

DOI 10.3289/TFM_BER_203

BERICHTE
aus dem
INSTITUT FÜR MEERESKUNDE
an der
Christian-Albrechts-Universität Kiel

Nr. 203

1991

**Meridionale Variabilität des physikalischen und
planktologischen Jahreszyklus
- Lagrange'sche Modellstudien im Nordatlantik -**

**Meridional Variability of the Physical and Planktological
Seasonal Cycle
Lagrangian Model-Studies in the North Atlantic**

von
Karl-Ulrich Wolf

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden bei:

INSTITUT FÜR MEERESKUNDE AN DER UNIVERSITÄT KIEL
ABTEILUNG PLANKTOLOGIE
DÜSTERNBROOKER WEG 20
D-2300 KIEL 1, FRG

ISSN 0431 - 8561

**Diese Arbeit wurde vom Fachbereich
Geowissenschaften der Universität Hamburg
als Dissertation angenommen.**

Inhalt

Kapitel		Seite
	Zusammenfassung	1
1.	Einleitung	3
2.	Modellbeschreibung	8
2.1	Das Deckschichtmodell	10
2.1.1	Die solare Strahlung	16
2.1.2	Die Oberflächenwärmeflüsse	18
2.2	Nährstoffe	19
2.3	Die LAGRANGE'sche Ensemble Methode	23
2.3.1	Splitting	24
2.4	Das Phytoplanktonmodell	27
2.4.1	Teilchenbewegung in der Wassersäule	28
2.4.2	Zellinterne Pools und Zellteilung	29
2.4.3	Respiration und Remineralisation	32
2.5	Das Zooplanktonmodell	34
2.5.1	Vertikalwanderungsverhalten	34
2.5.2	Strategie der Nahrungsaufnahme	36
2.5.3	Stoffwechsel und Wachstum	38
2.5.4	Reproduktion	38
2.5.5	Freßverluste und Sterblichkeit	39
3.	Der modellierte Jahreszyklus	41
3.1	Der Einfluß von Phytoplankton auf Temperaturprofile und den Wärmehaushalt der Wassersäule	49

3.2	Die saisonale Variabilität der SVERDRUP-Bedingung	57
3.3	Neue und regenerierte Produktion	61
3.4	Der vertikale Kohlenstofftransport partikulärer organischer Substanz	66
4.	Die meridionale Variabilität der saisonalen Zyklen physikalischer und planktologischer Größen entlang des SEA-ROVER Standardschnitts .	73
4.1	Die polwärtige Wanderung der Planktonblüte	88
4.2	Die meridionale Neigung des Chlorophyllmaximum	94
4.3	Rückschlüsse auf die Satellitenfernerkundung ..	97
5.	Resümé und Ausblick	102
6.	Anhang	
	-Liste der verwendeten Symbole	105
	-Parametertabellen	108
7.	Literaturverzeichnis	109

Abstract

This work investigates the interaction between mixed layer dynamics, phytoplankton abundance and the nutrient cycle, both, its seasonal and meridional variability. To examine these mostly non-linear interactions a comprehensive model, using the Lagrangian ensemble method, was developed. The results are compared with data from the North Atlantic provided by the Kiel Sea Rover System (STRASS, 1989).

The influence of the phytoplankton annual cycle on the temperature profile is important not only seasonally but also in the annual mean. A lack of phytoplankton will lead to an increased heat content of the water column, equal up to 2% of the annual amplitude in temperate regions (40°N). This effect has a direct impact on the temperature of the atmosphere. Calculations of the vertical flux of organic carbon show a strong seasonal signal, which has often been found by sediment traps and deep sea camera recordings. Estimates of the vertical carbon flux into the deep ocean confirm prior suggestions (e.g. PETERSON, 1981) that only 20% to 40% of the anthropogenic CO_2 input into the atmosphere can be compensated by the oceanic biological pump.

The meridional variability of the observed seasonal phytoplankton abundance in the North Atlantic can be explained by changes in climatological surface fluxes and winter mixed layer nitrogen concentration. Corresponding to ship measurements a relatively slow poleward migration of the plankton bloom and a resulting meridional slope of the subsurface chlorophyll maximum can be simulated.

In connection to the efforts to evaluate the productivity of the world oceans by remote sensing (e.g. PLATT et. al, 1988), the meridional variability of the duration of the oligotrophic phase between Azores and Greenland has been investigated. Within that phase underestimation of calculated water column chlorophyll content due to the subsurface maximum is most likely. The 15°-isotherm criterion suggested by STRASS (1989) for the determination of the boundary of the oligotrophic regime can be confirmed to first order. To determine the start of the plankton bloom by remote sensing without the availability of a CZCS, a temperature- and latitude dependent criterion is proposed.

Zusammenfassung

Die dämpfende Rolle des Ozeans und des darin enthaltenen Phytoplankton auf das beobachtete Ansteigen des atmosphärischen Kohlendioxid-Gehalts ist in ihrem Gesamtausmaß noch weitgehend ungeklärt. Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich daher mit der meridionalen Variabilität der Wechselwirkungen zwischen Deckschichtdynamik, Planktonjahreszyklen und dem Nährstoffkreislauf untereinander sowie den damit verbundenen Folgen für die Wassersäule. Um diese meist nicht-linearen Wechselwirkungen untersuchen zu können, wurde ein umfassendes Modell entwickelt, das weitgehend nach der Lagrange'schen Ensemble Methode arbeitet. Die Ergebnisse der durchgeführten Modellstudien wurden mit Daten aus dem Nordatlantik (STRASS, 1989) verglichen. Mögliche Auswirkungen der präsentierten Ergebnisse auf das globale Klimasystem werden diskutiert.

Im Einzelnen kann gezeigt werden, daß der Einfluß des Phytoplankton-Jahresganges auf die Temperatur der Wassersäule nicht nur saisonal, sondern auch im Jahresmittel von Bedeutung ist. Eine Verarmung der Wassersäule an Phytoplankton führt zu einer erhöhten Wärmespeicherkapazität des Ozeans, die in mittleren Breiten (40 N) bis zu 2% der Jahresamplitude des Wärmeinhalts ausmachen kann. Dieser Effekt hat direkten Einfluß auf die Temperatur der Atmosphäre.

Berechnungen des vertikalen Flusses organischen Kohlenstoffs reproduzieren das mit Hilfe von Sinkstofffallen oder Tiefseekameras regelmäßig gefundene, starke saisonale Signal in weiten Bereichen des Ozeans. Abschätzungen des nach unten gerichteten Kohlenstoffflusses in den tiefen Ozean bestätigen frühere Abschätzungen (z.B. Peterson, 1981), daß nur zwischen 20% und 40% des momentanen, anthropogenen CO₂-Eintrags in die Atmosphäre durch die sogenannte biologische Pumpe kompensiert werden kann.

Darüber hinaus kann mittels einer Modellstudie gezeigt werden, daß die meridionale Variabilität der saisonalen Phytoplanktonverteilung im Nordatlantik in guter Näherung durch die meridionale Veränderlichkeit klimatologischer Daten sowie der winterlichen Nährstoffkonzentration der Deckschicht erklärbar ist. Die in den oben genannten Messungen gefundene, sehr langsam

polwärts wandernde Blüte und insbesondere die meridionale Neigung des Chlorophyllmaximums können durch die Modellrechnungen bestätigt werden.

In Hinblick auf die Bestrebungen, mit Hilfe der Satelliten-Fernerkundung (CZCS-Daten) klimarelevante Produktivitätsbestimmungen des Weltmeeres zu erhalten, wurde die Dauer der oligotrophen Phase für den Bereich zwischen den Azoren und Grönland in Abhängigkeit der Breite ermittelt, während der eine deutliche Unterschätzung von Fernerkundungs-Chlorophyllbestimmungen infolge des auftretenden, tiefen Chlorophyllmaximums zu erwarten ist. Die von STRASS (1989) ermittelte 15 -Isotherme kann in erster Näherung als Grenze zum oligotrophen Regime bestätigt werden. Die hohen Chlorophyll-Konzentrationen in der Deckschicht während der Frühjahrsblüte können zu Überschätzungen der CZCS-Produktivitätsbestimmungen führen (STRASS, 1989). Daher wird im weiteren eine temperatur- und breitenabhängige Funktion vorgeschlagen, mit der das Einsetzen der Frühjahrsblüte im Nordatlantik ohne Verfügbarkeit von CZCS-Daten abgeschätzt werden kann.

1. Einleitung

Die im achtzehnten Jahrhundert entstandene Trennung der naturwissenschaftlichen Arbeitsfelder in die modernen Disziplinen Physik, Chemie und Biologie ist in den letzten Jahrzehnten von einer wachsenden Anzahl von Wissenschaftlern mit dem Ziel fächerübergreifende Lösungsansätze für aktuelle Probleme verfolgen zu können, mehr und mehr überwunden worden. Einen Überblick findet man bei CAPRA (1982). So haben unter anderem eine Reihe von Physikern und Mathematikern versucht, über einen interdisziplinären Ansatz Erklärungen für biologisch-physikalische Phänomene und Zusammenhänge zu finden. Nicht immer gelang es dabei, komplizierte biologische Vorgänge durch einfache Übertragung einer physikalisch-mathematischen Vorstellung zufriedenstellend zu beschreiben (z.B. SCHRÖDINGER, 1944).

Im Bereich der Meeresforschung waren von Beginn an die Verteilung des Planktons und andere damit im Zusammenhang stehende bio-aktive Parameter des Weltozeans von zentralen interdisziplinärem Interesse. Der Grund für dieses Interesse liegt in der Hauptsache in der Bedeutung des Phytoplanktons als Primärproduzent und damit als Grundlage für das Leben im Meer.

Unter dem Begriff Plankton versteht man Organismen, die nicht in der Lage sind, ihren Standort gegenüber den Meeresströmungen selbst zu bestimmen (PARSONS et al., 1984). Man unterscheidet dabei drei Hauptgruppen:

1. das Phytoplankton, 2. Zooplankton und 3. Bakterioplankton. Die erste Gruppe ist hierbei die bedeutendste. Sie umfaßt das gesamte pflanzliche Plankton, also alle im Wasser frei schwebenden Mikroalgen. Die Menge der primär erzeugten Biomasse, also die Neuproduktion des Phytoplanktons, steuert über die Nahrungskette den Erfolg aller in ihr eingebundenen höheren Lebewesen. Als erstes Glied der Nahrungskette vermehren Algen sich mit Hilfe der Photosynthese, d.h. die Algen wandeln (analog zu den Landpflanzen) mit Hilfe ihrer Chloroplasten Sonnenlicht in eine für sie verwendbare Energieform um. Dazu nehmen sie Kohlendioxid und Nährsalze auf, wobei sich letztere ebenso wie die Verfügbarkeit der Sonnenenergie limitierend auf die Primärproduktion auswirken können (LIEBIG 1840). Aufgrund ihrer Unbeweglichkeit gegenüber Meeresströmungen oder turbulenten Bewegungen sind die Einflüsse variierender Größen, wie der Tem-

peratur- und der Nährstoffverteilung oder des Lichtfeldes in der Wassersäule für das Wachstum der Phytoplankter dominierende, nichtlineare Faktoren.

Der Jahreszyklus der solaren Einstrahlung steuert (s. Kap. 2.1) die Jahresgänge physikalischer Zustandsgrößen der Wassersäule wie die Deckschichttiefe oder das Temperaturprofil. Diese wiederum sind neben dem Unterwasserlichtfeld selbst für den ausgeprägten Jahresgang der Phytoplanktonkonzentration in gemäßigten und subpolaren Breiten verantwortlich. Der Phytoplanktonjahreszyklus in der ozeanischen Wassersäule ist dort durch niedrige Konzentrationen im Winter, exponentiell anwachsender Biomasse (Frühjahrsblüte) in der Erwärmungsphase und konstanten Konzentrationen auf mittlerem bis niedrigem Niveau im Sommer gekennzeichnet. Typische Phytoplanktonprofile weisen dabei während der Blüte ein Maximum in der Deckschicht bzw. im Sommer ein Maximum an der Nährstoffsprungschicht auf (STRICKLAND, 1968).

Neben der Bedeutung als Primärproduzent kommt dem Phytoplankton und dessen Produktivität als wichtigste Senke für atmosphärisches Kohlendioxid eine Schlüsselrolle im globalen Kohlenstoffkreislauf zu. So beschäftigten sich im letzten Jahrzehnt zahlreiche Arbeiten (z.B. OFFENBORN & GRASSL, 1981; PETERSON, 1981; SARMIENTO & TOGGWEILER, 1984; MEIER-REIMER et al., 1984; PENG, 1985; LYLE, 1988; SARMIENTO et al., 1989) mit der Bedeutung des Weltmeeres als CO₂-Senke und dessen Einfluß auf den anthropogenen Treibhauseffekt. Neben dem Lösungsgleichgewicht zwischen Ozean und Atmosphäre und dessen Eigenschaft auf rein physikalischem Wege vermehrt auftretendes Kohlendioxid aus der Luft im Wasser zu lösen, ist es insbesondere der vertikale partikuläre Kohlenstofffluß in tiefere Wasserschichten, der einen dämpfenden Einfluß auf die damit zusammenhängenden Änderungen unseres Klimas haben kann.

Dieser Fluß organisch - gebundenen Kohlenstoffs, der im allgemeinen bis zum Tiefseeboden nachweisbar ist (BILLET et al., 1983), hat seine Ursache in den Planktonblüten der euphotischen Zone und besteht aus abgestorbenem Zellmaterial (Detritus) und Exkrementen von tierischem Plankton (z.B. THUNELL et al., 1983; HONJO et al., 1988).

Es gibt eine Reihe von physikalischen Prozessen, wie die saisonale und meridionale Variabilität der Oberflächenwärmeflüsse, die Deckschichtdynamik oder Auftrieb (z.B. an Fronten; ONKEN,

1986), die die Phytoplanktonverteilung im Ozean über einen weiten Skalenbereich beeinflussen können (STRASS 1989). Auf der anderen Seite ist es möglich, daß die vertikale und horizontale Phytoplanktonverteilung auf physikalische Größen wie die optischen Eigenschaften des Meerwassers (JERLOV, 1976), das Temperaturprofil und die Deckschichttiefe (WOODS und BARKMANN, 1986), sowie auf den Wärmehaushalt der Wassersäule (LEWIS, 1983) Einfluß nimmt.

Mit der Zielsetzung, diese Wechselwirkung zwischen physikalischen und planktologischen Prozessen zu untersuchen, kann man prinzipiell zwischen zwei unterschiedlichen Ansätzen wählen: Die eine Möglichkeit besteht darin, zahlreiche Seereisen durchzuführen, um in einem ausgewählten Seegebiet vertikal und horizontal hoch aufgelöste Messreihen physikalischer und planktologischer Parameter zu erhalten. Dies ist zum Beispiel für den Nordatlantik mit Hilfe der Schleppfisch-Messungen der Arbeitsgruppen aus Wormley und Kiel in den letzten Jahren geschehen (FASHAM et al., 1985; LEACH et al. 1990; HORCH, 1988; STRASS, 1989). Die Ergebnisse dieser Reisen halfen bei der Beschreibung und Klärung mesoskaliger und gyreskaliger biologischer und physikalischer Erscheinungen des offenen Ozeans. Trotz des Multiparameter-Datensatzes bleiben die eigentlichen Wechselwirkungsprozesse allerdings öfter unklar, beziehungsweise läßt sich wenig über deren saisonale oder räumliche Bedeutung aussagen.

Aus diesem Grunde ist es notwendig auch Bemühungen in Richtung des zweiten Lösungsansatzes für physikalisch-biologische Problemfelder voranzutreiben, nämlich auf dem Gebiet der Ökosystem-Modellierung.

Bereits seit Mitte dieses Jahrhunderts beschäftigten sich Meereskundler und unter ihnen eine wachsende Anzahl von Physikern und Mathematikern in analytischen Modellen mit der Wachstumsdynamik des Phytoplanktons (SVERDRUP et al., 1942; RILEY, 1946). Die Autoren untersuchten dabei teilweise den Einfluß wachstumslimitierender Faktoren. RILEY, STOMMEL & BUMPUS (1949) haben die Beziehungen physikalischer Parameter zur vertikalen Phytoplanktonverteilung zum Gegenstand ihrer Modellstudie gemacht. Einen bahnbrechenden Ansatz präsentierte SVERDRUP (1953), indem er über die Einführung der 'Kompensationstiefe' und der 'Kritischen Tiefe' die Dynamik der Deckschicht und die frühjährliche Deckschichtverflachung als Kriterium für den Beginn einer Phytoplanktonblüte einführte. Mit der wachsenden Verfüg-

barkeit von Computern stieg der Anteil der numerischen Lösungen. Dies hatte den Vorteil, daß Differentialgleichungen nicht mehr analytisch lösbar zu sein brauchten und somit komplexere Zusammenhänge modelliert werden konnten. STEELE & YENSCH (1960) benutzten ein einfaches Primärproduktionsmodell mit einer vertikal variierten Sinkrate von Phytoplanktonzellen, was sogar zu Phytoplanktonmaxima unterhalb der biologisch aktiven Schicht führte. Die regionale Variabilität der Phytoplanktonverteilung wurde 1965 von RILEY mit Hilfe eines Modells untersucht. McISAAC & DUGDALE (1972) untersuchten Wechselwirkungen zwischen Lichtangebot und anorganischem Stickstoff und deren Einfluß auf die Nährstoffaufnahme und das Wachstum. Den Ansatz von STEELE & YENSCH (1960) aufgreifend, erweiterten JAMART et al. (1977) ihre Modellgleichungen auch durch eine nährstoffabhängige Sinkrate sowie durch Respiration, Nährstoff-Limitierung, Zooplanktonfraß und einem vertikal und zeitlich variablen Diffusionskoeffizienten. Ziel dieses Ansatzes war, den in Messungen oft bestätigten Zusammenhang zwischen Nährstoffsprungschicht und Chlorophyllmaximum im oligotrophen, also nährstofflimitierten Regime (STEELE, 1964; STRICKLAND 1968; ANDERSON, 1972) durch Modellsimulationen nachvollziehen zu können.

Jüngere Arbeiten wie JAMART et al. (1979), RADACH (1980), EVANS & PARSLOW (1985) und ANDERSON & NIVAL (1987) beinhalten in den vorgestellten Modellrechnungen die meisten wachstumslimitierenden Faktoren einer Planktonblüte und werden in erster Linie zu Prozeßstudien oder zur Simulation von Meßreihen verwendet. Allen diesen Modellrechnungen liegt die EULER'sche-Kontinuum-Methode zugrunde, die aufgrund der ihr eigenen Formulierung der Modellgleichungen die nicht-linearen Wechselwirkungen vernachlässigt oder nur stark vereinfacht berücksichtigen kann. Um diesem Problem zu begegnen, führten WOODS & ONKEN (1982) als neuen Ansatz die LAGRANGE'sche Ensemble Methode in die Phytoplanktonmodellierung ein, die zwei grundlegende Vorteile im Vergleich zur EULER'schen Methode hat. Einerseits lassen sich durch die für die Methode charakteristische Handhabung von einzelnen Teilchen individuelle Unterschiede und Erfahrung in Bezug auf Adaptation von Phytoplanktern oder Vertikalwanderung von Zooplanktern berücksichtigen. Gerade diese individuelle Handhabung von einzelnen Phytoplanktern durch separate Berechnung von Zustandsgrößen ermöglicht erst die adäquate Berücksichtigung (WOLF & WOODS, 1988) der von DROOP et al. (1982) eingeführten Quota-Methode. Diese Methode beruht auf der Er-

kenntnis, daß die Produktionsrate sehr viel stärker mit dem zellinternen Nährstoffpool der Mikroalgen korreliert ist als mit der Nährstoffkonzentration im umgebenden Wasserkörper (EPPLEY & STRICKLAND, 1968). Im gleichen Wasserkörper befindliche Planktonindividuen reagieren daher nicht gleichförmig auf das identische Umfeld. Darüber hinaus erlaubt die LAGRANGE'sche Methode die explizite Integration nicht-linearer Gleichungen zur Simulation von Wechselwirkungen zwischen den einzelnen Prozessen, denn die Ensemble Methode beinhaltet keine Mittelung vor der Integration. Diese exaktere Formulierung führt zu signifikanten Unterschieden bei den Modellvariablen im Vergleich zur EULER'schen Methode, die bei der Biomasse, aber auch bei der Terminierung, schon nach einigen Tagen bis zu 50% Abweichung ausmachen kann (McGILLICUDDY, 1989).

Aufbauend auf der Arbeit von ONKEN (1981) verwendeten BURKERT (1984), DÖRRE (1985) und WOLF (1985) die LAGRANGE'sche Ensemble Methode, um den Einfluß der wachstumslimitierenden Faktoren (Zooplanktonfraß, Selbstbeschattung und Nährstofflimitierung) auf die Frühjahrsblüte zu untersuchen.

Aufgabe dieser Arbeit soll nun sein, oben genannte Teilaspekte der ozeanischen Primärproduktion zu einem Lagrange'schen Gesamtmodell zusammenzufassen und diese Teile mit einem integralen Deckschichtmodell (KRAUS & TURNER, 1967) interaktiv zu koppeln. Wird weiterhin die Remineralisation von Nährstoffen sowohl für den kleinen als auch für den großen Nährstoffkreislauf (BROWN & JOHNSON, 1977) in den einzelnen Modellteilen berücksichtigt, so soll mit diesem Modell ein Jahresgang simuliert und die saisonale Bedeutung von physikalisch-planktologischen Wechselwirkungen untersucht werden. Darüber hinaus soll die Hypothese geprüft werden, ob die saisonale als auch die meridionale Variabilität der Phytoplanktonverteilung in der Wassersäule in erster Näherung auf klimatologische (also rein physikalische) Änderungen der Oberflächenflüsse zurückzuführen ist. Als vergleichende Messungen aus dem Nordatlantik soll die Auswertung (STRASS, 1989) des SEA-ROVER Standardschnitts, also von den Azoren bis zum Wetterschiff C, der verschiedenen Jahre herangezogen werden. Zu diesem Zweck sollen entlang der geographischen Lage dieses Schnittes Modelljahresläufe in 1-Grad Abständen durchgeführt werden, so daß die Ergebnisse mit den aus verschiedenen Jahreszeiten vorliegenden Messungen in ihrer saisonalen und gyreskaligen Variabilität verglichen werden können.

2. Modellbeschreibung

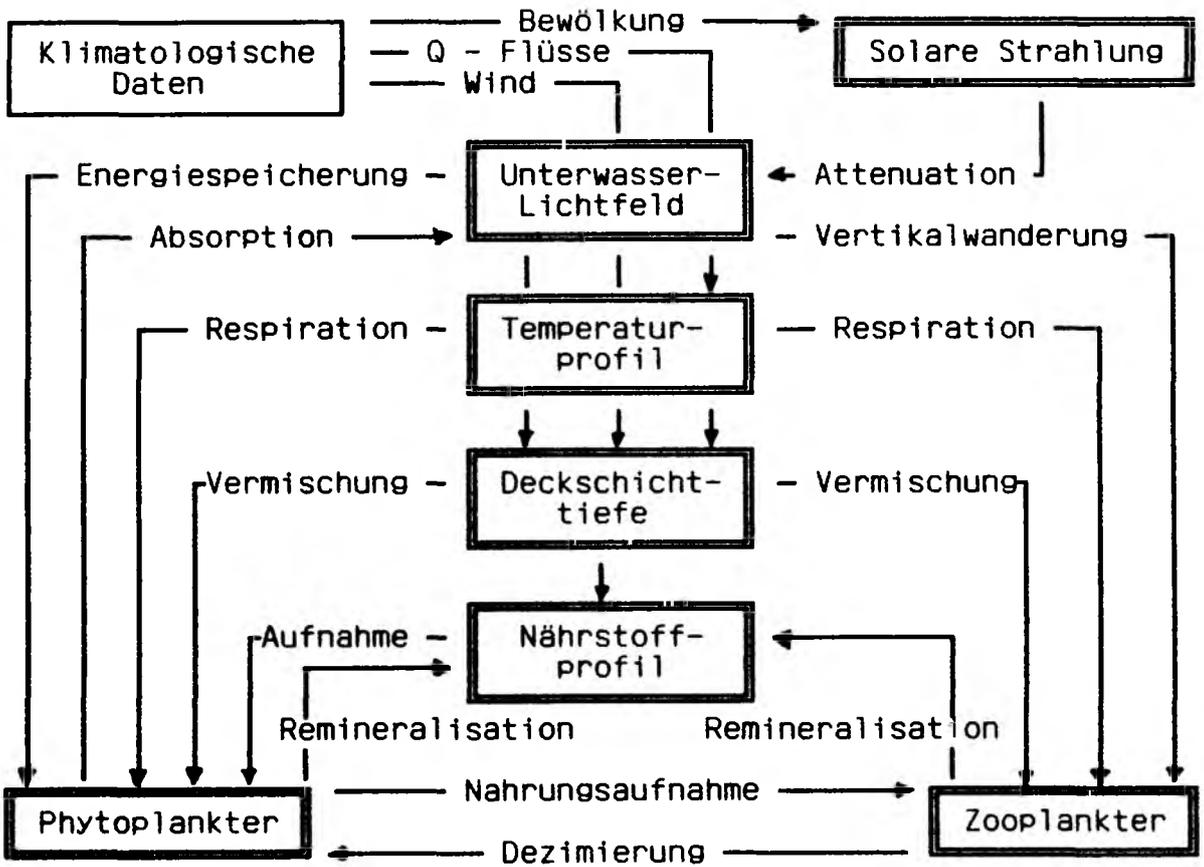
Mit der Zielsetzung, physikalisch-planktologische Wechselwirkungen im Ozean zu modellieren, ist es sinnvoll sich in erster Linie auf die euphotische Zone, also die oberste, biologisch produktive Schicht des Ozeans zu beschränken. Die Mächtigkeit dieser Schicht variiert saisonal und regional zwischen Oberfläche und einer Tiefe von ca. 150 m.

In gemäßigten Breiten müssen physikalische Deckschichtmodelle zur Erfassung saisonaler Zyklen physikalischer Zustandsgrößen der Wassersäule maximale winterliche Durchmischungstiefen von gleicher Größenordnung auflösen können.

Innerhalb dieser Wassersäule beeinflussen sich Physik und Biologie vielfältig. Insbesondere ist hier der Einfluß durch Windstress oder Konvektion hervorgerufener Turbulenz auf die Eigenbewegung der Mikroalgen zu nennen. Aus dem entgegengesetzten Blickwinkel ist das solare Strahlungsprofil und damit die Erwärmung der Wassersäule wiederum eine Funktion der vertikalen Phytoplanktonverteilung. Das zu konzipierende numerische Modell muß also in seinen physikalischen und biologischen Modellteilen alle benötigten Zustandsvariablen liefern und die, zur Berücksichtigung der entsprechenden Wechselwirkung, notwendige Information austauschen.

Die Festlegung auf die Untersuchung biologisch-physikalisch gekoppelter Prozesse erlaubt in erster Näherung eine Vernachlässigung der Advektion. Dies ermöglicht die Benutzung eines eindimensionalen Gesamtmodells, was sich in wesentlich kürzeren Rechenzeiten und geringerem Speicheraufwand bemerkbar macht. So wurde für den physikalischen Teil ein eindimensionales Integralmodell gewählt, bei dem für die zugrunde liegenden Gleichungen die EULER'sche Beschreibung benutzt wird. Der biologische Teil ist in ein Phytoplankton- und ein Zooplanktonmodell aufgespalten, deren Modellgleichungen durch die von WOODS & ONKEN (1982) eingeführte LAGRANGE'sche Ensemble-Methode beschrieben werden. Nach jedem Zeitschritt werden durch eine separate Schnittstelle Konzentrationsprofile von einigen Zustandsvariablen des planktologischen Modellteils berechnet und die zur Berechnung der Wechselwirkungen notwendigen Größen zwischen den drei Hauptmodellroutinen ausgetauscht. Im Folgenden sollen diese Modellteile und die darin verwendeten Gleichungen näher beschrieben werden.

