et al. (1986) einen Faktor von $0.21 \text{ pg C Zelle}^{-1}$ und Cuhel & Waterbury (1984) $0.29 \text{ pg C Zelle}^{-1}$ an. Durch den erhöhten Anteil der kleineren Blaualgen im Sommer 1989 erschien es angebracht, bei der Umrechnung der Picocyanobakterien-Zellzahlen in Kohlenstoff-Einheiten einen niedrigeren Umrechnungsfaktor als 1986 zu verwenden. Unter Anwendung der Umrechnungsformel nach Edler (1979) wurde für die Umrechnung der Picocyanobakterien-Abundanzen ein Faktor von $0.4 \text{ pg C Zelle}^{-1}$ benutzt, für die Konvertierung der Zellzahlen des eucaryontischen Picoplanktons ein Faktor von $0.6 \text{ pg C Zelle}^{-1}$. Die im Vergleich zu 1986 niedrigeren Anteile des Picoplanktons am Phytoplankton-Kohlenstoff können also teilweise auch auf die Verwendung eines um 40% niedrigeren Umrechnungsfaktors zurückgeführt werden.

Für Finnische Gewässer gibt Kuosa (1988) einen Anteil der Picocyanobakterien am Phytoplankton-Kohlenstoff von 7.3% an küstenferneren Stationen und 1.7% an küstennäheren und eutrophierteren Stationen an. Die Anteile liegen hier deutlich unter denen der Kieler Bucht, zeigen aber ebenso den Trend zu höheren Werten an weniger eutrophen Stationen. Vor der Japanischen Küste fanden Takahashi et al. (1985) 4.7-46.4% der Phytoplankton-Biomasse durch Synechococcus gestellt.

Die in einer früheren Studie gefundene Sukzession der Größenstruktur der Phytoplanktongemeinschaft (Jochem 1989) wurde auch in der vorliegenden Arbeit bestätigt. Im wesentlichen beschreibt diese einen Wechsel von großen Formen im Winter/Frühjahr zu mittleren Größen im Frühsommer und kleinen Formen im Hochsommer. Mit dem Übergang zur Herbstsituation kehrt sich diese Entwicklung wieder um. Von besonderem Interesse ist aber, daß die Sukzession des Größenspektrums des Phytoplanktons gleichzeitig auch die Sukzession verschiedener ökologischer Systeme in einem borealen Pelagial beschreibt (Smetacek et al. 1984, Jochem 1989).

Da die Übergangssituation von der durch große Diatomeen (Mikroplankton) dominierten Frühjahrsphase zu der durch das Nano- und Picoplankton dominierten Sommerphase bereits in einem eigenen Kapitel abgehandelt wurde,

soll hier nur die Sommersituation der Kieler Bucht und der Kieler Förde analysiert werden.

Die Kieler Bucht stellt sich im Sommer als stabil geschichtetes Ökosystem mit einer stark nährsalzverarmten, ca. 10-12 m messenden durchmischten Deckschicht dar. Knapp unterhalb der Pycnokline findet sich auch eine Nutrikline. Von besonderer Limitation, zumindest im Sommer 1989, waren gelöste anorganische Stickstoff-Verbindungen und Silikat. Ein solches System läßt einen großen Anteil an 'regenerierter Produktion' (Dugdale & Goering 1967) und eine geringe Sedimentation erwarten (Smetacek et al. 1984). Da kleine Organismen durch ein günstigeres Oberflächen/Volumen-Verhältnis schnellere Nährstoffaufnahme bei niedrigen Konzentrationen besitzen (Fogg 1986, Kirk 1986, Raven 1986), ist in solchen Systemen mit einem hohen Anteil dieser an der Phytoplankton-Biomasse zu rechnen. Dies war auch in der Kieler Bucht der Fall. Sie sind es auch, die den für ein 'regenerierendes System' notwendigen raschen und effizienten Energie- und Stoffumsatz im 'Microbial Loop' (Azam et al. 1983) vollziehen können.

Größere Phytoplankter vermögen aufgrund höherer maximaler Aufnahmeleistungen (V_{max}) dagegen rascher auf kurzzeitige Nährsalz-Pulse zu reagieren (Parsons et al. 1984), die in der Förde durch allochthone Einträge in bedeutend stärkerem Maße erwartet werden dürfen als in der Kieler Bucht (Stienen 1986). In Verbindung mit den ohnehin höheren Nährsalzkonzentrationen in der Förde mag dies den geringeren Anteil des Picoplanktons dort erklären. Hier verlagert sich die primäre Bedeutung, wie bereits im Sommer 1986 festgestellt (Jochem 1987, 1989), zum Nanoplankton.

Die Ermittlung der Wachstums- und Wegfraßraten der Picocyanobakterien, Eucaryonten $< 3 \mu\text{m}$ und Flagellaten von $3-5 \mu\text{m}$ der Kieler Bucht sollte zeigen, welche Rolle die in signifikanten Anteilen der Biomasse vorkommenden und einen bedeutenden Teil der sommerlichen Primärproduktion liefernden kleinen Phytoplankter im Nahrungsgefüge des Untersuchungsgebiets spielen und ob Indizien für einen effizienten und aktiven 'Microbial Loop' gefunden werden können.

Die gewonnenen Ergebnisse weisen allen drei Organismengruppen eine bedeutende trophodynamische Rolle im sommerlichen Pelagial der Kieler Bucht zu. Der Vergleich mit anderen aus der Literatur verfügbaren Bestimmungen zeigt, daß die in dieser Studie ermittelten Wachstums- und Wegfraßraten in ihrer Größenordnung gut mit anderen Studien übereinstimmen und daher als realistisch angesehen werden können (Tab. 10). Während sich eine ganze Reihe von

Studien mit der trophodynamischen Stellung von Synechococcus befassen, liegen in der Literatur noch keinerlei Untersuchungen über Wachstum von und Grazing auf eucaryontische Picophytoplankter vor.

Tabelle 10: Zusammenstellung der Wachstums- und Wegfraßraten von Picocyanobakterien bzw. des autotrophen Picoplanktons in verschiedenen marinen Ökosystemen. Netto-Wachstumsrate (k) und Wegfraßrate (g) sind als Tageswerte angegeben.

Probenahme	k [d ⁻¹]	g [d ⁻¹]	Quelle
Subtropen, <3 µm	1.2		Bienfang & Takahashi 1983 ¹⁾
trop. Atlantik, <1 µm	0.15		Platt et al. 1983 ¹⁾
Nova Scotia, <1 µm	1.5		Douglas 1984 ¹⁾
Hawaii	1.6-1.7	0.14-0.39	Landry et al. 1984
NW Atlantik, Maine	0.52-0.84	0.06-0.83	Campbell & Carpenter 1986
Nova Scotia, ges	0.01-0.08	0-0.06	Gifford 1986 ¹⁾
Nord Pazifik	1.3-2.3	0.2-0.4	Iturriaga & Mitchell 1986
Sargasso See	1.2		Glover et al. 1988
Sargasso See	0.7-1.5	0.62	Iturriaga & Marra 1988
Finnland (1% Licht)	1.09		Kuosa 1988
Kieler Bucht	0.13-1.66	0.09-1.76	diese Studie
Eucaryonten <3 µm	0-3.24	0.16-1.37	
Eucaryonten 3-5 µm	0.42-2.88	0.43-4.27	

¹⁾ Wachstum und Wegfraß beziehen sich nicht nur auf Picocyanobakterien, sondern auf gesamte Phytoplanktongemeinschaft und die Einwirkung des Mikrozooplanktons auf diese.

Die Wachstumsraten aller drei Organismengruppen waren im Vergleich mit anderen Studien relativ hoch und erreichten im Juli/August ihr Maximum. Die Generationszeiten der Eucaryonten lagen mit 5.1-40 Stunden niedriger als die der Picocyanobakterien (10-120 h). Obgleich sich Ende Juli und im August die höchste Brutto-Produktion fand, wurde die höchste Netto-Produktion im Juni/Juli ermittelt, was mit der starken Populationszunahme dieser Organismen in der Kieler Bucht zu dieser Zeit korrespondiert. Im August wurde durch einen hohen Grazingdruck eine nur niedrige oder keine Netto-Produktion ermittelt. Oftmals wurde mehr gefressen als die kleinen Phytoplankter zu produzieren vermochten, was sich in den in Relation zu den Literaturwerten relativ hohen Grazingraten widerspiegelt. Die Picocyanobakterien zeigten in 3 von 10 Serien ein negatives Netto-Wachstum, die Phytoplankter <3 µm in 4 von 9 Serien und die Phytoplankter von 3-5 µm in 3 von 8 Serien. Es läßt sich kein deutlicher Unterschied zwischen den Wachstums- und Wegfraßraten der einzelnen Organismengruppen erkennen, die Varianz war aber bei den Eucaryonten deutlich größer als bei den Picocyanobakterien. Allgemein wurde von der Produktion der Picocyanobakterien ein geringerer Anteil weggefressen als von der der Eucaryonten. Dies mag eine

Präferenz der Grazer für das eucaryontische Plankton andeuten, aber auch die Picocyanobakterien unterliegen ganz offensichtlich einem erheblichen Grazingdruck durch das Mikrozooplankton.

Das autotrophe Picoplankton der Kieler Bucht stellt also eine effektive Verbindung der hauptsächlich 'regenerierten Primärproduktion' des oligotrophen sommerlichen Pelagials zu den höheren Trophiestufen dar. Der 'Microbial Loop' der Kieler Bucht kann daher eher als 'Link' als als 'Sink' angesehen werden, wie es auch aus anderen Studien aus der Ostsee geschildert wurde, die im folgenden dargelegt werden soll.

Kuosa & Kivi (1989) ermittelten, daß während des Sommers der Kohlenstoff-Bedarf der heterotrophen Nanoflagellaten die bakterielle Produktion in der östlichen Ostsee bei weitem übersteigt und schließen darauf, daß diese ihren Bedarf aus anderen Quellen decken. In einem Tankexperiment fanden Hagström et al. (1988), daß ein großer Teil der von Picocyanobakterien dominierten Primärproduktion durch heterotrophe Nanoflagellaten und Ciliaten ingestiert und exkretiert werden muß, um den Bedarf der Bakterien an gelöster organischer Substanz decken zu können. Von den 57% der Primärproduktion, die in ihrem Tankexperiment durch die Picocyanobakterien gestellt wurden, sollte nahezu alles durch bakterivore Organismen weggefressen werden, wenngleich auch ein signifikantes Grazing auf Bakterien stattfand. Die Ergebnisse der Kieler Bucht zeigen, daß ein derart effektives Grazing auf autotrophes Picoplankton ohne Zusammenbruch der Population möglich ist. In einem Durchflußexperiment (Hagström et al. 1988), bei dem den Grazern kontinuierlich eine Mischpopulation von Picocyanobakterien und Bakterien zugeführt wurde, konsumierten heterotrophe Flagellaten während des Durchflusses 59% der Picocyanobakterien und 11% der Bakterien, die um den Faktor 1000 häufiger waren. Bezogen auf ingestiertes Biovolumen war das Grazing auf Picocyanobakterien und Bakterien annähernd gleich. Iturriaga & Marra (1988) berichten, daß täglich ca. 40% des 'Standing stock' der Picocyanobakterien gefressen werden. Iturriaga & Mitchell (1986) fanden ein tägliches Grazing von 30-40% der Picocyanobakterien-Biomasse durch heterotrophe Organismen von 10-50 µm, die aber auch bis zu 300 µm messen können. Dieselben Autoren fanden bei der Verfütterung radiomarkierter Picocyanobakterien bereits nach weniger als einer Stunde eine Markierung in der Kopfregion von Chaetognathen. Da diese rein carnivore Organismen sind, zeigt dies eine sehr rasche Weitergabe der Picocyanobakterien-Biomasse an höhere Trophiestufen.

Eine hohe Aktivität und ein rascher Umsatz des autotrophen Picoplanktons wird auch durch die Untersuchungen von Karlson (1989) im inneren Skagerrak dokumentiert. Bei der Untersuchung der Aufnahmeraten des anorganischen Phosphats und der Bestimmung des Bestandes an partikulärem Phosphat zeigte sich über das ganze Jahr etwa 90% der Aufnahmeaktivität in der Fraktion $<3 \mu\text{m}$. Das partikuläre Phosphat lag aber meist in der Fraktion $>10 \mu\text{m}$ vor. Nur während der Diatomeen-Frühjahrsblüte zeigte die Fraktion $>10 \mu\text{m}$ bedeutende Anteile an der Aufnahme anorganischen Phosphats. Auch die Aufnahme von Nitrat im Kattegat (Sahlsten et al. 1988) findet in signifikanten Anteilen in der Fraktion $<10 \mu\text{m}$ statt. Die vom Picoplankton eingebauten anorganischen Nährsalze führen also nicht zu einer Akkumulation im partikulären Pool $<3 \mu\text{m}$, sondern werden rasch umgesetzt und den höheren Trophiestufen zugeführt.

4.3.2 Verbreitung und Bedeutung des autotrophen Picoplanktons in der Westlichen Ostsee.

Das Übergangsgebiet von Nord- und Ostsee, an dessen südlicher Grenze sich die Kieler Bucht befindet, ist durch eine komplizierte und variable Hydrographie gekennzeichnet. Zudem unterliegt das Gebiet in einem nicht zu vernachlässigendem Maße allochthonen Einflüssen durch anliegende Städte, Industrien und Landwirtschaften. Die Ausfahrten in das Kattegat (KAT1 im Juni 1989 und KAT2 im August 1989) und die Arkona See (BORN1 Anfang August 1989 und BORN2 Ende August 1989) diente der Bestandsaufnahme des autotrophen Picoplanktons über einen weiten Bereich des Übergangsgebietes von Nord- und Ostsee, um Erkenntnisse darüber zu erlangen, ob die in der Kieler Bucht erarbeitete Systembeschreibung auch auf weite Bereiche der sommerlichen Westlichen Ostsee zutrifft.

Trotz der großen zeitlichen Differenz zwischen den beiden Ausfahrten in das Gebiet des Kattegat zeigten beide Fahrten doch sowohl untereinander als auch mit der Kieler Bucht vergleichbare Ergebnisse. Im gesamten Untersuchungsgebiet fand sich eine Pycno- und Nutrikline in 12-15 m. In der durchmischten Schicht wies Silikat Konzentrationen unter $0.3 \mu\text{mol l}^{-2}$ im Juni und unter $3 \mu\text{mol l}^{-2}$ im August auf, die Konzentrationen der anderen Nährsalze lag unter $0.5 \mu\text{mol l}^{-2}$, und Nitrat war nicht nachweisbar. In der durchmischten Schicht fanden sich also generell oligotrophe Verhältnisse. Auf KAT1 nahm die Chlorophyll-Konzentration ($\leq 4.7 \mu\text{g l}^{-2}$) von Norden nach Süden ab, der Anteil des Picoplanktons ($\leq 1.7 \mu\text{g l}^{-2}$) am Chlorophyll dagegen nach Süden hin zu. Auf KAT2 nahm der Chlorophyll-Gehalt ($\leq 5.9 \mu\text{g l}^{-2}$)

umgekehrt von Süden nach Norden ab, und der Anteil des Picoplanktons ($\leq 1.6 \mu\text{g l}^{-1}$) war im Kattegat am höchsten und in der nördlichen Kieler Bucht (Stn K6, K7) am niedrigsten. Beiden Ausfahrten gemein waren nach Süden um den Faktor 10-30 zunehmende Abundanzen sowohl der Picocyanobakterien als auch der Picoflagellaten, wenngleich diese auf KAT1 noch wesentlich niedriger waren. Auf KAT1 waren die Picocyanobakterien um den Faktor 10 häufiger als die Picoflagellaten, auf KAT2 bereits um den Faktor 100. Auf KAT2 zeigte sich das Populationsmaximum der Picocyanobakterien in 5-10 m und somit flacher als das der Picoflagellaten, wie es zur gleichen Zeit auch in der Kieler Bucht der Fall war.

Infolge des kurzen zeitlichen Abstandes zeigten beide Ausfahrten in die Arkona See sehr ähnliche Ergebnisse. Es fand sich eine Sprungschicht in 25 m, die nur auf den hinreichend tiefen Stationen angetroffen werden konnte. Obgleich Silikat mit etwa $10 \mu\text{mol l}^{-1}$ in recht hohen Konzentrationen vorlag, wurden die anderen Nährsalze mit weniger als $0.5 \mu\text{mol l}^{-1}$ gemessen und Nitrat war in der euphotischen Zone (<25 m) nicht nachweisbar. Während sich auf BORN1 keine hydrographisch-chemische Struktur in der euphotischen Zone feststellen ließ, fand sich auf BORN2 eine Nutrikline in 15 m Tiefe, die nicht durch hydrographische Strukturen (Dichteschichtung) unterstützt wurde und deren Ursache und Stabilität auf der Basis der einmaligen Beprobung nicht beurteilt werden kann. Auch die Oberflächenschicht der Arkona See zeigte im August also eine Nährsalzverknappung. Die maximalen Chlorophyll-Konzentrationen lagen vergleichbar mit der Kieler Bucht und KAT2 bei 5.5 bzw. $6.1 \mu\text{g l}^{-1}$, wovon 2.5 bzw. $1.6 \mu\text{g l}^{-1}$ auf das Picoplankton entfielen. Bedingt durch eine homogene euphotische Zone fand sich das Chlorophyll-Maximum auf BORN1 in wechselnden Tiefen zwischen 5-10 m, während sich auf BORN2 eine deutliche Relation zur Nutrikline erkennen ließ. Dies deutet auf einen biologischen Ursprung der Nutrikline, was sich aber aufgrund fehlender Zeitserien nicht zweifelsfrei darlegen läßt. Auf beiden Fahrten zeigten die Stationen mit höchstem Chlorophyll-Gehalt den niedrigsten Anteil des Picoplanktons und vice versa. Die Abundanzen der autotrophen Picoplankter nahmen generell nach Osten zu. Die Picocyanobakterien waren mit $0.6-4.1 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ auf BORN1 um den Faktor 100 und auf BORN2 um den Faktor 50-80 häufiger als die Picoflagellaten. Die Picocyanobakterien zeigten ihr Populationsmaximum, wie in der Kieler Bucht, stets oberhalb des Chlorophyll-Maximums und etwas oberhalb des der Picophytoflagellaten.

Die Ausfahrten in die an die Kieler Bucht angrenzenden Meeresgebiete zeigten eine große Ähnlichkeit in der Struktur ihres Pelagials zu der der Kieler Bucht. Im gesamten Bereich der Westlichen Ostsee fand sich eine mehr

oligotrophe, besonders an Nitrat verarmte Oberflächenschicht. Die Chlorophyll-Konzentrationen zeigten eine gewisse Variabilität, lagen aber alle in der gleichen Größenordnung, ebenso die Konzentrationen des Picoplankton-Chlorophylls. Hohe Anteile des Picoplanktons von 20-52% scheinen über den Sommer für die gesamte Westliche Ostsee charakteristisch zu sein. Ein Trend zu höheren Anteilen der kleinsten Größenklasse an Stationen mit niedrigeren Chlorophyll-Konzentrationen war erkennbar. Es läßt sich eine Zunahme der Zellzahlen sowohl der Picocyanobakterien als auch der eucaryontischen Picophytoplankter zum Inneren der Westlichen Ostsee hin erkennen, deren Ursache zu erklären das Ziel weiterer Untersuchungen sein sollte. Allgemein darf man wohl im Hochsommer in der gesamten Westlichen Ostsee mit Abundanzen in der Größenordnung von 10^8 Picocyanobakterien l^{-2} und 10^6 Picoflagellaten l^{-2} rechnen. Die Juni-Fahrt ins Kattegat wies ähnlich niedrige Abundanzen auf, wie sie zu dieser Zeit noch in der Kieler Bucht gefunden wurden. Dies läßt auch für dieses Gebiet eine ähnliche Sukzession der Größenstruktur des Phytoplanktons und des autotrophen Picoplanktons erwarten, wie sie für die Kieler Bucht aus den Jahren 1986 (Jochem 1988, 1989) und 1989 (Kap. 4.3.1) beschrieben sind.

Insgesamt erscheint der Schluß zulässig, daß die in der Kieler Bucht gefundenen Grundzüge der Phytoplankton-Sukzession, der einzelnen das Pelagial im Jahrgang charakterisierenden Phasen sowie der trophodynamischen Stellung des autotrophen Picoplanktons auf den gesamten Bereich der Westlichen Ostsee übertragen werden können.

4.4 Die Phytoplanktongemeinschaft der Arabischen See während der Zwischenmonsunzeit

4.4.1 Die ökologische Struktur des Epipelagials im küstennahen Bereich der nördlichen Arabischen See (MET 5/3a)

Das Untersuchungsgebiet MET 5/3a über der Schelfkante vor Oman zeigte unter den drei Untersuchungsregionen in der Arabischen See die höchste zeitliche und räumliche Variabilität. Die in einem Quadranten von 40x80 m registrierten Chlorophyllkonzentrationen nahmen zur Küste hin zu und ebenso die Tendenz zu Oberflächenmaxima der Fluoreszenz, während sich an den küstenfernen Stationen deutliche Tiefen-Maxima zeigten. Die niedrigen Nährsalzkonzentrationen im gesamten Quadranten bestätigen, daß während der vorliegenden Untersuchung keine Auftriebslage vorgefunden wurde (Neilen et al. 1988).

Zu Beginn der Untersuchung wurde der zu verfolgende Drifter in einem Wasserkörper ausgesetzt, der für die Situation, wie sie während des vorher beprobten Untersuchungsrasters von 40x80 m in Küstennähe angetroffen wurde, charakteristisch war. Die Durchmischungstiefe betrug 20 m. Nitrat konnte in der durchmischten Schicht nicht nachgewiesen werden und zeigte unterhalb des Dichtesprungs eine Nutrikline. Die anderen Nährsalze nahmen kontinuierlich mit der Tiefe zu und wiesen mit mehr als 0.6 μmol Phosphat l^{-1} und mehr als 1-3 μmol Silikat l^{-1} im Vergleich zu oligotrophen, ozeanischen Gebieten relativ hohe Konzentrationen auch in der durchmischten Zone auf. Zusammen mit der relativ niedrigen Oberflächentemperatur von knapp über 25 °C läßt dies auf mesoskalige Prozesse schließen, die in einem noch nicht allzu lange vor dem Beginn der Untersuchung gelegenen Zeitraum zu einer Zufuhr von nährsalzreichem Wasser aus 'Subsurface'-Regionen geführt hatten. Die die Expedition begleitenden Ozeanographen sahen die mesoskalig hohe Variabilität des Omanischen Schelfes als Resultat kleinskaliger Verwirbelungsprozesse in der Nähe eines in den Ozean hineinragenden Kontinentalvorsprungs (Daten W. Lenz & J. Ribbe in: Nellen et al. 1988), der auch eine Vielzahl unterschiedlicher Rossby-Wellen im Untersuchungsgebiet erwarten läßt, die turbulente Prozesse fördern könnten.

Die Phytoplanktongemeinschaft zeigte ihr Biomassemaximum zu Beginn der Untersuchung in Oberflächennähe und wurde zu dieser Zeit in etwa gleichen Anteilen vom Mikro- und Picoplankton dominiert, während das Nanoplankton unbedeutend war. Die Untersuchung startete offenbar in einem Zustand, in dem die der Oberflächenschicht zugeführten Nährsalze bereits in Phytoplankton-Biomasse umgesetzt waren. Daran war im wesentlichen Maße das Mikroplankton beteiligt, das sich aus großen Diatomeen (Rhizosolenia alata, R. cochlea, R. spec., Guinardia flaccida; Daten U. Passow in: Nellen et al. 1988) zusammensetzte. Dies spiegelte sich auch in den im Vergleich zu den anderen Untersuchungsgebieten höheren Konzentrationen des partikulären Silikats während der ersten Driftphase wider, wenngleich diese Werte wegen der genannten methodischen Probleme (F. Pollehne, pers. Mitt.) auch zu hoch sind und nur als relatives Maß angesehen werden können.

In der Mitte der zweiten Driftphase, zwischen den Untersuchungstagen 7 und 9 (Stn 341-351), zeigte sich ein deutlicher Umbruch in der Struktur des Epipelagials des verfolgten Wasserkörpers. Sowohl die Fluoreszenzprofile als auch die Chlorophyll-Konzentrationen zeigten nach dem 9. Tag ein deutliches Tiefenmaximum, das sich von 10-30 m auf 15-40 m verlagerte und im Tiefenhorizont der Nutrikline lag. Die Isolinien der Nährsalze verlagerten

sich zum Ende der Untersuchung um 10-20 m in die Tiefe, was einen deutlich oligotropheren Charakter der oberen Wasserschicht kennzeichnet. Die Chlorophyll-Konzentrationen waren am Ende der zweiten Driftphase und während der dritten Driftphase deutlich niedriger, sie betrug 50-60% der Konzentrationen des Untersuchungsbeginns. Die mikroskopische Analyse zeigte einen drastischen Rückgang der großen Diatomeen, und Dinoflagellaten (tropische Ceratien und Dinophysis) dominierten das Netz-Phytoplankton (Daten U. Passow in: Nellen et al. 1988). Mit dieser Entwicklung konform erfolgte die Abnahme des partikulären Silikats. Weiterhin wurden nach dem Umbruch auch zahlreiche Tintinnen, Foraminiferen und Chloroplasten-tragende Radiolarien gefunden. Während des Überganges in das durch das Tiefen-Chlorophyllmaximum gekennzeichnete Stadium fand sich ein hoher Anteil der Rhizosolenien bei der Bildung von Auxosporen (Nellen et al. 1988).

Auch die Primärproduktion ging deutlich zurück, behielt aber weiterhin ein Oberflächenmaximum. Dieses betrug gegen Ende der Untersuchung lediglich 35% der Produktion, die zu Beginn der Untersuchung gemessen wurde, und die über 75 m integrierte Produktion ging auf 56% der Produktion der ersten Driftphase zurück. Die Diskrepanz der beiden Werte deutet darauf hin, daß der Rückgang von Biomasse und Produktion vor allem in der Oberflächenschicht stattfand.

Der Rückgang der gemessenen Bestands- und Aktivitätsparameter und die damit einhergehende grundlegende Änderung der ökologischen Struktur des Epipelagials werden teilweise auf advective Prozesse und ein Eintreten des Drifters in einen neuen Wasserkörper gedeutet (Nellen et al. 1988).

Der Umbruch in der Struktur der Phytoplanktongemeinschaft während der Tage 7-9 war auch von den höchsten während der Meteor-Expedition gefundenen Sedimentationsraten (Tage 8-10) begleitet. Während vorher weniger als 100 $\mu\text{g Chl } a \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (0.03-0.2% des Chlorophyllbestandes) sedimentierten, wurden in dieser Periode bis zu 500 $\mu\text{g Chl } a \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ gemessen (Daten R. Peinert in: Nellen et al. 1988). Dies bedeutet eine tägliche Sedimentation von 1.25% der Phytoplankton-Biomasse. Obgleich der hier innerhalb von wenigen Tagen beobachtete Rückgang der Phytoplankton-Biomasse um 40% allein durch Sedimentation 40 Tage beanspruchen würde, machen diese herausfallend hohen Sedimentationsraten zu genau dieser Zeit deutlich, daß es sich bei dem beobachteten Umbruch nicht nur um advective Einflüsse, sondern auch um einen ökologisch signifikanten Prozess handelte. Auch die beobachtete Bildung von Auxosporen durch Rhizosolenia spec. deutet auf eine biologisch

bedingte Veränderung, die vermutlich auf eine Nährsalzverknappung zurückgeführt werden kann.

Die im Vergleich zur Situation vor der ersten Driftphase niedrigeren Nährsalzkonzentrationen und vor allem die größere horizontale Homogenität in der vertikalen Fluoreszenzverteilung in der gesamten 40x80 m messenden Untersuchungsregion auf dem Omanischen Schelf zwischen der zweiten und dritten Driftphase (Nellen et al. 1988) deuten darauf hin, daß es sich bei den in dem vom Drifter markierten Wasserkörper verfolgten Veränderungen um für das gesamte Gebiet relevante Prozesse handelte.

Die stets mit der Tiefe abnehmenden Assimilationsraten deuteten auf eine an die nahe der Oberfläche herrschenden Verhältnisse angepasste Phytoplanktongemeinschaft. Sie zeigten über den gesamten Untersuchungszeitraum keine erkennbare Veränderung. Dies zeigt, daß es nicht zu einem drastischen Zusammenbruch der Phytoplankton-Population kam, der den Rückgang der Biomasse bedingt haben könnte, sondern daß es sich um eine mehr oder weniger kontinuierliche Veränderung der Phytoplanktongemeinschaft handelte, die bei einem Verlassen des anfänglich markierten Wasserkörpers und dem Eintritt in einen anderen, durch die neue Situation charakterisierten Wasserkörper kaum hätte beobachtet werden können.

Sowohl zu Beginn der Untersuchung als auch an ihrem Ende waren die gemessenen Chlorophyll-Konzentrationen (60 bzw. 30-35 mg m⁻²) die höchsten der drei Untersuchungsgebiete der Arabischen See. Auch die Abundanz der Picocyanobakterien war die höchste der drei Gebiete. Sie nahm von maximal $3.2 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ auf $6.9-8.4 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$ ab, was einem Rückgang um 75-80% entspricht. Ihr Populationsmaximum lag generell an der Oberfläche. Die Abundanz der autotrophen Eucaryonten <3 µm nahm von $9 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ auf $4.5 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ während der zweiten Driftphase ab, stieg zur dritten Driftphase aber wieder auf $\leq 7.2 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ an. Sie zeigten ihr Populationsmaximum in einer Tiefe von anfangs 20 m, später 35-50 m, also deutlich tiefer als die Picocyanobakterien und, nach dem Auftreten des Tiefen-Chlorophyllmaximums, in dessen Tiefenhorizont. Allgemein waren die Picocyanobakterien um den Faktor 10-20, teilweise bis 50, häufiger als die eucaryontischen Picophytoplankter. Mit der Tiefe abnehmende Chl a/Chl b-Verhältnisse (Daten H. Maske & N. Gelpke in: Nellen et al. 1988) lassen vermuten, daß es sich bei letzteren um kleine Prasinophyceen handelt. Furuya & Marumo (1983) fanden die 1.5 µm messenden Prasinophycee Micromonas pusilla als dominante Form im Tiefen-Chlorophyllmaximum im westlichen Nordpazifik.

Die Populationsmaxima der Picocyanobakterien werden in tropischen und subtropischen Ozeanen meist in größeren Tiefen gefunden (Glover & Morris 1981, Morris & Glover 1981, Li et al. 1983, Glover et al. 1985a,b, Murphy & Haugen 1985, Iturriaga & Mitchell 1986). Dies wird auf die bessere Anpassung an Intensität und Qualität des Lichtes nahe dem 1%-Licht-Horizont zurückgeführt (Glover & Morris 1981, Morris & Glover 1981, Li et al. 1983, Platt et al. 1983, Glover et al. 1985a,b, Fogg 1986). Dennoch sind Oberflächenmaxima nicht nur aus gemäßigten Breiten (El Hag & Fogg 1986, Jochem 1988, Kuosa 1988), sondern auch aus tropischen Regionen bekannt (Krempin & Sullivan 1981, Glover et al. 1988a,b, Pallen 1989). Bei den vor der Küste von Oman vorgefundenen Picocyanobakterien schien es sich um eine an die Licht- und Nährsalzsituation in der Oberflächenschicht angepasste Population gehandelt zu haben, die in dieser Zone das Phytoplankton besonders zum Ende der Untersuchung dominierte. Kana & Glibert (1987) demonstrieren, daß Wachstum und Produktion von Synechococcus bei entsprechender PrÄ-Adaptation erst bei über $200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gesättigt sein kann und auch bei $2000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ noch keine Photoinhibition auftritt. Photoinhibition bei mehr als $250 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (z.B. Barlow & Alberte 1983) wird auf mangelnde PrÄ-Adaptation der untersuchten Kulturen bzw. Populationen zurückgeführt.

Kurzzeitige Erhöhungen der Nitrat-Konzentration in Stickstoff-limitierten Ozeanen sollen einen signifikanten Anteil der jährlichen Primärproduktion ermöglichen (Platt & Harrison 1985). Derartige Nitrat-Pulse, die wahrscheinlich im nanomolaren Bereich erfolgen, können durch eine zufällige Beprobungsstrategie leicht verpaßt werden und sind nur mit adäquaten Meßmethoden zu erkennen. Nanomolare Einträge von Nitrat können schon durch leichte Windereignisse induziert werden (Eppley & Renger 1988). Glover et al. (1988a,b) berichten von einer Oberflächenblüte von Synechococcus in der Sargasso See als Reaktion auf nanomolare Nitrat-Erhöhungen. Die Blaualgen reagierten offenbar als einzige Phytoplankter auf das erhöhte Nitratangebot und erreichten Wachstumsraten von 1.2 d^{-1} . Parallel stieg der zelluläre Gehalt an Phycoerythrin. In neuerer Zeit wurde gezeigt, daß Phycoerythrin in Picocyanobakterien neben der Funktion als akzessorisches Pigment auch als intrazellulärer Stickstoff-Speicher fungiert (Barlow & Alberte 1985, Wyman et al. 1985, Glibert et al. 1986). Sind die Nitrat-Reserven erneut verbraucht, vermögen die Picocyanobakterien im Gegensatz zu anderen Phytoplanktern durch die Mobilisierung ihres Phycoerythrins noch eine Weile weiter produktiv zu bleiben. Die Mobilisierung des Phycoerythrins vermag zudem durch die sich erniedrigende Effizienz der Quantenabsorption die Photoinhibition der Oberflächenpopulation zu vermindern (Kana & Glibert 1987).

Ähnliche Mechanismen könnten auch vor der Küste von Oman die während der zweiten Hälfte der Untersuchung produktiv verbliebene Oberflächenpopulation der Picocyanobakterien unterstützt haben. Im Untersuchungsgebiet schien eine kurzzeitige, mesoskalige Erhöhung der anorganischen Nährsalze in dem untersuchten Wasserkörper ein Ende gefunden zu haben, was auch das Ende des Wachstums größerer Phytoplankter (Diatomeen) nach sich zog, während die sich während des Nährsalz-Pulses an der Oberfläche entwickelte Picocyanobakterien-Population bestehen blieb. Damit wäre das im Gegensatz zu den anderen Untersuchungsgebieten der Arabischen See stehende Oberflächenmaximum der Picocyanobakterien vor der Küste von Oman nicht aus der aktuellen Situation zur Zeit der Untersuchung, sondern vielmehr aus der (nicht genau bekannten und daher spekulativen) Vorgeschichte des untersuchten Wasserkörpers zu erklären. Mit dieser Hypothese konform wären die im Vergleich zu den anderen Untersuchungsgebieten der Arabischen See als auch zu anderen tropischen und subtropischen Gebieten (s. Zusammenstellung bei Joint 1986 und Pillein 1989) um fast eine Größenordnung höher liegenden Zellzahlen der Picocyanobakterien, die andererseits aber in der Größenordnung der hier als Beispiel herangezogenen Synechococcus-Blüte in der Sargasso See liegen (Glover et al. 1988b).

Die Primärproduktion der ersten Driftphase ($1.10-1.45 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) war, ähnlich der Chlorophyll-Konzentrationen und der Abundanzen der Picocyanobakterien, die höchste der drei Untersuchungsgebiete der Arabischen See. Sie erreichte zum Ende der Untersuchung aber eine Größenordnung, wie sie auch in den beiden anderen Gebieten gefunden wurde ($0.45-0.70 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Der Anteil des Picoplanktons lag nach der Änderung der Struktur des epipelagischen Ökosystems über die gesamten beprobten oberen 75 m höher (70-100%) als zu Beginn der Untersuchung (ca. 45%).

Wenngleich die gemessene Sedimentation allein durch den Rückgang der Phytoplankton-Biomasse abgedeckt werden kann, steht der Primärproduktion eine Zooplankton-Respiration von $0.7-0.8 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ gegenüber (Daten K.O. Rothaupt, MPI Plön, in: Nellen et al. 1988). Auf die Fraktion $<20 \mu\text{m}$ entfielen während der zweiten Driftphase 27-88% der Respiration, während der dritten Driftphase 66-97%. Auch die Aktivität des Zooplanktons zeigte also entsprechend den Veränderungen der Phytoplanktongemeinschaft zeitgleich eine Verschiebung zur kleineren Fraktion.

Bei dem Untersuchungsgebiet vor der Küste von Oman handelte es sich um ein hochdynamisches Gebiet mit hoher räumlicher Heterogenität, das sich zur

Zeit der Untersuchung offenbar in einer Übergangsphase von einem System mit relativ hohen Nährsalzkonzentrationen an der Oberfläche zu einem oligotrophen System befand. Die in der Mitte des Untersuchungszeitraumes gefundenen drastischen Veränderungen in der Struktur des pelagischen Systems waren zu hoch, um in der beobachteten Zeit allein auf biologische Prozesse zurückgeführt werden zu können. Dennoch spiegelten sie, wie auch das zwischen der zweiten und dritten Driftphase nochmals untersuchte Stationsraster von 40x80 m zeigte, die zeitliche Entwicklung im Untersuchungsgebiet wider.

Die beobachteten Ereignisse können demnach als eine Vermischung einer zeitlichen Entwicklung mit räumlicher Heterogenität gesehen werden. Wenngleich sie damit nicht in idealer Weise dem Lagrange'schen Ansatz gerecht werden, können sie doch zumindest einen modellhaften, semi-quantitativen Eindruck von dem zeitlichen Ablauf pelagischer Prozesse im Untersuchungsgebiet vermitteln.

4.4.2 Die ökologische Struktur des Epipelagials der zentralen Arabischen See (MET 5/3b)

Das Untersuchungsgebiet in der zentralen Arabischen See zeigte eine sehr große regionale und temporäre Homogenität in seinen hydrographischen, chemischen und biologischen Merkmalen. Es fand sich ein für die Tropen und Subtropen typisches Bild.

Turbulente Durchmischung konnte bis 20-30 m Tiefe festgestellt werden, darunter fand sich in 20-40 m ein deutlicher Temperatur- und Dichtegradient. In ca. 50 m Tiefe, also innerhalb der euphotischen Zone, wurde eine Nutrikline gefunden. Oberhalb dieser lagen oligotrophe Verhältnisse vor, Nitrat lag meist unter der Nachweisgrenze. Die Silikat-Konzentrationen von weniger als $1 \mu\text{mol l}^{-1}$ während der ersten und zweiten Driftphase können als für das Diatomeen-Wachstum limitierend angesehen werden (Paasche 1980, Goering et al. 1983). Unterhalb der Nutrikline fanden sich aber noch innerhalb der euphotischen Zone hohe Nährsalzkonzentrationen.

Nitrit zeigte auch hier über den gesamten Untersuchungszeitraum ein primäres Maximum in einem Tiefenhorizont von 50-80 m. Ein solches Nitritmaximum an der Unterkante der euphotischen Zone ist auch aus dem Atlantik und Pazifik beschrieben (z.B. McCarthy 1980), seine Entstehung wird aber immer noch diskutiert. In der Arabischen See wird es teilweise in Relation zu dem für dieses Gebiet charakteristischen Sauerstoff-Minimum in 100-1500

m Tiefe ($<0.5 \text{ ml l}^{-1}$, Dietrich 1973, Wyrcki 1973, Dietrich et al. 1975) gesetzt. Die in dieser Untersuchung gefundene flache Lage in der euphotischen Zone und im Tiefenhorizont eines durch die Primärproduzenten bedingten Sauerstoff-Maximums ($>4 \text{ ml O}_2 \text{ l}^{-1}$, Karrasch 1988, Nellen et al. 1988) läßt eine allein auf der Reduktion von Nitrat basierende Erklärung unwahrscheinlich erscheinen. Olsen (1982) führt dies auf eine differenzierte bakterielle Aktivität in der euphotischen Zone zurück, wobei die höhere Lichtempfindlichkeit der Nitrit- gegenüber der Ammoniumoxidation zu einer Akkumulation von Nitrit führt (cf. Karrasch 1988). Experimentelle Ergebnisse deuten auf eine Abgabe von Nitrit durch Phytoplankton, das unter Lichtlimitation Nitrat aufnimmt (Vacarro & Ryther 1960, Carlucci et al. 1970). Diese relativ alten Untersuchungen bedürfen aber wahrscheinlich unter dem Eindruck moderner Erkenntnisse einer Überarbeitung mit moderneren und empfindlicheren Meßmethoden wie beispielsweise der Chemolumineszenz-Methode zur nanomolaren Nitrat-Messung.

Die Fluoreszenz zeigte über den gesamten Untersuchungszeitraum ähnliche und in ihrem Verlauf sehr ruhige Profile mit einem Tiefen-Maximum in 35-50 m, also knapp oberhalb der Nutrikline. Die Chlorophyll-Verteilung folgte den Fluoreszenzprofilen und zeigte im Bereich des Fluoreszenz-Maximums stets Konzentrationen $>0.8 \mu\text{g l}^{-1}$ ($\leq 1.4 \mu\text{g l}^{-1}$). Über die oberen 75 m integriert wurde über den gesamten Untersuchungszeitraum ein Phytoplankton-Bestand von 30-38 mg Chl a m^{-2} angetroffen.

Tiefen-Maxima des Chlorophylls sind eine weit verbreitete und gut dokumentierte Erscheinung in den oligotrophen Regionen der Weltmeere. Sowohl eine Akkumulation von Phytoplankton-Biomasse in mittleren Tiefen, oftmals in Relation zur Nutrikline, als auch eine physiologische Adaptation an die in dieser Tiefe niedrigeren Lichtintensitäten durch Erhöhung des zellulären Pigmentgehaltes können solche Tiefenmaxima des Chlorophylls bedingen.

Aus verschiedenen Bereichen der Weltmeere liegen Befunde vor, daß es sich bei dem Tiefen-Chlorophyllmaximum um kein Biomassemaximum des Phytoplanktons handelte: Steele (1964) im Golf von Mexico, Beers et al. (1975) im Nordpazifischen Wirbel, Cullen & Eppley (1981) ebenda, Kimor et al. (1987) im östlichen Mittelmeer, Taguchi et al. (1988) in der Karibischen See. Pallen (1989) fand sowohl im Roten Meer als auch im Golf von Aden, der in seinen Eigenschaften sehr der Arabischen See ähnelte, kein Biomasse-Maximum im Bereich des Tiefen-Chlorophyllmaximums.

In der zentralen Arabischen See zeigten jedoch der partikuläre Kohlenstoff, Stickstoff und das partikuläre Silikat deutliche Maxima im Tiefenhorizont des Chlorophyll- und Fluoreszenzmaximums. Das Chlorophyll-Maximum der Arabischen See kann also als Biomasse-Maximum des Phytoplanktons angesehen werden. Nichtsdestoweniger zeigten sich auch physiologische Adaptationen des Phytoplanktons an diesen Tiefenhorizont durch eine Erhöhung des zellulären Pigmentgehaltes (Stuhr 1988). Das Verhältnis von partikulärem Kohlenstoff zu Chlorophyll a zeigte unterhalb von 80 m einen deutlichen Anstieg (Stuhr 1988), was durch die starke Abnahme phototropher Organismen unterhalb dieser Tiefe erklärt werden kann.

Der Anteil der Picoplankton-Fraktion an der Chlorophyll-Biomasse des Phytoplanktons lag generell über 50% und war in der Zone 15-50 m, also im Bereich des Tiefen-Maximums, mit 75-100% am höchsten.

Diese Ergebnisse stehen in leichtem Widerspruch zu jenen anderer Summenparameter. So läßt das Maximum des partikulären Silikats im Tiefenhorizont des Chlorophyll-Maximums dort einen höheren Anteil an Diatomeen, also größerem Phytoplankton, erwarten. Diese Erwartung wird durch die mittels HPLC durchgeführten Pigmentanalysen unterstützt (Stuhr 1988). Zwar fand sich im Chlorophyll-Maximum auch das Maximum des für die Picocyanobakterien charakteristischen Carotinoids Zeaxanthin, aber im Bereich des Chlorophyll-Maximums traten auch Pigmente auf, die sich in der Oberflächenschicht nicht oder nur in sehr geringen Konzentrationen nachweisen ließen: Chlorophyll b, Chlorophyll c, Fucoxanthin, 19'-Hexanoylfucoxanthin und 19'-Butanoylfucoxanthin. Besonders Fucoxanthin deutet auf das Auftreten von Diatomeen hin (van den Hoek 1978, Parsons et al. 1984). Das für Dinoflagellaten charakteristische Peridinin trat auch im Chlorophyll-Maximum in nur geringen Konzentrationen auf. Diesen Ergebnissen entsprechend zeigte das Netzplankton in Utermöhl-Proben ein Maximum in 60-75 m, das zu 50% von Diatomeen (Rhizosolenia spec., Chaetoceros spec.) dominiert wurde (Stuhr 1988). In der Oberflächenschicht kamen im wesentlichen nur Chlorophyll a, begleitet von Zeaxanthin, vor, was eine Dominanz der Picocyanobakterien indiziert. Das Auftreten von Diatomeen oder Dinoflagellaten in der Oberflächenschicht hätte das Auftreten von Chlorophyll c nachgezogen.

Kleine Organismen lassen ein niedrigeres C/N-Verhältnis erwarten, da sie in Relation zum Zellvolumen über mehr Stickstoff-reiches Kern- und Ribosomenmaterial verfügen (Bratbak 1985, Bjørnsen 1986, Lee & Fuhrmann 1987). Für Synechococcus geben Kana & Glibert (1987) ein C/N-Verhältnis von 4.5-6.3 an. Die insgesamt niedrigen C/N-Verhältnisse (5-8) im Untersuchungsgebiet

weisen auf einen geringen Anteil von Detritus und einem relativ hohen Anteil kleiner Organismen. Die in der Zone des Chlorophyll-Maximums gefundene Tendenz zu leicht höheren Verhältnissen läßt ebenfalls einen erhöhten Anteil größerer Organismen erwarten.