Der prinzipielle schematische Aufbau des zu beschreibenden Gesamtmodells ist wie folgt:



Die doppelt-umrahmten Felder bezeichnen durch Modellgleichungen berechnete Zustandsgrößen, wobei die Pfeile die Richtung und deren Beschriftung die Art eines berücksichtigten Prozesses oder einer Wechselwirkung darstellen.

2.1 Das Deckschichtmodell

Vor der Beschreibung des verwendeten Deckschichtmodells ist es notwendig, einige Erläuterungen zu dem Begriff 'Deckschicht' und dessen sinnhafte Verwendung in dieser Arbeit zu geben. Unter der Deckschicht (engl. mixed layer) soll in dieser Arbeit stets die oberste, turbulent durchmischte Schicht (homogene Temperatur und homogener Salzgehalt) des Ozeans verstanden werden. Die Deckschichttiefe ist in dieser Arbeit also nicht durch ein wie auch immer geartetes Temperaturgradientenkriterium festgelegt, sondern soll hier gleichbedeutend mit dem englischen Begriff Turbokline (WOODS, 1980) verwendet werden (s. Abb. II.1a).

Die Mächtigkeit dieser turbulent-durchmischten Deckschicht wird durch die Balance der Energieflüsse an der Grenzfläche Ozean - Atmosphäre bestimmt. Schichtungsstabilisierend wirkt sich dabei hauptsächlich die solare Einstrahlung aus. Überwiegt diese die Verlustterme, so wird sich die Deckschicht verflachen (detrainment). Deckschicht-vertiefend (entrainment), wirken sich in jedem Fall der Windstress und die Konvektion aus. Der Windstress liefert allerdings nur für flache Deckschichttiefen einen nennenswerten Beitrag zur Deckschichtvertiefung (BARKMANN, 1987). Konvektion, der andere Beitrag zum entrainment, tritt genau dann auf, wenn die langwellige Ausstrahlung, der sensible und der latente Wärmefluß sowie die solare Einstrahlung an der Meeresoberfläche in ihrer Summe für die Deckschicht einen Energieverlust ausmachen. Die Richtungen der Flüsse von Ein- und Ausstrahlung sind definitionsgemäß eindeutig; beim sensiblen und latenten Wärmefluß wird die Richtung und der Betrag der Flüsse durch Richtung und Betrag des Temperaturgradienten zwischen Ozean und Atmosphäre beziehungsweise durch den Wasserdampf-Fluß bestimmt. Alle diese Energieflüsse bilden einen Regelkreis der stark durch die tägliche und saisonale Variabilität der solaren Strahlung an der Meeresoberfläche beeinflusst, so daß auch die Deckschichttiefe in der Hauptsache diesen Schwankungen unterworfen ist. Genau diese Veränderlichkeit der turbulent durchmischten Schicht ist aber von entscheidender Bedeutung für das Planktonwachstum (WOODS & ONKEN, 1982).

Zur Berechnung der Deckschichttiefe $-H(t)$ findet in der vorgestellten Arbeit ein eindimensionales Integralmodell nach einer Methode von KRAUS & TURNER (1967) Verwendung, dem oben genannten Regelkreis zugrunde liegt. Dabei wurden insbesondere die

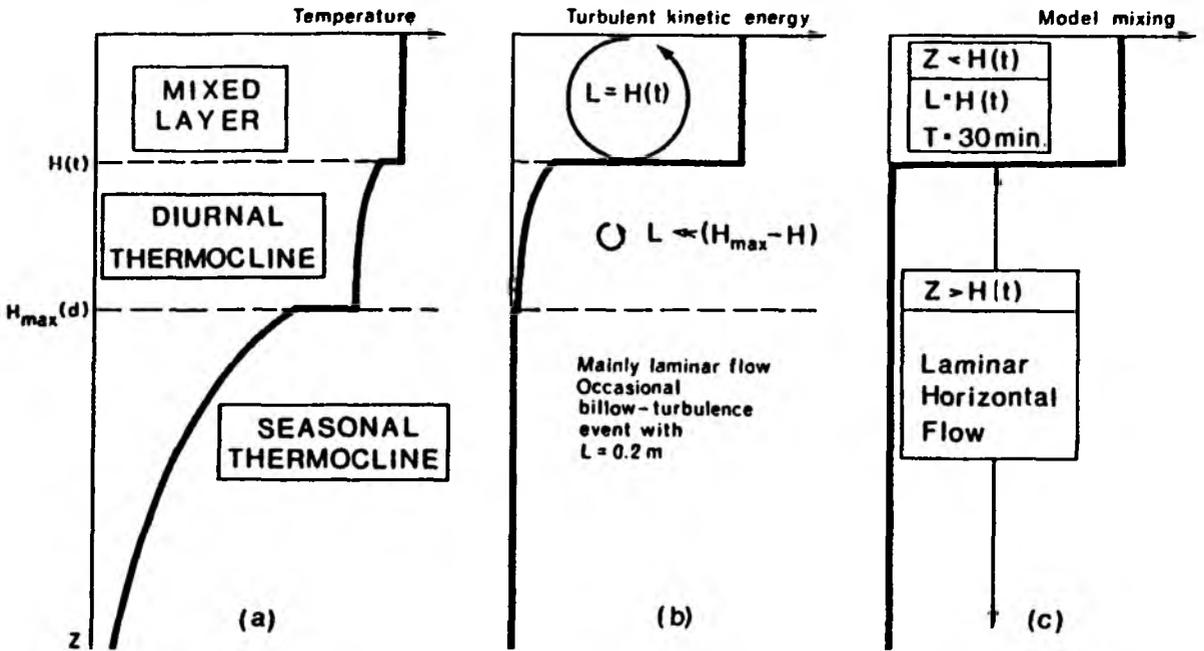


Abb. II.1: Schematischer Zusammenhang zwischen Deckschicht, täglicher - und saisonaler Sprungschicht und der daraus abgeleitete Modellaufbau. (aus WOODS & ONKEN, 1982)

Parametrisierung der Produktions- und Dissipationsterme der turbulenten kinetischen Energie (DIEMER, 1988) und der absorbierten solaren Strahlung (HORCH et al., 1984) mit einem Chlorophyllkonzentrations-abhängigem Attenuationskoeffizienten verbessert. Dieses, modifizierte und hier zu beschreibende, eindimensionale Deckschichtmodell charakterisiert eine Wassersäule mit einer Gesamttiefe von 250 m bei einer vertikalen Gitterauflösung von einem Meter. Der Zeitschritt beträgt eine Stunde. Das Modell arbeitet mit zwei Schichten, einer turbulent durchmischten Deckschicht und einer darunter liegenden, laminaren Sprungschicht. Die Grenzfläche zwischen diesen beiden Schichten ist die aktuelle Deckschichttiefe (s. Abb. II.1b).

Das Gleichungssystem des Modells bilden im Prinzip die Wärmerhaltungsgleichung und die Gleichung für die turbulente kinetische Energie. Salzgehaltsänderungen werden vernachlässigt. Die Erhaltungsgleichung für thermische Energie läßt sich nach Aufspaltung der Zustandsgrößen in einen mittleren und einen fluktuierenden Anteil ($T = \bar{T} + T'$) (REYNOLDS, 1895), anschließender Mittelung, Berücksichtigung der Boussinesq - Approximation, Vernachlässigung der Reibungswärme und unter Zuhilfenahme der Kontinuitätsgleichung überführen in:

$$\frac{\delta \bar{T}}{\delta t} + \frac{\delta}{\delta z} (\overline{w'T'}) = - \frac{1}{\rho c_p} \frac{\delta I}{\delta z} \quad (2.1)$$

mit I dem kurzwelligen solaren Strahlungsfluß (zur Berechnung siehe Kap. 2.1.1) und c_p dem spezifischen Wärmekoeffizienten

Für Meerwasser beschreibt die empirische Zustandsgleichung: $\rho = \rho_0 (1 - \alpha (T - T_0))$ den Zusammenhang zwischen Dichte ρ und Temperatur T , wobei α der thermische Expansionskoeffizient ist, der Index $_0$ Referenzgrößen bezeichnet und Dichteänderungen aufgrund von Salzgehaltsschwankungen vernachlässigt werden. Mit dieser Zustandsgleichung und der Einführung eines Ausdrucks für den Auftrieb oder besser 'Tarierung' (buoyancy) eines Wasser- teilchens:

$$b = g \frac{\rho_0 - \rho}{\rho_0} \quad (2.2)$$

läßt sich mit Hilfe von (2.1) die Erhaltungsgleichung für den Auftrieb formulieren:

$$\frac{\delta \bar{b}}{\delta t} + \frac{\delta}{\delta z} \overline{w' b'} = - \frac{g}{\rho} \frac{\alpha}{c_p} \frac{\delta I}{\delta z} \quad (2.3)$$

Die ebenfalls verwendete turbulente kinetische Energiegleichung lautet:

$$\frac{\delta}{\delta z} \left(\frac{1}{2} \overline{w'^2 + \underline{v}' \underline{v}'} \right) + \frac{1}{\rho} \overline{w' p'} + D = \overline{w' b'} \quad (2.4)$$

mit D : Energiedissipation durch molekulare Reibung

Letztere erhält man, indem nach gleichem Separationsansatz der Variablen man von der Navier/Stokes'schen Bewegungsgleichung die Gleichung für die mittlere Strömung abzieht und mit v' multipliziert. Im Weiteren werden Inkompressibilität und - aufgrund der Modellkonzeption - horizontale Homogenität vorausgesetzt. Vernachlässigt man nun, nach Abschätzung der Größenordnung der Terme, den Tendenzterm und den Energietransfer von der mittleren zur turbulenten Strömung (NILLER & KRAUS, 1977), so erhält man (2.4).

Die Gleichungen (2.1), (2.3) und (2.4) stellen dabei die Grundgleichungen zur Berechnung der physikalischen Zustandsgrößen dar.

Da die Zustandsgrößen in der turbulenten Deckschicht (per definitionem) völlig durchmischt sind, lassen sich oben genannte Gleichungen von $z = 0$ bis $z = -H$ sehr einfach integrieren. Dabei müssen die Randbedingungen für die solare Strahlung und die turbulenten Energieflüsse eingesetzt werden.

Für die Meeresoberfläche gilt:

$$\overline{(w' T')} \Big|_{z=0} = (Q_{\text{ir}} + Q_{\text{ln}} + Q_{\text{oh}}) \frac{1}{\rho c_p} \quad (2.5)$$

wobei Q_{ir} , Q_{ln} und Q_{oh} die Beiträge des infraroten, latenten und

sensiblen Wärmeflusses darstellen, deren Berechnung in Kapitel 2.1.2 erläutert ist. Damit wird

$$\overline{(w'b')} - D \Big|_{z=0} = n_s B_s \quad (2.6)$$

mit $B_s = g \alpha \overline{w'T'} \Big|_{z=0}$

und $n_s = 1$ für $B_s < 0$, $n_s \in (0, 1)$ für $B_s > 0$

n_s parametrisiert dabei die Dissipation des Auftriebsflusses (DIEMER, 1988).

An der Wasseroberfläche ist der turbulente Energiefluß bestimmt durch den Betrag der Windschubspannung τ :

$$- \left[\frac{1}{2} \overline{w'(w'^2 + v'v')} + \frac{1}{\rho} \overline{w'p'} \right]_{z=0} = m \left[\frac{\tau}{\rho} \right]^{3/2} \equiv m u_*^3 \quad (2.7)$$

mit $u_* = \left[\frac{\rho_a c_d}{\rho} u_{10} \right]^{1/2}$ der Reibungsgeschwindigkeit,

$m = 0.95$ (BARKMANN, 1987) als Energiedissipationsparameter, $c_d = 0.0013$ dem Reibungskoeffizienten für Luft und u_{10} der Windgeschwindigkeit in 10 m Höhe über der Grenzfläche.

Die Randbedingungen für (2.1), (2.3) und (2.4) bei $z = -H$, der Deckschichttiefe, sind:

$$\overline{w'T'} \Big|_{z=-H} = -w_m (T_{m1} - T_H) \quad (2.8)$$

$$\overline{w'b'} \Big|_{z=-H} = -w_m \alpha (T_{m1} - T_H) \quad (2.9)$$

$$\left[\frac{1}{2} \overline{w'(w'^2 + v'v')} + \frac{1}{\rho} \overline{w'p'} \right]_{z=-H} = \frac{1}{2} w_m \overline{(w'^2 + v'v')} + \frac{\overline{p'}}{\rho} \quad (2.10)$$

mit $w_m = \frac{\delta H}{\delta t}$ der Entrainmentgeschwindigkeit und T_{m1} und T_H den Temperaturen in - bzw. kurz unterhalb der Deckschicht.

Integriert man nun die Gleichungen (2.1) und (2.3) von einer Tiefe z ($0 > z > -H$) bis 0 und erneut von $-H$ bis zur Oberfläche so erhält man Ausdrücke für den turbulenten Wärme- bzw. Auftriebsfluß. Die zeitlichen Ableitungen lassen sich nun durch Subtraktion von den jeweiligen Ausgangsgleichungen eliminieren. Mit Hilfe der Randbedingungen und den Ausdrücken für die turbulenten Flüsse läßt sich daraus das Gleichungssystem für den entrainment-Fall zur Berechnung von H ableiten:

$$H w_e \Delta b = \frac{H \alpha g}{\rho c_p} [k_1 I_0 + k_2 I(-H)] + 2\mu_*^3 + H n_e B_e \quad (2.11)$$

$$H \frac{\delta T}{\delta t} = - \frac{1}{\rho c_p} \sum_{i=1}^n Q_i - w_e \Delta T - \frac{1}{\rho c_p} [I_0 - I(-H)] \quad (2.12)$$

mit den Integrationskonstanten k_1 und k_2 .

Für $w_e = 0$, also detrainment, wird H aus (2.11) diagnostisch bestimmt mit:

$$H = \frac{2\mu_*^3}{n_e B_e - \frac{\alpha g}{\rho c_p} [k_1 I_0 - k_2 I(-H)]} \quad (2.13)$$

Für eine detailliertere Betrachtung siehe BARKMANN (1987) bzw. DIEMER (1988).

2.1.1 Die solare Strahlung

Die solare Strahlung erfährt auf dem Weg durch die Erdatmosphäre eine Schwächung durch Wolkenbedeckung, Raleigh-Streuung, Ozon- und Wasserdampfabsorption. Die beiden letztgenannten Faktoren sind stark wellenlängenabhängig. Dadurch entsteht die charakteristische Spektralverteilung der auf die Erdoberfläche auftreffenden solaren Strahlung (siehe z.B. JERLOV 1976). Je nach Einfallswinkel der auftreffenden Strahlung geht an der Wasseroberfläche wiederum ein Teil der Energie durch Refraktion verloren. Die nun verbleibende Strahlungsenergie wird in der ozeanischen Wassersäule in Abhängigkeit von der Wellenlänge unterschiedlich stark geschwächt. Diese Schwächung setzt sich aus Streuung und Absorption zusammen und bewirkt, daß etwa 59% dieser einfallenden Energie bereits im ersten Meter attenuiert werden. Lediglich ein schmales Spektralband zwischen 400 bis 600 nm Wellenlänge dringt dabei nennenswert tiefer in die Wassersäule ein. Etwa dieser Spektralbereich kann von den Chloroplasten der Phytoplankter als Energiequelle zur Photosynthese genutzt werden. HORCH et al. (1983) zeigen, daß zur Berechnung des Einstrahlungsprofils in der ozeanischen Wassersäule eine Zerlegung des solaren Spektrums in drei Spektralbänder also drei Exponentialfunktion eine sehr gute Näherung darstellt. Die geringe spektrale Auflösung und der damit verbundene Fehler bei der Berechnung der Strahlungsenergie im ersten Meter ist vernachlässigbar, weil Deckschichttiefen von unter einem Meter im Ozean sehr selten anzutreffen sind. Darüber hinaus könnte das verwendete Deckschichtmodell in Folge des erwähnten Gitterabstandes von einem Meter eine stärkere spektrale Zerlegung nicht nutzen.

Neben der Klarwasser-Attenuation erfolgt eine zusätzliche Schwächung des Lichts durch Phytoplankton-Pigmente, gelöste organische Substanzen und anderen partikulären Teilchen. Hierbei ist in der Hauptsache der Chlorophyllgehalt des Wassers von Bedeutung. Der chlorophyllspezifische Attenuationskoeffizient a ist eine Funktion der Wellenlänge des absorbierten Lichtes, der Phytoplankton-Spezies und deren Licht-Anpassungsgrad (Adaptation). Eine Reihe von Autoren (z.B. BANNISTER, 1979; PRIEUR & SATHYENDRANATH, 1981 oder HAARDT & MASKE, 1986) haben sich bemüht, einen allgemeingültigen, chlorophyllspezifischen Attenuationskoeffizienten zu ermitteln. HAARDT & MASKE (1986) fanden

die spezifischen Absorptionskoeffizienten älterer Arbeiten in den meisten Fällen aufgrund methodischer Fehlerquellen überschätzt. Aus ihren Suspensions - photometrischen Bestimmungen, läßt sich ein mittlerer Wert von $a = 0.011 \text{ m}^2/\mu\text{g Chl}_a$ ablesen, der auch in dieser Arbeit verwendet werden soll. Eine Vernachlässigung der spektralen Abhängigkeit des Koeffizienten erscheint hier deswegen gerechtfertigt, weil unterhalb der Deckschicht das Licht als nahezu monochromatisch betrachtet werden kann. In der Deckschicht hingegen geht die absorbierte Strahlungsenergie als vertikal-gemittelte Größe in die Wärmebilanz dieser Schicht ein.

Da in dieser Arbeit unter anderem der Einfluß des Phytoplankton auf das Temperaturprofil und den Wärmehaushalt der Wassersäule untersucht werden soll, wurde die Strahlungsroutine (HORCH et al., 1983) des Modells so modifiziert, daß neben den Attenuationskoeffizienten für klares Wasser, also Jerlov - Typ I (JERLOV, 1978), auch der chlorophyllspezifische Attenuationskoeffizient a Berücksichtigung findet.

Die Strahlung in der Tiefe z' zum Zeitpunkt t wird demnach wie folgt berechnet:

$$I(z', t) = I_0(t) \sum_{n=1}^3 R_n \cdot e^{-\int_{z=0}^{z'} (k_n + a \cdot K_{chl}(z)) \cdot dz} \quad (2.14)$$

mit $I_0(t)$: der solaren Strahlung an der Wasseroberfläche (Tabelle der verwendeten Koeffizienten R_n und k_n im Anhang)

$K_{chl}(z)$ ist die Chlorophyllkonzentration in der Tiefe z und wird mit einem Kohlenstoff/ Chl_a Konvertierungsfaktor von 100/1 (GIESKES & KRAAY 1983; FALKOWSKI & KIEFER, 1985) aus der, in Kapitel 2.4.3 erläuterten, Phytoplanktonkohlenstoff-Konzentration $P(z, t)$ berechnet.

2.1.2 Die Oberflächenwärmeflüsse

Neben der kurzwelligen solaren Einstrahlung wird der Wärmehaushalt an der Meeresoberfläche durch die saisonale und meridionale Variabilität der Oberflächenwärmeflüsse maßgebend beeinflusst, die damit auch für die Veränderlichkeit der Deckschichttiefe verantwortlich sind. Bei dem verwendeten integralen Deckschichtmodell, lassen sich die benötigten klimatologischen Daten relativ einfach über die Randbedingungen berücksichtigen (siehe Gleichung 2.5). Benutzt wird dazu der BUNKER-Datensatz für den Nordatlantik (BUNKER & GOLDSMITH, 1979). Dieser aufgearbeitete Datensatz (ISEMER & HASSE, 1985 & 1987) liegt in 1x1 Grad-Feldern als Monatsmittel vor. Zur Verwendung im Deckschichtmodell wurden die zwölf Monatsmittel von Bewölkung, des infraroten, latenten und des sensiblen Wärmeflusses Q_{bn} , der Lufttemperatur T_L , der Betrag der Windgeschwindigkeit u_{10} und deren Standardabweichung als Stützstellen einer Fourierreihenentwicklung benutzt, um eine stetige Funktion dieser Größen für das ganze Jahr zu erhalten.

Die Deckschichttemperatur T_{m1} wurde hier als prognostische Variable gewählt, um durch deren tägliche Variabilität infolge der solaren Strahlung auch einen Tagesgang der Deckschichttiefe simulieren zu können. Durch die Verwendung der reinen BUNKER-Oberflächenwärmeflüsse trägt man aber diesem Tagesgang der Deckschichttemperatur keine Rechnung, so daß eine Modifikation dieser Monatsmittel durch lineare Korrekturglieder (HANEY 1971) vorgenommen wurde, die vom Temperaturgradienten an der Grenzfläche abhängig sind. Der nicht-solare Anteil der Oberflächenwärmeflüsse berechnet sich demnach aus:

$$Q(t) = \sum_{n=1}^3 Q_{bn}(t) + K_{qn} * (T_a(t) - T_{m1}(t)) \quad (2.15)$$

mit Q_{bn} : infraroter, latenter und sensibler BUNKER-Wärmefluß
 K_{qn} : analoge HANEY-Konstanten (Parameter-Werte im Anhang)

2.2 Nährstoffe

Neben der Verfügbarkeit von Sonnenlicht ist das Vorhandensein von Nährstoffen der wichtigste wachstumsbegrenzende Faktor bei Pflanzen (LIEBIG, 1840). Dies sind neben den Kationen insbesondere die Elemente Phosphor und Stickstoff, wobei letzterer ohne Frage als eines der bedeutendsten Elemente in biologischen Systemen bezeichnet werden kann. In den meisten aquatischen Ökosystemen ist der Stickstoff darüber hinaus vor dem Phosphat-P limitierender Faktor der Primärproduktion (BROWN und JOHNSON, 1977). Die im Wasser lebenden Mikroalgen können anorganischen Stickstoff aus vier verschiedenen Verbindungen assimilieren. In der Reihenfolge ihrer Bedeutung sind das Nitrat (NO_3^-), Ammoniak (NH_4^+), Nitrit (NO_2^-) und molekularer Stickstoff (N_2), die, abhängig von der Spezies, in unterschiedlichen Reaktionsprozessen zunächst zu NH_3 reduziert und dann in organisch gebundenen Stickstoff konvertiert werden (s. auch Kap. 2.4). Im Vergleich zu den anderen Stickstoffverbindungen ist Nitrat aufgrund des in der Wassersäule vorhandenen Anteils die wichtigste Quelle anorganisch-gebundenen Stickstoffs für das Phytoplanktonwachstum. So geben PARSONS und LALLI (1988) die Nitratkonzentration des zentralen Atlantik während der Sommermonate als blütebegrenzend an. Dies bestätigen auch die Nährstoffmessungen entlang des SEA-ROVER Standardschnittes zwischen den Azoren und Wetterschiff-C Ende Mai 1987 in Abbildung II.2. Die anderen Anteile des anorganisch-gebundenen Stickstoffs (NH_3 und NO_2^-) gewinnen erst in oligotrophen Umgebungen als Teil des Stickstoffkreislaufs an Bedeutung. So kann fast die gesamte Produktion der Deckschicht in der oligotrophen Phase als sogenannte 'regenerierte Produktion' (s. Kap. 3.1.5) bezeichnet werden und basiert auf der schnellen Umsetzung des anorganischen Stickstoffs im 'kleinen Nährstoffkreislauf' (PARSONS et al., 1984). Der Stickstoff wird dabei, je nach beteiligtem Prozeß, entweder als Ammonium (organisches Zellabbauprodukt) oder Nitrit (bakteriologischer Abbau organischer Substanz) durch das Phytoplankton erneut aufgenommen (WEISSE, 1985). Die Aufnahme von im Wasser gelösten, molekularem Stickstoff spielt für die aquatische Primärproduktion eine untergeordnete Rolle, da einerseits neben den Azobakterien nur einige Blaualgen oben genannte Fähigkeit besitzen und andererseits nur ganz bestimmte Rahmen-

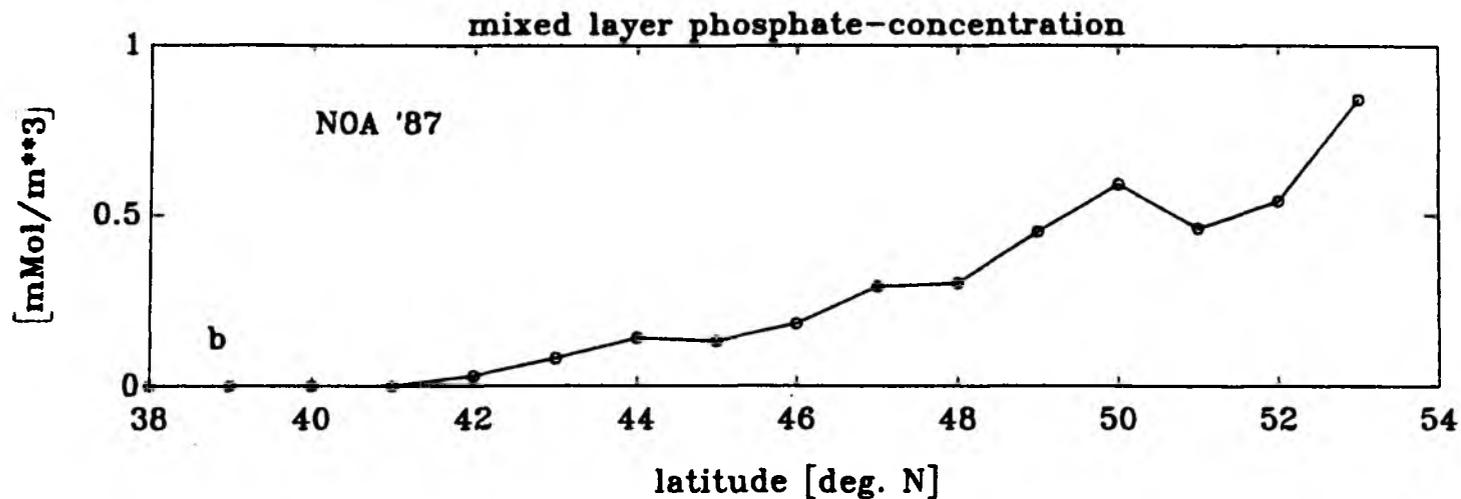
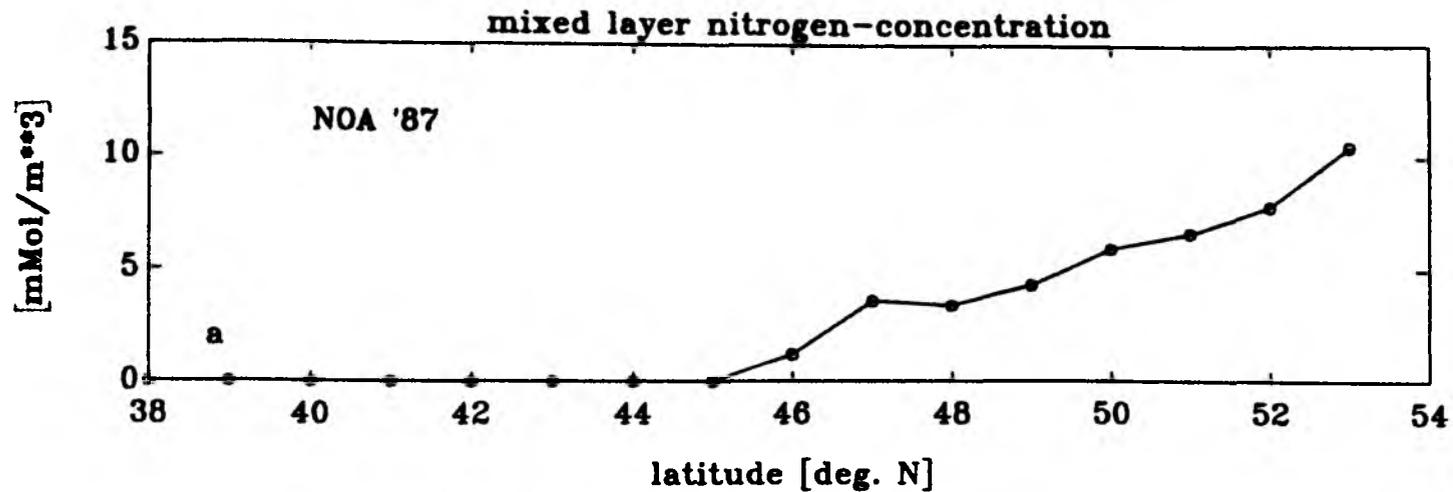


Abb. II.2: Nitrat- (NO_3) und Phosphat- (PO_4) Deckschichtkonzentrationen entlang des SEA-ROVER Standardschnittes Ende Mai 1987. Zwischen 42°N und 46°N ist nur PO_4 in der Deckschicht nachweisbar, was auf eine Stickstofflimitierung der nordwärts wandernden Blüte hinweist.

bedingungen (BROWN & JOHNSON, 1977) die energetisch sehr aufwendige Fixierung von N_2 ermöglichen.