Die Abundanzen der die Phytoplankton-Gemeinschaft dominierenden Pico-plankton-Organismen zeigten ihr Maximum im Tiefenhorizont des Chlorophyll-Maximums und unterstützen die Interpretation dieses als Biomasse-Maximum des Phytoplanktons. Die Abundanz der Picocyanobakterien war während der ersten Driftphase aus nicht bekannten Gründen dreimal so hoch wie während der zweiten und dritten Driftphase (max. 6.1 bzw. $2.3 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$). Sie lag um den Faktor 4-10 niedriger als im Untersuchungsgebiet vor der Küste von Oman und bestätigt den Trend von zur Küste zunehmenden Picocyanobakterien-Abundanzen (El Hag & Fogg 1986). Die Konzentration der eucaryontischen Picophytoplankter lag mit maximal $4-8 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ nur um den Faktor 10 niedriger als die der Picocyanobakterien. Sie zeigten die gleichen Konzentrationen wie vor der Küste von Oman. Beide Organismengruppen wiesen ihr Maximum in diesem Untersuchungsgebiet in der gleichen Tiefe auf. Chisholm et al. (1988) berichten, daß das Populationsmaximum der Picocyanobakterien stets oberhalb des primären Nitritmaximums liegt; dies trifft in der zentralen Arabischen See für die zweite und dritte Driftphase zu.

Die heterotrophen Bakterien zeigten ihr Abundanz- und Biomassemaximum ebenfalls im Tiefenbereich des Chlorophyll-Maximums, was auf eine enge Kopplung von Bakterien und Phytoplankton im Untersuchungsgebiet hinweist (Karrasch 1988). Mit $0.8-1.7 \cdot 10^8$ Zellen l^{-1} sind die Bakterien nur um eine Größenordnung häufiger als die Picocyanobakterien. Unter Verwendung eines Umrechnungsfaktors von $0.38 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$ (Lee & Fuhrmann 1987) kommt er auf eine bakterielle Biomasse von $0.5-2.6 \text{ } \mu\text{g C l}^{-1}$. Unter der Annahme von $0.2 \text{ pg C Zelle}^{-1}$ für tropische Synechococcus (Cuhel & Waterbury 1984, Waterbury et al. 1986) ergibt sich für die Picocyanobakterien des Untersuchungsgebietes eine Biomasse von bis zu $4.6-12.2 \text{ } \mu\text{g C l}^{-1}$, die deutlich über der des Bakterioplanktons liegt. Danach machten die Picocyanobakterien etwa 60-70% des gesamten Picoplanktons (Bakterien + Picocyanobakterien + Eucaryonten) aus. Dies steht in krassem Gegensatz zu vor der Küste Californiens ermittelten Ergebnissen, wo die Picocyanobakterien lediglich 3% der Zellzahlen und 20% der Biomasse des gesamten Picoplanktons ausmachten (Krempin & Sullivan 1981). Weitere Untersuchungen des Picoplanktons konzentrierten sich leider entweder nur auf Bakterien oder auf das autotrophe Pico-plankton, so daß keine weiteren Vergleichsdaten des Verhältnisses autotropher zu heterotrophen Picoplanktern aus Warmwasser-Ökosystemen vorliegen

(Zu Ergebnissen vom Pakistanischen Schelf s. Kap. 4.4.3). Der hohe Anteil der Picocyanobakterien nicht nur an der autotrophen Biomasse, sondern auch am Gesamt-Picoplankton, läßt nicht nur eine hohe Bedeutung für die Produktivität des Untersuchungsgebietes, sondern auch eine wichtige Stellung dieser Organismen im trophodynamischen Stoffumsatz des Epipelagials der zentralen Arabischen See erwarten.

Nochmals unterhalb des Tiefenhorizontes der Abundanzmaxima von Picocyanobakterien und Picoflagellaten fand sich, im Tiefenhorizont des Nitritmaximums, eine hohe Abundanz sehr kleiner ($\leq 0.5 \mu\text{m}$) Zellen, die eine typische Chlorophyll-Fluoreszenz zeigten, die sehr rasch verblich. Ihre Zellkonzentration lag im Größenbereich jener der Picocyanobakterien.

Chisholm et al. (1988) beschreiben eine neue Art von sehr kleinen Picoplanktern ($< 0.8 \mu\text{m}$), die sie im Atlantik und Pazifik durch den Einsatz von Durchflußzytometrie, Fluoreszenzmikroskopie und HPLC fanden. Anhand der bei diesen Organismen festgestellten Pigmenten (Chl a-Derivat, Chl b, Zeaxanthin, α -Carotin) und einer ultrastrukturellen Untersuchung ordnen sie diese Organismen den Prochlorophyten sensu Lewin (1981) zu. Die Beschreibung des fluoreszenzmikroskopischen Bildes stimmt gut mit den Beobachtungen aus der Arabischen See überein. Die von Chisholm et al. (1988) angegebene Abundanz von $0.5-1.2 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ liegt in der gleichen Größenordnung wie die der entsprechenden Organismen der Arabischen See. Wie in der Arabischen See zeigten sie ihr Maximum in der vertikalen Verteilung auch im Atlantik und Pazifik unterhalb des Picocyanobakterien-Maximums und im Bereich des Nitrit-Maximums.

Die große Ähnlichkeit der kleinen Picoplankter im fluoreszenzmikroskopischen Bild und in der Verbreitung und Bedeutung in der Wassersäule deuten darauf hin, daß es sich bei den in der Arabischen See gefundenen Organismen ebenfalls um Prochlorophyten handelte. Obgleich keine diese Hypothese unterstützenden Ergebnisse durch Durchflußzytometrie und HPLC vorliegen, erscheinen die Indizien hinreichend, diese Organismen hier vorläufig und unter Berücksichtigung dieser Einschränkung als 'Prochlorophyten' zu bezeichnen. Auch das von Stühr (1988) in dieser Tiefe gefundene Maximum von Chlorophyll b, das sie den Prasinophyceen zurechnet, könnte durch das Vorkommen von Prochlorophyten erklärt werden.

Im Atlantik sollen die Prochlorophyten nur in der vertikal durchmischten Georges Bank und in der südlichen Sargasso See in einer noch nicht lange stabilisierten Wassersäule, also in instabilen und weniger oligotrophen

Ökosystemen, fehlen (Chisholm et al. 1988). Auch Glover et al. (1986a) berichten aus der Sargasso See von einer Population kleiner ($<0.6 \mu\text{m}$), rot fluoreszierender Organismen, deren Maximum deutlich unterhalb jenem der Picocyanobakterien am unteren Rand der euphotischen Zone lag. Diese Organismen erreichten mit $\leq 3 \cdot 10^6 \text{ l}^{-1}$ die gleiche Abundanz wie die Picocyanobakterien in flacheren Tiefen und stellten 61% der Primärproduktion in dieser Tiefe. Auch diese Population weist einige Ähnlichkeit mit den ökologischen Eigenschaften auf, die Chisholm et al. (1988) für die Prochlorophyten beschreiben.

Eine weitere und zweifelsfreie Untersuchung der Verbreitung und Bedeutung dieser Organismen und die Klärung der Frage nach dem Vorkommen von Prochlorophyten in der Arabischen See wird nur durch den intensivierten Einsatz der Durchflußzytometrie und durch Ultrastrukturuntersuchungen zu erreichen sein.

Die Primärproduktion zeigte stets ihr Maximum im oberen Bereich des Chlorophyll-Maximums und erreichte bis zu $2.1 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Der Hauptteil der Primärproduktion wurde vom Picoplankton gestellt. Der Anteil dieser Fraktion lag bei 70-85% und nahm in der Tiefe des Biomasse- und Produktionsmaximums auf 60-70% ab. Unterhalb dieser Zone erreicht die kleinste Fraktion einen Anteil von 85-100% an der Primärproduktion. Das Mikroplankton weist, entsprechend der Erkenntnisse aus den HPLC-Messungen (Stuhr 1988), im Bereich des Produktionsmaximums erhöhte Anteile bis zu 24% auf. Die Größenfraktionierung der Primärproduktion spiegelte also die Größenstruktur des Phytoplanktons wider.

Während der ersten und zweiten Driftphase wurden relativ konstant $0.7 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ produziert. Die erheblich niedrigere Produktion während der dritten Driftphase, die sich nicht in einer Veränderung anderer biologischer Parameter widerspiegelte, bleibt unverständlich und soll hier nicht weiter berücksichtigt werden.

Ähnlich hohe Produktionswerte des Phytoplanktons wurden bereits aus der Arabischen See berichtet (Menzel 1964, Ryther et al. 1966, Cushing 1973, Qasim 1982). Die Arabische See zählt damit zu den produktivsten Gebieten der oligotrophen, geschichteten Ozeane (Ryther et al. 1966). Erklärt wird dies durch hohe Nährsalzkonzentrationen bereits im unteren Bereich der euphotischen Zone oder nahe der Untergrenze dieser durch einen generellen Trend der Aufwärtsbewegung von Zwischen- und Tiefenwasser; treibende Kraft für diese Auftriebslage in der nördlichen Arabischen See sind Kompen-

sationsströmungen, die die in südlicher Richtung fließenden Oberflächenströmungen ausgleichen (Ryther et al. 1966 und Sastry & DeSouza 1972, cf. Karrasch 1988). Auch die hohe Verdunstungsrate von $1.0-1.5 \text{ m y}^{-1}$ (Qasim 1982) muß durch Wasser aus tieferen Schichten ausgeglichen werden.

Der Primärproduktion von $0.7 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ steht eine bakterielle Sekundärproduktion von $0.36 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ gegenüber (Karrasch 1988). Unter der Annahme einer Konversionseffizienz der Bakterien von 60% (Calow 1977) müßten $0.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (= 86%) der Primärproduktion vom Phytoplankton als organische Substanz ausgeschieden werden, um dem Kohlenstoff-Bedarf der Bakterien gerecht zu werden. Eine derart hohe Exsudationsrate erscheint aber völlig unwahrscheinlich.

Als weitere Verlustquelle steht der Primärproduktion eine Respiration von insgesamt $1.4 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ durch das Zooplankton gegenüber (Nellen et al. 1988). Die Größenfraktion $>20 \text{ } \mu\text{m}$ ist lediglich zu 10% an diesen Umsätzen beteiligt. Die in 100 m gemessene Sedimentation betrug $33.6 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ und machte somit lediglich 5% der Primärproduktion aus (Daten R. Peinert in: Nellen et al. 1988).

Die gemessene Primärproduktion vermag den Kohlenstoff-Bedarf von bakterieller Produktion, Zooplankton-Respiration und Sedimentation bei weitem nicht zu decken kann. Addiert man die heterotrophen Prozesse und stellt sie der Primärproduktion gegenüber, so zeigt die gemessene Primärproduktion eine Unterschätzung von $1.3 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ und deckt nur 35% des Bedarfs. Dabei noch nicht berücksichtigt ist die Respiration des Phytoplanktons während der Nacht.

Unterteilt man die Wassersäule in eine 30 m mächtige Oberflächenschicht und die darunter gelegene Schicht des Biomasse- und Produktionsmaximums, so stellt man fest, daß die Produktion in beiden Bereichen sehr ähnlich sind, 40-45% der integrierten Gesamtproduktion entstammen den oberen 30 m. Die Assimilationsraten zeigen an der Oberfläche ihr Maximum, denn die Phytoplanktongemeinschaft der Oberflächenschicht leistete mit einer deutlich niedrigeren Biomasse die gleiche Produktion wie die hohe Biomasse des Tiefen-Maximums. Eine ähnliche Tendenz zeigte die bakterielle Aktivität am Beispiel des Glucose-Abbaus: die Bakterien zeigten in beiden Bereichen der Wassersäule ähnliche Aktivitäten, so daß die spezifische Aktivität der Bakterien im Oberflächenbereich höher war (Karrasch 1988). Die Sekundärproduktion der Bakterien betrug in der Oberflächenschicht ($0.3 \text{ } \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) aber nur 50-75% der Produktion im Tiefen-Maximum ($0.4-0.6 \text{ } \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$).

h^{-1} ; Karrasch 1988). Auch bei der Respiration des Zooplanktons zeigten sich in beiden Schichten ähnliche Aktivitäten ($0.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in der Oberflächenschicht, $0.8 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ im Tiefenmaximum, F. Pollehne, unveröff. Daten).

Die Sedimentation von Phytoplankton war in der Oberflächenschicht mit $9 \mu\text{g Chl } a \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Sinkstoff-Falle in 30 m Tiefe) vernachlässigbar gering. In der in 100 m ausgebrachten Falle wurden $15-60 \mu\text{g Chl } a \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ gemessen. Dies entspricht einer täglichen Sedimentation von 0.05-0.2% des Chlorophyll-Bestandes. Geht man, unterstützt durch das Verhältnis der Chlorophyll-Sedimentation in der 30 m und 100 m Falle, davon aus, daß die oben genannte mittlere Sedimentationsrate von $33.6 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ hauptsächlich aus der Schicht des Tiefenmaximums stammte, so sedimentierten täglich 10% der Produktion dieses Bereiches. Der Anteil der Sedimentation an der Primärproduktion des Tiefenmaximums entsprach ca. 50-75% des Anteils der Fraktion $>20 \mu\text{m}$ an der Primärproduktion, also der Fraktion, die als die sedimentierende erwartet werden kann. Picoplankter haben eine zu vernachlässigende Sedimentationsrate (Takahashi & Bienfang 1983). Der größte Anteil der Produktion durch Organismen $>20 \mu\text{m}$ kann also als 'neue Produktion' sensu Dugdale & Goering (1967) angesehen werden.

Die während dieser Untersuchung gewonnenen Ergebnisse der Biomasse- und Aktivitätsverteilung zeigen eine deutliche Differenzierung der Wassersäule in zwei funktionell unterschiedliche Bereiche. In der Oberflächenschicht zeigt eine relativ niedrige Phytoplankton-Biomasse, die fast ausschließlich aus Picocyanobakterien besteht, in einem oligotrophen Bereich eine relativ hohe Produktion. Hohe Assimilationsraten, eine hohe, durch heterotrophes Nanoplankton bedingte Respiration und eine hohe spezifische Aktivität der Bakterien lassen auf einen schnellen Stoff- und Energieumsatz durch den 'Microbial Loop' (Azam et al. 1983) schließen. Dies ist die Voraussetzung für eine schnelle und effiziente Remineralisierung wichtiger Nährsalze, insbesondere von Stickstoff, die ein 'regenerierendes System' (Dugdale & Goering 1967) charakterisieren. Materialverluste durch Sedimentation werden gering gehalten.

In der darunter gelegenen Zone des Tiefenmaximums entstammt die gleiche auto- und heterotrophe Aktivität einer bedeutend höheren Biomasse. Dies läßt auf einen langsameren Turnover schließen, der es auch größeren Organismen erlaubt, einen bedeutenden Anteil an den Umsatzraten zu erlangen. Es erfolgt eine bedeutend höhere Sedimentation auch Stickstoff-haltigen Materials (Chlorophyll), die nur durch einen Aufwärtstransport neuer Nähr-

salze ausgeglichen werden kann. Die Nährsalzkonzentrationen an der Grenze der euphotischen Zone machen einen Nachschub plausibel. In dieser Zone wird also mit einem höheren Anteil an 'neuer Produktion' (Dugdale & Goering 1967) zu rechnen sein.

Da die Ausbildung eines solch komplexen ökologischen Systems mit der Trennung zweier relativ unabhängiger Teilsysteme in unterschiedlichen Tiefenbereichen eine gewisse Zeit benötigen wird, kann für das hier untersuchte Gebiet mit einer hohen zeitlichen und räumlichen Stabilität gerechnet werden. Allein diese Stabilität ermöglicht eine derartige strukturelle und funktionelle Zonierung des Epipelagials und die Ausbildung eines Tiefenmaximums durch das Plankton.

4.4.3 Die ökologische Struktur des Epipelagials auf dem Schelf vor Pakistan (MET 5/3c)

Die Beurteilung der hydrographischen Situation dieses Untersuchungsgebietes ist aufgrund der fehlenden Daten während der zweiten Untersuchungshälfte problematisch. Die Aufnahme der Hydrographie-Daten auf einem um das Untersuchungsgebiet gelegten Raster von 40x80 sm vor Beginn der Driftstationen zeigte zwar eine stabile hydrographische Situation im meso- bis makroskaligen Bereich, jedoch eine hohe Variabilität und Heterogenität in kleinen Skalen. Auch Giesenhagen (1988) findet in mikrobiologischen Parametern eine hohe Heterogenität innerhalb des Untersuchungsrasters. Die unregelmäßigen, oft die Richtung wechselnden Driftbahnen im Untersuchungsgebiet deuten auch auf ein sehr variables Strömungssystem.

Während als Resultat des Einflusses des Indus eine Erniedrigung der Salinität an der Oberfläche erwartet wurde, zeigten sich auf dem Pakistanischen Schelf die höchsten Temperaturen und Salzgehalte der drei Untersuchungsgebiete. Dies war sicherlich ein saisonaler Effekt. Der Beginn der Untersuchung fiel in die für diese Region wärmste und trockenste Periode, was zu einer hohen Evaporation und damit zu einem Anstieg des Oberflächen-Salzgehaltes führte. Wyrčki (1973) sieht in dieser Region die Bildungsstätte des salzreichen 'Arabian Sea High Salinity Waters', das auch unterhalb der Sprungschicht in der zentralen Arabischen See gefunden werden konnte. Die Regenzeit auf dem Indischen Subkontinent beginnt in der Regel erst im Mai, und der Ausfluß des Indus kann zu dieser Jahreszeit als nur gering erwartet werden.

Die vertikale Struktur der Wassersäule, in der der Drifter ausgebracht wurde, unterschied sich kaum von der der zentralen Arabischen See (Kap. 4.4.2). Die Durchmischungstiefe betrug ca. 20 m. In 40-50 m fand sich eine Nutrikline, oberhalb lagen wie in der zentralen Arabischen See oligotrophe Verhältnisse vor. Das Nitritmaximum lag auch in diesem Gebiet wieder in einem Horizont von 50-70 m.

Ebenso zeigte auch die biologische Struktur des Untersuchungsgebietes große Ähnlichkeit mit der zentralen Arabischen See. Es fand sich eine Biomassearme Oberflächenschicht und darunter ein Tiefen-Chlorophyllmaximum, das während der ersten Driftphase in 30-50 m und während der zweiten Driftphase in 40-60 m Tiefe angetroffen wurde. Die über 75 m integrierte Phytoplankton-Biomasse war während der ersten Driftphase ($28 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$) doppelt so hoch wie zu Beginn der zweiten Driftphase ($14 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$). Zum Ende der Untersuchung stieg sie erneut auf $25-26 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$. Sie betrug 45-90% jener der zentralen Arabischen See.

Der partikuläre Kohlenstoff und Stickstoff zeigten ebenfalls Tiefenmaxima im Bereich des Chlorophyll-Maximums, und das partikuläre Silikat hatte sein Maximum im unteren Bereich des Chlorophyll-Maximums. Das Chlorophyll- und Fluoreszenzmaximum stellte also auch in diesem Untersuchungsgebiet ein Phytoplankton-Biomasse-Maximum dar. Die C/N-Werte lagen im Bereich von 5-7 und schienen leicht niedriger als in der zentralen Arabischen See, was auf einen noch höheren Anteil des Ultraplanktons an der Biomasse schließen läßt.

In der Tat zeigten Mikro- und Nanoplankton in dem fraktionierten Chlorophyll-Profil einen geringen Anteil. Nanoplankton konnte nur in einer Tiefe (55 m) nachgewiesen werden, und das Mikroplankton erreichte maximal 23% an der Oberfläche.

Entsprechend der allgemeinen Verlagerung des Biomasse-Maximums um 10 m in die Tiefe lagen die Abundanzmaxima des autotrophen Picoplanktons auf Stn 560 10 m tiefer als auf Stn 552, aber jeweils im Biomasse-Maximum des Phytoplanktons. Das Maximum der Picocyanobakterien lag auf beiden Stationen 10 m flacher als das der eucaryontischen Picophytoplankter. Die Abundanzen waren auf Stn 552 höher als auf Stn 560, was dem allgemeinen Trend der Biomasse entsprach. Die Picocyanobakterien erreichten bis zu $1.8-4.9 \cdot 10^7$ Zellen l^{-1} , was ca. 20-30% unter der Abundanz in der zentralen Arabischen See lag. Mit maximal $5.4-7.2 \cdot 10^6$ Zellen l^{-1} zeigten die eucaryontischen Picoplankter dagegen ähnliche Zellkonzentrationen wie in der zentralen

Arabischen See. Bei ihnen konnten somit keine regionalen Unterschiede zwischen den drei Untersuchungsgebieten der Arabischen See festgestellt werden.

Angaben über das Bakterioplankton liegen für den in diesem Untersuchungsgebiet mittels Drifter markierten Wasserkörper nur für Stn 558 vor (Giesenhagen 1988). Die heterotrophen Bakterien zeigten über die oberen 75 m eine gleichmäßige Zellkonzentration von $9.5 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$ und waren damit nur zwei- bis viermal so häufig wie die Picocyanobakterien. Im Gegensatz zur zentralen Arabischen See war die Biomasse der Bakterien ($4.1 \mu\text{g C l}^{-1}$) aber höher als die der Picocyanobakterien (max. $1.0\text{-}3.6 \mu\text{g C l}^{-1}$). Auch Giesenhagen (1988) benutzte einen Umrechnungsfaktor von Bakterienzahl auf Biomasse von $0.38 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-1}$ (Lee & Fuhrmann 1987), jedoch waren die Bakterien in diesem Untersuchungsgebiet bis zu doppelt so groß wie in der zentralen Arabischen See.

Unterhalb des Populationsmaximums der eucaryontischen Picophytoplankter zeigte sich auch in diesem Untersuchungsgebiet eine als 'Prochlorophyten' bezeichnete Population sehr kleiner, rot fluoreszierender Organismen (s. Kap. 4.4.2). Im unteren Bereich des Chlorophyll-Maximums fanden sich auch in diesem Untersuchungsgebiet höhere Chlorophyll b-Konzentrationen (Giesenhagen 1988). Im Gegensatz zur zentralen Arabischen See wurden hier mit $1.1 \cdot 10^7$ 'Prochlorophyten' l^{-1} Abundanzen ermittelt, die deutlich unter der der Picocyanobakterien und eher in der Größenordnung der Picoflagellaten lag. Dies deutet auf eine höhere Bedeutung der 'Prochlorophyten' im offenen Ozean, was von Chisholm et al. (1988) bestätigt wird.

Die Primärproduktion zeigte zu Beginn der Untersuchung ein Tiefenmaximum bis zu $1.4 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Durch das Auftreten fädiger Cyanophyceen an der Oberfläche während der letzten Tage der Untersuchung, die mit dem nackten Auge als Aggregate sichtbar waren, fand sich zu dieser Zeit auch ein Oberflächenmaximum der Produktion von bis zu $2.6 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Dadurch kam es auch zu einem Anstieg der Produktion von $0.2\text{-}0.4$ auf $0.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Die Produktion war für das Gebiet und die Jahreszeit sehr gering (Qasim 1982, Banse & McClain 1986). Der Anteil der Produktion im Bereich des Chlorophyll-Maximums (35-75 m) sank parallel von über 50% auf 30-40% der Gesamtproduktion. Die Assimilationsraten nahmen mit der Tiefe ab, was ein Indiz für einen schnelleren Turnover in der Oberflächenschicht ist.

Der Anteil des Mikroplanktons an der Primärproduktion lag bei 0-20%, erreichte am Ende der Untersuchungen aber bis zu 40% in den Oberflächenproben. Das Nanoplankton trug ebenfalls 0-20% zur Gesamtproduktion bei und das Picoplankton dominierte mit 70-100% die Produktivität des Untersuchungsgebietes. Auch das Produktionsmaximum des Picoplanktons verlagerte sich vom Tiefenmaximum an die Oberfläche.

In diesem Untersuchungsgebiet betrug die bakterielle Sekundärproduktion wie in der zentralen Arabischen See $0.36 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Giesenhausen 1988), was der Hälfte der Primärproduktion entspricht. Das Zooplankton zeigte in der Oberflächenschicht und dem Chlorophyll-Maximum etwa die gleiche Respiration, die zu 90% von der Fraktion $<20 \mu\text{m}$ gestellt wurde. Mit $1.5-3.0 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ wurde etwas mehr respiriert als in der zentralen Arabischen See (Nellen et al. 1988). Die Respiration liegt in diesem Untersuchungsgebiet weit über der Primärproduktion, die hier also noch stärker unterschätzt erscheint. Angaben über die Sedimentation im Untersuchungsgebiet liegen nicht vor.

Der Bereich des Chlorophyll-Maximums wies ebenfalls hohe auto- und heterotrophe Aktivitäten auf. Die mit der Oberflächenschicht vergleichbaren Umsatzraten wurden im Tiefenmaximum aber durch eine weitaus höhere Biomasse vollzogen und lassen einen signifikant langsameren Turnover erwarten.

Die Ergebnisse sowohl der hydrographischen als auch der biologischen Untersuchungen dieses Fahrtabschnittes der Expedition MET 5 zeigen eine überraschende Ähnlichkeit mit denen der zentralen Arabischen See. Während Phytoplanktonbiomasse und Primärproduktion etwas niedriger lagen, entsprachen vertikale Verteilung der Biomasse sowie der Produktions- und Abbauproduktaktivitäten den Verhältnissen im offenen Ozean. Im Gegensatz zu den autotrophen Prozessen war die heterotrophe Aktivität auf dem Pakistanischen Schelf höher als in der zentralen Arabischen See.

Die in diesem Untersuchungsgebiet gewonnenen Ergebnisse deuten wiederum auf eine funktionelle Zweiteilung der Wassersäule hin. In der 30-35 m messenden Oberflächenschicht fand sich ein relativ geschlossenes System 'regenerierter Produktion' sensu Dugdale & Goering (1967). Nach dem Auftreten der fädigen Cyanophyceen erhöhte sich nicht nur die Primärproduktion. Besonders die Stickstoff-abhängigen dynamischen Prozesse der Bakterien (Sekundärproduktion, Abbaurate von Leucin) zeigten relativ höhere Werte (Giesenhausen 1988), was auf Stickstoff-Fixierung durch die fädigen Cyanophyceen schließen läßt. Die Verlagerung des Produktionsmaximums auch des Picoplank-

tions an die Oberfläche zur Zeit der fädigen Blaualgen mag andeuten, daß der durch die Cyanophyceen fixierte Luftstickstoff schnell über mehrere Trophiestufen weitergegeben wird, so daß eine rasche und signifikante Remineralisierung dieses Stickstoffes stattfindet, der auch dem Picoplankton dann eine erhöhte Produktion in dieser Zone ermöglicht. Die hohen Assimilationsraten in der Oberflächenschicht und die Dominanz des Nanoplanktons bei der Respiration deuten auch hier auf einen raschen und effizienten Turnover durch den 'Microbial Loop' (Azam et al. 1983) hin.

Da die Regenzeit auf dem Indischen Subkontinent zur Zeit der Untersuchung noch nicht eingesetzt hatte, ließ sich kein Einfluß von terrestrischen Zuflüssen feststellen. Auch der Südwest-Monsun begann sich erst in den letzten 5 Tagen der Untersuchung bemerkbar aufzubauen. Zur Zeit der Untersuchung hatte sich daher das 'normale' Monsumstrom-Regime noch nicht aufgebaut. Der gerade einsetzende auflandige Monsun könnte in dieser Phase einen kurzzeitigen, langsamen Ekman-Triftstrom in Richtung Indien/Pakistan aufgebaut haben. Denkbar wäre eine Verlagerung von Wassermassen der zentralen Arabischen See auf den Schelf. Während die Struktur in Oberflächennähe während dieser Advektion erhalten bleiben kann, wird durch die abnehmende Bodentiefe sukzessive das Tiefenwasser abgeschnitten, bis im Bereich des Schelfes (Tiefe 100-150 m) nur noch das Oberflächenwasser, das der Advektion in einem Ekman-Regime sehr viel stärker ausgesetzt ist, vorliegt. Es erscheint nicht unwahrscheinlich, in der vorliegenden Untersuchung ein solches Stadium angetroffen zu haben.

Das Fehlen des Tiefenwassers, das die Oberflächenschicht quasi als Rudiment übrig läßt, bedeutet auch eine drastische Einschränkung der Zufuhr neuer Nährsalze aus dem Tiefenwasser in die euphotische Schicht. Dadurch ist, insbesondere in der auf diese Zufuhr angewiesenen Schicht des Tiefen-Chlorophyllmaximums, mit einer gegenüber dem ozeanischen Gebiet verminderter Produktivität zu rechnen, wenngleich wir uns in Küstennähe befinden. Von dem hier näher an der euphotischen Zone liegenden Sediment ist nur dann mit einer signifikanten Nährsalzzufuhr zu rechnen, wenn vor nicht allzu langer Zeit ein Eintrag von organischer Substanz in das Sediment erfolgte, aus der nach Remineralisierung eine Freisetzung von Nährsalzen stattfinden kann. Die regionale Heterogenität, die unstetige Driftrichtung und die hohe heterotrophe Aktivität lassen vermuten, daß dieses System von keiner langen Dauer sein kann. Durch weitere advective Vorgänge und durch die fortschreitende Ausbildung des Monsumstrom-Regimes ist mit einer zunehmenden Vermischung ozeanischen und Küstenwassers zu rechnen, die verschiedene ökologische Systeme zusammenführt und somit keine Stabilität in den biologi-

schen Strukturen zuläßt. Auch die die autotrophe Aktivität Überwiegenden heterotrophen Prozesse müssen mittel- bis langfristig zu einem Zusammenbruch des biologischen Systems führen.

Die während der Meteor-Expedition auf dem Schelf von Pakistan vorgefundene Situation kann somit als nicht repräsentativ und als wahrscheinlich nur kurzfristig beständige Übergangssituation während des Wechsels des Monsun-Regimes angesehen werden.

4.5 Die Frühjahrssituation 1989 im zentralen Atlantik

Die Auswertung der im Atlantik gewonnen Daten leidet in hohem Maße an der zur Zeit noch nicht weit fortgeschrittenen Auswertung der Meteor-Reise durch die begleitenden Kollegen und Arbeitsgruppen, was in der erst kurz zurückliegenden Beendigung der Reise und Rückkehr des Schiffes begründet liegt. Besonders gravierend ist das Fehlen von Sedimentations- und Respirationdaten sowie jeglicher bakteriologischer Parameter, was eine Diskussion der dynamischen Prozesse im Epipelagial des subtropischen Atlantiks nahezu unmöglich macht. Diese Studie kann sich daher nur darauf beschränken, eine relativ statische Interpretation der vorgefundenen Situation zu versuchen.

Die weitere Auswertung der auf der Meteor-Reise gewonnenen Daten und Proben im internationalen Rahmen von JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study; SCOR 1987) wird das hier vermittelte Bild abrunden und durch Erkenntnisse der pelagischen Energie- und Materialflüsse in wertvollem Maße ergänzen können.

Weiterhin mußte festgestellt werden, daß sich biologisch-ökologische Untersuchungen des zentralen Atlantiks entweder mit weiter südlich gelegenen Regionen wie der Äquatorialstrom-Region (z.B. Herbland & LeBouteiller 1981, Herbland et al. 1985) oder dem Afrikanischen Auftriebsgebiet (z.B. Lenz et al. 1985) oder mit wesentlich weiter nördlich gelegenen Regionen befaßten. Untersuchungen amerikanischer Kollegen konzentrierten sich weitestgehend auf den Bereich der Sargasso See und des Westlichen Atlantiks (z.B. Glover et al. 1985a,b, Murphy & Haugen 1985, Glover et al. 1986, Iturriaga & Marra 1988). Aus dem hier untersuchten Gebiet liegen vergleichbare Studien in der Literatur nicht vor.

4.5.1 Die Ökologische Struktur des Epipelagials des tropischen Atlantiks auf 18°N 30°W (MET 10/1-1)

Das Untersuchungsgebiet auf 18°N zeigte eine relativ große zeitliche und räumliche Homogenität und ein für den tropischen Atlantik typische Struktur des Epipelagials.

Turbulente Durchmischung fand bis in eine Tiefe von 50-60 m statt. Die Thermokline fand sich zu Beginn der Untersuchung in 100 m und verlagerte sich auf 60 m. Sie lag stets tiefer als der die durchmischte Zone abgrenzende Dichtesprung. Der Salzgehalt zeigte das für tropische Verhältnisse charakteristische Maximum unterhalb der durchmischten Schicht.

In der durchmischten Schicht herrschten oligotrophe Verhältnisse, die Konzentrationen der Nährsalze Silikat, Phosphat und Nitrat lagen unter $0.2 \mu\text{mol l}^{-1}$, also deutlich niedriger als in der zentralen Arabischen See. Silikat kann als limitierend für das Wachstum von Diatomeen angesehen werden (Paasche 1980, Goering et al. 1973). In 80-90 m, also unterhalb der Thermokline und am Fuße der euphotischen Zone, zeigte sich eine deutliche Nutrikline. Ebenfalls in diesem Bereich zeigte das Nitrit ein primäres Maximum. Vergleichbare hydrographische und chemische Verhältnisse wurden auch von Lenz et al. (1985; Stn 237 der BIOZIRKEL-Expedition im März 1983 auf 18°42'N 20°07'W) angetroffen.

Während der zweiten Hälfte der Untersuchung, ab Stn 273, fand sich in einer Tiefe von 50-70 m ein deutlich kühlerer Wasserkörper, der auf dem des tropischen Salzgehaltemaximums aufsaß. Dieser kühlere Wasserkörper ließ sich über einen größeren Bereich um den Drifter herum nachweisen und zeigte eine gewisse zeitliche Konstanz. Diese Wassermasse schien durch laterale Advektion in den Wasserkörper der Oberflächenschicht eingeschoben worden zu sein. So erklärt sich, warum unterhalb dieses kühleren Wasserkörpers eine annähernd gleiche Temperatur und Salinität wie in der Oberflächenschicht gemessen wurden und die Nährsalze bis in eine Tiefe von 150 m verbraucht waren. Auch das Nitrit-Maximum verlagerte sich während der Zeit, in der der kühlere Wasserkörper angetroffen wurde, in größere Tiefen. Am letzten Tag (Stn 292) wurde der zwischengeschobene Wasserkörper nicht mehr angetroffen und das Nitrit-Maximum lag wieder in 80-90 m Tiefe. Innerhalb des zwischengeschobenen Wasserkörpers wurden erhöhte Nitratkonzentrationen ($>0.5 \mu\text{mol l}^{-1}$) gemessen, während die anderen Nährsalze keine erhöhten Werte zeigten.

Der Vergleich der Fluoreszenz- und Chlorophyll-Profile gestaltete sich zeitweise problematisch, da die Horizonte des Maximums teilweise erheblich differierten. Eine engzeitige Aufnahme der Chlorophyll-Fluoreszenz mit dem Meßfisch zeigte eine erhebliche, kurzzeitige Vertikalverschiebung der Profile, die sich bereits in einem Zeitunterschied von 15-20 min zwischen Fier- und Hiefprofil bemerkbar machte. Die genauere Analyse der hydrographischen Daten ergab interne Wellen mit einer Amplitude von bis zu 15 m als wahrscheinliche Ursache dieser Vertikalversetzungen der Profile (S. Podewski & G. Saure, pers. Mitt.). Diese Effekte sind beim Vergleich der Fluoreszenzprofile mit den aus Schöpferproben gewonnenen Daten zu berücksichtigen. Zwischen der Aufnahme der Fluoreszenzprofile und der Probenahme für die Primärproduktion, die Analyse der Nährsalze und die Fluoreszenzzählungen des Picoplanktons lagen ca. 40 min, zur Probenahme für Chlorophyll und partikulärem Silikat bestand eine Differenz von 1 bis 2 Stunden. Erlaubt man den einzelnen Parametern im Vergleich zu den Fluoreszenzprofilen daher eine Toleranz von zumindest $\pm 5-10$ m, so kann man zwischen Fluoreszenz und Chlorophyll doch eine gute Übereinstimmung feststellen.

Die Fluoreszenz- und Chlorophyllprofile zeigten über den gesamten Untersuchungszeitraum ein Tiefenmaximum. Dieses lag am ersten Tag in 90-100 m, verlagerte sich in den nächsten zwei Tagen auf 40-50 m und pendelte sich dann in einer Tiefe von 50-60 m ein. Damit lag es zwischen der Thermo- und der Nutrikline. Während des Auftretens des zwischengeschobenen, kühleren Wasserkörpers fand sich das Tiefenmaximum in seinem Tiefenhorizont. Die Chlorophyll-Konzentration im Tiefenmaximum lag über $0.4 \mu\text{g l}^{-2}$ und erreichte maximal $0.8 \mu\text{g l}^{-2}$. Das Verhältnis der Konzentrationen der Oberflächenschicht zu jenen des Tiefenmaximums lagen bei 1:2 bis 1:4, im Gegensatz zu 1:5 - 1:10 in der zentralen Arabischen See. In dem über die oberen 100 m integrierten Chlorophyll ($28-37 \text{ mg m}^{-2}$) zeigte sich über den Untersuchungszeitraum kein Trend zur Veränderung. Die Gesamtbiomasse des Phytoplanktons lag im gleichen Größenbereich wie in der zentralen Arabischen See, und auch Lenz et al. (1985) geben für die oben zitierte Station 237 der BIOZIRKEL-Expedition ähnliche Daten an.

Das Picoplankton stellte mit meist über 75-85% den größten Teil des Chlorophylls und eine Tendenz zu mit der Tiefe steigenden Anteilen an der Phytoplanktonbiomasse war zu erkennen, wenngleich auch nicht immer deutlich. Herbland et al. (1985) dagegen berichten von einem Rückgang des Anteils der

Fraktionen $<3 \mu\text{m}$ und $<1 \mu\text{m}$ im Bereich der Nutrikline. Auch in der vorliegenden Untersuchung steht die Zunahme des Picoplankton-Anteils dem im unteren Bereich des Chlorophyll-Maximums stets höchsten Konzentrationen des partikulären Silikats gegenüber. Lediglich auf einer Station (Stn 273) erreichte die Fraktion $>2 \mu\text{m}$ im Tiefenmaximum einen Anteil von über 45%. Im unteren Bereich des Tiefenmaximums zeigte das Mikroplankton $\leq 0.35 \mu\text{g l}^{-1}$ und stellte 87% der Biomasse. Darüber erreichte das Nanoplankton mit $\leq 0.25 \mu\text{g l}^{-1}$ und 54% sein Maximum. Das Verhältnis von partikulärem Silikat zu Chlorophyll a unterschied sich aber nicht von den sonst vorliegenden Verhältnissen, was eher auf ein Vorkommen von größeren Dinoflagellaten schließen läßt. Ein hohes part. Si : Chl a Verhältnis zeigte sich dagegen in einem Nanoplankton-Maximum auf Stn 260.

Picocyanobakterien, eucaryontische autotrophe Picoplankter und autotrophe Flagellaten von 3-5 μm Größe zeigten ihr Populationsmaximum im Bereich des Tiefenmaximums und geben aufgrund des hohen Anteils des Picoplanktons am Chlorophyll ein Indiz dafür, daß es sich bei dem Chlorophyll-Maximum auch um ein Biomasse-Maximum handelte, wie es auch für die zentrale Arabische See diskutiert wurde (s. Kap. 4.4.1). Picocyanobakterien wurden in den oberen 80 m in Konzentrationen von mehr als $1.5 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$ und maximal $6.3 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$ gefunden und lagen damit in einem für tropische Ozeane typischen Bereich (Joint 1986, Pillen 1989). Picoflagellaten zeigten in den oberen 80 m Abundanzen $>10^6 \text{ l}^{-1}$ ($\leq 1.1 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$), die in der Größenordnung jener der zentralen Arabischen See lagen. Autotrophe Flagellaten von 3-5 μm wiesen zwar auch Abundanzen $>10^6 \text{ l}^{-1}$ in den oberen 80 m auf, erreichten aber nur maximal $3.7 \cdot 10^6$ Zellen l^{-1} . Die Picocyanobakterien waren um den Faktor 3-10 häufiger als eucaryontische Picoplankter und dominierten das Picoplankton; ihr Anteil am Picoplankton-Kohlenstoff nahm aber unterhalb 50 m deutlich ab. Das Populationsmaximum der Picocyanobakterien lag 5-10 m flacher als das der Picoflagellaten. Durch die tiefe Lage des Nitritmaximums im Untersuchungsgebiet kann auch die Beobachtung von Chisholm et al. (1988), das Maximum der Picocyanobakterien liege im Atlantik stets oberhalb des Nitritmaximums, bestätigt werden. 'Prochlorophyten', wie sie aus der zentralen Arabischen See und von Chisholm et al. (1988) aus der Sargasso See und dem West-Atlantik berichtet wurden, wurden in den Proben des Untersuchungsgebietes nicht gefunden.

Die Primärproduktion zeigte meist ein Tiefenmaximum im Bereich des Chlorophyll-Maximums. Nur während des letzten Drittels der Untersuchung, das nur durch zwei Produktionsprofile abgedeckt ist, zeigte sich dagegen ein Oberflächenmaximum der Produktion. Die Fraktionierung der Produktion ergab wie

beim Chlorophyll meist mehr als 80-90% ($\leq 100\%$) in der Fraktion $< 2 \mu\text{m}$. Das Maximum des Mikroplankton-Chlorophylls auf Stn 279 zog auch ein Mikroplankton-Produktionsmaximum nach sich. Eine Zunahme des Picoplankton-Anteils an der Primärproduktion mit der Tiefe, wie sie beim Chlorophyll beobachtet wurde und aus zahlreichen ozeanischen Regionen berichtet wurde (z.B. Li et al. 1983, Platt et al. 1983a, Glover et al. 1985a,b), war aus den hier vorliegenden Ergebnissen nicht ersichtlich.

Die Produktion betrug in den oberen 100 m $0.4-0.45 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Davon entfielen 60% auf die bis 45 m Tiefe in Analogie zu den Verhältnissen der zentralen Arabischen See definierte Oberflächenschicht zu Beginn der Untersuchung. Während des 4. bis 6. Tages (Stn 254-266) lag der Anteil der Oberflächenschicht an der Gesamtproduktion bei 30-35%. Auch im tropischen Atlantik weisen die oligotrophe Oberflächenschicht und der Bereich des Tiefen-Chlorophyllmaximums eine ähnliche Produktivität auf.

Nährsalzverknappung und die Dominanz des Picoplanktons in Biomasse und Produktion in der Oberflächenschicht lassen auf ein 'regenerierendes System' (Dugdale & Goering 1967) schließen, während sich das Tiefenmaximum durch die Nähe der Nutrikline sehr wahrscheinlich auch auf 'neue Produktion' stützen konnte. Die durch die Aufnahmerate des Nitrats in Proben aus dem Bereich des Tiefenmaximums ermittelte 'neue Produktion' lag mit $0.3-0.47 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (R. Eppley, pers. Mitt.) in der gleichen Größenordnung wie die Gesamtproduktion und weist auch auf einen hohen Anteil 'neuer Produktion' im Tiefenmaximum hin. Gleichzeitig weist sie auf eine Unterschätzung der Primärproduktion aus den ^{14}C -Inkubationen, wie sie sich auch in der Arabischen See manifestierte; in Ermangelung von Sedimentations- und Respiurationsdaten kann hier keine weitere Abschätzung der Unterschätzung gegeben werden.

Durch den im Vergleich zur zentralen Arabischen See geringeren Unterschied der Biomasse-Konzentrationen (immerhin rund 30% der Chlorophyll-Biomasse entfallen auf die Oberflächenschicht) ist der Unterschied in der spezifischen Aktivität in den beiden Bereichen nicht so ausgeprägt. Im Gegensatz zur zentralen Arabischen See liegt die Assimilationsrate im Tiefenmaximum deutlich über $^{2}/_{10}$ jener der Oberfläche, ist teilweise dort sogar höher als an der Oberfläche. Die funktionelle Differenzierung der Wassersäule in ein Picoplankton-dominiertes 'regenerierendes System' mit einem hohen Turnover und einem Tiefenmaximum mit hohem Anteil 'neuer Produktion' und geringerem Turnover erscheint im Untersuchungsgebiet des tropischen Atlantiks demnach weniger ausgeprägt. Bei der Beschreibung des Ökosystems der zentralen

Arabischen See wurde bereits angedeutet, daß die Ausbildung eines derart differenzierten epipelagischen Systems davon abhängig ist, daß die verschiedenen autotrophen und heterotrophen Prozesse, Sedimentation und Nährsalz-Zufuhr in einem für den jeweiligen Horizont charakteristischen Gleichgewicht stehen, was nur in einer langfristig stabilen und homogenen Umwelt zustande kommen kann und eine gewisse Zeit beansprucht. Durch die im Atlantik viel tiefer greifende winterliche Konvektion (Dietrich et al. 1975) kann vermutet werden, daß diese langfristig stabilen Bedingungen zur Jahreszeit der Untersuchung (März) noch nicht lange erreicht waren und sich das Epipelagial erst in der Ausbildung der vertikalen Differenzierung befand.

Stn 279 fiel durch eine deutlich höhere Produktion von $1.1 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ auf, die durch ein Oberflächenmaximum der Produktion von bis zu $1.85 \text{ } \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ bedingt war. Diese Station fiel in die Periode, in der der kühlere Wasserkörper angetroffen wurde, der sich in die Oberflächenschicht eingeschoben hatte (s.o.). Die im Vergleich zur Oberflächenschicht deutlich höheren Nitratkonzentrationen in dieser Wassermasse ($>0.5 \text{ } \mu\text{mol l}^{-1}$) machten sich, ähnlich der Nutrikline unterhalb des Chlorophyll-Tiefenmaximums, offenbar bis an die Wasseroberfläche bemerkbar, indem sie die Planktongemeinschaft der Oberflächenschicht in eine Lage versetzte, die mit jener des Tiefenmaximums nahe der Nutrikline vergleichbar war. Die Anwesenheit von Nitrat in der Nähe der Oberflächenschicht könnte nun auch an der Oberfläche 'neue Produktion' ermöglicht haben, was durch die in diesen Proben erhöhten Anteile des Mikroplanktons an der Primärproduktion bekräftigt würde. Die erhöhte Produktion wurde von einer in dieser Zone nicht erkennbar höheren Biomasse geleistet, was die hohen Assimilationsraten von bis zu $9.8 \text{ mg C (mg Chl a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ erklärt. Am nächsten Tag wies die Oberflächenschicht eine $2\frac{1}{4}$ -mal höhere Biomasse auf ($8.5 \text{ mg Chl a m}^{-2}/0-40 \text{ m}$ integriert auf Stn 279 \rightarrow $23.6 \text{ mg Chl a m}^{-2}/0-40 \text{ m}$ integriert auf Stn 283). Dies würde 1.4 Verdoppelungen d^{-1} bedeuten, was in Anbetracht der hohen Produktion im Rahmen der biologischen Möglichkeiten erscheint. Während sich die Abundanz der Picoplankter und Flagellaten von $3-5 \text{ } \mu\text{m}$ im Oberflächenbereich nicht veränderten, sich aber ein erhöhter Mikroplankton-Chlorophyllgehalt fand, scheint hier eine sehr produktive Mikroplankton-Population auf den Nitrateintrag reagiert zu haben, was die Hypothese 'neuer Produktion' in dieser Zone stützt. Limitierende Konzentrationen gelösten Silikats und das Fehlen eines Anstiegs des partikulären Silikats lassen größere Dinoflagellaten für diese beobachtete Entwicklung verantwortlich erscheinen. Während auf nanomolare Nitrat-Einträge in der oligotrophen Oberflächenschicht der Sargasso See nur Picoplankter, speziell Synechococcus, mit

einer starken Vermehrung reagierten (Glover et al. 1988b), scheinen Einträge im mikromolaren Bereich eher typisch 'neue Produktion' durch größeres Phytoplankton zu fördern.