Zur Simulation der Planktonblüte wird daher in der vorliegenden Arbeit der anorganische Stickstoff als der limitierende Nährstoff angenommen. Als Anfangsbedingungen der Winter-Stickstoffkonzentration werden für die Modellläufe Messungen der breitenabhängigen Nitratkonzentration (GLOVER & BREWER, 1988) zugrunde gelegt. Die Konzentrationen aus Tabelle I werden dabei über den gesamten Tiefenbereich der Modellwassersäule zu Beginn einer Simulation (Tag 60), also am Ende der winterlichen Durchmischung, als konstant angenommen.

Tabelle I

(Breitenabhängigkeit der Stickstoff-Anfangskonzentration)

Breite °N	mMol N/m ³	Breite °N	mMol N/m ³
38	2	47	8
39	2	48	9
40	3	49	10
41	4	50	11
42	5	51	12
43	5	52	13
44	6	53	13
45	7	54	14
46	8	55	14

Diese gerundeten und auf ein Grad-Abstände linear interpolierten Werte der winterlichen Deckschicht-Nitratkonzentrationen wurden aus Bestimmungen von GLOVER & BREWER (1988) im Nordatlantik gewonnen.

Während der Modellläufe wird der von den Phytoplanktern aufgenommene Stickstoff (siehe Kapitel 2.4) in jedem Zeitschritt vom

anorganischen Stickstoffgehalt in der jeweiligen Tiefe der Wassersäule abgezogen. Analog dazu wird die von den Phyto- bzw. Zooplanktern freigesetzte Nährstoffmenge der Wassersäule wieder zugeführt (siehe Kapitel 2.4.3 bzw. 2.5.5). Danach erfolgt nach jedem Zeitschritt eine vollständige Vermischung des anorganischen Stickstoffs oberhalb der Turbokline, also innerhalb der Deckschicht, da die Zeitskalen der turbulenten Vermischung deutlich unter dem verwendeten Zeitschritt von einer Stunde liegen (DENMAN und GARGETT, 1983). In der saisonalen Sprungschicht findet turbulente Vermischung nur gelegentlich und auf recht kleinen (0.1m) Skalen (siehe WOODS und STRASS, 1986 bzw. ROSS, 1987) statt. Dieser turbulenten Diffusion wird durch einen Dreieckwichtungsfiler (0.1, 0.8, 0.1) Rechnung getragen, der einmal pro Simulationstag das Stickstoffprofil unterhalb der Deckschicht glättet, was in etwa einem Diffusionskoeffizienten von $1 \times 10^{-5} \text{ m}^2/\text{s}$ entspricht.

2.3 Die LAGRANGE'sche Ensemble Methode

Zur Simulation der Planktonblüte wurde bisher üblicherweise die EULER'sche Kontinuum Methode verwendet (RILEY et al., 1949; SVERDRUP, 1953; STEELE, 1958 und 1962 bis zu JAMART, 1979 oder RADACH, 1980). Diese Methode hat den Vorteil, daß aufgrund der ihr eigenen Parametrisierung von Vorgängen im Prinzip nur eine Differenzialgleichung zur Simulation des Wachstums einer ganzen Population notwendig ist. Mathematisch gesehen erfolgt dabei die Mittelung vor der Integration der Differentialgleichung. Dies hat den Vorteil, daß relativ kurze Simulationszeiten und ein geringer Kernspeicherbedarf auf Rechnern notwendig sind. Durch diese starke Vereinfachung nicht-linearer Vorgänge vernachlässigt man aber individuelle Unterschiede und Erfahrungen bei den einzelnen Planktonindividuen bzw. die Diversität der jeweils zugehörigen Zustandsvariablen. Genau das bewirkt insbesondere bei Langzeitintegrationen qualitative und quantitative Unterschiede, die zum Beispiel bei der Biomasse einer simulierten Population bis zu 50% Fehler ausmachen kann (MCGILLICUDDY, 1989).

WOODS & ONKEN führten 1982 die LAGRANGE'sche Ensemble Methode zur Modellierung von Phytoplankton ein, um unter anderem gerade dieser Problematik zu begegnen. Es handelt sich hierbei um eine Methode, die davon ausgeht, daß Phytoplankter an sich voneinander unabhängige Individuen (LAGRANGE'sche Partikel) mit eigener Historie sind. Eine weiterentwickelte und auf Langzeitintegrationen angepaßte Version dieser Methode findet in der vorgestellten Arbeit Anwendung und soll im folgenden beschrieben werden.

Geht man von der LAGRANGE'schen Idealvorstellung aus, daß jede Phytoplanktonzelle als individuelles Modellteilchen zu betrachten ist, stößt man schnell an die Machbarkeitsgrenzen dieser Forderung. Es ist nämlich leicht einzusehen, daß unter Berücksichtigung von durchschnittlich einer Zellteilung pro Tag, der Kernspeicher eines Rechners, wie groß er auch immer sei, schon sehr bald durch den sich aufblähenden Speicherbedarf limitiert. Einen Ausweg aus dieser Misere bietet die Zerlegung in sogenannte LAGRANGE'sche Ensembles, also eine Aufspaltung der Gesamtbiomasse der simulierten Population in eine ausreichend große, statistisch signifikante Anzahl von individuellen Plankton-'teilchen'. Jedes dieser Planktonteilchen wiederum umfaßt

dabei eine variable Anzahl von Zellen, die numerisch als ein einziges Teilchen behandelt werden und mit einem gemeinsamen Variablensatz ausgestattet sind. Alle diese Teilchen (hier bis zu 5000) bewegen sich unabhängig voneinander vertikal in der Modellwassersäule aufgrund der - in Kapitel 2.1 behandelten - turbulenten Mischungsprozesse und der eigenen Sinkgeschwindigkeit. Entsprechend ihrer individuellen Historie und augenblicklichen Umgebung werden photosynthetisch umgesetzte Lichtenergie und aufgenommene Nährstoffe in den entsprechenden, teilcheneigenen 'Pools' gespeichert. Zellteilungen wirken sich nicht auf die Zahl der Modellteilchen aus, sondern die produzierten Tochterzellen verdoppeln die Zellzahl des Mutterteilchens.

Analog zu den Phytoplanktonteilchen bewegen sich bis zu 500 Kohorten von Zooplanktern entsprechend vorgegebener Vertikalwanderungskriterien und -strategien (s. Kap. 2.5) voneinander unabhängig durch die Wassersäule.

Es ist leicht ersichtlich, daß selbst bei sonst identischen physiologischen Parametern (ein und dieselbe Spezies) zufällige Mischungstiefen für ein anders Umfeld (z.B. Licht- oder Nahrungsangebot) sorgen und damit zu völlig unterschiedlich gefüllten Pools bzw. unterschiedlichem Vertikalwanderungsverhalten führen. Eines der wichtigsten Charakteristika der LAGRANGE'schen Ensemble Methode ist, daß Teilchen im gleichen Umfeld (Tiefenstufe) aufgrund ihrer unterschiedlichen Vergangenheit und Erfahrung (Adaptation oder Sattheit) entsprechend unterschiedlich auf ihre Umgebung reagieren können. Die EULER'sche Methode hingegen kann individuelle Unterschiede z.B. im Erfolg der Nahrungsaufnahme nicht berücksichtigen und infolge der Kontinuum-Annahme also zu größeren Ungenauigkeiten und Fehlern führen.

2.3.1 Splitting

WOODS & ONKEN (1982) verwendeten eine feste Anzahl von modellierten Phytoplanktonpartikeln. Bei Integrationszeiten von etwa fünf Tagen scheint dieser Ansatz auch noch gerechtfertigt, aber bei Modellsimulationen über einen Jahreszyklus würde schon nach kurzer Zeit eine Verarmung von Phytoplanktonindividuen in der Deckschicht auftreten. Der Grund dafür ist darin zu suchen, daß die Modellteilchen aufgrund ihrer eigenen Sinkgeschwindigkeit

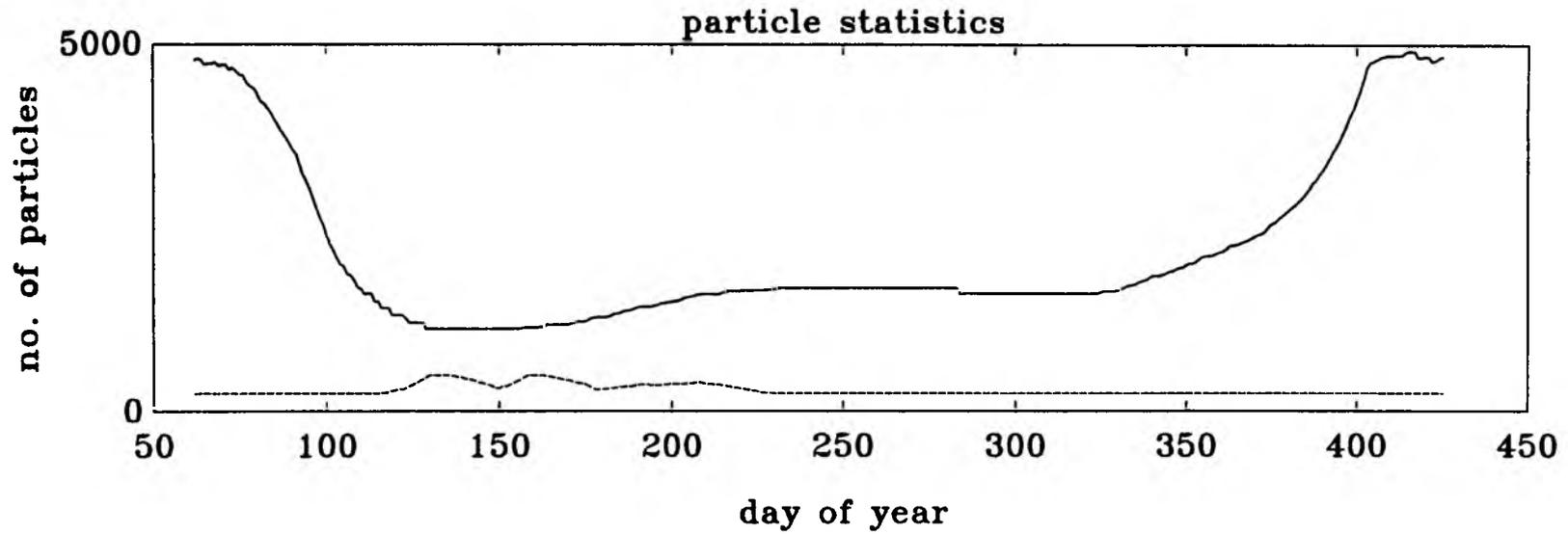


Abb. II.3: Jahresgang der LAGRANGE'schen Phyto- (—) und Zooplankton- (---) Teilchenzahlen während eines Modellaufs.

nach und nach aus der durchmischten Deckschicht herausfallen und Zellteilungen keine Erhöhung der Teilchenzahl hervorrufen. Um diesem Effekt entgegenzuwirken, wird in der vorgestellten Arbeit in jedem Zeitschritt eine 'Splitting' - Routine vorgeschaltet, die in der Deckschicht - und nur in der Deckschicht - die Anzahl von LAGRANGE'schen Partikeln überprüft und bei Unterschreiten eines Signifikanz - Schwellwertes solange die größten Modellteilchen der Deckschicht in zwei neue aufspaltet, bis dieser Schwellwert erreicht ist. Die "neuen" Teilchen bewegen sich fortan unabhängig vom Ursprungsteilchen mit einem eigenen Variablensatz. Unter der Berücksichtigung, daß durch Absterben oder Zooplanktonfraß freigewordene Speicherplätze wieder neu besetzt werden können, bleibt bei einer Modellwassersäule von 250m und einem Schwellwert von 20 Partikeln pro Meter die Gesamtzahl der Phytoplanktonteilchen unter 5000. Der Wert von 20 Partikeln pro Meter ergibt sich aus Signifikanztests (WOLF, 1985) die ergaben, daß die Biomassenunterschiede am Ende von unabhängigen, also mit unterschiedlich initiierten Zufalls-
generatoren erzeugten, Modellläufen unter einem Prozent liegen. In Abb. II.3 sind die Zeitreihen der Gesamtteilchenzahlen von Phyto- und Zooplanktonpartikeln abgebildet. Die hohen, winterlichen Durchmischungstiefen bewirken von Januar bis März einen erhöhten Phytoplanktonteilchenbedarf. Im Sommer dagegen sterben Phytoplankter durch die flache Kompensationstiefe (eine Folge des 'selfshading', s. Kap 2.4.2) schon unterhalb von etwa 70 m ab, so daß entsprechend geringere Gesamtteilchenzahlen benötigt werden.

Die Variation in der Zahl der Zooplankton-Kohorten ist auf das typische Reproduktionsverhalten der modellierten Calanoiden zurückzuführen, wobei hier ansteigende Teilchenzahlen auf das Auftreten eines Reproduktionszyklus hindeuten. Im Gegensatz zur Phytoplanktonroutine werden hier die reproduzierten juvenilen Zooplankter nicht numerisch mit den adulten Stadien zusammengefaßt, weil unterschiedliche Größen bzw. Gewichte sich entscheidend auf den Aktionsradius, Fressverhalten, Reproduktion und Sterblichkeit auswirken (s. Kap. 2.5.5).

2.4 Das Phytoplanktonmodell

Unter dem Begriff Phytoplankton versteht man alle im Wasser frei lebenden Mikroalgen, die im Gegensatz zum Zoo- oder Bakterioplankton, unter Zuhilfenahme der Photosynthese Lichtenergie speichern und somit zur Zellteilung nutzen können.

Es gibt im Ozean eine Vielzahl von verschiedenen Arten dieser pflanzlichen Organismen, die teilweise sehr speziell an die zeitlich und räumlich recht unterschiedlichen Umweltbedingungen (wie Temperatur, Licht- und Nährstoffangebot) angepaßt sind. Von daher findet man nicht nur räumlich sondern auch saisonal variierende Zusammensetzungen von Phytoplanktonpopulationen.

Diese Arbeit hat nicht zum Ziel, diese Vielfalt wiederzugeben oder entsprechende Sukzessionsstudien zu machen, sondern mögliche Wechselwirkungen zwischen Physik und Biologie zu erfassen. Obwohl das Modell im Prinzip die Möglichkeit bietet, auf mehrere Arten erweitert zu werden, sollen die Modellsimulationen aufgrund oben genannter Zielsetzung vereinfachend auf jeweils eine Phytoplankton- und eine Zooplanktonart beschränkt bleiben.

Wie im vorangegangenen Kapitel bereits erwähnt, wird die gesamte Population von Phytoplanktonzellen in der Modellwassersäule durch eine nach oben begrenzte und durch eine Signifikanzschwelle kontrollierte Anzahl von LAGRANGE'schen Partikeln repräsentiert. Diese Ensemble-Teilchen mit variabler Zellzahl verhalten sich wie einzelne Algenzellen im Ozean und sie besitzen einen eigenen individuellen Variablensatz von

1. Tiefe	Z
2. Energievorrat	E_{pool}
3. Nährstoffvorrat	N_{pool}
4. Lichtadaptation	I_m
5. Zellzahl	n_p

der innerhalb eines Zeitschrittes für alle Teilchen einzeln berechnet wird. Die Berechnung dieser fünf Variablen soll im folgenden kurz erläutert werden.

2.4.1 Teilchenbewegung in der Wassersäule

Das Modell ermöglicht zwei grundsätzliche Bewegungsarten der Phytoplankter in der eindimensionalen Wassersäule. Erstens die eigene Bewegung des Planktonteilchens relativ zum umgebenden Wasserkörper, also deren Sinkgeschwindigkeit v_s , die auf 1 m/d (BIENFANG et al., 1983) festgesetzt wird. Eine konstante Sinkgeschwindigkeit wurde deswegen gewählt, um durch eine vertikale Abnahme von v_s (JAMART, 1977; CULLEN und EPPLEY, 1981) kein 'künstliches' Phytoplanktonmaximum unterhalb der Deckschicht zu erzeugen. Andererseits wird von SMETACEK (1985) eher eine vertikal zunehmende Sinkgeschwindigkeit der Phytoplankter infolge von 'cluster'-Bildungen ungesunder Algenzellen vertreten.

Die andere im Modell zugelassene Bewegung der Phytoplankter ist die passive Mitführung der LAGRANGE'schen Teilchen durch den umgebenden Wasserkörper. Hierbei muß zwischen vertikalen Verlagerungen in der Deckschicht und der Bewegung in der saisonalen Sprungschicht unterschieden werden. Oberhalb der Deckschichttiefe bewirkt die turbulente Durchmischung eine Verlagerung der Teilchen über den gesamten Tiefenbereich zwischen Oberfläche und Deckschichttiefe H . Da der Zeitschritt des Modells von einer Stunde deutlich über der Umwälzungsperiode einer Konvektionszelle liegt (ca. 0.3 h; DENMAN & GARGETT, 1983), wird für Deckschichtteilchen die neue Tiefe Z im folgenden Zeitschritt durch einen Zufallsgenerator zwischen 0 und H festgelegt. Unterhalb der Deckschicht, also in der saisonalen Sprungschicht, treten nur vereinzelt turbulente Vermischungsvorgänge auf. Die mittlere Vertikalskala dieser kleinen Eddys liegt mit ca. 0.1 m (OSBORN, 1980; WOODS & STRASS, 1986; ROSS 1987) deutlich unterhalb der Vertikalgitterauflösung von 1 m und kann deshalb gegenüber der Sinkgeschwindigkeit v_s vernachlässigt werden. Die Tiefe Z eines Phytoplankters wird also für den Zeitschritt t wie folgt festgelegt:

$$Z(t) = \text{Random} \cdot (H(t)) \quad \text{wenn } Z(t-\Delta t) \leq H(t) \quad \text{und} \quad (2.16a)$$

$$Z(t) = Z(t-\Delta t) + v_s \cdot \Delta t \quad \text{wenn } Z(t-\Delta t) > H(t) \quad (2.16b)$$

mit $0 < \text{Random} \leq 1$

2.4.2 Zellinterne Pools und Zellteilung

Da die Produktionsrate viel besser mit dem zellinternen Nährstoffgehalt korreliert ist als mit der Nährstoffkonzentration im umgebenden Wasser (EPPLEY & STRICKLAND, 1968) wurde DROOP (1968) dazu angeregt, eine sogenannte Quota-Methode zur Modellierung des Phytoplanktonwachstums einzuführen. Sie beruht darauf, daß Nährstoffe und umgewandelte Lichtenergie in virtuelle Zellzwischenpeicher aufgenommen werden, und die Wachstumsfunktion sich an dem Füllzustand dieser beiden Pools orientiert.

Hintergrund dieser Formulierung ist die Tatsache, daß Phytoplankter, wie alle Pflanzen, durch Photosynthese umgewandelte Strahlungsenergie über Monosaccharide und Fette zellintern speichern können. Analog dazu werden die über die Zellmembranen aufgenommenen Nährstoffe in der Hauptsache durch die Bildung von Aminosäuren festgelegt (MASKE, 1982).

Der besondere Vorteil dieser Parametrisierung kann aber erst durch die Anwendung der LAGRANGE'schen - Ensemble Methode voll ausgenutzt werden, weil so Jedes individuelle Ensemble-Planktonteilchen, unabhängig von der Population, je nach seiner durch die Historie gegebenen Erfahrung, Nährstoffe und Strahlungsenergie speichern kann. In der vorgestellten Arbeit wird auch gerade aus diesem Grund eine LAGRANGE'sch-formulierte Quota-Methode angewandt. Für Jedes Teilchen wird für den Zeitschritt t die Aufnahme von Nährstoffen und Lichtenergie wie folgt ermittelt:

$$U(t) = U_{\max} \cdot \frac{N(Z, t)}{N(Z, t) + k_m} \quad (2.17)$$

$$E_{\text{abs}}(t) = F \cdot I(Z, t) \cdot e^{-(I(Z, t)/I_m(t))} \quad (2.18)$$

$$\text{mit } I_m(t) = I_m(t-\Delta t) + \frac{\Delta t}{t_m} [I(Z, t) - I_m(t-\Delta t)] \quad (2.18a)$$

wobei der Exponentialausdruck in (2.18) eine, während der Adaptationszeit t_m (STEEMANN-NIELSON und PARK, 1964) angepasste, mittlere Strahlungsleistung I_m (2.18a) an die, durch individuelle Teilchenbewegung sich verändernde Strahlung, berücksichtigt und F die projizierte Fläche einer Zelle ist.

Mit Hilfe von (2.17) und (2.18) sowie einem Ausdruck für die Respiration R (s. Kap. 2.4.3) lassen sich die Füllzustände der dazugehörigen zellinternen Reservoirs berechnen:

$$N_{pool}(t) = N_{pool}(t-\Delta t) + U(t) \cdot \Delta t \quad \text{und}$$

$$E_{pool}(t) = E_{pool}(t-\Delta t) + (E_{abs}(t) - R(t)) \cdot \Delta t$$

Sie werden dabei maximal bis zum 1.9 fachen der zur Zellteilung notwendigen Mengen (N_c , E_c) gefüllt, was einem C:N Verhältnis von ca. 3.5:1 entspricht. Überschreiten beide Pools diese Schwellwerte, so findet eine Zellteilung statt. Die Beträge dieser zur Teilung benötigten Nährstoff- und Energiemengen werden dann von den jeweiligen Pools abgezogen. Der verbleibende Rest wird zwischen Mutter- und Tochterzellen aufgeteilt und die Zellzahl $n_p(t)$ des Teilchens verdoppelt.

Abbildung II.4 zeigt die zeitliche Entwicklung des Energie- und des Nährstoffpools eines ausgewählten Phytoplanktonteilchens als Folge von dessen Tiefenänderungen in der Wassersäule. Die senkrechten Flanken der Graphen zeigen jeweils den Zeitpunkt einer Zellteilung.

Da in der vorliegenden Arbeit der anorganische Stickstoff als limitierender Nährstoff angenommen wird, dient zur Ermittlung des Wertes für den Parameter N_c das C/N - Verhältnis für nährstofflimitierte Zellen von 7:1 (STRICKLAND, 1960; REDFIELD et al., 1963; ANTIA et al., 1963). Über die Festlegung des Zellradius $r = 10 \mu$ einer Modellphytoplanktonzelle, mit ihrer mittleren Dichte von etwa 1100 kg/m^3 und der Beziehung:

"Kohlenstoffgehalt $\approx 10\%$ der Naßmasse" (MULLIN et al., 1966)

läßt sich der Kohlenstoffgehalt einer Zelle auf $C_c = 460 \text{ pgC}$ berechnen. Daraus folgt der Stickstoffbedarf einer Zelle von $N_c = 65 \text{ pgN} \approx 4 \text{ pMol N}$. Der Betrag der zur Zellteilung notwendigen Energiemenge wird auf $E_c = 0.14 \text{ mJoule}$ festgesetzt (ONKEN, 1981).

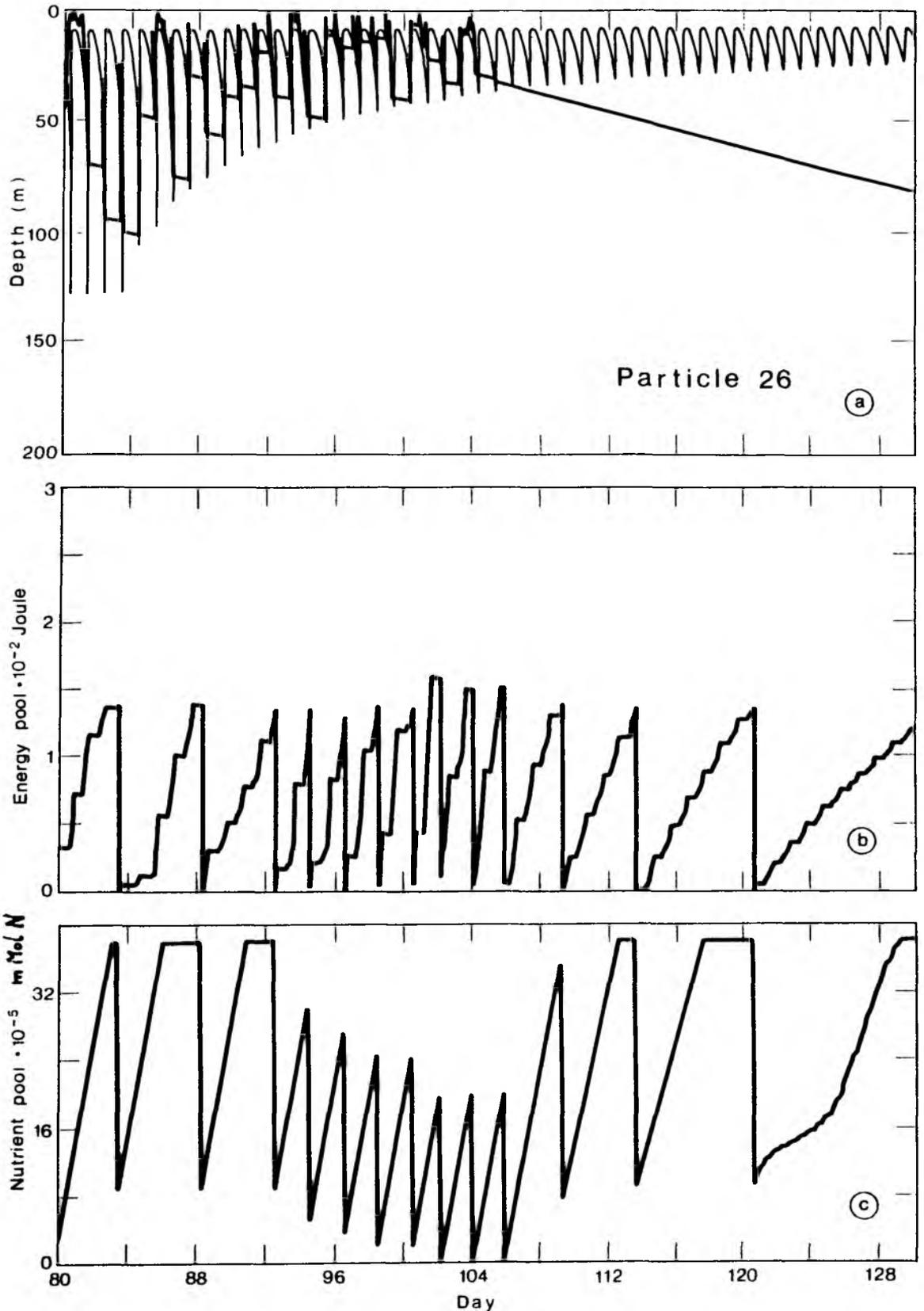


Abb. II.4: Tiefenänderung eines Phytoplanktonteilchens in Relation zur Deckschichttiefe (a) und die dazugehörigen Füllzustände des Energie- (b) und des Nährstoffpools (c). (aus WOLF & WOODS, 1988)

2.4.3 Respiration und Remineralisation

Die Ergebnisse von WEISSE (1985) zugrundelegend, wurde eine temperaturabhängige Respiration R zur Deckung des Stoffwechsels berücksichtigt, die über einen Temperaturbereich von 20°C etwa eine Verdreifachung der Respirationsverluste beinhaltet:

$$R(t) = R_k \left[0.3 + \frac{0.7}{T_r} T(Z,t) \right] \quad (2.19)$$

0.3 R_k parametrisiert dabei den Energieverlust des Grundmetabolismus bei 0°C und T_r ist eine Referenztemperatur von 25°C.