Zum Ende der Untersuchung, als der nitratreiche Wasserkörper nicht mehr registriert werden konnte, wies die Oberflächenschicht eine der Situation vor Auftreten des kühleren Wasserkörpers vergleichbare Chlorophyll-Biomasse auf (6-10 mg Chl a m⁻²/0-40 m integriert) und das Mikroplankton-Chlorophyll lag wieder unter 0.04 µg l⁻¹. So rasch der kühlere Wasserkörper auftrat und veränderte biologische Verhältnisse registriert werden konnten, so schnell verschwand er auch wieder und wurden wieder die Verhältnisse, wie sie sich vor dem Auftreten des Wasserkörpers darstellten, erreicht. Zumindest der Rückgang auf die 'alten' Verhältnisse binnen 1-2 Tagen kann nicht durch biologische Prozesse erklärt werden, da die Veränderungen über den zu erwartenden biologischen Potenzen lagen. Es muß von einer advektiven Komponente ausgegangen werden. Durch kleinräumige Heterogenität oberhalb der die Verdriftung bestimmenden Sinkstoff-Falle in 135 m konnte der Lagrange'sche Ansatz nicht optimal verwirklicht werden.

4.5.2 Die ökologische Struktur des Epipelagials des subtropischen Atlantiks auf 33°N 20°W (MET 10/1-2)

Das hier untersuchte Gebiet MET 10/1-2 wies eine weitaus größere räumliche Heterogenität aus als das südlich gelegene Gebiet MET 10/1-1. Obgleich eine turbulente Durchmischung nur bis in eine Tiefe von 20 m stattfand, zeigten sich in der Vertikalen nur sehr geringe hydrographische Gradienten und bis in eine Tiefe von 160 m konnte kaum eine durch Dichteänderungen angezeigte hydrographische Strukturierung oder Schichtung der Wassersäule festgestellt werden. Die vertikale Variabilität in Temperatur und Salinität hatte keine Bedeutung für eine für biologische Prozesse relevante Dichteschichtung.

In der euphotischen Zone herrschte eine deutliche Nährsalzverknappung. Nitrat konnte oberhalb 60 m nur in weniger als 0.1 µmol l⁻¹ nachgewiesen werden, nur Sta 378 fiel durch höhere Konzentrationen auf (<0.38 µmol l⁻¹). Zum Ende der Untersuchung stiegen die Nitratkonzentrationen in der Schicht 60-100 m an und Nitrat zeigte wie Phosphat eine Nutrikline in 80 m. Nitrit zeigte an der Grenze der euphotischen Zone in 80-150 m ein primäres Maximum. Ammonium zeigte ein Maximum jeweils in 20 und 60 m und würde in der euphotischen Zone mit 0.6-1.6 µmol l⁻¹ relativ hohe Stickstoff-Mengen zur Verfügung stellen. Die Verlässlichkeit der hier

angegebenen Ammonium-Messungen erschien höher als für das Driftgebiet MET 10/1-1; eine nachweislich reproduzierbare und verlässliche Technik der Ammoniumbestimmung wurde aber erst auf dem nachfolgenden Fahrtabschnitt der Meteor-Reise Nr. 10 entwickelt (A. Wenck, pers. Mitt.), und die Ammoniumwerte der Abschnitte MET 10/1-1,2 stellen sehr wahrscheinlich eine Überschätzung der tatsächlichen Konzentrationen dar (R. Peinert, pers. Mitt.).

Die Fluoreszenzprofile der morgendlichen Stationen spiegelten die hohe Variabilität im Untersuchungsgebiet wider. In kurzen Abständen aufeinanderfolgende Profile und ein um das Driftgebiet gelegtes Stationsraster vermittelten einen noch drastischeren Eindruck der hohen Heterogenität, die sich vor allem in der unterschiedlichen Tiefenlage und Ausbildung des Tiefenmaximums äußerte. Fluoreszenz- und Chlorophyllprofile zeigten mit den bereits für das südliche Untersuchungsgebiet (Kap. 4.5.1) diskutierten Einschränkung einer Toleranz von mindestens ± 5 m eine gute Übereinstimmung. Sogar die zwei Fluoreszenz-Maxima auf Stn 376 konnten auch in den aus diskreten Tiefen stammenden Chlorophyll-Konzentrationen aufgelöst werden.

Zu Beginn der Untersuchung (erste 3 Tage) zeigte die Fluoreszenz eine Tendenz zu Oberflächen-Maxima, während sich aus den Chlorophyllkonzentrationen eine Tendenz zu wenig ausgeprägten Maxima knapp unterhalb der Oberfläche ergab. Von Stn 382 bis Stn 398 wurde ein deutliches Tiefenmaximum der Fluoreszenz und des Chlorophylls gefunden, das in variablen Tiefen von 30 bis 60 m lag. Es lag damit flacher als in dem südlichen Driftgebiet (MET10/1-1) und weit über der Nutrikline. Die höchsten gemessenen Chlorophyll-Konzentrationen betragen $1.0 \mu\text{g l}^{-1}$ und waren leicht höher als im südlichen Gebiet. Das Verhältnis der Konzentrationen der Oberfläche zu jenen des Tiefenmaximums war größer als 1:2. Auf der letzten Station (Stn 403) zeigte sich dagegen wieder ein Oberflächenmaximum des Chlorophylls (Meßfisch auf dieser Station nicht einsetzbar, daher kein Fluoreszenzprofil).

In den oberen 100 m lagen mit 20-73 mg Chl a m^{-2} höhere Konzentrationen als im südlichen Untersuchungsgebiet vor. Dies ist vor allem auf die höheren Konzentrationen in Oberflächennähe zurückzuführen. Über den Untersuchungszeitraum zeigte sich eine deutliche Abnahme der Chlorophyllmenge.

Der Anteil des Picoplanktons am Gesamtchlorophyll war insgesamt niedriger als auf 18°N , was auch der unruhigere Verlauf der Fluoreszenzprofile mit starken Ausschlägen erwarten ließ. Der Anteil der Fraktion $< 2 \mu\text{m}$ lag

dennoch meist über 45-55%, nahm aber unterhalb von 80 m rasch ab. Mikro- und Nanoplankton zeigten etwa die gleiche Bedeutung. Auf Stn 382 wurde der größte Teil des Tiefen-Chlorophyllmaximums (87%) durch das Mikroplankton gestellt.

Das partikuläre Silikat zeigte allgemein eine Abnahme mit der Tiefe und keine erkennbare Relation zur Lage des Tiefen-Chlorophyllmaximums. Eine Ausnahme bildete Stn 392 mit einem deutlichen Maximum des partikulären Silikats in 50 m, was der Oberhälfte des Fluoreszenzpeaks entsprach; von dieser Station liegen keine Chlorophyll-Messungen vor. Die Mikro- und Nanoplanktonmaxima des Chlorophylls auf Stn 382 zeigten keine erhöhten Konzentrationen des partikulären Silikats, was auf ein Vorkommen von Dinoflagellaten deutet. Ein im Vergleich zum Driftgebiet auf 18°N generell höherer Anteil von Diatomeen an der Phytoplankton-Gemeinschaft kann aber aufgrund der um den Faktor 4 höheren Konzentrationen des partikulären Silikats vermutet werden.

Wie bereits in dem südlichen Untersuchungsgebiet geschildert, wiesen auch auf 33°N Picocyanobakterien, autotrophe Picoflagellaten und Flagellaten von 3-5 μm deutliche Tiefenmaxima auf. Die Picocyanobakterien wiesen in den oberen 80 m Abundanzen $>1.5 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$ und bis zu $7 \cdot 10^7 \text{ l}^{-1}$ auf und lagen damit im gleichen Größenbereich wie im südlichen Gebiet und anderen tropischen und subtropischen ozeanischen Gebieten (Joint 1986, Iturriaga & Marra 1988, Pillen 1989). Die Eucaryonten $<3 \mu\text{m}$ erreichten bis zu $7 \cdot 10^6$ Zellen l^{-1} . Während der zweiten Hälfte der Untersuchung wiesen sie im Vergleich zur ersten Hälfte niedrigere Abundanzen in der Oberflächenschicht auf. Dieselbe Tendenz gilt für die Flagellaten von 3-5 μm , die im Populationsmaximum $\leq 1.8 \cdot 10^6$ Zellen l^{-1} erreichten. Die Abundanz der kleinen Eucaryonten lag etwas unter der des Driftgebietes MET 10/1-1. Während der ersten Hälfte der Untersuchung lag das Populationsmaximum der Picocyanobakterien (50-70 m) 5-10 m tiefer als das der Picoflagellaten, während der zweiten Hälfte lag es dagegen um 20 m flacher (ca. 30 m). Das Populationsmaximum der Picocyanobakterien verlagerte sich während der Untersuchung nach oben und erreichte am Ende ein Oberflächenmaximum. Picocyanobakterien waren um den Faktor 10 häufiger als eucaryontische Picophytoplankter und dominierten die Picoplankton-Biomasse. Ihr Anteil an dieser nahm, wie im südlichen Untersuchungsgebiet, mit der Tiefe ab, was zum Ende der Untersuchung immer deutlicher wurde und mit den Ergebnissen von Glover et al. (1985b) konform ist.

Das 'Subsurface'-Maximum der Primärproduktion ($\leq 0.9 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$) verlagerte sich unter Abschwächung von 10 m auf 40 m in die Tiefe. Am letzten Tag (Stn 403) zeigte sich ein deutliches Oberflächenmaximum ($0.66 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$) und ein ausgesprochenes Produktionsminimum ($< 0.1 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$) in der Tiefe des ehemaligen Maximums. Während der Periode des ausgeprägten Tiefenmaximums der Produktion konnte an der Oberfläche und in den unteren Proben keine oder eine nur sehr geringe Produktion festgestellt werden. In den ozeanischen Gebieten niederer Breiten, besonders an der Grenze der euphotischen Zone, wird von einem bedeutenden Anteil der Dunkelaufnahme (= nicht-photosynthetische Aufnahme) an der gesamten ^{14}C -Inkorporation insbesondere in der Fraktion $< 1 \mu\text{m}$ berichtet (Saijo & Takesue 1965, Li et al. 1983, Herbrand et al. 1985, Taguchi et al. 1988). Während diese Dunkelaufnahme, die in dieser Studie den mit DCMU behandelten Proben entspräche, meist heterotrophen Prozessen zugeschrieben wird (Leftley et al. 1983, Legendre et al. 1983), schreiben Taguchi et al. (1988) bis zu 23-76% der Dunkelaufnahme dem Phytoplankton zu. Da in der vorliegenden Studie die in den DCMU-behandelten Flaschen gemessenen Aufnahmeraten als Korrekturwert von der Messung der Hell-Flaschen subtrahiert wurden (Legendre et al. 1983), mag dies zu einer Unterschätzung der tatsächlichen Kohlenstoff-Fixierung durch das Phytoplankton geführt haben. Da die Produktivität in diesem Untersuchungsgebiet ohnehin bereits deutlich geringer war als in den anderen Gebieten, kann die zu hohe Subtraktion von 'Dunkelwerten' die teilweise nicht nachweisbare Produktion in der euphotischen Zone bedingt haben. Ein einheitliches Verfahren, die sog. Dunkelwerte zu berücksichtigen - oder auch nicht - hat sich bis heute nicht durchgesetzt (Leftley et al. 1983).

Insgesamt betrug die Primärproduktion auf 33°N mit $0.23 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ nur wenig mehr als die Hälfte der Produktion auf 18°N . Stn 403 zeigte die höchste Produktion von $0.35 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, was weder durch veränderte Lichtverhältnisse noch durch erhöhte Nährsalzkonzentrationen in der euphotischen Zone erklärt werden kann und offenbar auf dem dort gefundenen Oberflächenmaximum beruht.

Der größte Produktionsanteil entstammte auch in diesem Untersuchungsgebiet der Fraktion des Picoplanktons. Er war meist höher als der entsprechende Anteil am Chlorophyll. Im Bereich des Produktionsmaximums war der Picoplankton-Anteil am niedrigsten. Die Fraktionen $> 2 \mu\text{m}$ erlangten eine höhere Bedeutung als es auf 18°N der Fall war. Der Anteil des Mikroplanktons mit durchschnittlich 30-60% im Produktionsmaximum lag höher als der des Nanoplanktons (15-35%). Die Produktion und Bedeutung der größeren Fraktionen

war an den ersten drei Tagen (Stn 361-370) an der Oberfläche (Tage mit Oberflächenmaxima der Fluoreszenz) und am letzten Tag (Stn 403; Oberflächenmaximum von Produktion und Chlorophyll) am höchsten.

Auf die wiederum in Anlehnung an die Verhältnisse in der zentralen Arabischen See und dem Untersuchungsgebiet MET 10/1-1 definierte Oberschicht oberhalb des Fluoreszenzmaximums (hier 0-30 m) entfielen 22-66% der Primärproduktion. Entsprechend der Tiefenverlagerung des Produktionsmaximums zu Beginn der Untersuchung zeigte der Anteil der Oberflächenschicht an der Gesamtproduktion eine über die Untersuchungsperiode abnehmende Tendenz. Auch hier wurde ein bedeutender Teil der Produktion der Wasserschale von der Oberflächenschicht beigetragen. Aber auch 16-35% des Chlorophylls sind in der Oberflächenschicht zu finden. Das Verhältnis von Oberflächenkonzentration zu Tiefenmaximum-Konzentration des Chlorophylls von $> \frac{1}{2}$ weist auch auf einen im Vergleich zum Driftgebiet MET 10/1-1 noch geringeren Unterschied, bezogen auf das Wasservolumen, zwischen Oberflächen- und Tiefenkonzentration hin. Die Assimilationsraten zeigten ein Maximum in der Tiefe des jeweiligen Produktionsmaximums und weisen die Biomasse der Oberflächenschicht als wenig produktiv aus.

Die durch die Nitrat-Abnahme in in-situ inkubierten Flaschen (250 ml) ermittelten Werte 'neuer Produktion' (R. Eppley, SCRIPPS Institution, La Jolla, pers. Mitt.) lagen in diesem Driftgebiet deutlich unter den Werten der Primärproduktion der ^{14}C -Methode. Der Anteil der 'neuen Produktion' an der Gesamtproduktion lag bei 9.7-51.5% und zeigte im Verlauf der Untersuchung eine deutlich abnehmende Tendenz. Dies deutet auf eine zunehmende Nitrat-Verknappung auch im Bereich des Tiefenmaximums (nur dort ließ sich eine Nitrat-Aufnahme und somit 'neue Produktion' messen; R. Eppley, pers. Mitt.).

Die allgemein niedrige Produktion einer im Vergleich zum südlichen Untersuchungsgebiet höheren Biomasse mit höheren Anteilen der größeren Phytoplanktonfraktionen und höheren Konzentrationen des partikulären Silikats, die Veränderung der Fluoreszenz-, Chlorophyll- und Produktionsprofile von einem Oberflächen- zu einem Tiefenmaximum, die abnehmende Tendenz des Anteils 'neuer Produktion' und eine nährsalzverarmte euphotische Zone lassen darauf schließen, daß hier das Ende einer Diatomeen-Blüten-ähnlichen Situation angetroffen wurde. Erste Ergebnisse der Pigmentanalyse mittels HPLC scheinen diese Hypothese zu bestätigen (M. Mayerhöfer, pers. Mitt.). Beobachtet werden konnten die ersten Schritte des Übergangs zu einem 'regenerierenden System'. Die hohe Heterogenität des Untersuchungsgebietes

sowohl in biologischen als auch in hydrographischen Parametern unterstützen die These eines sehr 'jungen', d.h. zeitlich noch instabilen, epipelagischen Systems, das noch keine Zeit hatte, die funktionelle Differenzierung der Wassersäule aufzubauen. Dementsprechend niedriger ist die Bedeutung des autotrophen Picoplanktons.

Betrachtet man die funktionelle Zweiteilung der euphotischen Zone des offenen Ozeans in eine auf 'regenerierter Produktion' aufbauenden Oberflächenschicht und eine Schicht des tropischen Tiefen-Chlorophyllmaximums mit einem hohen Anteil 'neuer Produktion' (Dugdale & Goering 1967) in einer zeitlich stabilen Umwelt als ideales Endstadium des tropischen Epipelagials, so können die Studien auf 33°N und 18°N im Atlantik und in der zentralen Arabischen See als drei verschieden alte Sukzessionsstadien epipelagischer Ökosysteme auf dem Wege zur funktionellen Zweiteilung angesehen werden, wobei das Driftgebiet MET 10/1-2 ein sehr junges Stadium darstellte, das in der Periode nach der 'Störung' durch eine tiefgreifende winterliche Konvektion diese durch eine oberflächennahe 'Diatomeenblüte' ausgeglichen hatte und nun durch Bildung eines Tiefenmaximums die biologische Zweiteilung, durch eine homogene Wassersäule ungehindert von hydrographischen Gradienten, einzuleiten begann.

4.6 Die Bedeutung des Ultraplanktons in marinen Warmwasser-Ökosystemen

Die Ergebnisse dieser Studie weisen dem autotrophen Ultraplankton im Sinne von Murphy & Haugen (1985) als Zusammenschluß des Pico- und Nanoplanktons (Sieburth et al. 1978) eine zentrale Rolle in allen hier untersuchten Warmwasser-Biotopen zu.

Die Untersuchungen in der Kieler Bucht demonstrierten den Übergang von der Frühjahrs-Situation zur Sommer-Situation, also von einem Kaltwasser- ($T < 10$ °C) zu einem Warmwasser-System ($T > 10$ °C). Dieser Übergang ist mit einer Änderung des Größenspektrums des Phytoplanktons verbunden. Die Ergebnisse der Größenfraktionierung ergänzen die Einteilung der Wachstumsphase der Kieler Bucht in vier charakteristische Stadien durch Smetacek et al. (1984) in sinnvoller Weise (Jochem 1989).

Das Frühjahrsplankton wird vor allem durch kettenbildende und damit in die größeren Fraktionen fallende Diatomeen dominiert (Bodungen 1975, Smetacek 1975, Smetacek et al. 1984, Jochem 1987). Dieses Stadium ist gekennzeichnet durch eine hohe Phytoplanktonbiomasse, einen noch niedrigen Bestand des

Makrozooplanktons (Smetacek et al. 1984), einem höheren Bestand des Protozooplanktons (Smetacek 1981), einer hohen Sedimentation (Smetacek 1980, Smetacek et al. 1984) und einer hohen Bakterienpopulation (Rheinheimer 1984). Das Nano- und besonders das Picoplankton spielen eine im Vergleich dazu untergeordnete Rolle. Auch in der Nordsee scheint dem 'Microbial Loop' zu dieser Zeit keine bedeutende Rolle zuzukommen (Nielsen & Richardson 1989).

Das Stadium des späten Frühjahrs (Smetacek et al. 1984) kennzeichnet den Übergang vom Kaltwasser- zum Warmwassersystem und geht mit einer thermischen Schichtung der Wassersäule und einer Verarmung der Oberflächenschicht vor allem an gelöstem anorganischen Stickstoff einher. Die Entwicklung des Phytoplanktons ist während dieser Phase durch eine Nanoflagellaten-Blüte charakterisiert, die die letzten aus dem Frühjahr verbliebenen Reserven an Nitrat ausschöpft, wozu die Diatomeen aufgrund von Silikat-Verknappung nicht mehr in der Lage sind (Jochem 1989, Jochem & Babenerd 1989). Damit wird auch der Übergang vornehmlich 'neuer Produktion' zu 'regenerierter Produktion' im Sinne von Dugdale & Goering (1967) eingeleitet. In den letzten Jahren (1983-1988) wurde diese Blüte durch eine nackte Form des Silicoflagellaten Dictyocha speculum gebildet (Kimor et al. 1985, Neuer 1986, Stienen 1986, Jochem & Babenerd 1989). Im Mai 1989 fand sich eine Mischpopulation von Heterocapsa triquetra und Chrysochromulina spec. Jochem & Babenerd (1989) führen das Auftreten der nackten Form von D. speculum auf anthropogene Eutrophierung zurück, die diesem Organismus eine neue ökologische Nische eröffnete. Das Auftreten einer Nanoflagellaten-Blüte zu dieser Jahreszeit ist aus der Kieler Bucht aber seit langem bekannt und scheint ein fester Bestandteil der saisonalen Sukzession des Phytoplanktons im Untersuchungsgebiet zu sein, der den Übergang zum mehr oligotrophen Warmwasser-System des Sommers kennzeichnet. Früher wurde diese Nanoflagellaten-Blüte durch Prorocentrum balticum (Syn. Exuviella baltica; Lohmann 1908, Bodungen 1975, Smetacek 1975) gebildet. Einhergehend mit der Erwärmung der Wassersäule nimmt die Abundanz des autotrophen Picoplanktons, besonders die der Picocyanobakterien, rasch zu und die Picocyanobakterien beginnen, das autotrophe Picoplankton zu dominieren.

Während des Sommers findet sich in der Kieler Bucht eine thermisch geschichtete Wassersäule mit einer oligotrophen Oberflächenschicht. Das Mikroplankton erlangt im allgemeinen eine nur geringe Bedeutung. Eine für die Ostsee charakteristische Ausnahme sind hohe Mikroplankton-Anteile während des Auftretens fädiger Blaualgen (z.B. Anabaena baltica), das aber auf die obere Wasserschicht begrenzt bleibt. Allgemein bleiben die fädigen

Blaualgae aber in der Kieler Bucht unbedeutend und tragen weniger als 10%, meist weniger als 1% zur Phytoplankton-Biomasse bei (Neuer 1986, Stienen 1986) und das Phytoplankton wird zu etwa gleichen Teilen von der Fraktion des Nano- und Picoplanktons dominiert. Die Picocyanobakterien sind um den Faktor 30-100 häufiger als die eucaryontischen Picophytoplankter und stellen einen bedeutenden Teil der Phytoplanktonpopulation. Steigende Anteile an Bestand und Aktivität des Phytoplanktons mit abnehmender Chlorophyll-Konzentration und abnehmendem Nährsalzangebot, wie sie in der Literatur beschrieben sind (s. Zusammenfassung in Stockner & Antia 1986), konnten auch in eigenen Untersuchungen bestätigt werden. So nimmt der Anteil des Picoplanktons entlang des abnehmenden Eutrophiegradienten von der Kieler Förde in die Kieler Bucht (Stienen 1986) deutlich zu. Die Ausfahrten in das Kattegat und die Arkona See bestätigten die Signifikanz der aus der Kieler Bucht gewonnenen Ergebnisse für die gesamte Westliche Ostsee und zeigten ebenfalls die höchste relative Bedeutung des autotrophen Picoplanktons an den Stationen mit den niedrigsten Chlorophyll-Konzentrationen.