Der Betrag von R wird in jedem Zeitschritt vom Energiepool abgezogen. Sollte ein Phytoplankter unter die Kompensationslichttiefe sinken, so wird er im Tagesmittel bei einer flachen sommerlichen Deckschicht mehr Energie durch Respiration verlieren, als durch Photosynthese anreichern zu können. Sind mit der Zeit alle Energiereserven der Zellen eines LAGRANGE'schen Teilchens verbraucht ($E_{pool} \leq 0$), wird der Phytoplankter absterben und fortan als Detritus behandelt werden.

Außer durch Zellteilung kann die Zellzahl $n_p(t)$ eines Phytoplanktonteilchens auch durch Zooplanktonfraß (s. Kap. 2.5.2) beeinflusst werden. Der Fressverlust durch Zooplankter wird im vorliegenden Modell durch einen vertikal und zeitlich variierenden Faktor $f(z,t)$ (Formel siehe Kapitel 2.5.5) beschrieben, der den proportionalen Anteil der gefressenen Phytoplanktonzellen einer Tiefenstufe von allen dort befindlichen LAGRANGE'schen Partikeln abzieht:

$$n_p(t+\Delta t)_z = n_p(t) \cdot f(z,t) \quad (2.20)$$

mit $0 \leq f(z,t) \leq 1$ und z der Tiefe des Teilchens

Die Rückführung von Nährstoffen durch abgestorbene Phytoplanktonzellen bzw. Zooplanktonexkremete in die Wassersäule (siehe Kap. 2.5.5) stellt während der oligotrophen Phase in weiten Bereichen des offenen Ozeans die wichtigste Grundlage für die sommerliche Primärproduktion dar (PARSONS et al., 1984).

Um diesen wichtigen Effekt zu berücksichtigen und zudem auch geschlossene Jahresläufe ohne Nährstoffsinken zu ermöglichen, wird der Stickstoffgehalt eines abgestorbenen Teilchens i

$$N_d(t) = n_p(t) \cdot (N_c + N_{pool}(t)) \quad (2.21)$$

zu dem, in der jeweiligen Tiefe $Z_i(t)$ vorhandenen, in Lösung befindlichen anorganischen Stickstoffgehalt $N(Z,t)$ addiert.

Mit der Anzahl der LAGRANGE'schen Teilchen n_p pro Tiefenstufe z läßt sich nun am Ende eines Zeitschritts t die Phytoplankton-Kohlenstoffkonzentration mit dem Ausdruck

$$P(z,t) = \sum_i^{n(z)} n_p(t)_i \cdot C_c \quad (2.22)$$

ermitteln, die auch zur Berechnung des Attenuationsprofils im Deckschichtmodell sowie als Nahrungsgrundlage für die Zooplankter (s. Kap. 2.5.2) dient. C_c ist der Kohlenstoffgehalt einer Phytoplanktonzelle aus Kapitel 2.4.2.

2.5 Das Zooplanktonmodell

Seit der Arbeit von HARVEY et al. (1935) gilt es als gesichert, daß der größte Teil der in höhere trophische Stufen transportierte Anteil der primär erzeugten Biomasse von herbivoren Zooplanktern gefressen wird. Zur Definition einer 'numerischen' Spezies, die in erster Linie die Wechselwirkung zum Phytoplankton berücksichtigen soll, erscheint eine Beschränkung auf Herbivore, also reine Pflanzenfresser, als gerechtfertigt. Die wichtigste Einzelgruppe stellen die Copepoden (Ruderfußkrebse) (STEELE & MULLIN 1977). Unter diesen sind die Calanoiden nicht nur die am weitesten verbreitete Ordnung sondern auch die am besten untersuchte Einzelgruppe. Das in dieser Arbeit als Subroutine verwendete und im Folgenden zu erläuternde, modifizierte Zooplanktonmodell von BURKERT (1984) lehnt sich in der Wahl der Modellgleichungen und Parameter an die Calanoiden an. Wie in Kapitel 2.3 erwähnt, wird analog zum Phytoplanktonmodell die Gesamtbiomasse durch eine nach oben begrenzte Anzahl (max. 500) 'LAGRANGE'scher Kohorten repräsentiert, die voneinander unabhängig durch einen individuellen Variablensatz charakterisiert sind. Die einzelnen Zustandsvariablen einer solchen Zooplanktonkohorte sind:

- die Anzahl n_z der Individuen pro Kohorte
- die Tiefe Z_z in der Wassersäule
- die Sätttheit S
- das Gewicht G und
- das Alter A der Zooplanktonkohorte

deren Berechnung im folgenden erläutert werden soll.

2.5.1 Vertikalwanderungsverhalten

Die Calanoiden haben, wie viele andere Zooplankter auch, einen ausgeprägten Tagesgang in ihrem Vertikalwanderungsverhalten (LONGHURST, 1976; RAYMONT, 1983). So halten sie sich während der Tagesstunden in tiefen, und daher relativ nahrungsarmen Wasserschichten auf, um dann nachts in nahrungsreiche, oberflächennahe Schichten aufzusteigen. Es ist allgemein akzeptiert, daß dieses Verhalten dazu dient, sich visuell orientierenden

Feinden zu entziehen (VINOGRADOV, 1970; ZARET & SUFFERN, 1976).

Die Steuerung dieser Vertikalwanderung des Zooplankton erfolgt hauptsächlich über das Licht (z.B. RAYMONT, 1983), aber auch andere Faktoren, insbesondere das Nahrungsangebot (ENRIGHT, 1977), scheinen eine wichtige Rolle zu spielen. Es ist daher sinnvoll anzunehmen, daß es sich hierbei um einen komplizierten Regelmechanismus handelt, der, je nach Umweltbedingungen und Spezies anders gewichtet (NICHOLLS, 1933), oben genannte Faktoren zur Steuerung der Vertikalwanderung benutzt. So wurde in die von BURKERT (1984) benutzte licht- und sattheitsabhängige Steuerung des Vertikalwanderungsverhaltens, eine zusätzliche Abhängigkeit von der zeitlichen Änderung der aufgenommenen Nahrung berücksichtigt. Dies war insbesondere deswegen erforderlich, da über mehrere Sommermonate ein tiefes Chlorophyllmaximum deutlich unterhalb der Deckschicht existiert (s. Kap. 3.1). Während dieses Zeitraums würde eine reine Licht-Hunger-Steuerung der Vertikalwanderung dazu führen, daß Zooplankter jeweils nur in den frühen Morgen- und Abendstunden durch eine Tiefenzone mit ausreichendem Nahrungsangebot schwimmen würden und dadurch, über den ganzen Tag integriert, nicht genügend Kohlenstoff assimilieren, um ihren Energiebedarf decken zu können. Ein solches Verhalten führe bei Testläufen in den Sommermonaten zum Verhungern der Zooplankter.

Um die Steuerung der Schwimmrichtung durch das Phytoplanktonprofil (BOHRER, 1980) zu berücksichtigen, dient in Gleichung (2.23b) der Parameter k_z , der nachts, wenn also keine Strahlung die Vertikalwanderung beeinflusst, über den Gradienten der Ingestion gesteuert, die Werte 1 und -1 annehmen kann. Die Schwimmrichtung des Zooplankters wird also geändert, wenn weniger Nahrung aufgenommen wird, als im Zeitschritt zuvor. Demzufolge wird das Vertikalwanderungsverhalten einer Zooplanktonkohorte im Modell wie folgt beschrieben:

für $Z_z(t-\Delta t) \leq H(t)$ gilt:

$$Z_z(t) = \text{Random} \cdot H(t); \quad \text{mit } 0 < \text{Random} < 1 \quad (2.23a)$$

und für $Z_z(t-\Delta t) > H(t)$:

$$Z_z(t) = Z_z(t-\Delta t) + k_z \cdot \text{Min}(\text{sign}(L_f); L_f) \cdot v_{\max} \cdot \Delta t \cdot W(t) \quad (2.23b)$$

mit $k_z = -1$ wenn $I(Z_z, t) = 0$ und $dS/dt < 0$; sonst $k_z = 1$

$$\text{und } L_p = I(t) - I_r + k_w \cdot (I_{\max} - I_g(t)) \quad (2.23c)$$

einer licht- und sattheits-bedingten Führungsgröße.

Hierbei sind

I_r : eine Referenzstrahlungsleistung,

I_g : die Ingestion eines Plankters,

k_w : eine Wichtungskonstante,

v_{\max} : die maximale Schwimmgeschwindigkeit eines adulten Zooplankters und der Wichtungsfaktor

$$W(t) = \left[0.3 + \frac{0.7}{T_r} \cdot T(Z_z, t) \right] \cdot \frac{G_{\text{eff}}(t)^{0.7}}{G_{\max}^{0.7}} \quad (2.24)$$

mit $0 < W(t) < 1$; wobei $G_{\max} = 100 \mu\text{gC}$ das effektive Gewicht eines adulten Zooplankters und $T_r = 25^\circ\text{C}$ eine Referenztemperatur ist.

Der individuelle Wichtungsfaktor $W(t)$ berücksichtigt, daß adulte Zooplankter schneller schwimmen können als Juvenile, (HARDY & BAINBRIDGE, 1954) sowie eine Temperaturabhängigkeit, die an die Temperaturabhängigkeit der Respiration (siehe Kap. 2.5.4) angelehnt ist (WEISSE, 1985).

2.5.2 Strategie der Nahrungsaufnahme

Die Menge des pro Zooplanktonkohorte assimilierten Kohlenstoffs ist eine Funktion der Phytoplankton-Konzentration $P(Z, t)$ (FROST 1972), des effektiven Gewichts G_{eff} (STEELE & HENDERSON, 1976) der Sattheit $S(t)$ (MULLIN, 1963; McALLISTER, 1970), sowie der Anzahl n_z der Individuen pro Kohorte. Da jede Zooplanktonkohorte während eines Zeitschritts Δt mehrere Tiefenstufen Δz durchwandern kann, muß ausgehend von der im Zeitschritt Δt zurückgelegten Strecke $\delta z = |Z_z(t) - Z_z(t+\Delta t)|$ eine mittlere Aufenthaltsdauer pro Tiefenstufe $\delta t = \Delta t \cdot \Delta z / \delta z$ berechnet werden, um

die gesamte Ingestion I_g eines Zooplankters im Zeitschritt ermitteln zu können. Abweichend von BURKERT (1984) wird daher folgender Ausdruck zur Berechnung von I_g benutzt:

$$I_g(t) = \sum_{z=Z_z(t-\Delta t)}^{Z_z(t)} W(t) \cdot \frac{\delta t}{\Delta t} \cdot \text{Min} \left[F_i \cdot P(z,t); I_{g_{\max}}(t) \right] \quad (2.25)$$

mit $F_i = 4 \cdot 10^{-9} \text{ m}^3/\text{s}$ der Filterrate
und $I_{g_{\max}}(t) = 4.2 \text{ } \mu\text{gC}/\text{s} - 3.2 \text{ } \mu\text{gC}/\text{s} \cdot S(t)$ der maximalen Ingestion. $W(t)$ ist der Wichtungsfaktor aus (2.24).

Die im Vergleich zu BURKERT (1984) deutlich erhöhte Filterrate F_i ist notwendig, da sonst ausschließlich in Blütesituationen (Phytoplanktonkonzentrationen von $\leq 54 \text{ mgC}/\text{m}^3$) eine ausreichende Nahrungsversorgung und damit das Überleben der Zooplankter sichergestellt wäre. Zudem werden dadurch, analog CUSHING's Kritik (1968), auch die Ergebnisse von KOEHL & STRICKLER (1981) berücksichtigt, die mit Hilfe von Zeitraffer-Filmaufnahmen ein selektives Fressverhalten von Copepoden beobachten konnten, daß sich in obiger Parametrisierung nur durch eine erhöhte Filterrate berücksichtigen läßt.

Die Sättigkeit S wird berechnet als

$$S(t) = S(t-\Delta t) + \frac{\Delta t}{t_m} \left[\frac{I_g(t)}{I_{g_{\max}}(t)} - S(t-\Delta t) \right] \quad (2.26)$$

mit $0 < S(t) \leq 1$

und t_m das Mittelungsintervall ist.

Für eine detaillierte Diskussion dieser Formel für den gleitenden Mittelwert von $S(t)$, siehe BURKERT (1984).

2.5.3 Stoffwechsel und Wachstum

Das Gewicht $G(t)$ eines Modell-Zooplankter setzt sich aus dem effektiven Gewicht $G_{\text{eff}}(t)$, das bis zum Erreichen des adulten Stadiums mit $G(t)$ identisch ist, und dem virtuellen Gewicht $G'(t)$ zusammen. Virtuelles Gewicht $G'(t)$ kann von den Zooplanktern erst nach Erreichen des adulten Stadiums ($G(t) \geq G_{\text{max}}$) gesammelt werden und repräsentiert dabei die zur Reproduktion (in Form von Eiern) angereicherte Biomasse (siehe 2.5.4). Zur Parametrisierung der Assimilation von gefressenem Phytoplanktonkohlenstoff und der Stoffwechselperluste wird in Anlehnung an STEELE & HENDERSON (1976) bzw. BURKERT (1984) folgende Formel benutzt:

$$G(t) = G(t-\Delta t) + \Delta t \cdot k_a \cdot R_a \cdot I_g(t) - \Delta t \cdot R_b \cdot W(t) \quad (2.27)$$

mit $k_a = 0.7$: Assimilationsrate
 $R_a = 0.6$: Stoffwechselausbeutefaktor und
 $R_b = 0.1$ (mgC/d): Ruherespiration

2.5.4 Reproduktion

Im Gegensatz zum Phytoplanktonmodell ist es nicht sinnvoll juvenile Zooplankter durch eine erhöhte Individuenzahl innerhalb der Mutterkohorte zu parametrisieren, da die Zustandsvariablen ausgewachsener Zooplankter sich entscheidend von denen der jüngeren unterscheiden. Insbesondere ist das effektive Gewicht eines adulten Calanoiden bis zu 500 X größer als in einem frühen Nauplienstadium. Dies wird im Modell durch den beschriebenen gewichts- (und temperatur-) abhängigen Wichtungsfaktor $W(t)$ beschrieben, der sich auf Ingestion, Respiration und die aktive Schwimffähigkeit auswirkt.

Wenn also eine Kohorte mit n_z ausgewachsenen Zooplanktern virtuelles Gewicht $G'(t)$ gesammelt und eine Reifezeit $A \geq 480h$ erreicht hat, so wird dieses Gewicht von dem Gesamtgewicht $G(t) \cdot n_z(t)$ der Kohorte abgezogen und auf ein neu zu schaffendes LAGRANGE'sches Teilchen übertragen. Diese neue Kohorte hat dann das Alter $A = 0$, das Minimalgewicht $G_{\text{min}} = 0.2$ (μgC) pro Zooplankter, und die neue Anzahl der Individuen in der Kohorte

wird durch $n_z(t) = 0.2 \cdot G'(t) / G_{max}$ festgelegt. Der Faktor 0.2 parametrisiert die Sterblichkeitsverluste bei Eiern und frühen Nauplienstadien. Die restlichen Zustandsvariablen wie Tiefe und Sättigkeit werden vom Mutterteilchen übernommen.

2.5.5 Fressverluste und Sterblichkeit

Zur Berechnung der Biomasseverluste einer Zooplanktonkohorte sind drei verschiedene Faktoren, nämlich Respiration, Fressfeinde und Sterblichkeit zu berücksichtigen.

Der Respirationsterm zur Parametrisierung des Grundmetabolismus aus Gleichung (2.27) gewinnt besonders dann an Bedeutung, wenn dieser den Term der Kohlenstoffassimilation überwiegt. Das führt dann zu einer Gewichtsabnahme der einzelnen Individuen in einer Zooplanktonkohorte.

Der zweite Prozeß ist der Verlust an Zooplanktern durch Fressfeinde. Unter der Annahme, daß es sich hauptsächlich um visuell orientierende Fressfeinde handelt (s. Kap. 2.5.1), ist eine Abhängigkeit von der Lichtenergie $I(Z_z, t)$ in der Tiefenstufe $Z_z(t)$ der Kohorte, sowie vom optischen Wirkungsquerschnitt der Zooplankter sinnvoll. Letzterer kann über das effektive Gewicht $G_{eff}(t)$ parametrisiert werden. Setzen wir in erster Näherung eine kugelähnliche Form voraus, so ist die Fläche des Plankters proportional zum Quadrat des Radius und dieser proportional zur dritten Wurzel des Gewichts. Somit läßt sich die Sichtbarkeit eines Plankters durch $k \cdot G_{eff}(t)^{2/3} \approx k \cdot G_{eff}(t)^{0.7}$ parametrisieren. Der dritte Prozeß ist die natürliche Sterblichkeit $k_G \cdot n_z$. Dieser und der Verlust durch Fressfeinde wirken sich auf die Anzahl n_z der Zooplankter pro Kohorte aus, die in jedem Zeitschritt wie folgt berechnet wird:

$$n_z(t) = n_z(t-\Delta t) \cdot \left[k_G + k_v \frac{G_{eff}(t)^{0.7}}{G_{max}^{0.7}} \cdot \frac{I(Z_z, t)}{I_r} \right] \quad (2.28)$$

Der Faktor k_v parametrisiert hierbei den Einfluß der Gewichts- und Lichtabhängigkeit der Fressverluste. Nach Reproduktion erfahren die Zooplanktonkohorten eine erhöhte Sterblichkeit, so daß nach einer weiteren Zeitspanne von 20 Tagen die Zahl der Zooplankter in der Mutterkohorte den Wert $n_z = 0$ erreicht

hat (BURKERT, 1984). Dies hat zum Ziel, daß die Zooplankter nicht 'ewig' leben, sondern einer mit dem Alter A zunehmenden Sterblichkeit unterliegen und beinhaltet zudem, daß bei der numerischen Verwaltung diese Speicherplätze dann für neue Zooplankter zur Verfügung stehen.

Analog zu der in Kapitel 2.4.3 beschriebenen Remineralisation wird zu allen Assimilationsverlusten und jedem Verlust an Biomasse, sei es durch Stoffwechsel, Sterblichkeit oder Freßfeinde die im Zeitschritt t proportional freigesetzte Stickstoffmenge

$$N(t)_{r,i} = R_v^{-1} \cdot [G(t-\Delta t)_i \cdot n_i(t-\Delta t)_i - G(t)_i \cdot n_i(t)_i] \quad (2.29)$$

eines Zooplankters i der Wassersäule wieder zugeführt. Obige Gleichung gilt -per definitionem- nur für positive Werte von N_r , da Kohlenstoffassimilation von Zooplanktern nicht mit einem erneutem Nährstoffentzug aus der Wassersäule verbunden sein darf. $R_v = C:N = 7:1$ ist hierbei das in Kapitel 2.4.2 angeführte REDFIELD - Verhältnis. Da die Nährstoffzuführungsrate durch bakteriellen Abbau absinkender, partikulärer, organischer Materie nicht-linear mit der Tiefe abnimmt (KARL et al., 1988; LORENZEN et al., 1983), werden die remineralisierten Nährstoffe in die darunter liegende Wassersäule, mit der Tiefe exponentiell abnehmend, verteilt.

Als Schnittstelle zum Phytoplanktonmodell ist desweiteren die Berechnung des Fressdrucks $f(z,t)$ der Zooplankter (s. Gleichung 2.20) notwendig, der definiert werden soll als:

$$f(z,t) = \frac{P(z,t) - \sum_1^n I g_{i'}(z,t) \cdot n_i(t)_i}{P(z,t)} \quad (2.30)$$

$I g_{i'}$ ist die Ingestion der Zooplanktonkohorte i in der Tiefe z zum Zeitpunkt t und n die Anzahl der LAGRANGE'schen Kohorten in dieser Tiefenstufe.

3. Der modellierte Jahreszyklus

Sowohl die physikalischen Zustandsgrößen der Deckschicht wie Temperatur und Deckschichttiefe, als auch die planktologischen Variablen wie Phytoplankton- oder Zooplankton-Biomasse weisen in gemäßigten Breiten einen starken Jahresgang auf (WOODS und BARKMANN, 1986; PARSONS et al., 1984). Diese Jahreszyklen der genannten Größen sind in der Hauptsache auf den saisonalen Zyklus der Tageslänge, den Zenitwinkel der Sonne aber auch auf die damit zusammenhängenden Jahresgänge von Bewölkung und Windgeschwindigkeit zurückzuführen. Daneben beeinflussen sich diese physikalischen und planktologischen Zustandsgrößen der Wassersäule in komplexer Weise auch untereinander (HARVEY, 1935; SVERDRUP, 1953; JERLOV, 1976). Dieses Kapitel soll dazu dienen, diese saisonale Variabilität mit dem Modell wiederzugeben und die Bedeutung von Wechselwirkungen abzuschätzen. Zu diesem Zweck ist es notwendig, mit dem vorgestellten Modell einen vollständigen Jahresgang zu simulieren. Darüber hinaus bietet die zyklische Schließung der Modellläufe die Möglichkeit einer Überprüfung der Plausibilität der Ergebnisse sowie möglicher Fehler in der Modellnumerik.

Zur Erzeugung eines solchen Jahreslaufes mußte zunächst mit Hilfe einer Reihe von Modellläufen ein geeigneter Parametersatz gefunden werden. Zum Zweck einer Parameterstudie war es aufgrund des großen Parameterfeldes notwendig, sich auf einige wenige, in der Literatur besonders umstrittene Prozesse und Parameter wie Respiration, Mortalität, Vertikalwanderung und Filterrate der Zooplankter zu beschränken. Die so ermittelten Parameterwerte sind in Kapitel 2 erläutert und im Anhang in der Liste der verwendeten Symbole aufgeführt. Diese Werte wurden, soweit nicht gesondert erwähnt, unverändert bei der Erzeugung des Jahreslaufs als auch bei den meridional variierten Simulationen in Kapitel 4 verwendet.

Zur Simulation eines Standard - Jahreslaufs wurde die Position 27°W 41°N ausgewählt, weil dort advektive Prozesse eine untergeordnete Rolle spielen und die Bilanz der Oberflächen-Energieflüsse im Jahresmittel geschlossen ist (BARKMANN, 1987). Somit sind die Fehler infolge der Beschränkung auf ein eindimensionales Deckschichtmodell auf dieser Position vernachlässigbar.

In Abbildung III.1 ist der Jahresgang einiger prognostischer Variablen des Modellstandardlaufs als Zeitreihe dargestellt. Im Gegensatz zu den übrigen Darstellungen von Zeitreihen der Deck-

schicht in dieser Arbeit ist in Abbildung III.1a der Übersicht wegen lediglich die während eines Simulationstages maximal erreichte Deckschichttiefe H_{max} aufgetragen. Die gestrichelte Linie in dieser Abbildung stellt die Tiefe der Nährstoffsprungschicht H_m dar, die über ein Konzentrationskriterium $k_m = 0.5 \text{ mMol/m}^3$ definiert ist. Die in Kapitel 2.4.2 beschriebene Halbsättigungskonstante k_m wurde daher gewählt, weil ab dieser Konzentration des anorganischen Stickstoffs die Modellphytoplankter nur noch die Hälfte der maximalen Nährstoffmenge aufnehmen können.

Die damit gekoppelten Zeitreihen der Phyto- und der Zooplanktonbiomasse sind in Abbildung III.1b dargestellt. Zur Veranschaulichung der Plausibilität der simulierten physikalischen Zustandsgrößen ist in Abbildung III.1c die saisonale Variabilität der Deckschicht- und BUNKER - Lufttemperatur aufgetragen. Abbildung III.2 zeigt die dazugehörigen Vertikalverteilungen von Temperatur, Phytoplankton-Konzentration, des solaren Strahlungsprofils und der Konzentration des anorganischen Stickstoffs für drei exemplarische Tage (120, 170 und 320, jeweils um 12.00 Uhr mittags) dieses Modellaufes.

Die Verflachung der Deckschicht im Frühjahr (Abb. III.1a) ermöglicht Phytoplanktonzellen in der Deckschicht etwa ab Tag 78 einen Netto-Energiegewinn, was sich in Abbildung III.1b, aufgrund einer steigenden Produktionsrate in einem starken exponentiellen Anwachsen der Phytoplanktonbiomasse ausdrückt. Die Profile am Tag 120 (Abb. III.2, durchgezogene Linien) stellen eine typische Situation während der Frühjahrsblüte dar. Das Temperaturprofil zeigt bereits eine relativ flache Deckschicht mit Temperatursprüngen auf 10 und 40 m, die der minimalen und maximalen Durchmischungstiefe entsprechen. Das Phytoplanktonprofil an diesem Tag zeigt eine fortgeschrittene Blüte, die fast den Stickstoff der euphotischen Schicht aufgezehrt hat. Die hohe Phytoplanktonkonzentration in der Wassersäule von bis zu 130 mgC/m^3 beeinträchtigt das Strahlungsprofil so massiv, daß bereits unterhalb von H_{max} die solare Strahlung auf 1% des Oberflächenwertes abgeklungen ist, was eine starke Verflachung der Kompensationstiefe nach sich zieht (s. Kap. 3.2). Das jährliche Maximum des organischen Kohlenstoffgehalts in der Wassersäule wird um den Tag 125 erreicht, was dem Zeitpunkt entspricht, an dem der Nährstoffvorrat der Deckschicht infolge der Assimilation durch die Phytoplankter erschöpft ist (Abb.: III.1a). Neben dem Absterben der selbstbeschatteten Algenzellen

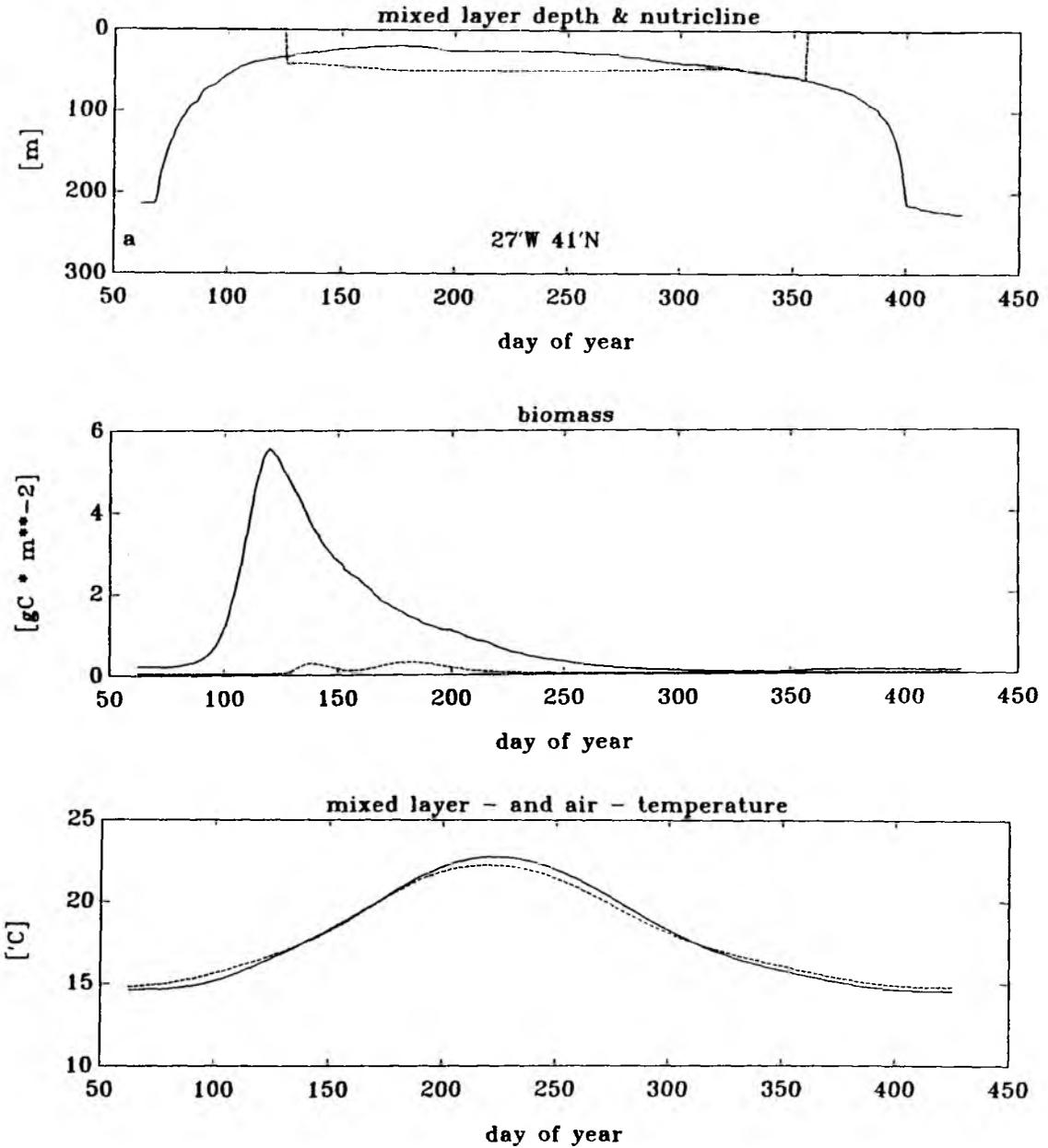


Abb. III.1: Zeitreihen (a) der Deckschichttiefe H_{max} und der Tiefe der Nährstoffsprungschicht, (b) der Phyto- (durchgezogene Linie) und Zooplanktonbiomasse (unterbrochene Linie) in der Wassersäule und (c) der Deckschicht- bzw. Lufttemperatur eines Modellaufs auf $27^{\circ}W$ $41^{\circ}N$.

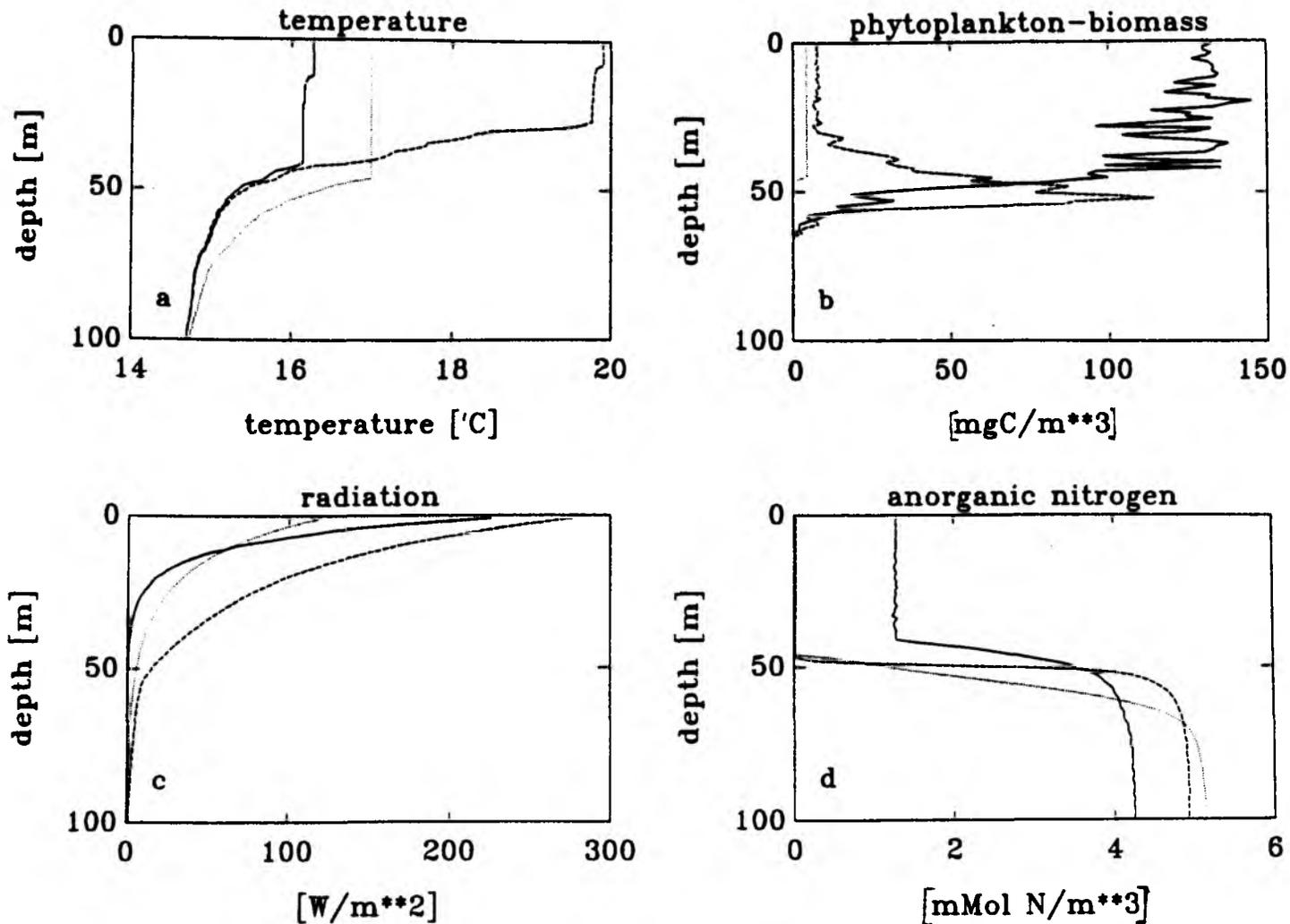


Abb. III.2: Simulierte Profile von (a) Temperatur, (b) Phytoplanktonbiomasse, (c) der solaren Strahlung und (d) des anorganischen Stickstoffgehalts in der Wassersäule auf 27°W 41°N an drei ausgewählten Tagen: Tag 120:(—), Tag 170:(---) und Tag 320:(...).

unterhalb der flachen Kompensationstiefe wird nach Erreichen des Blütemaximums die Phytoplanktonkonzentration der Wassersäule zunehmend durch Zooplanktonfraß reduziert, so daß ein Teil des primär erzeugten organischen Kohlenstoffs in die Zooplanktonbiomasse (gestrichelte Linie in Abbildung III.1c) überführt wird.

Es folgt eine lange oligotrophe Phase von ca. 6½ Monaten, in der die Primärproduktion auf relativ niedrigem Niveau hauptsächlich durch die Zufuhr regenerierter Nährstoffe (siehe Kap. 3.3) aufrechterhalten wird. Die Profile am Tag 170 (Abb. III.2, unterbrochene Linien) zeigen die Modellsituation im Sommer. Charakteristisch für die sommerliche Oligotropie ist die flache Deckschichttiefe $H < 25$ m und das deutlich tiefer liegende Phytoplanktonmaximum. Letzteres finden wir in ca. 50 m Tiefe, also innerhalb der saisonalen Sprungschicht (WOLF und WOODS, 1988), wobei das Maximum stets mit der Tiefe der Nährstoffsprungschicht korreliert ist. Nur dort kann während der oligotropen Phase "Neuproduktion" im Sinne von DUGDALE & GÖRING (1967) stattfinden, da sowohl ausreichend Nährstoffe als auch Licht in dieser Tiefe vorhanden sind. Infolge des stetigen Absinkens der Phytoplanktonzellen ist dieses Maximum kein "künstliches" Produkt variabler Sinkgeschwindigkeiten (JAMART et al., 1977) sondern Ergebnis eines dynamischen Prozesses, der durch die lokale Produktionsrate an der Nährstoffsprungschicht gesteuert wird.

Bis etwa zum Tag 180 sinkt die Nährstoffsprungschicht (Abb.: III.1a, gestrichelte Linie) durch die Produktion im absinkenden tiefen Phytoplanktonmaximum (s. Abb.: III.3) getrieben, stetig tiefer in die saisonale Temperatursprungschicht. Während dieser Phase beträgt die Absinkgeschwindigkeit des Maximums etwa 20 m pro Monat, wobei dessen Peak-Konzentration stetig zurückgeht.

In dem daran anschließenden Zeitraum balancieren die Neuproduktion auf der einen Seite und diffusive Prozesse auf der anderen Seite die Nährstoffsprungschicht in einer Tiefe von ca. 65 m über einen Zeitraum von fast einhundert Tagen, so daß ab Tag 200 ein schwach ausgeprägtes Phytoplanktonmaximum kurz unterhalb der Nährstoffsprungschicht in etwa 70 m stagniert.

Erst im Herbst sorgt die wieder absinkende Deckschichttiefe $H_{ms}(t)$ auf der einen Seite sowie die (infolge nachlassender Assimilation von Nährstoffen in der euphotischen Zone) wieder dominierende, turbulente Diffusion in der Sprungschicht auf der anderen Seite für eine Annäherung zwischen Deckschichttiefe

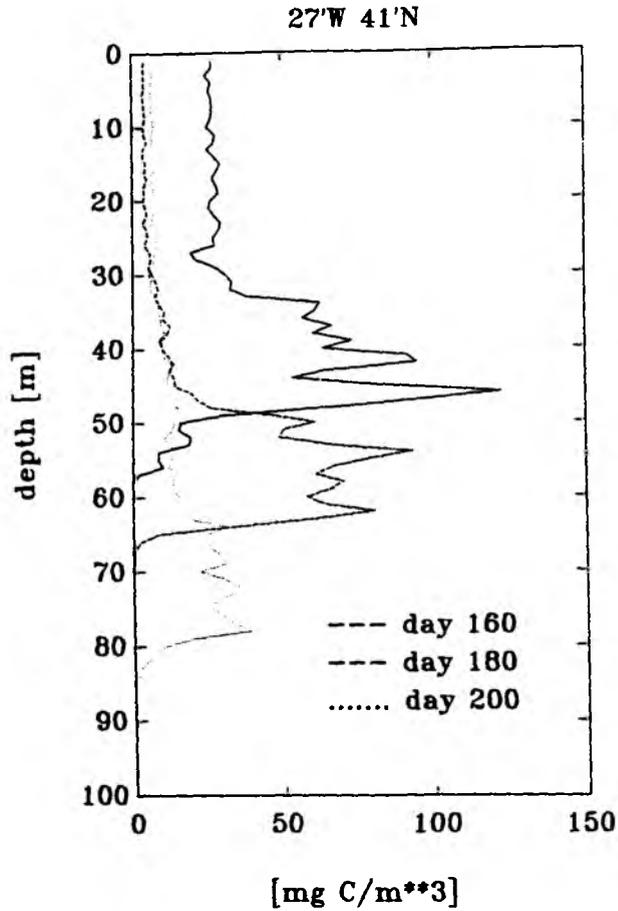


Abb. III.3: Simulierte Phytoplanktonprofile während der Vertiefungsphase zur Veranschaulichung der Absinkgeschwindigkeit.

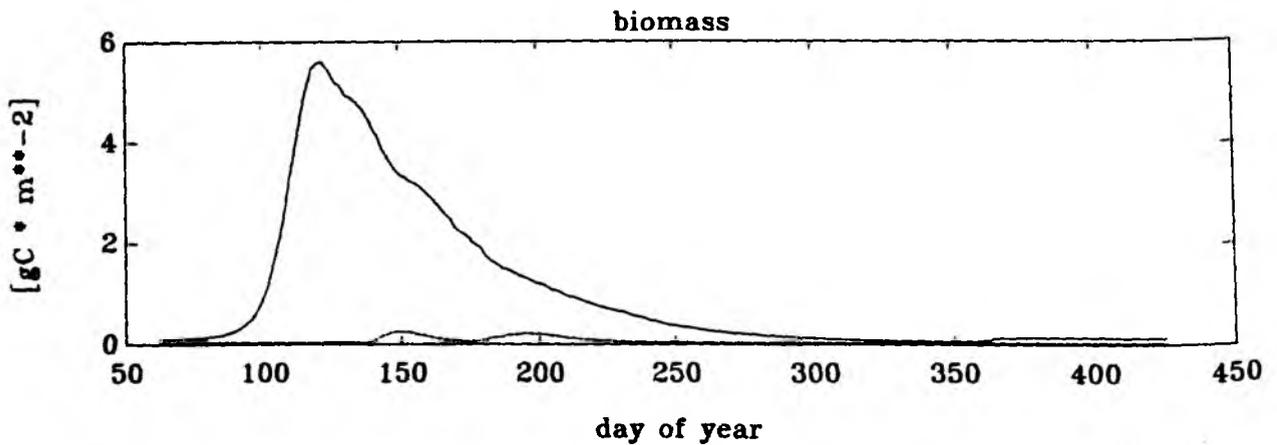


Abb. III.4: Jahresgang der Phytoplanktonbiomasse im zweiten Simulationsjahr

und Nährstoffsprungschicht. Die Situation im Herbst wird durch die Profile am Tag 320 (Abb III.2, gepunktete Linien) gut charakterisiert. Die Strahlung an der Meeresoberfläche ist deutlich zurückgegangen, doch dringt aufgrund der geringen Chl_a -Konzentration in der Deckschicht das Licht wesentlich tiefer ein als während der Frühjahrsblüte. Dies führt im Spätherbst bei Einmischung von Nährstoffen durch entrainment (Tag 325 in Abb.: III.1a) zu einer zweiten, wenn auch wesentlich unbedeutenderen, Planktonblüte in der Deckschicht. Die weitere Vertiefung der Deckschicht bewirkt, daß immer mehr Nährstoffe in die Deckschicht eingespült werden, die aber aufgrund der Produktion und der Vermischung in der nahezu Nährstoff-freien Deckschicht die Nährstoffsprungschicht zunächst ebenfalls vertieft. Um den Tag 360 bewirkt das Kreuzen von Kritischer Tiefe (SVERDRUP, 1953), und H_{max} den Zusammenbruch dieser Herbstblüte und den Beginn der biologisch unproduktiven Phase.

Die zyklische Schließung des Modelljahreslaufs also die Stabilität der produzierten Ergebnisse in den Folgejahren, ist ein Qualitätstest für das vorliegende Modell. Besonders unter Berücksichtigung der stark nichtlinearen Prozesse ist obiger Test ein wichtiges Kriterium für die Plausibilität der Ergebnisse. So wurde ein Modellauf durchgeführt, der, neben dem üblichen "spin-up" der Deckschichtroutine von einem Jahr, zwei weitere Jahre simulierte.

In Abbildung III.4 ist die Zeitreihe der Phyto- und Zooplanktonbiomasse für das zweite Simulationsjahr abgebildet. Obwohl die Anfangskonzentrationen nach dem ersten Jahreszyklus nicht erreicht werden konnten, wirken sich die um etwa ein Drittel verringerten Biomassen am Anfang des zweiten Jahres nur unwesentlich auf das folgende Jahr aus.

Beim Jahresgang der Phytoplanktonbiomasse unterscheiden sich weder die Terminierung der verschiedenen Charakteristika, noch die absoluten Konzentrationen in der Wassersäule signifikant. Lediglich bei der Zooplanktonbiomasse findet man im Vergleich zum Vorjahr eine zeitliche Verschiebung der Reproduktionszyklen um etwa zehn Tage, die mit einer 30%igen Abnahme der Gesamtbio-masse verbunden ist. Dieser Effekt ist sehr wahrscheinlich in den wellenförmigen Reproduktionszyklen und deren fester Periode zu suchen. Ein Simulationsjahr stellt demnach keinen ausreichenden Zeitraum dar, um genügend Diversität in die Zooplankton-Zustandsvariablen zu bekommen. An dieser Stelle muß

allerdings auch erwähnt werden, daß eine größere Artenvielfalt diese starren Reproduktionszyklen verwischen würde.

Insgesamt läßt sich jedoch sagen, daß das Modell die typischen Charakteristika von beobachteten Phytoplanktonverteilungen in der Wassersäule zu den verschiedenen Jahreszeiten gut wiedergeben kann und die gewählte Parametrisierung erstaunlich unempfindlich gegenüber veränderten Anfangskonzentrationen von Phyto- und Zooplanktonbiomassen reagiert.

3.1 Einfluß von Phytoplankton auf Temperaturprofile und den Wärmehaushalt der Wassersäule

In der Wassersäule wird die einfallende solare Strahlung stark wellenlängenabhängig absorbiert. Neben der Klarwasser-Attenuation wird das Unterwasser-Lichtfeld auch durch die Anwesenheit von Chlorophyll_a, also durch Phytoplankton, in Abhängigkeit von dessen Konzentration beeinflusst. Dadurch verändern sich die Streuung sowie die Absorptionseigenschaften des Meerwassers für das Spektrum der solaren Strahlung (JERLOV, 1976; PRIEUR und SATYENDRANATH, 1981). So wird sich bei gleicher Einstrahlungsleistung auch die Verteilung der absorbierten Wärmeenergie (also das Temperaturprofil) in der Wassersäule ändern (WOODS & BARKMANN, 1986). In welchem Maße dies geschieht, hängt aber stark von der vertikalen Verteilung der Phytoplanktonkonzentration ab. Da, wie in Kapitel 3. erläutert, sowohl die Form des Profils als auch die absolute Konzentration von Phytoplanktonern einem starken saisonalen Zyklus unterworfen sind, wird man also in der Hauptsache auch hier einen deutlichen Jahresgang dieses Einflusses und dessen Auswirkungen erwarten. LEWIS et al. (1985) untersuchten den Einfluß inhomogener Chl_a-Profile auf die Erwärmung und die Konvektion in der Wassersäule. Dies zugrundeliegend vermutete LEWIS (1987) Auswirkungen auf den Wärmehaushalt des Ozeans. Um festzustellen, ob (und wenn wieviel) die veränderten Temperaturprofile Einfluß auf den Wärmehaushalt der Wassersäule ausüben, soll in diesem Kapitel der Zusammenhang zwischen Phytoplankton- und Temperaturprofilen untersucht werden.

Unter der Voraussetzung, daß die in der gesamten Wassersäule absorbierte Strahlungsenergie von der Phytoplanktonkonzentration unabhängig ist, läßt sich aufgrund zu erwartender Unterschiede in den Deckschichttemperaturen sagen, daß die Oberflächenwärmeflüsse einer Veränderung unterliegen werden, da sie in erster Linie vom Temperaturgradienten an der Grenzfläche abhängen. Unter Vernachlässigung der Advektion (eindimensionales Deckschichtmodell) lautet aber die Wärmehaushaltsgleichung für

die Oberfläche (2.1 und 2.5) aus Kapitel 2.1 wie folgt:

$$\frac{\delta Q}{\delta t} \Big|_{z=0} = Q_{ir} + Q_{lh} + Q_{sh} - I_0$$

Aus dieser Gleichung und dem oben Gesagten folgt, daß somit auch Auswirkungen auf den Wärmehaushalt zu erwarten sind. Um diese Auswirkungen abzuschätzen, wurden zwei Modellläufe auf der Position 27°W 41°N durchgeführt, die sich lediglich durch die An- beziehungsweise Abschaltung der 'biologischen Subroutinen' unterscheiden.

Die Abbildung III.5 zeigt je zwei modellierte Temperaturprofile für verschiedene Zeitpunkte im Jahr. Prinzipiell läßt sich feststellen, daß die Temperaturprofile mit Berücksichtigung eines chlorophyllabhängigen Attenuationskoeffizienten fast über das ganze Jahr eine flachere Deckschicht aufweisen. Dies entspricht der Erwartung, da der höhere Attenuationskoeffizient die solare Strahlung nicht so tief eindringen läßt. Analog dazu findet man während der Erwärmungsphase (detrainment) bei den flacheren Profilen auch höhere Deckschichttemperaturen. Zu Beginn dieser Phase, also etwa um den Tag 100 treten bereits die genannten Unterschiede aber mit nahezu identischen Wärmehalten (siehe Tabelle II) auf. Bei fortschreitender, saisonaler Entwicklung (Tag 200 in Abb. III.5) verstärken sich die Unterschiede zwischen Deckschichttemperaturen und den Durchmischungstiefen. Im planktologisch beeinflussten Temperaturprofil bewirkt die höhere Deckschichttemperatur auch eine erhöhte langwellige Ausstrahlung und je nach Temperaturunterschied zur darüberliegenden Luftschicht veränderte Wärmeflüsse an der Grenzfläche. Anzumerken ist an dieser Stelle, daß aufgrund der Konzeption des Deckschichtmodells (siehe Kap. 2.1) keine direkte Koppelung, also Erwärmung oder Abkühlung der Luft, durch die Wärmeflüsse an der Grenzschicht erfolgt, da die 'Fourier'-entwickelten BUNKER-Monatsmitteltemperaturen der Luft als Randbedingungen in das Modell eingehen. Indirekt sind aber die damit einfließenden saisonalen Änderungen der Lufttemperatur eine Folge der mittleren Wärmeflüsse in oder aus dem Ozean, so daß man in erster Näherung davon ausgehen kann, daß die durch vollständige Rückkopplung veränderten Wärmeflüsse, je nach Betrag und Richtung, leicht darüber oder darunter liegen

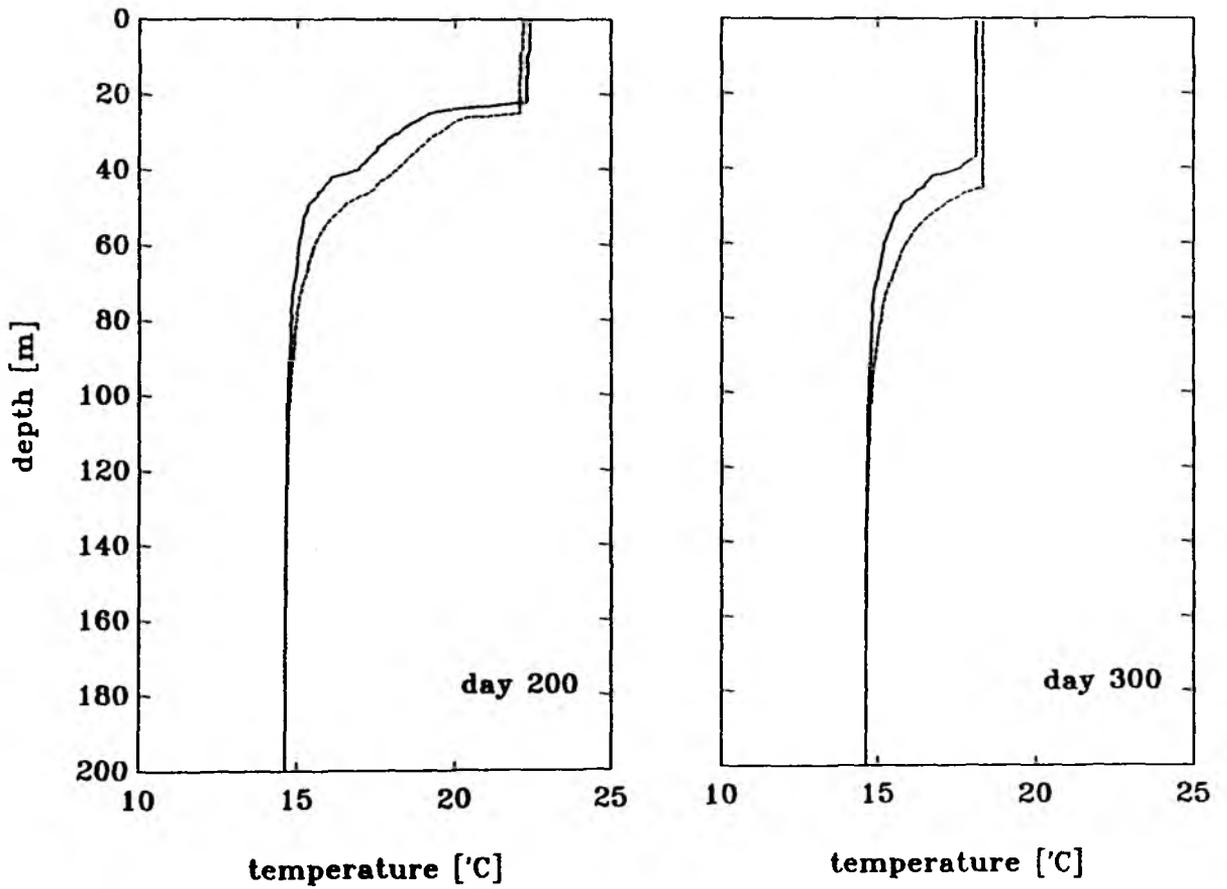


Abb. III.5: Simulierte Temperaturprofile zwei ausgewählter Tage mit (—) und ohne (---) Chlorophyll-abhängigen Attenuationskoeffizienten.

werden. Da der hier auftretende Fehler in der Erwärmungsphase ein anderes Vorzeichen hat als während der Abkühlungsphase des Ozeans, wird er im Jahresmittel nahezu verschwinden. In jedem Fall bewirkt die über 0.3°C höhere Deckschichttemperatur (Tag 160, Abb. III.6a) auch höhere Wärmeverluste an die Atmosphäre, da die Oberflächenwärmeflüsse (siehe Kap. 2.1) an die Temperaturdifferenz zwischen Ozean und Atmosphäre gekoppelt sind. Dies wirkt sich wiederum auf den Wärmehaushalt der sommerlichen Wassersäule (Abb. III.6b) aus.

Am Tag 250 ist der Unterschied in den Deckschichttemperaturen fast verschwunden (Abb. III.6a). Das um diesen Tag auftretende Maximum der Wärmeinhaltsdifferenzen ($\Delta Q_i = Q_{i_w} - Q_{i_c}$ in Abb. III.6b) entspricht ca. 12% der Jahresamplitude des Wärmeinhalts

$$Q_i = \rho c_p \int_0^{250} T(z) \delta z$$

der Wassersäule auf dieser Breite.

Tabelle II :

Differenzen im Wärmeinhalt der Wassersäule

Day no.	HANEY's flux ΔQ_{i_0} [MJ/m ²]	fix. BUNKER flux ΔQ_{i_1} [MJ/m ²]	korr.heat-cont. ΔQ_i [MJ/m ²]
100	1	%	1
150	73	%	73
200	209	-1	210
250	253	-2	255
300	195	-3	198
350	108	-5	113
400	43	-6	49
424	35	-6	41

Diese, im Jahresverlauf zunächst wachsende Differenz im Wärmeinhalt zwischen den beiden Modellläufen wird mit dem Beginn der Abkühlungsphase wieder verringert. Am Tag 300 (Abb.: III.5) ist zwar weiterhin die flachere Deckschicht im biologisch beeinflussten Temperaturprofil zu erkennen, doch ist durch 'entrainment' vergleichsweise kälteres Wasser aus der Sprungschicht in die Deckschicht eingemischt worden. Dies wirkt sich im Gegensatz zur Erwärmungsphase in geringeren Wärmeverlusten der Wassersäule aus, so daß wieder eine Angleichung der Wärmeinhalte von Q_{iw} und Q_{ie} in der saisonalen Entwicklung der Modellstudien stattfindet. Am Tag 424 (Tag 60 des Folgejahres, Abb. III.6b), also genau ein Jahr nach Beginn der Modellläufe, können wir immer noch einen Unterschied im Wärmeinhalt ΔQ_{ie} (Tab. II, 1. Spalte) feststellen, der auf den Einfluß der Mikroalgen in der Wassersäule zurückzuführen ist.