Dieses System ist, bei sehr viel geringeren vertikalen Distanzen und deutlich stärkeren hydrographischen Gradienten, in seiner biologischen Struktur der Warmwasser-Sphaere der Ozeane vergleichbar. Verluste durch Sedimentation werden gering gehalten (Smetacek 1980, Smetacek et al. 1984), was durch die Dominanz von Picoplanktern mit vernachlässigbarer Sedimentation (Takahashi & Bienenfang 1983) und kleiner, motiler Nanoflagellaten erreicht wird. Wie in den ozeanischen Untersuchungsgebieten zeigten die autotrophen Picoplankter auch in der Kieler Bucht ihr Populationsmaximum in mittleren Tiefen nahe der Pycno- und Nutrikline. In den offenen Ozeanen ist das Größenspektrum allerdings weit mehr zum Picoplankton verschoben, und die in den Untersuchungsgebieten der subtropischen und tropischen Ozeane beobachtete funktionelle Zweiteilung der euphotischen Zone ist in der flachen Kieler Bucht nicht so ausgeprägt. Dies mag nicht zuletzt daran liegen, daß die Wasserschicht von nur 10-15 m oberhalb der Pycno- und Nutrikline zu flach für eine funktionelle Trennung in zwei Sub-Systeme ist. Dennoch kann in der oberen euphotischen Zone der Kieler Bucht primär mit einer 'regenerierten Produktion' gerechnet werden (Stienen 1986, Jochem 1989).

Betrachtet man die funktionelle Zweiteilung der euphotischen Zone des offenen Ozeans in eine auf 'regenerierter Produktion' aufbauenden Oberflächenschicht und eine Schicht des Tiefen-Chlorophyllmaximums mit einem hohen Anteil 'neuer Produktion' (Dugdale & Goering 1967) in einer zeitlich

stabilen Umwelt als dynamisches Endstadium des Epipelagials eines thermisch stratifizierten Warmwasser-Ökosystems, so können die Studien auf 33°N und 18°N im Atlantik und in der Arabischen See als verschieden alte Sukzessionsstadien epipelagischer Ökosysteme auf dem Wege zur funktionellen Zweiteilung verstanden werden. Das Driftgebiet MET 10/1-2 auf 33°N stellte ein sehr junges Stadium nach einer tiefreichenden thermischen Konvektion dar, in dem sich die biologische Zweiteilung auszubilden begann. Die Entwicklung vor der Küste von Oman in der Arabischen See kann als ähnliches Stadium interpretiert werden. Die Verhältnisse in dem tropischen Untersuchungsgebiet der Passatstrom-Region des Atlantiks (MET 10/1-1) und vor allem in der zentralen Arabischen See können als Endstadium dieser Entwicklung angesehen werden.

Im 'regenerierenden System' der Oberflächenschicht ermöglicht der höhere Eintrag an Energie durch den hohen Lichtfluß in dieser Zone den auto- und heterotrophen Organismen einen hohen Turnover. Mit weniger Biomasse werden ähnlich hohe Umsatzraten erzielt, wie sie im Tiefenmaximum zu finden sind. Dies zeigt sich besonders an den Assimilationsraten in der zentralen Arabischen See, die in der Oberflächenschicht zehnmal so hoch waren wie im Bereich des Tiefenmaximums. Während der als jünger angesehenen Entwicklungsstadien (Atlantik, Schelf vor Oman) war der Unterschied der Assimilationsraten der Oberflächenschicht und des Tiefenmaximums nicht so hoch. Die hohen Turnover-Raten der Oberflächenschicht werden genutzt, die geringen Mengen wertvollen Materials (insbesondere Stickstoff) schnell und effektiv zwischen den Trophiestufen des Pelagials zu transferieren und eine Sedimentation organischen Materials zu vermeiden, da sie nicht durch den Eintrag 'neuer' Nährsalze kompensiert werden könnte. Das System 'regenerierter Produktion' der Oberflächenschicht stellt damit ein bezüglich des Stofftransportes geschlossenes System im dynamischen Gleichgewicht dar.

Die Phytoplanktongemeinschaft der Oberflächenschicht des tropischen und subtropischen Ostatlantiks und der Arabischen See wird stark durch das Picoplankton dominiert, wie es auch aus anderen Warmwasser-Bereichen des Westatlantiks und des Pazifiks beschrieben ist (s. Zusammenfassung in Joint 1986, Stockner & Antia 1986). Das autotrophe Picoplankton wiederum wird in der Oberflächenschicht aller untersuchten Warmwasser-Ökosysteme fast ausschließlich durch coccale Cyanobakterien vom Synechococcus-Typ gestellt (z.B. Glover et al. 1983a, Murphy & Haugen 1985, Takahashi et al. 1985, Glover et al. 1986, Chisholm et al. 1988, Glover et al. 1988b). Die Untersuchungen in der Arabischen See wiesen die Picocyanobakterien in der Ober-

flächenschicht als nahezu alleine vorkommend aus, was auch durch die dort durchgeführten Pigmentmessungen bestätigt wurde (Stuhr 1989).

Die Picocyanobakterien sind offenbar, mehr als alle anderen Organismengruppen, an die oligotrophen Verhältnisse in der Oberflächenschicht von Warmwasser-Ökosystemen angepaßt. Eine nicht unwesentliche Eigenschaft dafür ist die durch ein günstigeres Oberflächen/Volumen-Verhältnis schnellere und effektivere Nährsalzaufnahme unter limitierten Bedingungen als größere Phytoplankter sie zeigen (Friebele et al. 1978, Smith & Kalff 1982, Fogg 1986, Kirk 1986, Raven 1986). Dadurch besitzen Picoplankter einen ökologischen Vorteil ('competitive advantage') gegenüber größerem Phytoplankton, die jedoch nur bei geringen Nährsalzkonzentrationen zum tragen kommen. Durch diesen physiologischen Vorteil werden Nanoflagellaten (und vermutlich auch Picoplankter) in oligotrophen Systemen mit einem stetigen, aber geringen Nährsalznachschub als dominierend erwartet, während größeres Phytoplankton besser auf hohe und sporadische Nährsalzpulse reagieren kann und damit für vertikal instabile hydrographische oder durch allochthone Nährsalzeinträge beeinflusste Systeme charakteristisch ist (Parsons & Takahashi 1973, Turpin & Harrison 1979, Parsons 1979).

Von Picocyanobakterien wird eine rasche Reaktion auf geringe Erhöhungen des Nährsalzangebotes mit extrem schneller Aufnahme berichtet. Im Lake Michigan verdoppelten unter Phosphat-Limitierung wachsende Picocyanobakterien nach der Zugabe von Phosphat ihren internen Phosphat-Pool innerhalb von 2 min, jedoch hielten die hohen Aufnahmeraten nur wenige Minuten an (Lehmann & Sandgren 1982). Glover et al. (1988a,b) weisen nach, daß Picocyanobakterien in der Oberflächenschicht der Sargasso See rasch auf nanomolare Erhöhungen der Nitrat-Konzentration reagieren können.

Dies allein vermag den Picocyanobakterien aber noch keinen ökologischen Vorteil gegenüber beispielsweise den eucaryontischen Picoplanktern zu geben. Bei der Feststellung der Stickstoff-Limitation im Bereich der Oberflächenschicht unberücksichtigt blieben organische gelöste Stickstoff-Quellen wie Harnstoff und freie Aminosäuren. Besonders Harnstoff kann in oligotrophen Gebieten, so auch in der sommerlichen Ostsee, eine bedeutende Stickstoff-Reserve darstellen (Valderrama 1987, Molloy & Syrett 1988, Sahlsten et al. 1988). Die Beurteilung der Stickstoff-Versorgung aus anderen als anorganischen Quellen leidet unter den wenigen vorliegenden Messungen von Harnstoff und freien Aminosäuren im Ozean. Von beiden ist bekannt, daß sie den Picocyanobakterien als Stickstoff-Quelle dienen können (Bonin et al. 1982, Probyn 1985, Probyn & Painting 1985).

Trotz des sehr niedrigen und zu Bakterien ähnlichen C/N-Verhältnisses von 4.5-6.3 (Cuhel & Waterbury 1984, Kana & Glibert 1987) wird für marine Pico-cyanobakterien für die Aufnahme von Stickstoff und Phosphor lediglich ein Verhältnis von 5.3:1 angegeben (Cuhel & Waterbury 1984); sie benötigen in Relation zum Phosphor also weitaus weniger Stickstoff, als es das Redfield-Verhältnis von 16:1 (Redfield et al. 1963) erwarten läßt. Pico-cyanobakterien erscheinen demnach physiologisch angepaßt an eine Stickstoff-verarmte Umwelt.

Ein weiterer ökologischer Vorteil und eine physiologische Anpassung an eine Stickstoff-verarmte Umwelt ist die Speicherung von Stickstoff in Form von Phycoerythrin. Dieses wasserlösliche Pigment liegt in der Zelle nicht nur als in den Phycobilisomen mit Proteinen gebundene Form, sondern auch als freier Pool vor und kann bei Stickstoff-Verknappung mobilisiert werden (Barlow & Alberte 1985, Wyman et al. 1985, Glibert et al. 1986). Glover et al. (1988a,b) konnten zeigen, daß nach einer nanomolaren Erhöhung der Nitrat-Konzentration in der Sargasso See zunächst der zelluläre Gehalt an Phycoerythrin anstieg, also der intrazelluläre Stickstoff-Pool wieder aufgefüllt wurde. Erst danach setzte eine Zellvermehrung ein. Durch den Aufbau von Phycoerythrin während eines ausreichenden Stickstoff-Angebotes kann auch die Effizienz der Photosynthese erhöht werden, da Phycoerythrin in der in Phycobilisomen gebundenen Form als akzessorisches Pigment wirkt. Durch den Abbau des Phycoerythrins unter einsetzender Stickstoff-Limitierung wird die Effizienz der Photosynthese andererseits erniedrigt (Kana & Glibert 1987) und so wird die Kohlenstoff-Fixierung der reduzierten Erreichbarkeit von Stickstoff angepaßt.

Durch den Nachweis von Stickstoff-Fixierung durch die coccale Blaualge Gloeocapsa spec. durch Wyatt & Silvey (1969) wurde das 'Heterocysten-Dogma' gebrochen, das besagte, daß aufgrund der Sauerstoff-Sensibilität der für die Stickstoff-Fixierung verantwortlichen Nitrogenase diese nur in den Heterocysten, die ein anaerobes Mikroklima enthalten, arbeiten könne. Diese Befunde wurden durch Rippka et al. (1979) bestätigt, die auch 3 Synechococcus-Stämme fanden, bei denen sich unter anaeroben Bedingungen Stickstoff-Fixierung nachweisen ließ, die also zumindest die Fähigkeit zur Bildung aktiver Nitrogenase besaßen. Mitsui et al. (1986) wiesen N₂-Fixierung durch einen Synechococcus-Stamm in Kultur nach. Nach ihren Ergebnissen erfolgte während der Hellphase, in deren Mitte eine synchrone Teilung beobachtet werden konnte, aktive Photosynthese. Während der Dunkel-

phase dagegen findet unter Kohlehydratveratmung eine Stickstoff-Fixierung statt.

Léon et al. (1986) ermittelten die Stickstoff-Fixierung von Synechococcus mit der Acetylen-Reduktionsmethode (Lindahl 1982) und geben eine Rate von 840-1220 nmol C₂H₂ mg Trockengew.⁻¹ h⁻¹ an. Das stöchiometrische Verhältnis von C₂H₂-Reduktion zu N₂-Fixierung ist 3:1 (Stewart et al. 1967). Da es bei der Acetylen-Reduktionsmethode aber auch zur Entwicklung von Wasserstoff kommt, beträgt das tatsächliche Verhältnis von C₂H₂:N₂ 4:1 (Peterson & Burris 1976). Unter Annahme dieses Verhältnisses, einem Kohlenstoffgehalt von 50% des Trockengewichtes und einer mittleren Picocyanobakterien-Konzentration von 10⁶ Zellen l⁻¹ mit 0.4 pg C Zelle⁻¹ ergibt die von Léon et al. (1986) ermittelte Acetylenreduktion eine Stickstoff-Fixierung von 0.4 µmol N l⁻¹ d⁻¹. Unter der Annahme eines C/N-Verhältnisses von 6 (Cuhel & Waterbury 1984, Kana & Glibert 1987) würde der fixierte Stickstoff eine Primärproduktion der Picocyanobakterien von etwa 2.4 µmol C l⁻¹ d⁻¹ ermöglichen. Dabei berücksichtigt ist nur eine Fixierung im oberen Meter der Wassersäule. Verteilt man den so fixierten Stickstoff aber auf die oberen 10 m der Wassersäule (turbulente Durchmischung in den oberen 10 m der Wassersäule), so würde der fixierte Stickstoff in dieser Schicht eine Primärproduktion von 0.25 µg C l⁻¹ h⁻¹ ermöglichen. Dies entspräche 50-100% der Oberflächenproduktion des tropischen und subtropischen Atlantika und 30-100% jener der zentralen Arabischen See. Für den Bereich der Kieler Bucht entspräche die auf N₂-Fixierung basierende Produktion lediglich 3-10% der Oberflächenproduktion.

Fraglich bleibt, inwieweit die im Freiland vorkommenden Picocyanobakterien in der Lage sind, Stickstoff zu fixieren und unter welchen Bedingungen dies geschieht. Dazu nötig sind weitere Freilanduntersuchungen zu diesem Thema in verschiedenen Meeresregionen und in unterschiedlichen Systemzuständen. Eine weitere Klärung dieser Fähigkeit, zusammen mit modernen Methoden der nanomolaren Nährstoffanalytik, insbesondere des Nitrats (Garside 1982, Eppley & Renger 1988), kann einen wesentlichen Beitrag zum Verständnis der Nährsalzversorgung des Phytoplanktons und der Primärproduktion tropischer, oligotropher Ozeane darstellen. Auch die Hypothese, ein bedeutender Anteil der Primärproduktion der Stickstoff-limitierten Oberflächenschicht beruhe auf episodischen und kurzzeitigen Erhöhungen der Nitrat-Konzentration (Platt & Harrison 1985), kann nur durch den Einsatz neuer Meßmethoden beurteilt werden.

Der Bereich des Tiefen-Chlorophyllmaximums ist durch einen höheren Anteil an 'neuer Produktion' sensu Dugdale & Goering (1967) charakterisiert, der durch einen signifikanten Fluß von Nährsalzen aus der darunter befindlichen Nutrikline aufrecht erhalten werden muß. In diesem System kann die Biomasse akkumulieren oder durch Wegfraß und Sedimentation kompensiert werden. Eine Akkumulation von Biomasse wird nur bis zu einem bestimmten Grad erfolgen können, in dem Selbstbeschattung eintritt oder die auf Eddie-Diffusion basierende Nährsalzversorgung aus tiefergelegenen Wasserschichten unterhalb der Nutrikline nicht mehr ausreicht. In einem über längere Zeit stabilen Tiefenmaximum werden Biomasseakkumulation, 'neue Produktion', Grazing und Sedimentation also in einem ausgeglichenen Verhältnis stehen. Weitere Untersuchungen, die dem Verständnis dieses Gleichgewichtes und der es regulierenden Mechanismen dienen, könnten dazu führen, daß man aus der Messung der verschiedenen Umsatzraten Rückschlüsse auf die Lebenszeit und Stabilität eines Tiefenmaximums schließen kann. Die Nahrungsversorgung großer Bereiche der Tiefsee muß offenbar aus Systemen des Tiefenmaximum-Typs erfolgen. Der Bereich des Tiefenmaximums stellt, im Gegensatz zum 'regenerierenden System' der Oberflächenschicht, ein nach unten offenes System dar.

Durch die in diesem Bereich höhere Erreichbarkeit von Nährsalzen finden auch die Picocyanobakterien in diesem Bereich ihr Populationsmaximum. Auch die Picocyanobakterien sind in der Lage, höhere Konzentrationen von Nitrat effektiv zu nutzen, wie auch die physiologischen Versuche an der aus der Kieler Bucht isolierten Picocyanobakterien-Kultur zeigte. Da die Verfügbarkeit von Nitrat auch den Aufbau von Phycoerythrin erlaubt, kann die Photosyntheseleistung derart gesteigert werden, daß auch die niedrigeren Photonenflüsse im Bereich des Tiefenmaximums eine produktive Population ermöglichen.

In diesem Bereich erlangen auch die größeren Phytoplankter eine höhere Bedeutung. Höhere Werte des Nano- und Mikroplankton-Chlorophylls und des partikulären Silikats im Horizont des Tiefenmaximums deuten hier auf ihr Vorkommen hin. Auch die Pigmentanalysen mittels HPLC aus der zentralen Arabischen See (Stuhr 1989) weisen das Vorkommen von Diatomeen und Dinoflagellaten fast ausschließlich auf den Horizont des Tiefenmaximums beschränkt aus. Ihre Präsenz in dieser Zone deckt sich mit den gängigen Vorstellungen des Vorkommens größeren Phytoplanktons bei höherem Nährsalzangebot (z.B. Malone 1980, Parsons et al. 1984).

Während die Picocyanobakterien ihr Abundanzmaximum im oberen Bereich des Tiefen-Chlorophyllmaximums erlangen, liegt das der eucaryontischen Picophytoplankter in der unteren Hälfte des Tiefenmaximums, also tiefer als das der Picocyanobakterien. Diese Tiefenverteilung der beiden Organismengruppen spiegelte sich während des Hochsommers auch in weiten Bereichen der Westliche Ostsee und in der Kieler Bucht wider. Auch aus anderen Ozeanen ist das Populationsmaximum der Picocyanobakterien aus tieferen Bereichen, meist nahe dem 1%-Lichtniveau, bekannt (Glover & Morris 1981, Morris & Glover 1981, Li et al. 1983, Glover et al. 1985a,b, Murphy & Haugen 1985, Iturriaga & Mitchell 1986) und wird auf die niedrige Lichtsättigung der Photosynthese der Picocyanobakterien zurückgeführt (Glover & Morris 1981, Morris & Glover 1981, Li et al. 1983, Platt et al. 1983, Barlow & Alberte 1985, Glover et al. 1985a,b). Bereits oben wurde aber diskutiert, daß es auch eine Adaptation an hohe Lichtintensitäten geben kann (Kana & Glibert 1987) und dies zum Teil abhängig vom Phycoerythringehalt der Zellen erscheint (Prézelin et al. 1989). Auch die im Sommer 1988 aus der Kieler Bucht isolierte Kultur von Picocyanobakterien war nach ihren Produktions-Licht-Kurven bei hohen Temperaturen an hohe Lichtintensitäten angepaßt.

Auch das tiefer gelegene Populationsmaximum der eucaryontischen Picophytoplankter ist aus anderen Ozeanen bekannt (Glover & Morris 1981, Glover et al. 1985, Murphy & Haugen 1985, Glover et al. 1988b, Chisholm et al. 1988). Während Picocyanobakterien durch ihr Pigmentbesteck grünes Licht am effektivsten nutzen können, zeigen eucaryontische Picoplankter in dem tiefer zu findenden blau-violetten Licht die höchste Quanteneffizienz (Glover & Morris 1981, Morris & Glover 1981, Glover et al. 1988b). Zwar könnten auch größere Phytoplankter mit ähnlichem Pigmentbesteck das blau-violette Licht gut nutzen, doch können diese den niedrigen Photonenfluß nicht effektiv ausnutzen, da die relative Quantenabsorption mit steigender Zellgröße abnimmt (Morel & Bricaud 1981). An der Grenze der euphotischen Zone mag daher der Photonenfluß für große Phytoplankter unter Umständen nicht mehr ausreichen (Glover et al. 1988b).

Nochmals unterhalb des Populationsmaximums der eucaryontischen Picophytoplankter haben die Prochlorophyten ihr Populationsmaximum (Chisholm et al. 1988). Zumindest in der Arabischen See ließen sich Indizien für ihr Vorkommen finden, indem Vertikalverteilung und das fluoreszenzmikroskopische Erscheinungsbild der dort gefundenen autotrophen Organismen $<0.5 \mu\text{m}$ mit dem von Chisholm et al. (1988) für eindeutig als Prochlorophyten identifizierten Organismen übereinstimmten. Durch die im Vergleich zum Chlorophyll a festzustellende Rotverschiebung des Absorptionsspektrums des Divinyl-

Chlorophyll a und des relativ hohen Gehaltes an Chlorophyll b (Chl a : Chl b = 1) zeigen diese Organismen eine Optimierung der Quantenabsorption in dem das Tiefenlicht dominierenden Wellenlängenbereich von 460-480 nm (Chisholm et al. 1988).

In der Sargasso See fanden Glover et al. (1988a) an der Grenze der euphotischen Zone eine durch 0.2-0.6 µm große Organismen mit typischer Chlorophyll-Fluoreszenz dominierte Phytoplankton-Population, die in dieser Tiefe 61% der Primärproduktion leistete. Die Autoren versuchten keine weitere Identifizierung dieser Organismen und geben auch keine detaillierte Beschreibung, aber auch hierbei könnte es sich um Prochlorophyten gehandelt haben. Auch das unbekannte Chlorophyll a-Derivat, das Gieskes & Kraay (1983) aus dem Atlantik vor Westafrika und aus der Karibik beschreiben, könnte unter Berücksichtigung des seinerzeit noch unbekanntes Vorkommens von Prochlorophyten im Ozean als Hinweis auf solche gedeutet werden, zeichnen sich die Prochlorophyten doch durch das Divinyl-Chlorophyll a aus. Ein besonderes Augenmerk auf das potentielle Vorkommen dieser Picoplankter in zukünftigen Studien, zusammen mit adäquaten Methoden wie der Durchflußzytometrie und der Pigmentanalyse mittels HPLC vermag Aufschluß über die Verbreitung dieser erst kürzlich entdeckten Organismen im Weltmeer geben.

Vielleicht vermag auch die Entdeckung der Prochlorophyten durch Chisholm et al. (1988) und ihr potentiell ubiquitäres Vorkommen bekannte Paradigmen zu durchbrechen wie es die Entdeckung der Picocyanobakterien durch Johnson & Sieburth (1979) und Waterbury et al. (1979) und die Postulierung des 'Microbial Loop' durch Azam et al. (1983) taten. Auf jeden Fall stellt sie dem Nahrungsgefüge des 'Microbial Loop' im offenen Ozean neben den Bakterien, Picocyanobakterien und Picoflagellaten eine weitere Nahrungsquelle zur Verfügung.

Die Verdünnungsexperimente in der Kieler Bucht weisen zumindest den hier häufigen Picocyanobakterien und Picoflagellaten eine bedeutende trophodynamische Stellung im sommerlichen, oligotrophen Pelagial zu und lassen auf einen effektiven und bedeutsamen 'Microbial Loop' in dieser Region schließen. Nahezu die gesamte Primärproduktion dieser Organismen, teilweise auch mehr, als sie zu produzieren vermochten, wurde weggefressen. Die Produktion des autotrophen Picoplanktons ermöglicht also nicht nur die Bindung von Energie und die Bildung organischer Substanz unter Bedingungen, unter denen größeres Phytoplankton aus den oben genannten Gründen weniger effizient in der Lage wäre, sie ist zudem in einen raschen Energie- und

Stofftransfer zu höheren trophischen Stufen eingebunden. Dies ist eine Voraussetzung dafür, daß der 'Microbial Loop' des oligotrophen Pelagials einen 'Link' zwischen der mikrobiellen und der klassischen Nahrungskette und keinen 'Sink' von Energie und Nährstoffen darstellt. Nur unter dieser Bedingung vermag der 'Microbial Loop' einen konstruktiven Beitrag zur Produktivität eines oligotrophen Gewässers zu leisten.