Zur Abschätzung des numerischen Fehlers bei der Berechnung des Wärmeinhalts wurden die beiden Modellläufe, also mit und ohne Chl_a -Beeinflussung, mit den aus dem BUNKER-Datensatz fest vorgegebenen Wärmeflüssen durchgeführt. Da sich also weder die Wärmeflüsse noch die in der Wassersäule absorbierte Strahlungsenergie zwischen diesen beiden Läufen unterscheiden, darf auch kein Unterschied im Wärmeinhalt auftreten. In Tabelle II, 2. Spalte, ist dennoch eine, mit der Simulationszeit wachsende, systematische Differenz im Wärmeinhalt der Wassersäule ΔQ_{ie} zwischen den Modellsimulationen ablesbar. Letztere kann nur auf numerische Rundungsfehler bei der Anwendung der Mischungsregel aufgrund der unterschiedlichen Temperaturgradienten in der Sprungschicht zurückgeführt werden.

Wie in Tabelle II ersichtlich, hat dieser kleine systematische Fehler ein anderes Vorzeichen als die Ergebnisse der Simulationen (Spalte 1). Von daher vergrößern sich die somit korrigierten Wärmeinhalts-Unterschiede dieser Studie (Spalte 3) besonders am Tag 424. Der Unterschied von 41 MJ/m^2 am Ende eines Jahreslaufes entspricht ca. 2% der Jahresamplitude des Wärmeinhalts der Wassersäule auf dieser Breite.

Der Einfluß des Phytoplanktons auf die Deckschichttiefe ist nur saisonal von Bedeutung. Wie in Abbildung III.6c ersichtlich, ist die Deckschichttiefe im planktologisch beeinflussten Fall zwar fast während des gesamten Jahres etwas flacher, doch bewirkt der geringere Wärmeinhalt der Wassersäule erst im Früh-

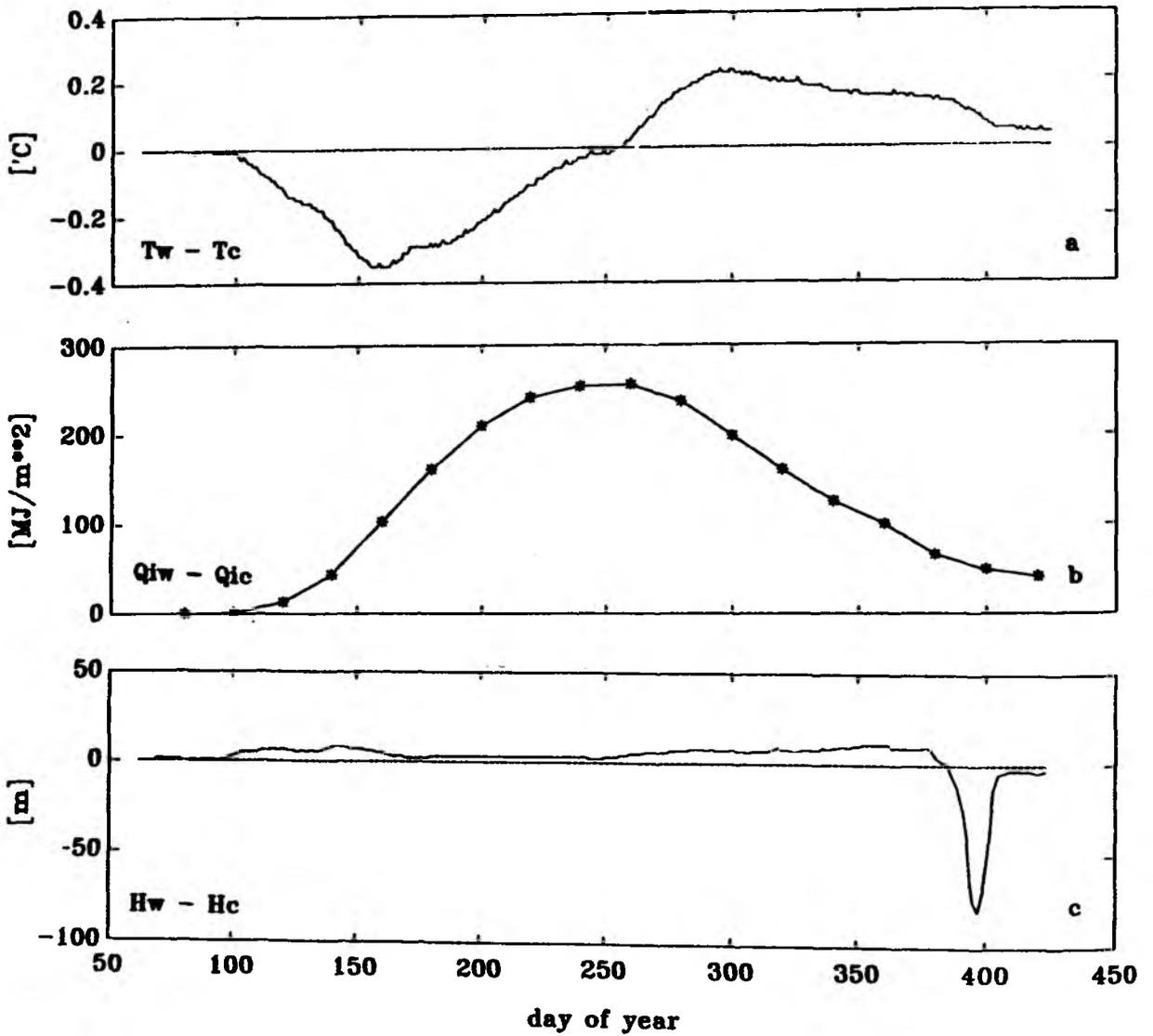


Abb. III.6: Zeitreihen der Differenzen von (a) Temperatur, (b) Wärmeinhalt und (c) Deckschichttiefe bei Klarwasser-Attenuation (Index: w) und zusätzlicher Berücksichtigung des Chl_a -Inhalts der Wassersäule (Index: c).

Jahr des Folgejahres eine wesentlich schnellere Deckschichtvertiefung, was sich in dem großen Signal von ($H_w - H_e$) um den Tag 400 ausdrückt.

Mit allem Vorbehalt bezüglich der nur ungenügend abschätzbaren Fehler durch die nicht an die veränderten Flüsse angepasste Lufttemperatur, kann man den Einfluß des Phytoplanktons auf das Temperaturprofil, aber auch auf den Wärmehaushalt der Wassersäule als zumindest saisonal bedeutend einschätzen. Der genannte, saisonal sich umkehrende Fehler verstärkt aber die gefundenen Effekte, weil bei der Erwärmung der Atmosphäre (aufgrund von Konvektion) eine viel größere Luftschicht beteiligt ist, als bei der Abkühlung (stabilisierende Schichtung) der Luft durch den Ozean. Von daher wird der wärmeren, chlorophyllreichen Deckschicht im Frühjahr mehr Energie entzogen, während in der Abkühlungsphase eine kühlere, wassernahe Luftschicht isolierend wirkt. Die in dieser Modellstudie gefundene Differenz im Wärmeinhalt nach einem Jahreszyklus läßt den Schluß zu, daß bei verminderten Chl_a -Konzentrationen in der Deckschicht der Ozean mehr Wärmeenergie speichern kann.

Die drohende Verschiebung der Klimazonen durch den globalen Treibhauseffekt dürfte im Mittel durch die Veränderung der Oberflächenwärmeflüsse zu flacheren Deckschichttiefen führen, da die turbulente Wärmeleitfähigkeit mit der Tiefe stark abnimmt und die zusätzliche Wärme zunächst oberhalb der permanenten Sprungschicht gefangen bleibt (OFFENBORN & GRASSL, 1981).

Dies beeinflusst den Zeitpunkt des Blütebeginns sowie das Erreichen der oligotrophen Phase so, daß besonders in den gemäßigten Breiten der Zeitraum der Nährstoffverknappung, also auch der Chl_a -Verarmung in der Deckschicht, verlängert wird, da bei unveränderter solarer Strahlungsleistung der Nährstoffvorrat einer flacheren Deckschicht schneller verbraucht ist. Zudem wird der zunehmende Anteil ultravioletter Strahlung im solaren Spektrum aufgrund der wachsenden polaren Ozonlöcher in den kommenden Jahrzehnten, zu einem verstärktem Abtöten von oberflächennahen Phytoplanktonzellen besonders in hohen Breiten führen (HOLM-HANSEN, 1989). Es liegt also der Schluß nahe, daß der Ozean durch diese Rückkopplung wahrscheinlich einen dämpfenden Einfluß auf die globale Erwärmung hat, da rein physikalisch zusätzliche Wärmeenergie in der Deckschicht gespeichert und somit der Atmosphäre entzogen werden kann. In diesem Zusam-

menhang ist jedoch auch zu bedenken, daß die in Kapitel 3.4 behandelten Kohlenstofftransporte in den tiefen Ozean durch geringere Phytoplanktonproduktion in der euphotischen Zone negativ beeinflußt werden. Beide Faktoren sind also eine Funktion des Temperaturgradienten zwischen Ozean und Atmosphäre. Welcher dieser beiden gegenläufigen Effekte aber letztendlich stärker auf die Erwärmung der Atmosphäre Einfluß nehmen wird, das heißt ob die Rolle des Weltozeans als CO₂-Senke in Zukunft an Bedeutung gewinnen oder verlieren wird, ließe sich nur mit einem, noch zu entwickelnden, umfassenden Primärproduktion-GCM-Klimamodell abschätzen.

3.2 Saisonale Variabilität der SVERDRUP-Bedingung

SVERDRUP (1953) führte zwei für die Primärproduktion in der Wassersäule entscheidende, physikalisch beeinflusste Größen ein, nämlich die Kompensationstiefe H_{co} und die Kritische Tiefe H_{cr} . Erstere wird als die Tiefe definiert, ab der im Tagesmittel den Phytoplanktern nicht mehr genügend Lichtenergie zur Verfügung steht, um deren Respirationsverluste zu kompensieren. Es gilt also

$$\overline{P_{\infty}(H_{co})} = 0$$

Unter Berücksichtigung, daß bei großen Durchmischungstiefen der Deckschicht einzelne Phytoplankter oberhalb der Turbokline mal über - und mal unter diese Kompensationstiefe gemischt werden, ist es hilfreich eine weitere, größere Tiefe zu definieren, unterhalb der die über 24 h gemittelte Produktion der gesamten, darüberliegenden Schicht zum Erliegen kommt:

$$\int_0^{d H_{cr}} \int_0^{24} P_{\infty}(z, t) \delta z \delta t = 0$$

Diese Tiefe wird mit 'Kritischer Tiefe' bezeichnet.

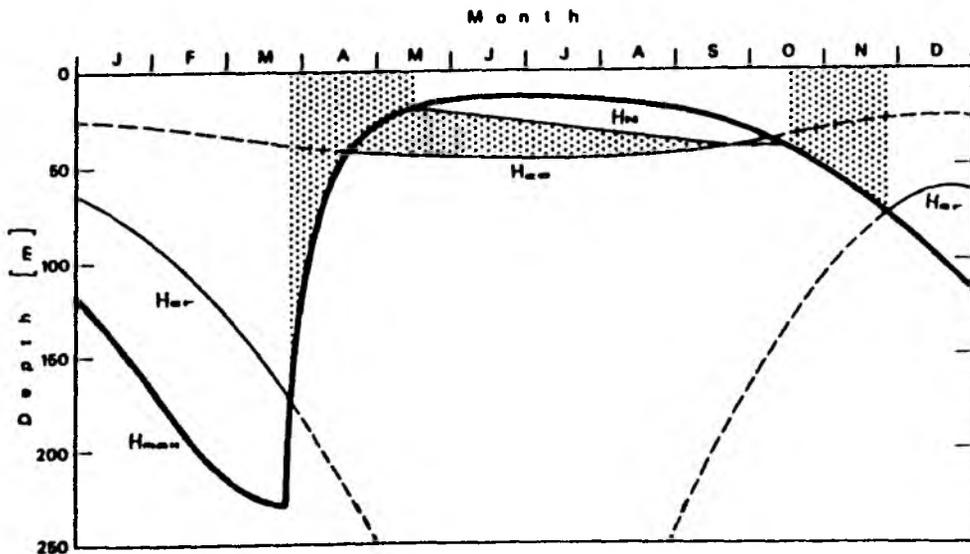


Abb. III.7: Schematische Darstellung des Zusammenhangs zwischen H_{max} , H_{co} , H_{cr} , H_n und den Bereichen in denen Neuproduktion im Jahresgang möglich ist. (nach STRASS & WOODS, 1990)

Abbildung III.7 zeigt die saisonale Änderung des schematischen Zusammenhangs zwischen oben genannten Größen und H_{max} bzw. den daraus resultierenden Tiefenbereichen möglicher Primärproduktion. Die SVERDRUP-Theorie berücksichtigt allerdings infolge der Integration über einen Tag nicht die tägliche Variabilität der Deckschichttiefe und damit der Produktion. Besonders im Frühjahr und Winter kann nämlich am Tage die Tiefe der durchmischten Schicht stark von ihrem Tagesmaximalwert abweichen (s. Abb.: IV.3-12) und somit, auf wenige Stunden begrenzt, Produktion in der Deckschicht ermöglichen obwohl $H_{cr} < H_{max}$ ist.

Die harmonische Änderung von Kritischer- und Kompensationstiefe in der schematischen Darstellung zeigt, daß eine konstante Attenuation zugrunde gelegt wurde. Das vorliegende Modell bietet aber die Möglichkeit, die Variabilität von H_{co} und H_{cr} im Jahresverlauf zu simulieren und dabei den Einfluß der Selbstbeschattung der Phytoplankter auf diese Größen zu untersuchen.

Zu diesem Zweck ist es notwendig, mit den Gleichungen (2.17) und (2.18) eine durchschnittliche und über 24 h gemittelte Kompensationslichtstärke zu ermitteln. Dazu wurde eine mittlere Effizienz: $\exp(-I(Z,t)/I_m(t))$ (aus Gleichung (2.17)) von 0.5 und eine mittlere Temperatur $T(Z,t)$ von 15°C angenommen, womit sich die über einen Tag integrierte Kompensationslichtenergie ergibt zu

$$E_{co} = 3 \text{ [J/m}^2\text{]}.$$

Abbildung III.8 zeigt den Jahresgang der dazugehörigen Kompensationstiefe (a) und der berechneten Kritischen Tiefe (b) des Standardmodellauflaufes auf 41°N jeweils mit (durchgezogene Linie) und ohne (gestrichelte Linie) Chl_a -beeinflußten Attenuationskoeffizienten aus den ermittelten Strahlungsprofilen des Modells. Die Kritische Tiefe wurde dazu aus der Abhängigkeit

$$\int_0^{d H_{cr}} \int_0^{\infty} I(z,t) \delta z \delta t = E_{co}$$

ermittelt. Die Wahl eines mittleren Effizienzfaktors von 0.5, der für die Berechnung beider Tiefen entscheidend ist, scheint, gemessen an Tiefe und Verlauf der Nährstoffsprungschicht aus Abbildung III.1a im Vergleich mit der Kompensationstiefe, der mittleren Effizienz während eines Modellaufs nahezu kommen. Deutlich erkennbar ist in Abbildung III.8 die zu erwartende Verflachung dieser Tiefen im planktologisch beeinträchtigten Fall zwischen Frühjahr und Herbst. Bemerkenswert jedoch ist die

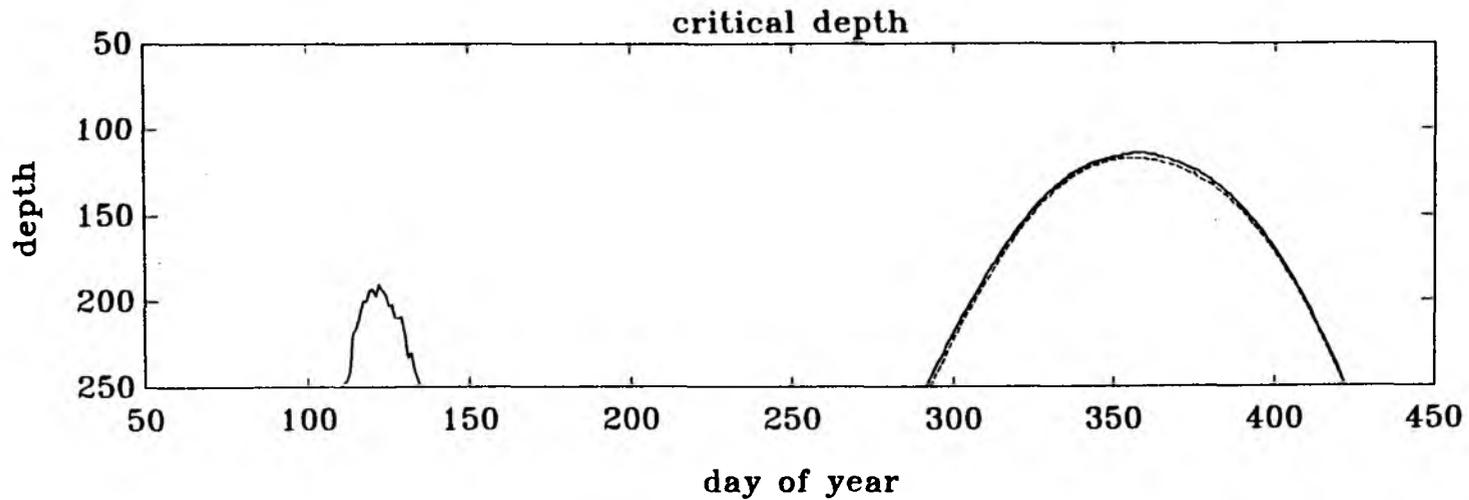
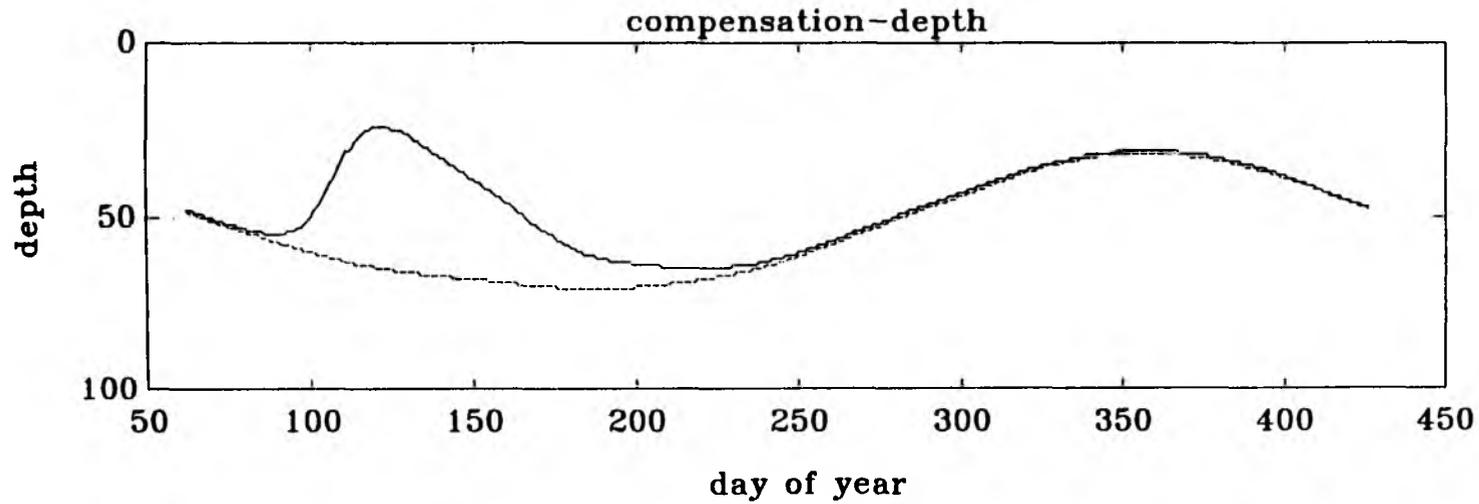


Abb. III.8: Jahresverlauf von Kompensations- und kritischer Tiefe mit (—) und ohne (---) chlorophyllspezifischen Attenuationskoeffizienten.

starke Abweichung beider Größen während der Frühjahrsblüte. Besonders die flache Kompensationstiefe von unter 25 m bei einer Deckschichttiefe H_{max} von etwa 30m um Tag 125 bedeutet für die in der saisonalen Sprungschicht, also unterhalb der durchmischten Schicht, befindlichen Phytoplankter einen Nettoenergieverlust, der nach wenigen Tagen zum Absterben der Planktonzellen führt. Diese Phase einer relativ flachen Kompensationstiefe von weniger als 50 m hält über einen Zeitraum von etwa einem Monat, von Ende April bis Anfang Juni, an. Hauptsächlich dieser Effekt und nicht nur die Verknappung der Nährstoffe führt nach Deckschichtverflachung - so die Modellergebnisse - zu dem regelmäßig beobachteten (BILLETT et al., 1983; DAVIS & PAYNE, 1984) massiven Absinken abgestorbener Phytoplanktonzellen (marine snow) im Frühjahr (s. Kap.: 3.4).

3.3 Neue und regenerierte Produktion

Unter den offenen Fragen im Zusammenhang mit der Primärproduktion ist der saisonal variiierende Anteil der regenerierten Produktion eine der interessantesten, aber auch am schlechtesten meßbaren Größen. Unter 'Regenerierter Produktion' versteht man den Anteil der Gesamtproduktion, der nur durch die Assimilation von regenerierten Nährstoffen aufrecht erhalten wird. Die Zurückführung von Nährstoffen in die euphotische Zone geschieht durch zwei in den Kapiteln 2.4.4 und 2.5.5 behandelte Prozesse:

- 1.) durch Remineralisation der organisch gebundenen Nährstoffe abgestorbener Phytoplankter infolge bakteriellen Abbaus,
 - 2.) durch Ausscheidungen und Exkremente der Zooplankter.
- Letzteres wird durch den Fresserfolg des Zooplankton gesteuert.

Das Verhältnis von neuer Produktion P_N (DUGDALE & GÖRING, 1967) zur Gesamtproduktion P_G (f-Ratio) hat sich als ein Maß zur Bestimmung des Blütezustands durchgesetzt (EPPLEY & PETERSON, 1979). Der schnelle Umsatz des Stickstoffs im sogenannten kleinen Nährstoffkreislauf (PARSONS et al., 1984) sowie die Unzulänglichkeiten der ^{15}N -Methode bei der Bestimmung der f-Rate (EPPLEY & PETERSON, 1979) erschwert quantitative Messungen regenerierter Produktion. So wird der Anteil von P_N an der Gesamtproduktion üblicherweise rechnerisch mit $P_N = P_G - P_{\text{alt}}$ bestimmt. Die neue Produktion P_N kann man aus der winterlichen Stickstoffkonzentration der euphotischen Zone (LANCELOT & BILLEN, 1985; STRASS, 1989) oder aus dem Fluß organischen Kohlenstoffs an der Untergrenze der biologisch-aktiven Schicht (DEUSER, 1986) abschätzen, während P_G üblicherweise über die ^{14}C -Methode bestimmt wird.

Das vorliegende Modell hingegen bietet durch entsprechend modifizierte Simulationen die Möglichkeit, indirekt das Verhältnis von neuer zu regenerierter Produktion zu untersuchen. Zu diesem Zweck wurden zwei sonst völlig identische Standardmodellläufe durchgeführt, die sich nur darin unterschieden, daß in dem einen Fall die Remineralisation des zellinternen Stickstoffs der Phytoplankter sowie durch die Ausscheidungen der Zooplankter unterbunden wurde.

Die zur Auswertung herangezogenen Zeitreihen der Produktion waren so stark verrauscht, daß selbst bei vorgenommener Glät-

tung die Unterschiede der beiden Modellläufe nicht klar erkennbar waren. Von daher sollen die Biomassenzeitreihen als integrale Größen der Produktion zur Interpretation herangezogen werden. Die nicht-lineare Wechselwirkung zum Zooplankton erfordert allerdings eine vorsichtige Interpretation der Ergebnisse.

In der Abbildung III.9 sind die Phytoplankton - Biomassenzeitreihen dieser beiden Simulationen dargestellt. Aus dem Verlauf der Kurven wird deutlich, daß etwa bis Mitte Juni (Tag 170) keine signifikanten Unterschiede auftreten. Nach der Nährstoffverknappung in der Deckschicht ist neue Produktion nur noch an der Nährstoffsprungschicht möglich (s. Kap 3.). Die analog dazu stattfindende Vertiefung der Nährstoffsprungschicht bewirkt infolge der mit der Tiefe abnehmenden Strahlungsenergie auch eine Abnahme der Produktion. Werden keine neuen Nährstoffe in die euphotische Zone transportiert (z.B. durch windbedingte Deckschichtvertiefungen oder Auftriebsereignisse), kommt die Neuproduktion im Spätsommer fast zum Erliegen, so daß die Phytoplanktonbiomasse in der Wassersäule im Modelllauf ohne Nährstoffrückführung (Abb. III.9, gestrichelte Linie) unter die Winterkonzentration fällt. Der Standardlauf mit Remineralisation (durchgezogene Linie) weist dagegen eine bis zu 300 % höhere Biomasse in der Wassersäule während der oligotrophen Phase auf. Auffallend ist zudem, daß sich nur im Standardmodelllauf eine Herbstblüte ausbildet. Dieses Phänomen ist darauf zurückzuführen, daß aufgrund der veränderten optischen Eigenschaften der Wassersäule die Nährstoffsprungschicht im zweiten Fall ca. 10 m tiefer durch die Phytoplankter aufgezehrt werden kann. Deshalb erfolgt das Einmischen von Nährstoffen in die Deckschicht zu spät im Jahr (nämlich nach dem Schnittpunkt zwischen Deckschichttiefe und Kritischer Tiefe, siehe Abb. III.7), um noch Produktion in der Deckschicht zuzulassen.

Nach dem Eintreten der winterlichen Deckschichtvertiefung gleichen sich die Biomassenkurven beider Simulationen wieder an. Eine Bestimmung der f -Rate, obwohl sehr wünschenswert, ist aufgrund der sehr verrauschten Zeitreihen der Produktion und der Wechselwirkung der Zooplankter zum Phytoplankton-Biomassenjahresgang nicht zufriedenstellend möglich. Aus Abbildung III.9 läßt sich jedoch eine Bandbreite von 0.1 bis 0.9 für mögliche Werte von f abschätzen.

Abbildung III.10a zeigt das Differenzprofil des anorganisch ge-

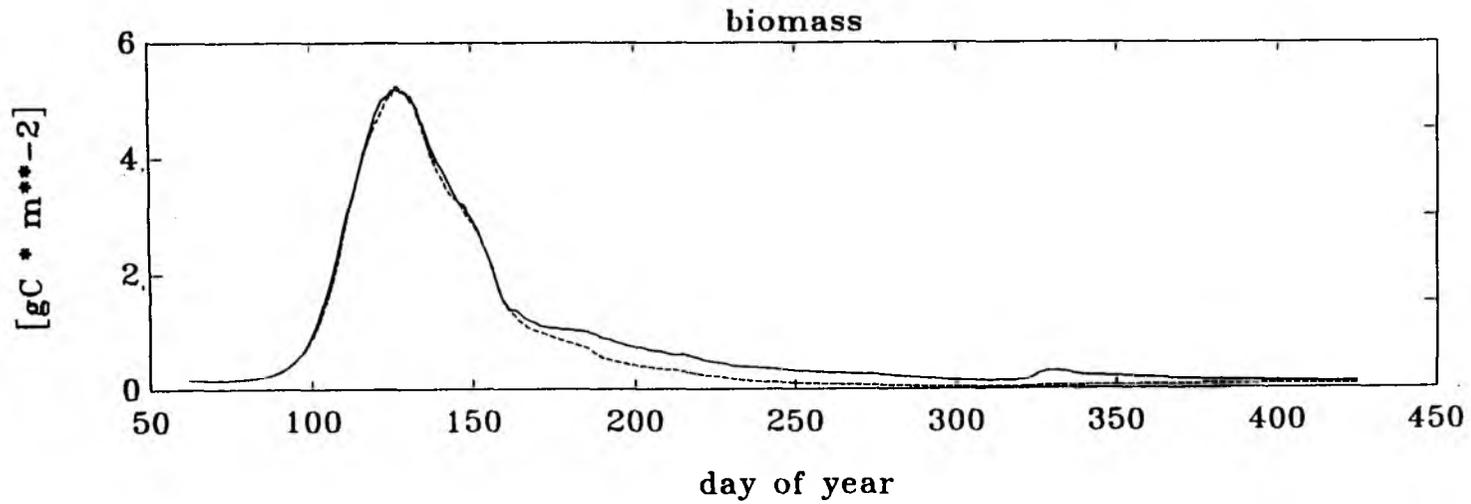


Abb. III.9: Biomassenzitreihen von Modelljahresläufen mit (—) und ohne (---) Remineralisation von Stickstoff.

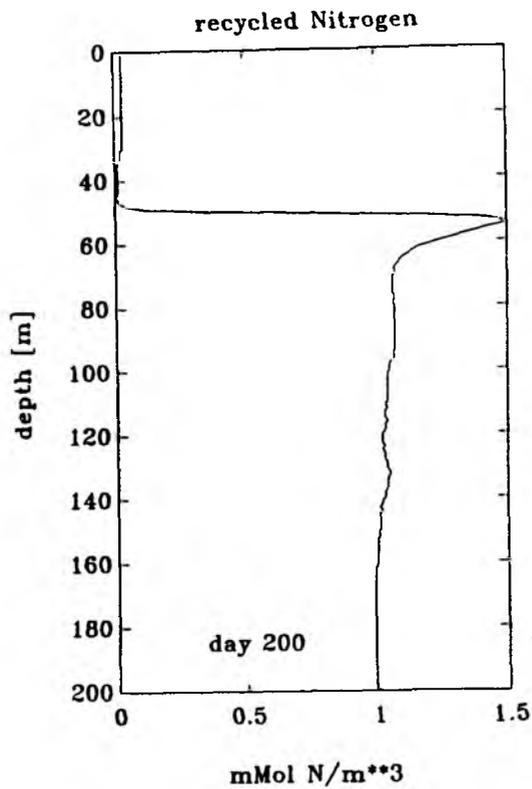


Abb. III.10: Differenzenprofil des modellierten anorganischen Stickstoffs mit und ohne Remineralisation.

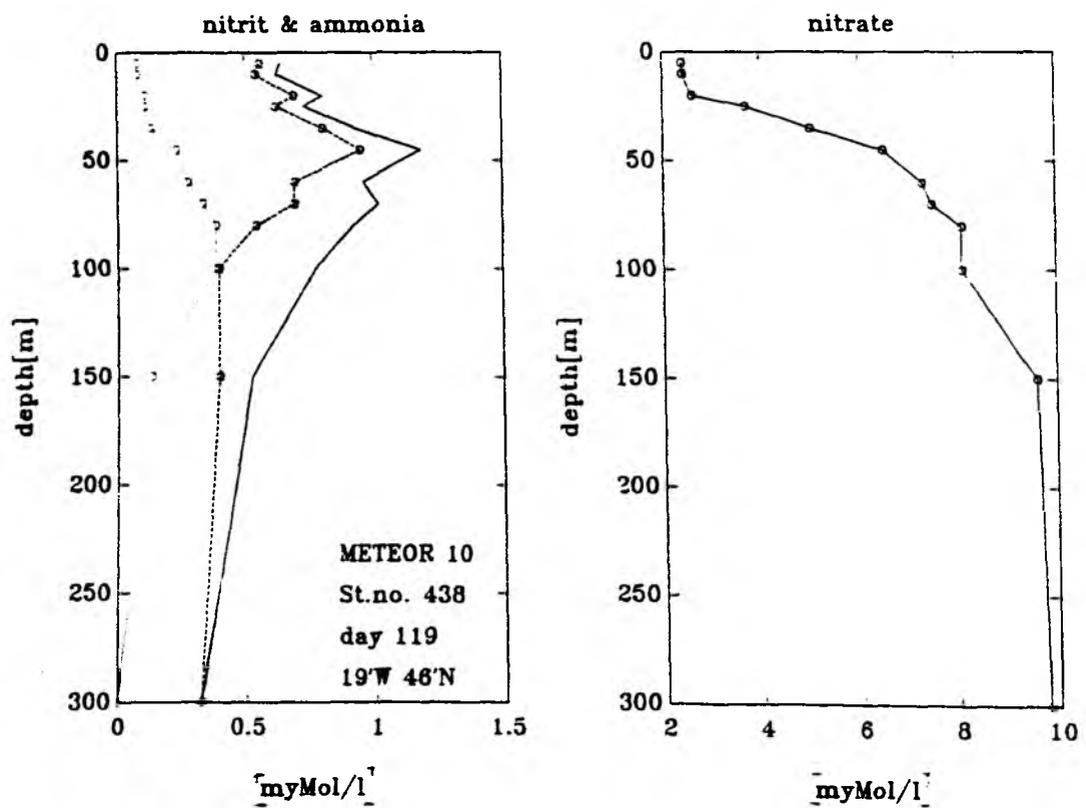


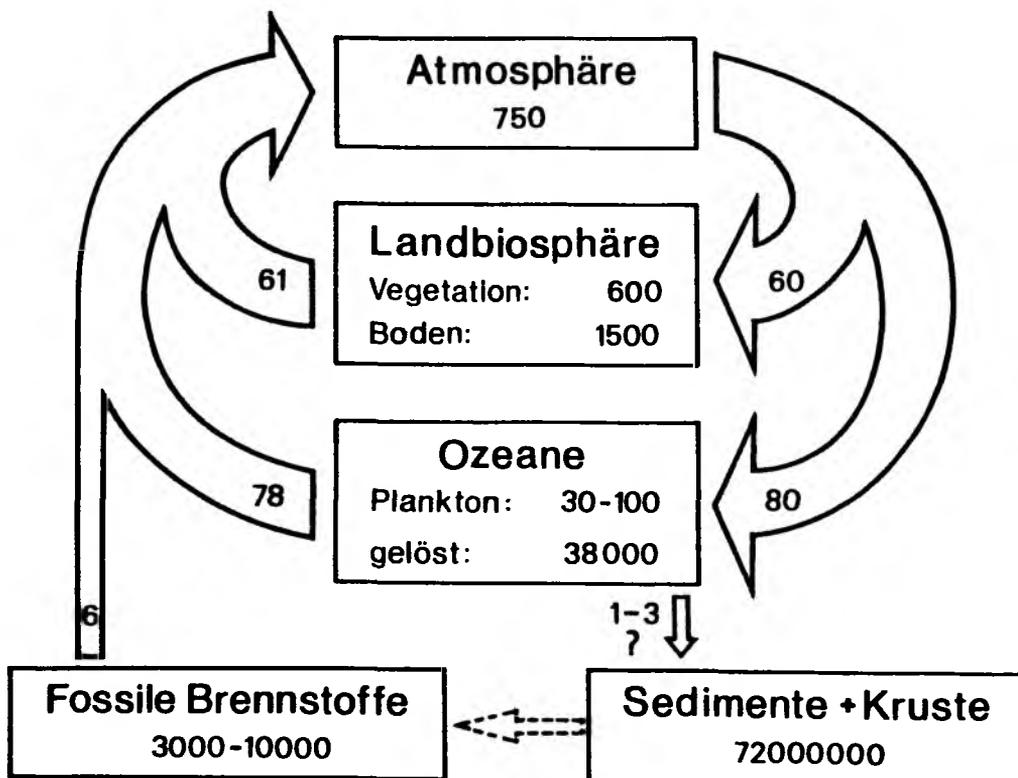
Abb. III.11: Gemessene NO_2^- (...) und NH_4^+ -Profile (---) sowie deren Summenprofil (—) (a) und das dazugehörige NO_3^- -Profil (b). (nach KREMLING & WENK, unveröffentlichte Daten)

lösten Stickstoffs der beiden oben erwähnten Modellläufe am Tag 200. Das Profil stellt also die Summe des regenerierten, zusätzlich verfügbaren Stickstoffs in der sommerlichen Wassersäule dar, der je nach Art der Remineralisation als Nitrit (NO_2) oder Ammonium (NH_4) vorliegen kann (siehe Kap. 2). Alle wichtigen qualitativen und sogar quantitativen Charakteristika, wie das Maximum in 40 - 80 m Tiefe und den darunter fast immer zu findenden Bereich schwacher Gradienten mit Konzentrationen um $1 \mu\text{Mol/l}$ von Ammonium- und Nitritprofilen im offenen Atlantik (KREMLING & WENK, unveröffentlichte Daten, Abbildung: 11a) werden durch das Modell simuliert. Die Tiefe des Maximums im regenerierten Stickstoffprofil von 55 m entspricht in etwa der Tiefe des Phytoplanktonmaximum am gleichen Tag und ist Folge der hohen 'grazing' - Rate der Zooplankter in dieser Tiefe. Die Ähnlichkeiten zwischen den gemessenen und den durch das Modell simulierten Profilen remineralisierten Stickstoffs bestätigen indirekt die Parametrisierung der Nährstoffrückführung im vorliegenden Modell.

3.4 Der vertikale Kohlenstofftransport

In der zur Zeit intensiv geführten, öffentlichen Diskussion über das Ausmaß einer drohenden Klimaverschiebung und deren Folgen spielen der anthropogene, also der zusätzliche Treibhauseffekt und die dafür verantwortlichen Spurengase eine zentrale Rolle. Dies sind in der Hauptsache Kohlendioxid, Methan und Distickstoffoxid, die durch die ständig wachsende, weltweite Immission in ihrer Wirkung für den Treibhauseffekt unterschiedlich stark zunehmen (GRASSL, 1989). Dem CO_2 kommt dabei eine besondere Bedeutung zu, da dessen Anteil am anthropogenen Treibhauseffekt zur Zeit etwa 50 % ausmacht.

Schema des globalen Kohlenstoffkreislaufs



Reservoir-Zahlenangaben in GtC bzw. Transporte in GtC/a

Das atmosphärische Kohlendioxid ist in den globalen Kohlenstoffkreislauf (siehe Schema) eingebunden, wobei dessen Konzentration in der Hauptsache durch Austauschprozesse an der Grenzfläche zwischen Ozean und Atmosphäre beeinflusst wird. Der Netto-Kohlenstofftransport in den Ozean wird auf etwa 1-3 GtC/a geschätzt, wobei der anthropogene Eintrag in die Atmosphäre zur Zeit bei ca. 6 GtC/a liegt und zu 95% auf die Verbrennung fossiler Brennstoffe zurückzuführen ist (PENG & FREYER, 1986).

Die Konzentration des organisch gebundenen Kohlenstoffs in der ozeanischen Deckschicht ist, wie im Vorangegangenen bereits beschrieben, starken saisonalen Schwankungen unterworfen. Der Kohlenstoffbedarf der Wassersäule wird in den Blütephasen über den CO_2 - Gasaustausch mit der Atmosphäre und das HENRY'sche Löslichkeitsgleichgewicht geliefert. Nach dem Zusammenbruch der Planktonblüte wird der organisch gebundene Kohlenstoff größtenteils erneut freigesetzt und als Kohlendioxid wieder an die Atmosphäre abgegeben. Ein kleinerer Teil dieses Kohlenstoffs sinkt jedoch als partikuläres, organisches Material in tiefere Wasserschichten, beziehungsweise bis zum Meeresboden ab.

Dieser Einfluß der Primärproduktion, insbesondere des vertikalen Flusses von organisch-gebundenem Kohlenstoff, auf den globalen Kohlenstoffkreislauf und damit auf unser Klima, ist in den letzten Jahren vermehrt Gegenstand von Untersuchungen und Modellstudien gewesen (PETERSON, 1981; SARMIENTO & TOGGWEILER, 1984; MEIER-REIMER et al., 1984 oder LYLE, 1988).

Zur besseren Einschätzung dieses Einflusses wurden zahlreiche Messungen und Studien über die Größe des Kohlenstofftransports in den tiefen Ozean (z.B: ISEKI, 1981; BILLET et al., 1983; LORENZEN et al., 1983; TAKAHASHI, 1986 und HONJO et al., 1982 & 1988) vorgenommen. Sie fanden mittlere Kohlenstofftransportraten unterhalb der euphotischen Zone von 1 bis 200 mgC pro m^2 und Tag je nach Region und Jahreszeit.

Berücksichtigt man, daß die Aufheizung der Atmosphäre saisonale sowie meridionale Verschiebungen des planktologischen Regimes im Weltmeer nach sich ziehen wird (WOODS & WOLF, 1990) und dadurch der Partikelfluß in tiefere Schichten verändert wird, ist es für weitere Fallstudien erforderlich, mehr über die saisonale und meridionale Variabilität des Kohlenstofftransports und seiner Komponenten zu erfahren. Das vorliegende Modell bietet die Möglichkeit, diesen Partikelfluß an der Untergrenze der euphotischen Zone im Jahresgang abzuschätzen.

Physiologisch durch wachstumsfeindliche Umweltbedingungen geschwächte bzw. bereits abgestorbene Algenzellen verändern laut SMETACEK (1985) ihre Oberflächenadhäsion und flocken zu größeren Aggregaten (marine snow clusters) zusammen. Diese sinken dann, vermehrt nach der Frühjahrsblüte, mit hohen Sinkgeschwindigkeiten ab. Durch bakteriellen Abbau werden Nährstoffe aber auch Kohlendioxid nicht-linear mit der Tiefe abnehmend (LORENZEN et al., 1983) an das umgebende Wasser abgegeben.

In Abbildung III.12a (durchgezogene Linie) ist der Fluß abgestorbener Phytoplanktonzellen (Detritus) aus der euphotischen Zone des Standardmodellauflaufs als Zeitreihe dargestellt. Wie aus der Abbildung III.12b ersichtlich, macht dieser pflanzliche Anteil, so die Modellergebnisse auf 41°N, in gemäßigten Breiten den Hauptteil (etwa 83%) des jährlichen Kohlenstoffflusses aus der euphotischen Zone aus. Der Kohlenstoffanteil aus Zooplanktonexkrementen (Abb. 12a, gestrichelte Linie) kann aber saisonal (z.B. im Frühsommer) von Bedeutung sein.

Ein ähnliches Bild ergibt sich in höheren Breiten. Abbildung III.13a bzw. b zeigt aber, daß nicht nur der Partikelfluß, sondern auch der Anteil der Zooplanktonexkremente am vertikalen Kohlenstofftransport in höheren Breiten an Bedeutung gewinnt. Der hier zum regionalen Vergleich aufgeführte Modelllauf auf 54° nördlicher Breite zeigt, daß trotz des dreifach höheren Nährstoffangebots in der winterlichen Deckschicht (s. Kap. 2.3) im Vergleich zum Standardlauf das Nährstoff-Produktionspotential nicht vollständig zur Neuproduktion von Biomasse ausgenutzt werden kann. Dies ist auf das verminderte Strahlungsangebot infolge der relativ hohen Wolkenbedeckung sowie der Selbstbeschattung durch hohe Phytoplanktonkonzentrationen in der Deckschicht zurückzuführen (s. Kap. 4). Der Detritus-Fluß an der Untergrenze der euphotischen Zone ist demzufolge nur etwa 55 % höher als beim Standardmodelllauf (s. Abb. III.12). Der Anteil der Zooplanktonexkremente am vertikalen Kohlenstofftransport auf 54°N beläuft sich über ein Jahr integriert auf etwa 20 %.

Folgt man den Abschätzungen von SARMIENTO et al. (1988), das heißt, 13% des Detritus wird von Zooplanktern gefressen, etwa 32% direkt in der Deckschicht von Bakterien in gelösten organischen Kohlenstoff (DOC) umgewandelt und ca. 55 % sinken in tiefere Schichten, überträgt dies auch auf die Zooplanktonexkremente, so ergeben die über die Modellergebnisse berechneten Kohlenstofftransportraten Werte von $5 \text{ gC/a}\cdot\text{m}^2$ in mittleren

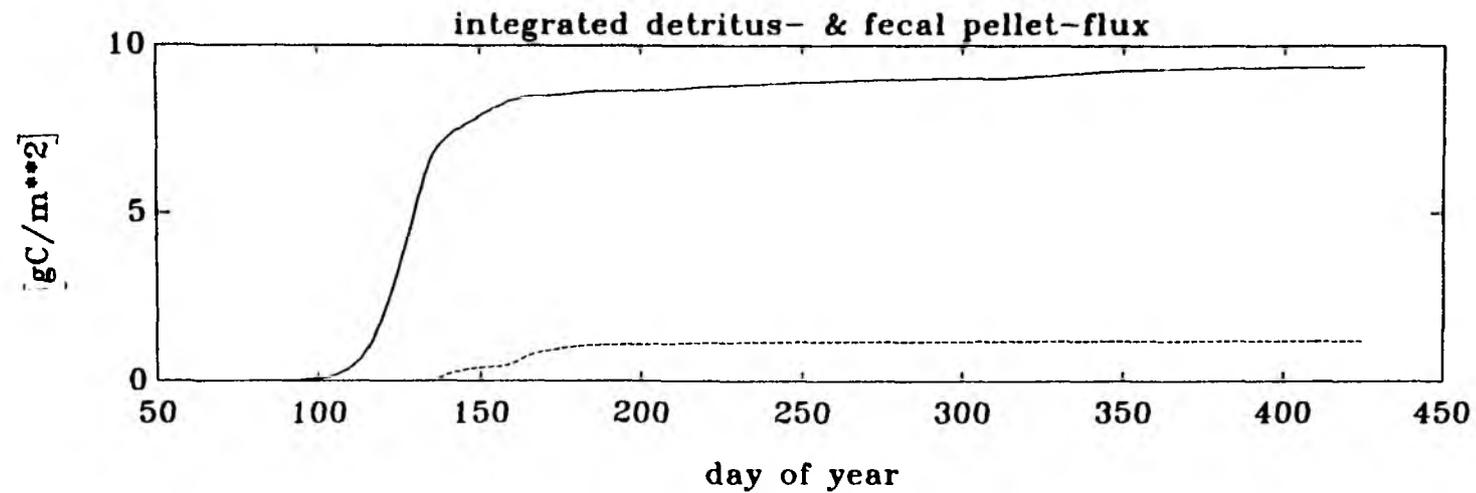
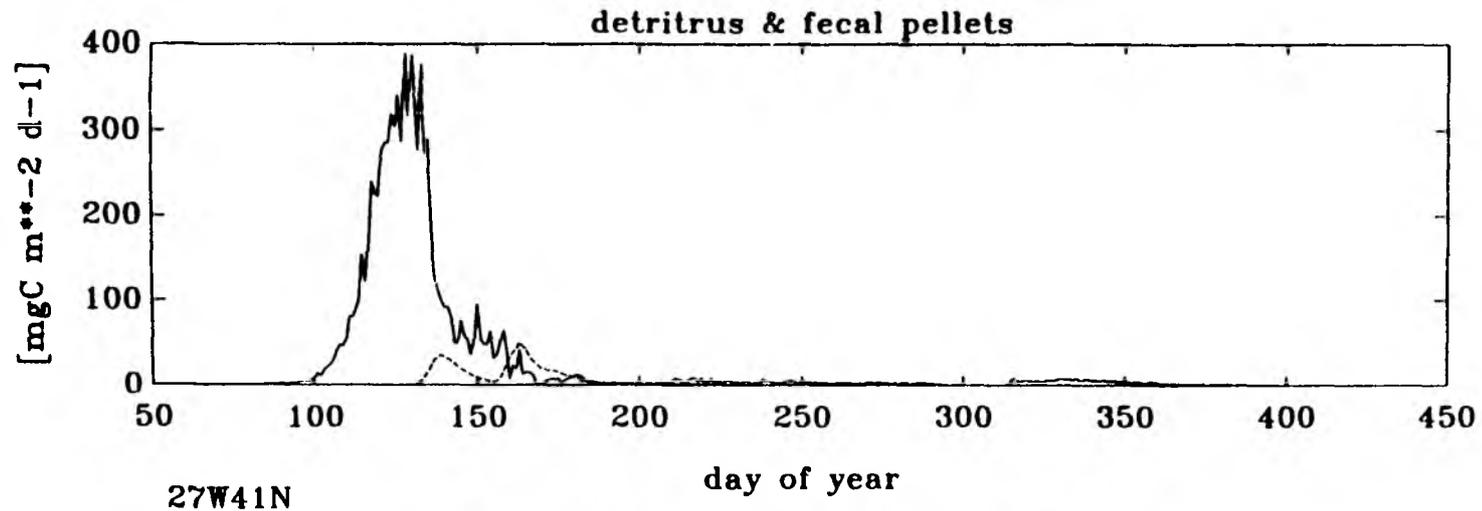


Abb. III.12: Jahresgang des modellierten Detritus- und Kotballen-Kohlenstoffs (a) bzw. des Zeitintegrals dieser Größen (b) auf 27°W 41°N.

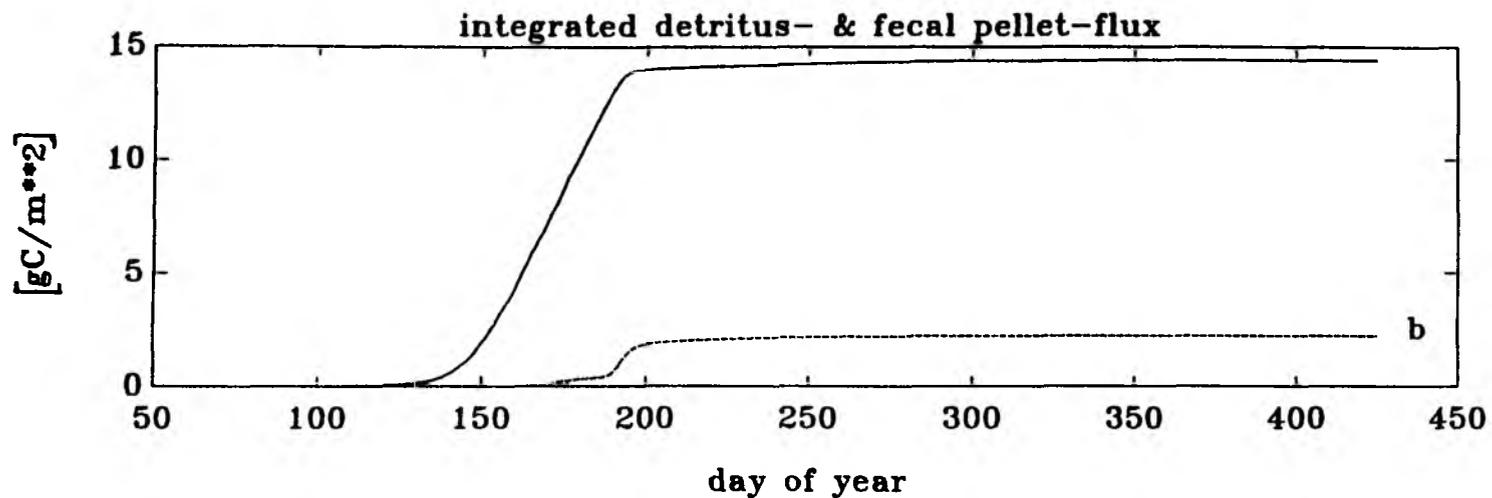
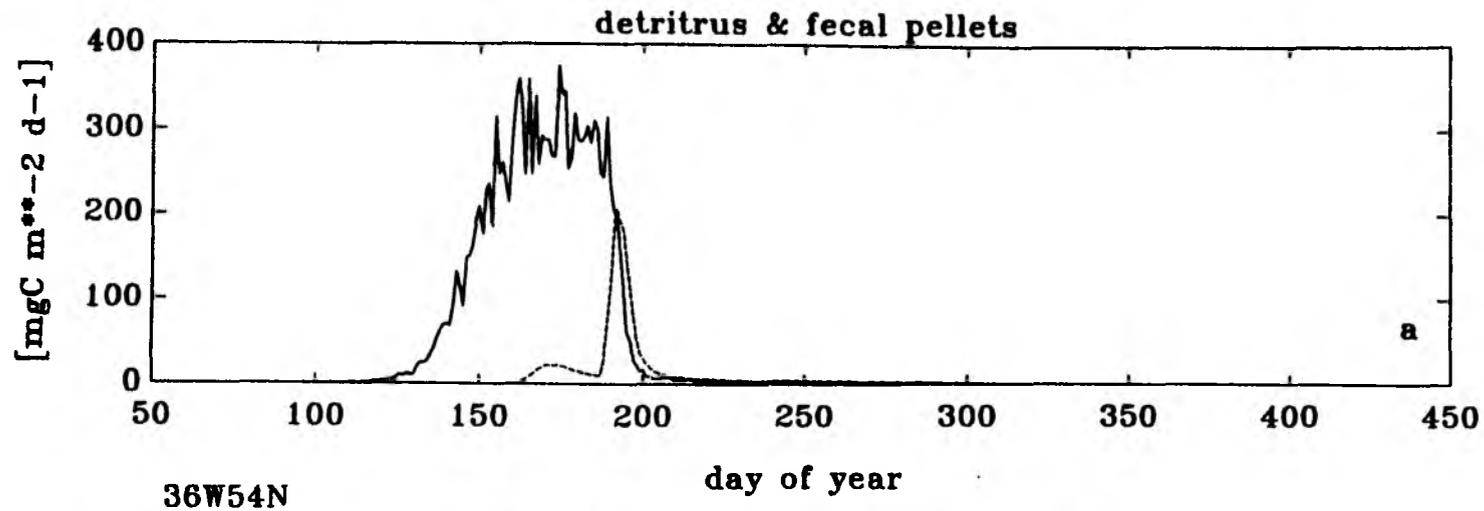


Abb. III.13: Jahresgang des modellierten Detritus- und Kotballen-Kohlenstoffs (a) bzw. des Zeitintegrals dieser Größen (b) auf 36°W 54°N.

Breiten (41°N) und $8 \text{ gC/a}\cdot\text{m}^2$ in höheren Breiten (54°N). Extrapoliert man unter Vorbehalt diese Werte auf die gesamte Fläche des ozeanischen ($> 2000\text{m}$) Weltmeeres und berücksichtigt, daß die gemäßigten Breiten zu den produktivsten gehören, so kann im Mittel ein Fluß von $6 \text{ gC/a}\cdot\text{m}^2$ angenommen werden. Der tiefe Ozean stellt etwa 42 % (MARTIN et al., 1987) der Erdoberfläche, so daß sich weltweit ein Fluß organisch-gebundenen Kohlenstoffs in den tiefen Ozean von etwa 1.3 GtC/a ergeben würde. Dieser Wert ist aufgrund der Annahmen infolge unzureichender Information über die Verteilung der Neuproduktion im Ozean, ähnlich den bisherigen Abschätzungen (zum Beispiel PETERSON, 1981; PENG & FREYER, 1986), nur größenordnungsmäßig aussagekräftig. Zudem stellt der Fluß von gelöbtem CO_2 aus dem Tiefenwasser in die Atmosphäre insbesondere in Auftriebsgebieten eine weitere Unbekannte dar, die den Netto-Kohlenstofffluß deutlich verringern könnte. Es läßt sich jedoch festhalten, daß die bisherigen Abschätzungen des Kohlenstoffflusses in tiefere Wasserschichten stets zwischen 1 und 3 GtC/a liegen, und somit die recht genau ermittelbare anthropogene Immission von CO_2 -Kohlenstoff in die Atmosphäre von momentanen 6 GtC/a (PENG & FREYER, 1986) nicht kompensieren kann.

4. Meridionale Variabilität des saisonalen Zyklus entlang des SEA-ROVER Standardschnitts

In den Jahren zwischen 1981 und 1987 wurden von der Kieler SEA ROVER - Gruppe unter Benutzung eines Schleppfisch - Systems sechs Seereisen in den Nordatlantik unternommen (LEACH et al., 1990), bei denen zu unterschiedlichen Jahreszeiten ein Schnitt von den Azoren bis zum Wetterschiff C wiederholt wurde. Während der vier letzten Reisen wurden neben den hydrographischen Parametern (Temperatur, Leitfähigkeit und Druck) auch die in situ Strahlung und die Fluoreszenz mit Hilfe dieses Systems (s. Abb. IV.1) aufgezeichnet. Der Weg des Schleppkörpers durch das Wasser beschreibt dabei einen vertikalen Sägezahn in der euphotischen Zone. Man erhält somit eine hohe horizontale (ca. 1.5 km) sowie vertikale Auflösung eines quasi synoptischen Schnittes. Die Ergebnisse, das heißt die regionale und saisonale Variabilität physikalischer und planktologischer Größen und Erscheinungen, wurden von STRASS (1989) untersucht und detailliert dargestellt.