Die Dominanz der Zooplankton-Respiration in der Größenklasse 2-20 µm in der Arabischen See, insbesondere auf den Abschnitten MET 5/3b und 3c, läßt auch für dieses Gebiet auf eine hohe Stoffwechselaktivität des Nanozooplanktons, also der heterotrophen Flagellaten und Ciliaten, schließen. Wenngleich diese Zooplankter auch gleich große oder gar größere Organismen ingestieren können (z.B. Goldman & Caron 1985), können doch Organismen des Picoplanktons als die primäre Nahrungsquelle angenommen werden (Fenchel 1987).

Die Bestandsaufnahme des autotrophen Picoplanktons hat die große Bedeutung dieser Organismen nicht nur in oligotrophen ozeanischen Gebieten, sondern auch während der Sommersituation in borealen neritischen Gewässern (z.B. Joint et al. 1986, Jochem 1989, diese Studie) aufgezeigt. Auch eine bedeutende trophodynamische Rolle im 'Microbial Loop' konnte sowohl für ozeanische (Caron et al. 1985a, Campbell & Carpenter 1986, Iturriaga & Mitchell 1986, Hagström et al. 1988) als auch neritische Gebiete (Landry & Hassett 1982, Gifford 1988, diese Studie) nachgewiesen werden. Weitere Studien, insbesondere hinsichtlich der trophodynamischen Umsatzraten der heterotrophen Kompartimente des 'Microbial Loop' in Relation zur Produktivität des autotrophen Picoplanktons, unter Einsatz einer adäquaten modernen Methodik (HPLC, Durchflußzytometrie, nanomolare Nährsalzanalytik) bieten einen geeigneten Ansatzpunkt zum tieferen Verständnis der Synökologie und Stabilität oligotropher pelagischer Systeme. Ähnliche Prinzipien der Struktur und Dynamik der autotrophen Picoplanktongemeinschaften oligotropher Ozeane und des sommerlichen Pelagials der Westlichen Ostsee als einem Beispiel eines borealen Küstenmeeres lassen auch eine ähnliche Bedeutung und Funktionalität des gesamten 'Microbial Loop' in beiden Bereichen des Weltmeeres erwarten. Erkenntnisse aus dem sommerlichen Pelagial küstennaher Bereiche, entsprechenden Laborexperimenten und Mesokosmen sowie aus Untersuchungen im offenen oligotrophen Ozean können sich daher wertvoll zu einem gemeinsamen Bild mariner Ultraplanktongemeinschaften ergänzen.

5. Zusammenfassung

1. Ziel der Arbeit war die Analyse der Struktur und der dynamischen Prozesse autotropher Ultraplanktongemeinschaften (Phytoplankton $<20 \mu\text{m}$) in verschiedenen marinen Warmwasser-Ökosystemen in Relation zu den hydrographisch-chemischen Verhältnissen.

2. Während der Zwischenmonsunzeit im Frühjahr 1987 wurden drei Untersuchungsgebiete in der Arabischen See (Küste vor Oman, zentrale Arabische See, Schelf vor Pakistan) beprobt. Im Frühjahr 1989 lagen je ein Untersuchungsgebiet in den Tropen (18°N 30°W) und Subtropen (33°N 20°W) des Nordatlantiks. Im Laufe des Sommers 1989 wurden Untersuchungen im sommerlichen Pelagial der Kieler Förde, Kieler Bucht und in der Westlichen Ostsee (Kattegat - Arkona See) durchgeführt. Der Übergang von der Frühjahrs- zur Frühsommersituation in der Kieler Förde wurde von April bis Juni 1988 an der Pier des Instituts für Meereskunde studiert.

3. Neben physikalischen (Temperatur, Salzgehalt, Dichte, Licht) und chemischen (Nährsalze) Umweltparametern wurde der Gehalt an Chlorophyll und die in-situ Primärproduktion des Phytoplanktons bestimmt. Beide Parameter wurden in die Fraktionen des Mikro-, Nano- und Picoplanktons aufgetrennt. Zur Quantifizierung und Charakterisierung des autotrophen Picoplanktons wurden Picocyanobakterien und Eucaryonten $<3 \mu\text{m}$ mittels Epifluoreszenzmikroskopie gezählt.

4. Der Übergang von der Frühjahrs- zur Sommersituation ist in der Kieler Bucht und Kieler Förde durch eine Nanoflagellaten-Blüte charakterisiert. Mit Ausnahme von 1989 wurde diese in den letzten sieben Jahren durch den Silicoflagellaten Dictyocha speculum gebildet, der hier ohne sein Silikatskelett blüht. Indizien für eine Relation zu anthropogener Eutrophierung werden vorgelegt.

5. Während des Sommers, der in der Kieler Bucht durch eine thermische Schichtung mit einer Pycno- und Nutrikline in 10-12 m und oligotrophen Verhältnissen in der durchmischten Schicht charakterisiert ist, stellt das Picoplankton bis zu 65% der Biomasse und Produktion des Phytoplanktons. Ähnlich hohe Anteile ließen sich zwar auch in der Kieler Förde finden, hier liegen sie aber allgemein deutlich niedriger als in der Kieler Bucht (meist $<20\%$).

6. Die Abundanz der autotrophen Picoplankter und der Anteil des Picoplanktons an Chlorophyll und Primärproduktion sind bis Ende Mai gering. Einhergehend mit der deutlichen Erwärmung der Wassersäule im Juni nimmt die Abundanz vor allem der Picocyanobakterien stark zu. Die höchsten Zellzahlen wurden im Hochsommer (August) erreicht. Zu dieser Zeit bilden die Picocyanobakterien mehr als 80% der autotrophen Picoplankton-Biomasse. Die Picoplankter zeigen eine Tendenz zu Populationsmaxima in der Nähe der Pycno- und Nutriklinen, wobei das der Eucaryonten oft ca. 5 m tiefer liegt als das der Picocyanobakterien.
7. Die Untersuchungen im Bereich von Kattegat, Beltsee und Arkona See zeigten, daß sich die aus der Kieler Bucht gewonnenen Ergebnisse auf die gesamte Westliche Ostsee übertragen lassen.
8. Aus Verdünnungsexperimenten ging hervor, daß Picocyanobakterien, eucaryontische Picophytoplankter und kleine Nanoflagellaten (3-5 µm) in der Kieler Bucht einem hohen Grazingdruck unterlagen. Durch gleichzeitig hohe Wachstumsraten dieser Organismen standen Wegfraß und Vermehrung aber im Gleichgewicht. Diese enge Kopplung von Wachstum und Grazing läßt auf eine wichtige trophodynamische Rolle dieser Organismen im sommerlichen Pelagial der Kieler Bucht schließen.
9. In der Arabischen See und im Atlantik war die Phytoplankton-Population stets durch das Picoplankton dominiert, das hier 65-100% der phototrophen Biomasse und Produktion stellte. Es wurde durch die im Vergleich zu Picoflagellaten um den Faktor 10-100 häufigeren Picocyanobakterien dominiert. Bedingt durch die besonderen hydrographischen Bedingungen in der Arabischen See waren Biomasse und Primärproduktion hier ca. doppelt so hoch wie im Atlantik.
10. In der zentralen Arabischen See und auf dem Schelf von Pakistan ergaben die Epifluoreszenz-Zählungen des autotrophen Picoplanktons Indizien für das Auftreten von Prochlorophyten. Sie wurden unterhalb des Chlorophyll-Tiefenmaximums und unterhalb des Maximums der Picocyanobakterien und Picoflagellaten in etwa 80-130 m Tiefe gefunden.
11. Gesamtheitlich können die Ergebnisse aus den insgesamt 5 Untersuchungsgebieten als verschiedene Stadien der Entwicklung des Epipelagials gesehen werden, dessen Endziel die Ausbildung eines dynamisch stabilen Tiefenmaximums in einem oligotrophen Epipelagial darstellt.

12. Die Untersuchungsgebiete vor der Küste von Oman und im subtropischen Atlantik können als frühe Stadien dieser Entwicklung betrachtet werden. Hier konnte eine Entwicklung von einem Oberflächen- zu einem Tiefenmaximum verfolgt werden. Gleichzeitig nahm die Bedeutung der größeren Phytoplankton-Fraktionen sowie der Anteil an 'neuer Produktion' ab.

13. Das Epipelagial der zentralen Arabischen See stellte ein dynamisch stabiles, offenbar über längere Zeit bestehendes subtropisches Ökosystem dar. Es zeigte sich eine biologische Zweiteilung der euphotischen Zone, die nicht durch hydrographische Gradienten aufgezwungen war. In der nährsalzverarmten Oberflächenschicht (obere 30-40 m) kamen fast ausschließlich Picocyanobakterien vor. Eine relativ geringe Biomasse zeigte einen hohen Stoffumsatz, der auf 'regenerierter Produktion' basierte. Dieses Teilsystem kann als in sich geschlossen interpretiert werden. Das Tiefen-Chlorophyllmaximum stellte auch ein Biomassemaximum dar. Wenngleich sich auch hier das Maximum der Picocyanobakterien und Picoflagellaten fand, konnten hier höhere Abundanzen von Diatomeen und Dinoflagellaten registriert werden. Der Anteil der größeren Fraktionen war leicht höher. Der Bereich des Tiefenmaximums zeigte bei erheblich höherer Biomasse kaum höhere Umsatzraten (Produktion, Respiration). Durch die Nähe der Nutrikline kann in diesem Bereich von einem höheren Anteil 'neuer Produktion' ausgegangen werden. Die gemessene Sedimentation entstammte fast ausschließlich diesem Tiefenhorizont.

6. Literatur

- Anderson, D. M., White, A. W. & Baden, D. G. (1985): Toxic Dinoflagellates. Proc. 3rd int. Conf. Toxic Dinoflag., St. Andrews, New Brunswick, Canada, June 8 to 12, 1985. Elsevier, New York.
- Andreoli, C., Rascio, N., Dalla Vecchia, F. & L. Talarico (1989): An ultrastructural research on natural populations of picoplankton from two brackish water environments in Italy. J. Plankton Res. 11. 1067 - 1074.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A. & F. Thingstad (1983): The ecological role of water-column microbes in the sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10. 257 - 263.
- Babenerd, B. & Zeitzschel, B. (1985): Trends für eintragsrelevante Faktoren und die Nährsalzkonzentrationen im Wasser der Kieler Bucht - Ein Beitrag zur Erforschung der Eutrophierung der Nord- und Ostsee. Ber. Inst. Meereskde. Kiel 148. 45 pp.
- Banase, K. & C. R. McClain (1986): Winter blooms of phytoplankton in the Arabian Sea as observed by the Coastal Zone Color Scanner. Mar. Ecol. Prog. Ser. 34. 201 - 211.
- Barlow, R. G. & R. S. Alberte (1985): Photosynthetic characteristics of phycoerythrin-containing marine Synechococcus spp. I. Responses to growth photon flux density. Mar. Biol. 86. 63 - 74.
- Beers, J. R., Reid, M. H. & G. L. Stewart (1975): Microplankton of the North Pacific central gyre. Population structure and abundances, June 1973. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 60. 707 - 737.
- Berman, T. (1975): Size fractionation of natural aquatic populations associated with autotrophic and heterotrophic carbon uptake. Mar. Biol. 33. 215 - 220.
- Björnsen, P. K. (1986): Automatic determination of bacterioplankton biomass by image analysis. Appl. Environ. Microbiol. 51. 1199 - 1204.
- Bodungen, B. v. (1975): Der Jahresgang der Nährsalze und der Primärproduktion des Planktons in der Kieler Bucht unter Berücksichtigung der Hydrographie. Dissertation Univ. Kiel. 116 pp.
- Bodungen, B. v. (1986): Annual cycles of nutrients in a shallow inshore area, Kiel Bight - Variability and trends. Ophelia 26. 91 - 107.
- Bonin, D. J., Antia, N. J. & J. Pelaez-Hudlet (1982): Influence of temperature and light intensity on the utilization of glycine as nitrogen source for phototrophic growth of a marine unicellular cyanophyte (cyanobacterium). Bot. Mar. 25. 493 - 499.
- Bratbak, G. (1985): Bacterial biovolume and biomass estimations. Appl. Environ. Microbiol. 49. 1488 - 1493.

Brockmann, U. H., Dahl, E. & Eberlein, K. (1985): Nutrient dynamics during a Gyrodinium aureolum bloom. In: Anderson, D. M., White, A. W. & Baden, D. G. [eds.]: Toxic Dinoflagellates. Proc. 3rd int. Conf. Toxic Dinoflag., St. Andrews, New Brunswick, Canada, June 8 to 12, 1985. Elsevier, New York. 239 - 244.

Calow, P. (1977): Conversion efficiencies in heterotrophic organisms. Biol. Rev. 52. 385 - 409.

Campbell, L. & E. J. Carpenter (1986): Estimating the grazing pressure of heterotrophic nanoplankton on Synechococcus spp. using the sea water dilution and selective inhibitor technique. Mar. Ecol. Prog. Ser. 33. 121 - 129.

Carlucci, A. F., Hartwig, E. O. & P. M. Bowes (1970): Biological production of nitrite in seawater. Mar. Biol. 7. 161 - 166.

Caron, D. A., Goldman, J. C., Andersen, O. K. & M. R. Dennett (1985a): Nutrient cycling in a microflagellate food chain: II. Population dynamics and carbon cycling. Mar. Ecol. Prog. Ser. 24. 243 - 254.

Caron, D. A., Pick, F. R. & D. R. S. Lean (1985b): Chroococcoid cyanobacteria in Lake Ontario: vertical and seasonal distribution during 1982. J. Phycol. 21. 171 - 175.

Chisholm, S. W., Olson, R. J., Zettler, E. R., Goericke, R., Waterbury, J. B. & N. A. Welschmeyer (1988): A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. Nature 334. 340 - 342.

Closs, H. G., Dietrich, G., Hempel, G., Schott, W. & E. Seibold (1969): Atlantische Kuppenfahrten 1967 mit dem Forschungsschiff "Meteor". "Meteor" Forsch. Ergebn. (A) 5. 1 - 84.

Craig, S. R. (1986): Picoplankton size distributions in marine and freshwaters: problems with filter fractionation studies. FEMS Microbiol. Ecol. 38. 171 - 177.

Cuhel, R. & J. B. Waterbury (1984): Biochemical composition and short term nutrient incorporation patterns in a unicellular marine cyanobacterium, Synechococcus (WH 7803). Limnol. Oceanogr. 29. 370 - 374.

Cullen, J. J. & R. W. Eppley (1981): Chlorophyll maximum layers of the southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. Oceanol. Acta 4. 23 - 32.

Cushing, D. H. (1973): Production in the Indian Ocean and the transfer from the primary to the secondary level. in: Zeitzschel, B. [ed.]: The Biology of the Indian Ocean. Springer, Berlin u.a. 475 - 486.

Dahl, E., Lindahl, O., Paasche, E. & Thronsen, J. (im Druck): The Chrysochromulina polylepis bloom in Scandinavian waters during spring 1988. In: Cosper, E. M. et al. [eds.]: A novel phytoplankton bloom. Causes and impacts of recurrent brown tides and other unusual blooms. Springer Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies. New York.

- Davis, P. & J. McN. Sieburth (1982): Differentiation of phototrophic and heterotrophic nanoplankton populations in marine waters by epifluorescence microscopy. *Ann. Inst. océanogr. Paris* 58(S). 249 - 260.
- Davis, P. G., Caron, D. A., Johnson, P. W. & J. McN. Sieburth (1985): Phototrophic and apochlorotic components of picoplankton and nanoplankton in the North Atlantic: geographic, vertical, seasonal and diel distributions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 21. 15 - 26.
- Defant, A. (1936): Schichtung und Zirkulation des Atlantischen Ozeans. Die Troposphäre. *Wiss. Ergebn. Deutsch. Atlant. Exp. "Meteor" 1925-27* 6, Teil 1, Lfg. 3. 289 - 411.
- Dietrich, G. (1973): The unique situation in the environment of the Indian Ocean. in: Zeitzschel, B. [ed.]: *The biology of the Indian Ocean*. Springer, Berlin u.a. 1 - 6.
- Dietrich, G., Kalle, K., Krauss, W. & G. Siedler (1975): *Allgemeine Meereskunde*. Borntraeger, Berlin. 593 pp.
- Dietrich, G. & P. Schott (1974): Wasserhaushalt und Strömungen. in: Magaard, L. & G. Rheinheimer [eds.]: *Meereskunde der Ostsee*. Springer, Berlin u.a. 32 - 41.
- Douglas, D. J. (1984): Microautoradiography-based enumeration of photosynthetic picoplankton with estimates of carbon-specific growth rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 14. 223 - 228.
- Dugdale, R. C. & J. J. Goering (1967): Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* 12. 196 - 206.
- Durbin, E. G., Krawiec, R. W. & T. J. Smayda (1975): Seasonal studies on the relative importance of different size fractions of phytoplankton in Narragansett Bay (USA). *Mar. Biol.* 32. 271 - 287.
- Düing, W. (1970): The monsoon regime of the currents in the Indian Ocean. *Int. Indian Ocean Exped. Oceanogr. Monogr.* 1. 1 - 68.
- Edler, L. (1979): Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. *Phytoplankton and chlorophyll. The Baltic Marine Biologists Publ.* 5. 38 pp.
- Edler, L., Aertebjerg Nielsen, G. & Granéli, E. (1982). Exceptional plankton blooms in the entrance to the Baltic Sea, the Kattegat and the Balt Sea area. *Int. Counc. Explor. Sea Comm. Meet. (Oceanogr. biol. Comm.)* L:20.
- El Hag, A. G. D. & G. E. Fogg (1986): The distribution of coccoid blue-green algae (Cyanobacteria) in the Menai Straits and the Irish Sea. *Br. Phycol. J.* 21. 45 - 54.
- Elser, J. J., Elser, M. M. & S. R. Carpenter (1986): Size fractionation of algal chlorophyll, carbon fixation and phosphatase activity: relationships with species-specific size distribution and zooplankton community structure. *J. Plankton Res.* 8. 365 - 383.

- Eppley, R. W. & E. H. Renger (1988): Nanomolar increases in surface layer nitrate concentration following a small wind event. EOS 68. Abstract 12D-11.
- Fenchel, T. (1987): Ecology of protozoa. Springer, New York u.a. 197 pp.
- Floodgate, G. D., Fogg, G. E., Jones, D. A., Lochte, K. & G. M. Turley (1981): Microbiological and zooplankton activity at a front in Liverpool Bay. Nature 290. 133 - 136.
- Fogg, G. E. (1986): Light and ultraphytoplankton. Nature 319. 96.
- Friebele, E. S., Correll, D. L. & M. A. Faust (1978): Relationship between phytoplankton cell size and the rate of orthophosphate uptake: in-situ observations of an estuarine population. Mar. Biol. 45. 39 - 52.
- Furnas, M. J. (1983): Community structure, biomass and productivity of size-fractionated summer phytoplankton populations in lower Narragansett Bay, Rhode Island. J. Plankton Res. 5. 637 - 655.
- Furuya, K. & R. Marumo (1983): The structure of the phytoplankton community in the subsurface chlorophyll maxima in the western North Pacific Ocean. J. Plankton Res. 5. 393 - 406.
- Gallagher, J. F. (1966): The variability of water masses in the Indian Ocean. National Oceanogr. Data Center Publ. G-11. Washington, DC.
- Garside, C. (1982): A chemiluminescent technique for the determination of nanomolar concentrations of nitrate, nitrate and nitrite, or nitrite alone in seawater. Mar. Chem. 11. 159 - 167.
- Giesenhausen, H. (1988): Zur Verteilung heterotropher Aktivität und bakterieller Sekundärproduktion im Küstenbereich des Arabischen Meeres zum Beginn des Südwest-Monsuns. Dipl.-Arb. Univ. Kiel. 99 pp.
- Gieskes, W. W. & G. W. Kraay (1983): Unknown chlorophyll a derivatives in the North Sea and the tropical Atlantic Ocean revealed by HPLC analysis. Limnol. Oceanogr. 28. 757 - 766.
- Gifford, D. (1988): Impact of grazing by microzooplankton in the northwest arm of Halifax Harbour, Nova Scotia. Mar. Ecol. Prog. Ser. 47. 249 - 258.
- Glibert, P. M., Kana, T. M., Olson, R. J., Kirchmann, D. L. & R. S. Alberte (1986): Clonal comparisons of growth and photosynthetic responses to nitrogen availability in marine Synechococcus spp. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 101. 199 - 208.
- Glover, H. E., Campbell, L. & B. B. Prézelin (1986): Contribution of Synechococcus spp. to size-fractionated primary productivity in three water masses in the northwest Atlantic Ocean. Mar. Biol. 91. 193 - 203.
- Glover, H. E. & I. Morris (1981): Photosynthetic characteristics of coccoid marine cyanobacteria. Arch. Microbiol. 129. 42 - 46.

Glover, H. E., Phinney, D. A. & C. S. Yentsch (1985a): Photosynthetic characteristics of picoplankton compared with those of larger phytoplankton populations in various water masses in the Gulf of Maine. *Biol. Oceanogr.* 3. 223 - 248.

Glover, H. E., Prézelin, B. B., Campbell, L. & M. Wyman (1988a): Pico- and ultraplankton Sargasso Sea communities: variability and comparative distributions of Synechococcus spp. and algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 49. 127 - 139.

Glover, H. E., Prézelin, B. B., Campbell, L., Wyman, M. & C. Garside (1988b): A nitrate-dependent Synechococcus bloom in surface Sargasso Sea water. *Nature* 331. 161 - 163.

Glover, H. E., Smith, A. E. & L. Shapiro (1985b): Diurnal variations in photosynthetic rates: comparison of ultraphytoplankton with larger phytoplankton size fractions. *J. Plankton Res.* 7. 519 - 537.

Goering, J. J., Nelson, D. M. & J. A. Carter (1973): Silicic acid uptake by natural populations of marine phytoplankton. *Deep-Sea Res.* 20. 777 - 789.

Goldman, J. C. & D. A. Caron (1985): Experimental studies on an omnivorous microflagellate: implications for grazing and nutrient regeneration in the marine microbial food chain. *Deep-Sea Res.* 32. 899 - 915.

Gradinger, R. & J. Lenz (1989): Picocyanobacteria in the high Arctic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 52. 99 - 101.

Grasshoff, K., M. Ehrhardt & K. Kremling (1983): *Methods of Seawater Analysis*. 2. erw. Überarb. Aufl. Verlag Chemie, Weinheim.

Hagström, Å., Azam, F., Andersson, A., Wikner, J. & F. Rassoulzadegan (1988): Microbial loop in an oligotrophic pelagic marine ecosystem: possible roles of cyanobacteria and nanoflagellates in the organic fluxes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 49. 171 - 178.

Hasle, G. R. (1978): The inverted-microscope technique. in: Sournia, A. [ed.]: *Phytoplankton Manual*. UNESCO, Paris. 88 - 96.

Herbland, A. & A. LeBouteiller (1981): The size distribution of phytoplankton and particulate organic matter in the equatorial Atlantic Ocean: importance of ultraseston and consequences. *J. Plankton Res.* 3. 659 - 673.

Herbland, A., A. LeBouteiller & P. Raimbault (1985): Size structure of phytoplankton biomass in the equatorial Atlantic Ocean. *Deep Sea Res.* 32. 819 - 836.

Hobbie, J. E., Daley, R. J. & S. Jasper (1977): Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.* 33. 1225 - 1228.

Hoek, C. v. d. (1978): *Algen*. Thieme, Stuttgart. 481 pp.

Iturriaga, R. & B. G. Mitchell (1986): Chroococcoid cyanobacteria: a significant component in the food web dynamics of the open ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 28. 291 - 297.

Iturriaga, R. & J. Marra (1988): Temporal and spatial variability of chroococcoid cyanobacteria Synechococcus spp. specific growth rates and their contribution to primary production in the Sargasso Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 44. 175 - 181.

Jeffrey, S. W. & G. F. Humphrey (1975): New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁, c₂ in higher plants and phytoplankton. Biochem. Physiol. Pfl. 167. 191 - 194.

Jochem, F. (1987): Zur Verbreitung und Bedeutung des autotrophen Ultraplanktons in der Kieler Bucht. Dipl.-Arb. Univ. Kiel. 127 pp.

Jochem, F. (1988): On the distribution and significance of picocyanobacteria in a boreal inshore area (Kiel Bight, Western Baltic). J. Plankton Res. 10. 1009 - 1022.

Jochem, F. (1989): Distribution and importance of autotrophic ultraplankton in a boreal inshore area (Kiel Bight, Western Baltic). Mar. Ecol. Prog. Ser. 53. 153 - 168.

Jochem, F. & B. Babenerd (1989): Naked Dictyocha speculum - a new type of phytoplankton bloom in the Western Baltic. Mar. Biol. 103. 373 - 379.

Johnson, P. W. & J. McN. Sieburth (1979): Chroococcoid cyanobacteria in the sea: a ubiquitous and diverse phototrophic biomass. Limnol. Oceanogr. 24. 928 - 935.

Joint, I. R. (1986): Physiological ecology of picoplankton in various oceanographic provinces. in: Platt, T. & W. K. W. Li [eds.]: Photosynthetic Picoplankton. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 214. 287 - 309.

Joint, I. R., Owens, N. J. P. & A. J. Pomroy (1986): Seasonal production of photosynthetic picoplankton and nanoplankton in the Celtic Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 28. 251 - 258.

Joint, I. R. & R. K. Pipe (1984): An electron microscope study of a natural population of picoplankton from the Celtic Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 20. 113 - 118.

Joint, I. R. & A. J. Pomroy (1983): Production of picoplankton and small nanoplankton in the Celtic Sea. Mar. Biol. 77. 19 - 27.

Kana, T. M. & P. M. Glibert (1987): Effect of irradiances up to 2000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ on marine Synechococcus WH7803 - I. Growth, pigmentation, and cell composition. Deep-Sea Res. 34. 479 - 495.

Karlson, B. (1989): Seasonal phosphate uptake by size-fractionated plankton in the Skagerrak. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 127. 141 - 154.

Karrasch, B. (1988): Über die Vertikalverteilung und Aktivität der Bakterien im zentralen Arabischen Meer in Relation zum Phytoplankton. Dipl.-Arb. Univ. Kiel. 103 pp.

Kimor, B., Berman, T. & A. Schneller (1987): Phytoplankton assemblages in the deep chlorophyll layers off Mediterranean coast of Israel. J. Plankton Res. 9. 433 - 443.

- Kimor, B., Moigis, A. G., Dohms, V. & Stienen, C. (1985): A case of mass occurrence of Prorocentrum minimum in the Kiel Fjord. Mar. Ecol. Progr. Ser. 27. 209 - 215.
- Kirk, J. T. O. (1986): Optical properties of picoplankton suspensions. in: Platt, T. & W. K. W. Li [eds.]: Photosynthetic Picoplankton. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 214. 501 - 520.
- Krempin, D. W. & C. W. Sullivan (1981): The seasonal abundance, vertical distribution, and relative microbial biomass of chroococcoid cyanobacteria at a station in southern California coastal waters. Can. J. Microbiol. 87. 1341 - 1344.
- Krey, J. (1942): Nährstoff- und Chlorophylluntersuchungen in der Kieler Förde 1939. Kieler Meeresforsch. 4. 1 - 17.
- Kuosa, H. (1988): Occurrence of autotrophic picoplankton along a open sea - inner archipelago gradient in the Gulf of Finland, Baltic Sea. Ophelia 28. 85 - 93.
- Kuosa, H. & K. Kivi (1989): Bacteria and heterotrophic flagellates in the pelagic carbon cycle in the northern Baltic Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 53. 93 - 100.
- Kuparinen, J. (1987): Production and respiration of overall plankton and ultraplankton communities at the entrance to the Gulf of Finland in the Baltic Sea. Mar. Biol. 93. 591 - 607.
- Landry, M. R. & R. P. Hassett (1982): Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. Mar. Biol. 67. 283 - 286.
- Larsson, U. & Å. Hagström (1982): Fractionated phytoplankton primary production, exudate release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient. Mar. Biol. 67. 57 - 70.
- Lee, S. & J. A. Fuhrmann (1987): Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. Appl. Environ. Microbiol. 53. 1298 - 1303.
- Leftley, J. W. (1983): Problems in estimating marine phytoplankton growth, productivity and metabolic activity in nature: an overview of methodology. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 21. 23 - 66.
- Legendre, L., Demers, S., Yentsch, C. M. & G. S. Yentsch (1983): The ¹⁴C method: patterns of dark CO₂ fixation and DCMU correction to replace the dark bottle. Limnol. Oceanogr. 28. 996 - 1003.
- Lehmann, J. T. & C. D. Sandgren (1982): Phosphorus dynamics of the procaryotic nanoplankton in a Michigan lake. Limnol. Oceanogr. 27. 828 - 838.
- Lenz, J. (1977): Hydrographic conditions. in: G. Rheinheimer [ed.]: Microbial ecology of a brackish water environment. Springer, Berlin u.a. 12 - 25.

Lenz, J., Schneider, G., Elbrächter, M., Fritsche, P., Johannsen, H. & T. Weisse (1985): Hydrgraphic, chemical and planktological data from the northwest-african upwelling area obtained from February to April 1983 ('Ostatlantik - Biozirkel'). Ber. Inst. Meereskde. Kiel 140. 105 pp.

Lenz, J., Schneider, G., El Hag, A. G. D., Gradinger, R., Fritsche, P., Moigis, A., Pillen, T., Rolke, M. & T. Weisse (1988): Planktological data from the central Red Sea and the Gulf of Aden. R.V. Meteor cruise No. 5/2, January - March 1987. Ber. Inst. Meereskde. Kiel 180. 200 pp.

Lewin, J. C. (1961): The dissolution of silica of diatom walls. Geoch. et Cosmochim. Acts 21. 182 - 198.

Lewin, R. A. (1981): Prochlorophytes. in: Starr, M. P., Stolp, H., Trüper, H. P., Balows, A. & H. G. Schlegel [eds.]: The Procaryotes. Springer, Berlin u.a. 257 - 266.

Léon, C., Kumazawa, S. & A. Mitsui (1986): Cyclic appearance of aerobic nitrogenase activity during synchronous growth of unicellular cyanobacteria. Current Microbiology 13. 149 - 153.

Li, W. K. W. (1986): Experimental approaches to field measurements: methods and interpretation. in: Platt, T. & W. K. W. Li [eds.]: Photosynthetic Picoplankton. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 214. 251 - 286.

Li, W. K. W., Subba Rao, D. V., Harrison, W. G., Smith, J. C., Culler, J. J., Irwin, B. & T. Platt (1983): Autotrophic picoplankton in the tropic ocean. Science 219. 292 - 295.

Lindahl, G. (1982): Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. Nitrogen fixation. Baltic Marine Biologists Publ. No. 7. 14 pp.

Lindahl, O. (1985): Blooms of Gyrodinium aureolum along the Skagerrak coast - a result of the concentration of offshore populations? In: Anderson, D. M. & White, A. W. & Baden, D. G. [eds.]: Toxic Dinoflagellates. Proc. 3rd int. Conf. Toxic Dinoflag., St. Andrews, New Brunswick, Canada, June 8 to 12, 1985. Elsevier, New York. 231 - 232.

Lohmann, H. (1908): Untersuchung zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters., N.F. Kiel 10. 131 - 370.

Lohmann, H. (1911): Über das Nannoplankton und die Zentrifugation kleinster Wasserproben zur Gewinnung desselben in lebendem Zustand. Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr. 4. 1 - 38.

Magazzu, G., Bruni, V., Piccione, A., Platt, T., Irwin, B. & D. V. Subba Rao (1987): Picoplankton: Contribution to phytoplankton production in the Strait of Messina. Marine Ecology 8. 21 - 31.

Malone, T. C. (1971): The relative importance of net plankton and nanoplankton as primary producers in neritic and oceanic tropical waters. Limnol. Oceanogr. 16. 633 - 639.

Malone, T. C. (1980): Algal size. in: Morris, I. [ed.]: The physiological ecology of phytoplankton. Blackwell, Oxford. 433 - 463.

- McCarthy, J. J. (1980): Nitrogen. in: Morris, I. [ed.]: The physiological ecology of phytoplankton. Blackwell, Oxford u.a. 191 - 233.
- McCarthy, J. J., Taylor, W. R. & M. E. Loftus (1974): Significance of nanoplankton in the Chesapeake Bay estuary and problems associated with the measurement of nanoplankton productivity. Mar. Biol. 24. 7 - 16.
- McLachlan, J. (1973): Growth media - marine. in: Stein, J. R. [ed.]: Handbook of phycological methods: culture methods and growth measurements. Cambridge University Press, Cambridge u.a. 25 - 49.
- Menzel, D. W. (1964): The distribution of dissolved organic carbon in the western Indian Ocean. Deep-Sea Res. 11. 757 - 765.
- Mitsui, A., Kumazawa, S., Takahashi, A., Ikemoto, H., Gao, S. & T. Arai (1986): Strategy by which nitrogen-fixing unicellular cyanobacteria grow photoautotrophically. Nature 323. 720 - 722.
- Moestrup, O. & Thomsen, H. A. (im Druck): Fine structural studies on three naturally occurring morphological stages of the silicoflagellate Dictyocha speculum Ehrenberg (= Distephanus speculum), with some observations on their seasonal occurrence, and potential as fish-killers. Kongl. Roy. Vidensk. Selsk. Skr., Biol. Skr.
- Moigis, A. G. (1983): Zur Größenstruktur und Ökologie des Phytoplanktons in der Kieler Förde unter dem besonderen Aspekt einer möglichen Ölverschmutzung. Diss. Univ. Kiel. 171 pp.
- Molloy, C. J. & P. J. Syrett (1988): Interrelationships between uptake of urea and uptake of ammonium by microalgae. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 118. 85 - 95.
- Morel, A. & A. Bricaud (1981): Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium and application to specific absorption of phytoplankton. Deep-Sea Res. 28. 1375 - 1393.
- Morris, I. & H. E. Glover (1981): Physiology of photosynthesis by marine coccoid cyanobacteria - some ecological implications. Limnol. Oceanogr. 26. 957 - 961.
- Murphy, L. S. & E. M. Haugen (1985): The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic. Limnol. Oceanogr. 30. 47 - 58.
- Nellen, W., Schnack, D. & B. Zeitzschel (1988): Expeditionsbericht über die Meteor-Reise 5 Abschnitt 3. Ber. Zentrum f. Meeres- u. Klimaforschung Univ. Hamburg Nr. 0. 165 pp.
- Neuer, S. (1986): Ökologische Beobachtungen an sommerlichen Planktongemeinschaften in der Kieler Bucht. Dipl.-Arb. Univ. Kiel. 74 pp.
- Nielsen, T. G. & K. Richardson (1989): Food chain structure of the North Sea plankton communities: seasonal variations of the role of the microbial loop. Mar. Ecol. Prog. Ser. 56. 73 - 87.

Nöthig, E. - M. (1984): Experimentelle Untersuchungen an natürlichen Planktonpopulationen unter besonderer Berücksichtigung heterotropher Organismen. Dipl.-Arb. Univ. Kiel. 108 pp.

Olson, B. J. (1982): Differential photoinhibition of marine nitrifying bacteria. J. Mar. Res. 39. 227 - 238.

Paasche, E. (1980): Silicon. In: Morris, I. [ed.]: The physiological ecology of phytoplankton. Blackwell, Oxford. 259 - 284.

Parsons, T. R. (1979): Some ecological, experimental and evolutionary aspects of the upwelling ecosystem. South African J. Sci. 75. 536 - 540.

Parsons, T. R. & M. Takahashi (1973): Environmental control of phytoplankton cell size. Limnol. Oceanogr. 18. 511 - 515.

Parsons, T. R., Takahashi, M. & B. Hargrave (1984): Biological oceanographic processes. 3. Aufl. Pergamon, Oxford u.a. 330 pp.

Passow, U. (1990): Vertikalverteilung und Sedimentation von Phytoplanktonarten in der mittleren Ostsee während des Frühjahres 1986. Ber. Inst. Meereskde. Kiel 192. 203 pp.

Peterson, R. B. & R. H. Burris (1976): Conversion of acetylene reduction rates to nitrogen fixation rates in natural populations of blue-green algae. Anal. Biochem. 73. 404 - 410.

Pickard, G. L. & W. J. Emery (1982): Descriptive physical oceanography. An introduction. Pergamon, Oxford u.a. 250 pp.

Pillen, T. (1989): Zur Phytoplanktonverteilung im Roten Meer und Golf von Aden während der 'Meteor'-Expedition (MINDIK 5/2) im Frühjahr 1987. Dipl.-Arb. Univ. Kiel. 149 pp.

Platt, T. & W. G. Harrison (1985): Biogenic fluxes of carbon and oxygen in the ocean. Nature (Lond.) 318. 55 - 58.

Platt, T., Subba Rao, D. V. & B. Irwin (1983): Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. Nature 301. 702 - 704.

Prézelin, B. B., Glover, H. E., VerHoven, B., Steinberg, D., Matlik, H. A., Schofield, O., Nelson, N., Wyman, M. & L. Campbell (1989): Blue-green light effects on light-limited rates of photosynthesis: relationship to pigmentation and productivity estimates for Synechococcus populations from the Sargasso Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 54. 121 - 138.

Probyn, T. A. (1985): Nitrogen uptake by size-fractionated phytoplankton populations in the southern Benguela upwelling system. Mar. Ecol. Prog. Ser. 22. 249 - 258.

Probyn, T. A. & S. J. Painting (1985): Nitrogen uptake by size-fractionated phytoplankton populations in antarctic surface waters. Limnol. Oceanogr. 30. 1327 - 1331.

Qasim, S. Z. (1982): Oceanography of the northern Arabian Sea. Deep-Sea Res. 29. 1041 - 1068.

Radach, G. & Berg, J. (1986): Trends in den Konzentrationen der Nährstoffe in der Helgoländer Bucht (Helgoland Reede Daten). Ber. Biol. Anst. Helgoland 2.

Raven, J. A. (1986): Physiological consequences of extremely small size for autotrophic organisms in the sea. in: Platt, T. & W. K. W. Li [eds.]: Photosynthetic Picoplankton. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 214. 501 - 520.

Redfield, A. C., Ketchum, B. H. & Richards, F. A. (1963): The influence of organisms on the composition of sea water. In: Hill, M. N. [ed.]: The Sea, vol. 2. Interscience Publishers, Wiley and Sons, New York.

Reid, F. M. H. (1983): Biomass estimation of components of the marine nanoplankton and picoplankton by the Utermöhl settling technique. J. Plankton Res. 5. 235 - 252.

Rheinheimer, G. (1984): The role of small heterotrophs (bacteria and protozoa) in a shelf ecosystem. Repp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 183. 144 - 151.

Rippka, R., Deruelles, J., Waterbury, J. B., Herdman, M. & R. Y. Stanier (1979): Generic assignments, strain histories, and properties of pure cultures of cyanobacteria. J. Gen. Microbiol. 111. 1 - 61.

Ryther, J. H., Hell, J. R., Pease, A. K., Bakun, A. & M. M. Jones (1966): Primary production in relation to the chemistry and hydrography of the western Indian Ocean. Limnol. Oceanogr. 11. 371 - 380.

Sahlsten, E., Soerensson, E. & K. Pettersson (1988): Planktonic nitrogen uptake in the south-eastern Kattegat. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 121. 227 - 246.

Saijo, Y. & K. Takesue (1965): Further studies on the size distribution of photosynthesizing phytoplankton in the Indian Ocean. J. Oceanogr. Soc. Jpn. 20. 264 - 271.

Sastry, J. S. & R. S. DeSouza (1972): Upwelling and upward mixing in the Arabian Sea. Ind. J. Mar. Science 1. 17 - 27

Schmaljohann, R. (1984): Morphological investigations on bacterioplankton of the Baltic Sea, Kattegat and Skagerrak. Bot. Mar. 27. 425 - 436.

Schott, G. (1935): Geographie des Indischen und Stillen Ozeans. Boysen, Hamburg. 413 pp.

SCOR (1987): The Joint Global Ocean Flux Study - JGOFS. Scientific Committee on Oceanic Research - International Council of Scientific Unions. 42 pp.

Sheldon, R. W. (1972): Size separation of marine seston by membrane and glass-fibre filters. Limnol. Oceanogr. 17. 494 - 498.

Sherr, B. F., Sherr, E. B., Andrew, T. L., Fallon, R. D. & S. Newell (1986): Trophic interactions between heterotrophic protozoa and bacterioplankton in estuarine water analyzed with selective metabolic inhibitors. Mar. Ecol. Prog. Ser. 32. 169 - 179.

Sieburth, J. McN., Smetacek, V. & J. Lenz (1978): Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* 23. 1256 - 1263.

Smetacek, V. (1975): Die Sukzession des Phytoplanktons in der westlichen Kieler Bucht. Dissertation Univ. Kiel. 151 pp.

Smetacek, V. (1980): Annual cycle of sedimentation in relation to plankton ecology in western Kiel Bight. *Ophelia Suppl.* 1. 65 - 76.

Smetacek, V. (1981): The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. *Mar. Biol.* 63. 1 - 11.

Smetacek, V., Bodungen, B. v., Böltner, M., Bröckel, K. v., Dawson, R., Knoppers, B., Liebezeit, G., Martens, P., Peinert, R., Pollehne, F., Stegmann, P., Wolter, K. & B. Zeitzschel (1987): The pelagic system. in: Rumohr, J., Walger, E. & B. Zeitzschel [eds.]: *Seawater-Sediment interactions in coastal waters. Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies No. 13.* Springer, Berlin u.a. 32 - 68.

Smetacek, V., Bodungen, B. v., Knoppers, B., Peinert, R., Pollehne, F., Stegmann, p. & B. Zeitzschel (1984): Seasonal stages characterizing the annual cycle of an inshore pelagic system. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 183. 117 - 140.

Smith, R. E. H. & J. Kalff (1982): Size-dependent phosphorus uptake kinetics and cell quota in phytoplankton. *J. Phycol.* 18. 275 - 284.

Steele, J. H. (1964): A study of production in the Gulf of Mexico. *J. Mar. Res.* 3. 211 - 222.

Stemann Nielsen, E. (1952): The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 18. 117 - 140.

Stemann Nielsen, E. (1954): On organic production in the oceans. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 19. 309 - 328.

Stewart, W. D. P., Fitzgerald, G. P. & R. H. Burris (1967): In-situ studies on N_2 -fixation using the acetylene-reduction technique. *Proc. nat. Acad. Sci. USA* 58. 2071 - 2078.

Stienen, C. (1986): Die Phytoplanktonentwicklung in Abhängigkeit von der Nährsalzkonzentration, ein Vergleich zwischen Kieler Förde und Kieler Bucht. *Ber. Inst. Meereskde. Kiel* 152. 125 pp.

Stockner, J. G. & N. J. Antia (1986): Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43. 2472 - 2503.

Strathmann, R. R. (1967): Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.* 12. 411 - 418.

Strickland, J. H. D. & T. R. Parsons (1972): A practical handbook of Seawater Analysis. 2. Aufl. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* 167. 310 pp.

- Stuhr, A. (1989): Pigmentuntersuchungen am Phytoplankton des Arabischen Meeres mittels der HPLC-Methode. Dipl.-Arb. Univ. Kiel. 63 pp.
- Swallow, J. C. (1984): Some aspects of the physical oceanography of the Indian Ocean. *Deep-Sea Res.* 31. 639 - 650.
- Taguchi, S., DiTullio, G. R. & E. A. Laws (1988): Physiological characteristics and production of mixed layer and chlorophyll maximum phytoplankton populations in the Caribbean Sea and western Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.* 35. 1363 - 1377.
- Takahashi, M. & P. K. Bienfang (1983): Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters. *Mar. Biol.* 76. 203 - 211.
- Takahashi, M., Kikuchi, K. & Y. Hara (1985): Importance of picocyanobacteria biomass (unicellular, blue-green algae) in the phytoplankton population of the coastal waters off Japan. *Mar. Biol.* 89. 63 - 69.
- Tangen, K. (1983): Shellfish poisoning and the occurrence of potentially toxic dinoflagellates in Norwegian waters. *Sarsia* 68. 1 - 7.
- Thronksen, J. (1976): Occurrence and productivity of small marine flagellates. *Norw. J. Bot.* 23. 269 - 293.
- Thronksen, J. (1978): Productivity and abundance of ultra- and nanoplankton in Oslofjorden. *Sarsia* 63. 273 - 284.
- Thronksen, J. & B. R. Heimdahl (1976): Primary production, phytoplankton and light in Straumbukta near Tromsø. *Astarte* 9. 51 - 60.
- Turpin, D. H. & P. J. Harrison (1979): Limiting nutrient patchiness and its role in phytoplankton ecology. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 39. 151 - 166.
- Utermöhl, H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplanktonmethodik. *Mitt. Int. Verein. theor. angew. Limnol.* 9. 1 - 28.
- Vaccaro, R. F. & J. H. Ryther (1960): Marine phytoplankton and the distribution of nitrate in the sea. *J. Cons. int. perm. Explor. Mer.* 25. 260 - 271.
- Valderrama, J. C. (1987): Results of a five year survey of the distribution of urea in the Baltic Sea. SMHI Rep. Oceanogr. 6. 19 pp.
- Waterbury, J. B., Watson, S. W., Guillard, R. R. L. & L. E. Brand (1979): Wide-spread occurrence of a unicellular, marine, planktonic cyanobacterium. *Nature* 277. 293 - 294.
- Waterbury, J. B., Watson, S. W., Valois, F. W. & D. G. Franks (1986): Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus*. in: Platt, T. & W. K. W. Li [eds.]: *Photosynthetic Picoplankton*. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 214. 71 - 120.
- Wood, E. J. F. & P. S. Davis (1956): Importance of smaller phytoplankton elements. *Nature (Lond.)* 177. 438.

- Wyatt, J. T. & J. K. G. Silvey (1969): Nitrogen fixation by Gloeocapsa. Science (Wash.) 230. 818 - 820.
- Wyman, M., Gregory, R. P. F. & N. G. Carr (1985): Novel role for phycoerythrin in a marine cyanobacterium, Synechococcus strain DC-2. Science 230. 818 - 820.
- Wyrtki, K. (1973): Physical oceanography of the Indian Ocean. in: Zeitzschel, B. [ed.]: The biology of the Indian Ocean. Springer, Berlin u.a. 18 - 36.
- Yentsch, C. S. & J. H. Ryther (1959): Relative significance of the net phytoplankton and nanoplankton in the waters of Vineyard Sound. J. Cons. int. Explor. Mer 24. 231 - 238.