Dieser umfangreiche Datensatz und die aus ihm abgeleiteten Ergebnisse gaben den Anlaß für eine regionale Modellstudie entlang des Sea-Rover Standardschnitts. Dieser Studie liegt die Hypothese zugrunde, daß die beobachtete polwärtige Wanderung von Phasen der Planktonblüte (STRASS, 1989; STRASS und WOODS, 1990; siehe auch Abb. IV.14 in Kapitel 4.1) allein durch meridionale und saisonale Variabilität der Klimatologie sowie der breitenabhängigen winterlichen Deckschicht-Nährstoffkonzentrationen erklärbar ist. Es wurden dazu 18 Grad-abständige Modellläufe entlang des fast in Nord-Süd Richtung verlaufenden Schnittes (siehe Abb.: IV.2) durchgeführt, bei denen lediglich der Stickstoffgehalt der winterlichen Deckschicht, der kurzwellige Strahlungsfluß (HORCH et al., 1983) sowie die Oberflächenwärmeflüsse variiert wurden. Letztere wurden aus dem klimatologischen BUNKER-Datensatz (s. Kap. 2.1.2) gewonnen, die in 1x1 Grad Feldern als Monatsmittelwerte vorliegen. Die modellrelevanten, regional variierenden atmosphärischen Größen, wie die Lufttemperatur T_L , der infrarote, der sensible und der latente Wärmefluß Q_n , die Windgeschwindigkeit U_{10} sowie deren Standardabweichung werden über die Randbedingungen (siehe Kapitel 2.1)

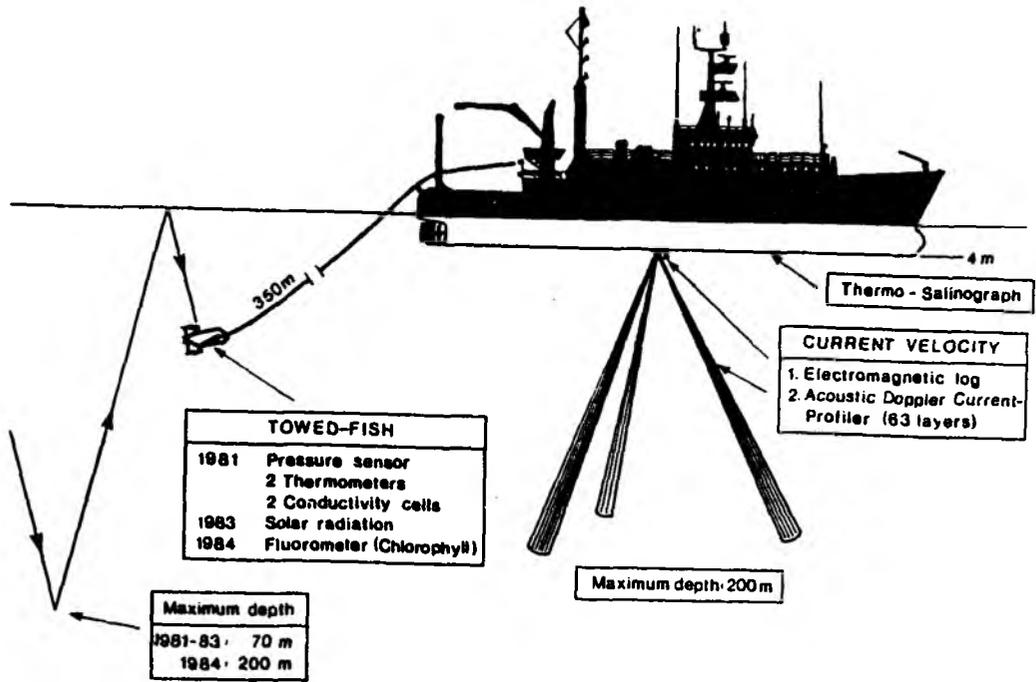


Abb. IV.1: Schematische Darstellung des Kieler SEA-ROVER Systems. (nach LEACH et al., 1987)

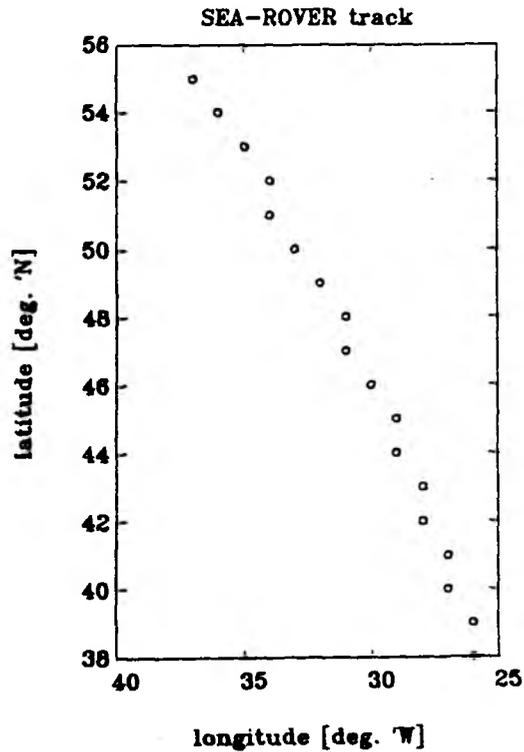


Abb. IV.2: Lage der 18 Modellpositionen entlang des SEA-ROVER Standardschnitts.

berücksichtigt. Die Nitratkonzentration in der winterlichen Deckschicht (GLOWER & BREWER, 1988) variiert stark, von 2 bis 14 $\text{mmol NO}_3/\text{m}^3$, entlang des zu simulierenden Schnittes und fließt über die Anfangsbedingungen in die regional variierten Modellläufen ein (siehe Kapitel 2.3).

Die übrigen Parameter, insbesondere die der biologischen Modellteile, wurden für den gesamten Bereich dieser Studie von 38°N bis 55°N unverändert verwendet, was bewußt eine Vernachlässigung regionaler Unterschiede in der Artenzusammensetzung von Planktongemeinschaften beinhaltet.

In den Abbildungen IV.3-12 sind für neun ausgewählte, gleichabständige Positionen entlang des Standardschnitts die Zeitreihen für die Deckschichttiefe sowie die Phyto- und die Zooplanktonbiomasse aus den Ergebnissen der Modellläufe aufgetragen. Die Zeitreihen aller Breitengrade weisen untereinander prinzipielle Ähnlichkeiten auf. So tritt, erwartungsgemäß, der Beginn der Planktonblüte generell erst nach Stabilisierung der Deckschicht ein. Es sind aber gerade die Unterschiede, die hier einer detaillierten Betrachtung unterzogen werden sollen.

In den Zeitreihen der Deckschichttiefen ist mit zunehmender Breite ein leichter aber kontinuierlicher Trend zu einem späteren Einsetzen der Erwärmung zu erkennen. Dies ist aufgrund der nach Norden abnehmenden solaren Strahlung auch zu erwarten. Ungewöhnlich erscheint jedoch das dazu deutlich nach Norden verzögerte Einsetzen der Planktonblüte. Diese Verzögerung beträgt vom südlichsten bis zum nördlichsten Ende des Schnitts mehr als einen Monat, während die Verflachung der Deckschicht über die gleiche Distanz sich in nur 20 Tagen vollzieht. Das legt den Schluß nahe, daß das SVERDRUP-Kriterium nicht alleinige Bedingung für das Einsetzen der Frühjahrsblüte sein kann (s. Kap. 4.1).

Auffallend ist auch, daß trotz erheblich höherer Nährstoffkonzentrationen (Faktor 7) im nördlichen Teil des Schnitts die Biomasse in der Wassersäule während des Blütemaximums nur knapp verdoppelt wird. Dies ist zum größten Teil auf den - mit der steigenden Chl_a -Konzentration wachsenden - Einfluß der Selbstbeschattung zurückzuführen.

Folge der Selbstbeschattung und des geringeren Strahlungsangebots im Norden ist die zunehmende Dauer der Blüte mit wachsender Breite. Nimmt man eine Kohlenstoffkonzentration von mehr als 400 mgC/m^2 als Kriterium für den Beginn einer Frühjahrs-

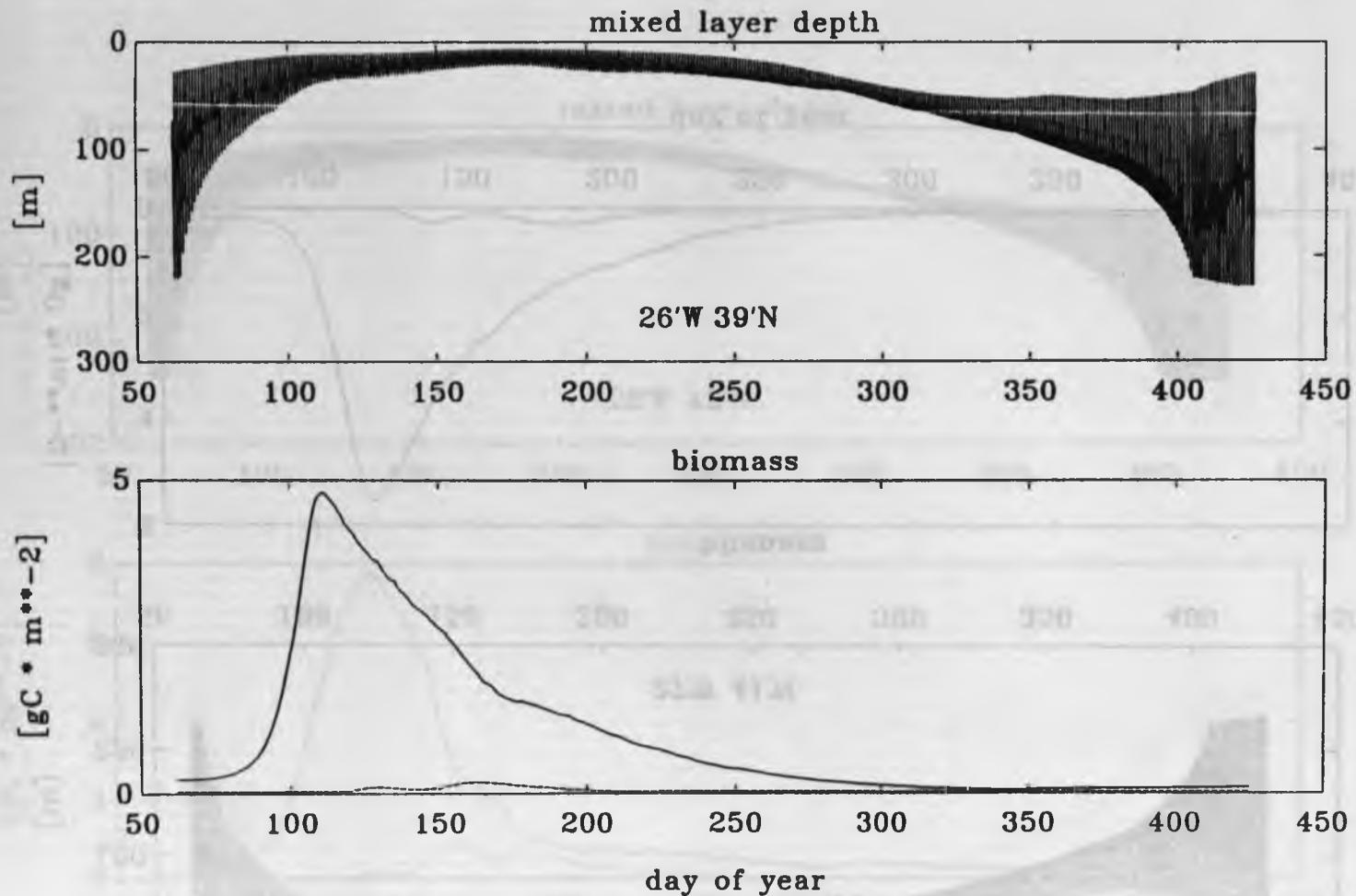
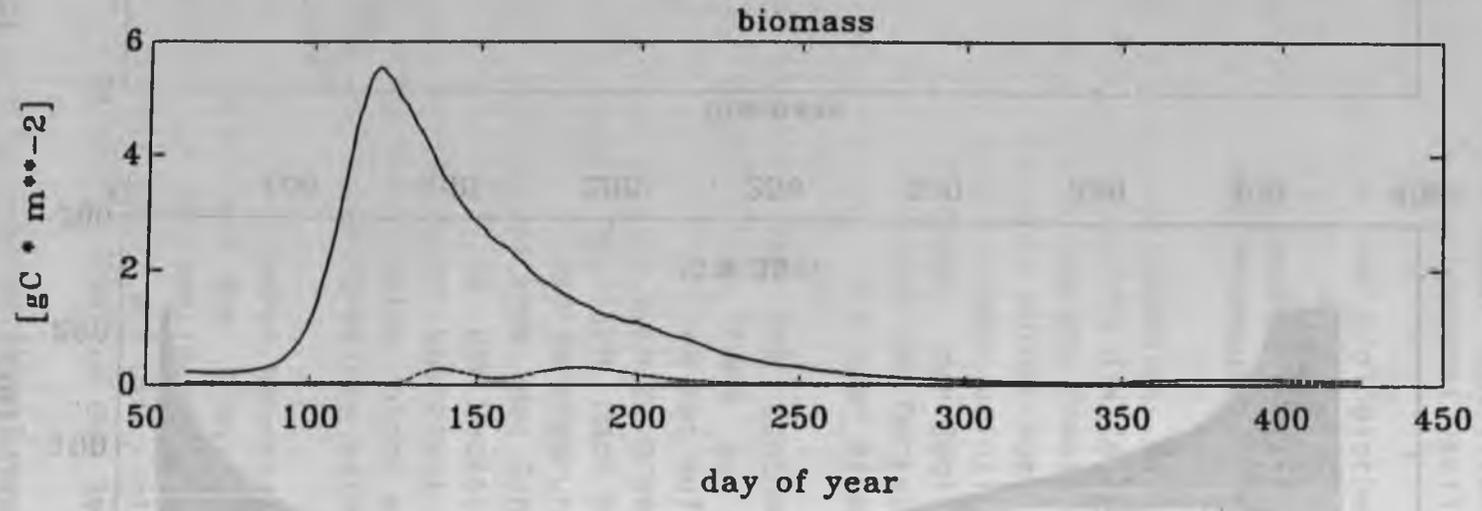
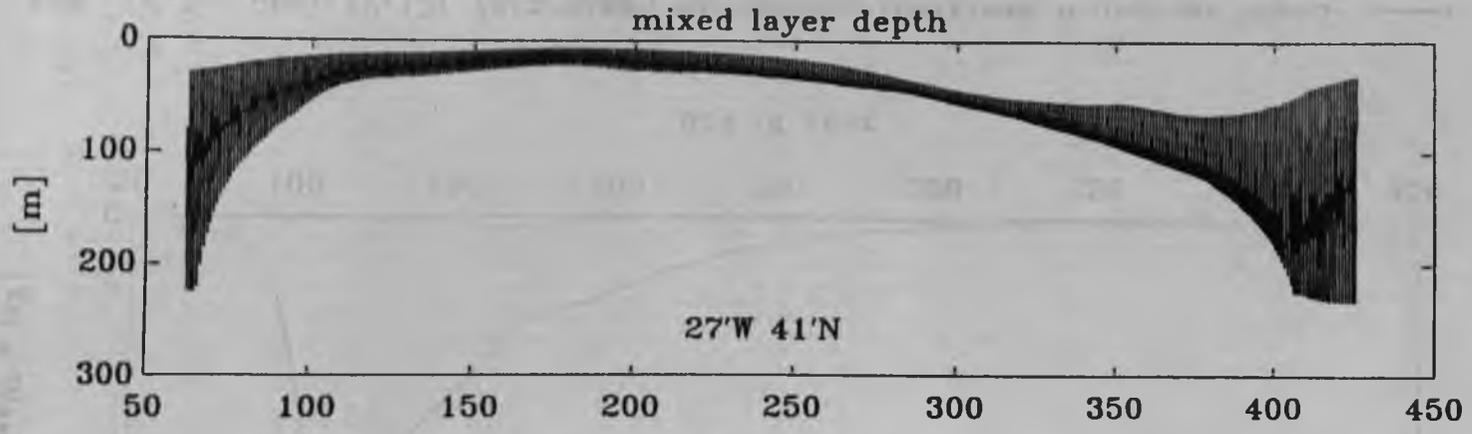
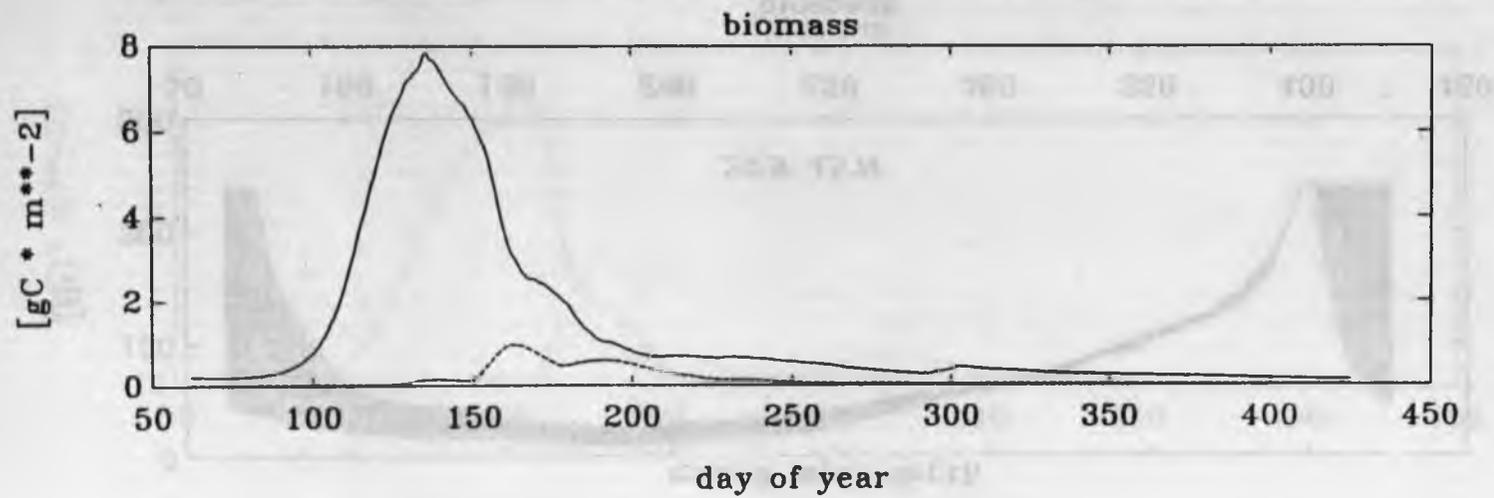
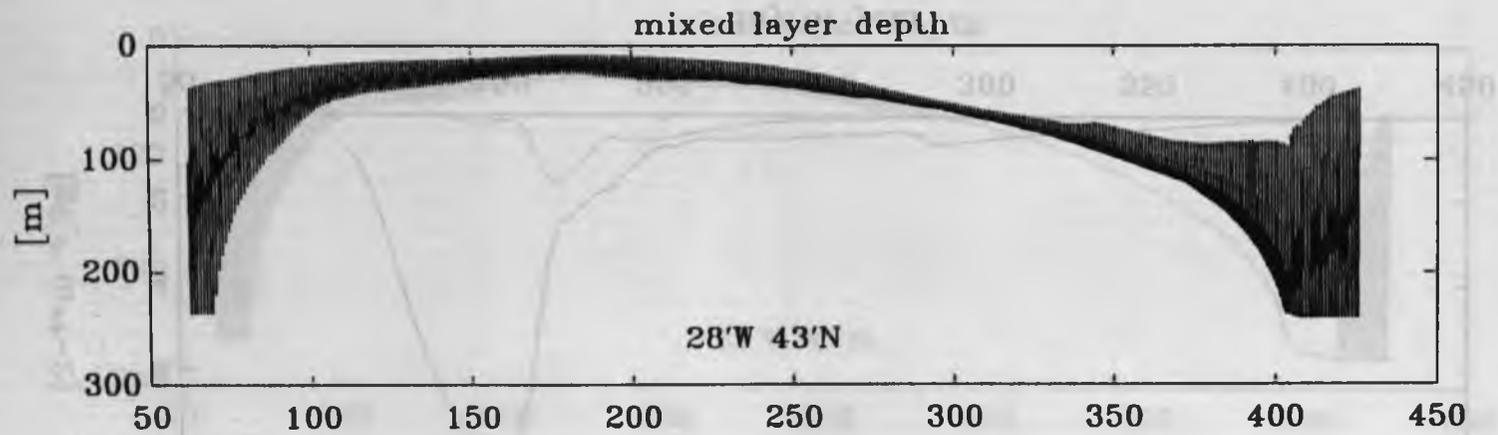
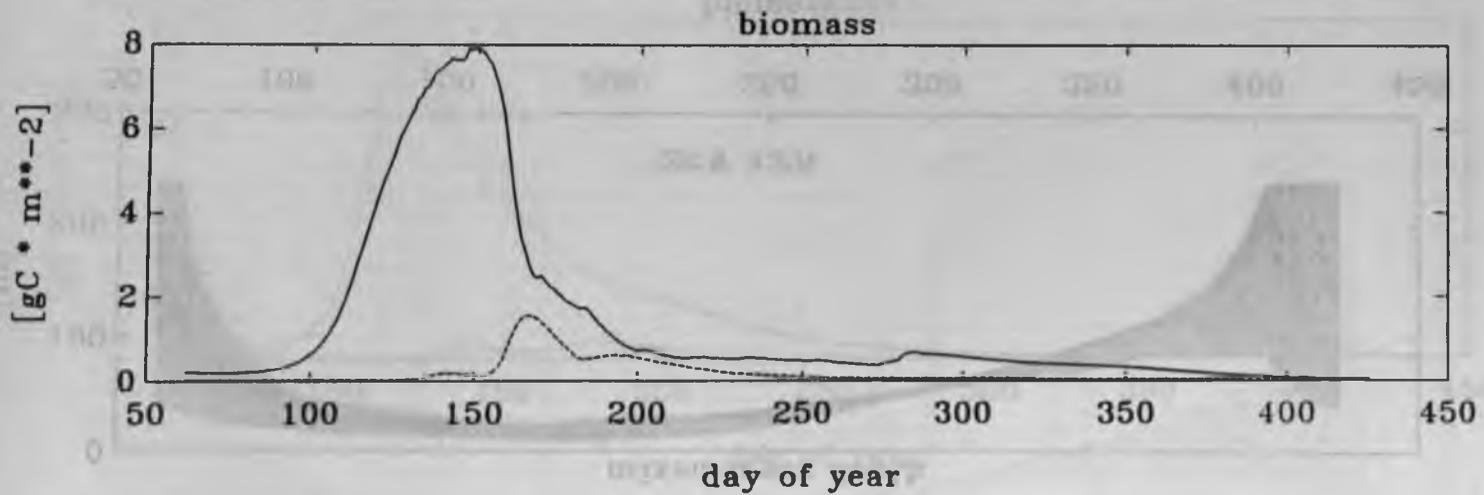
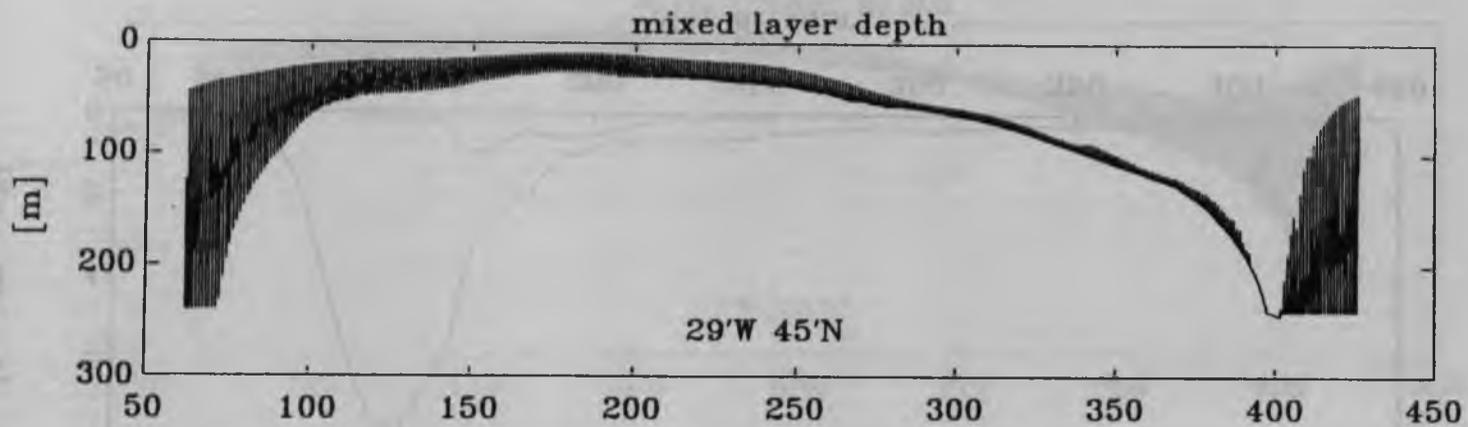
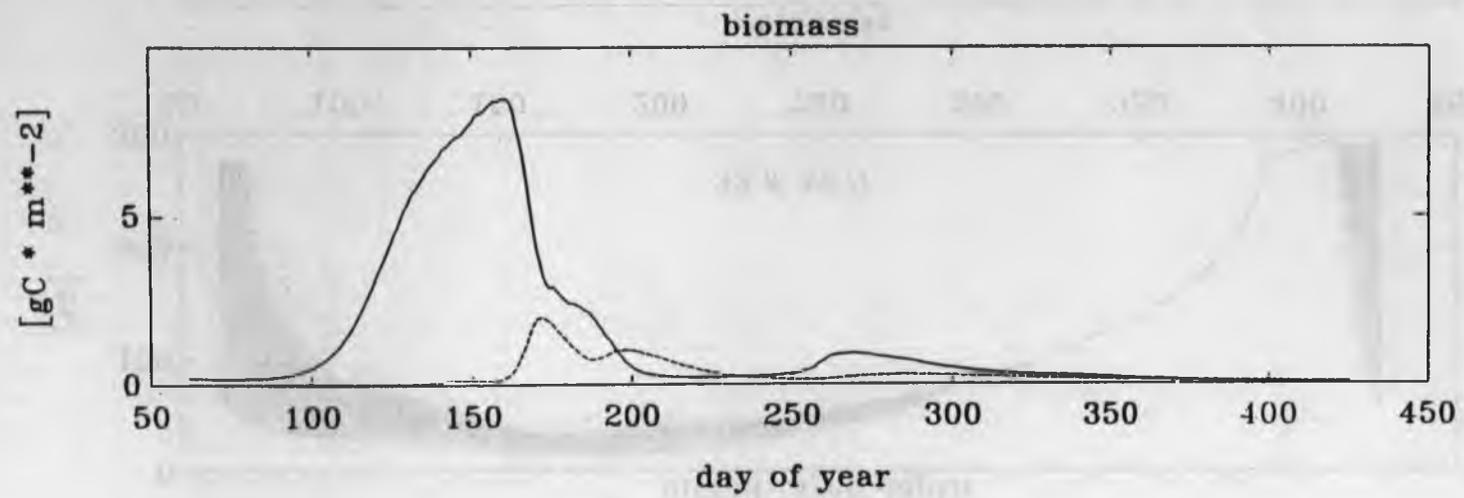
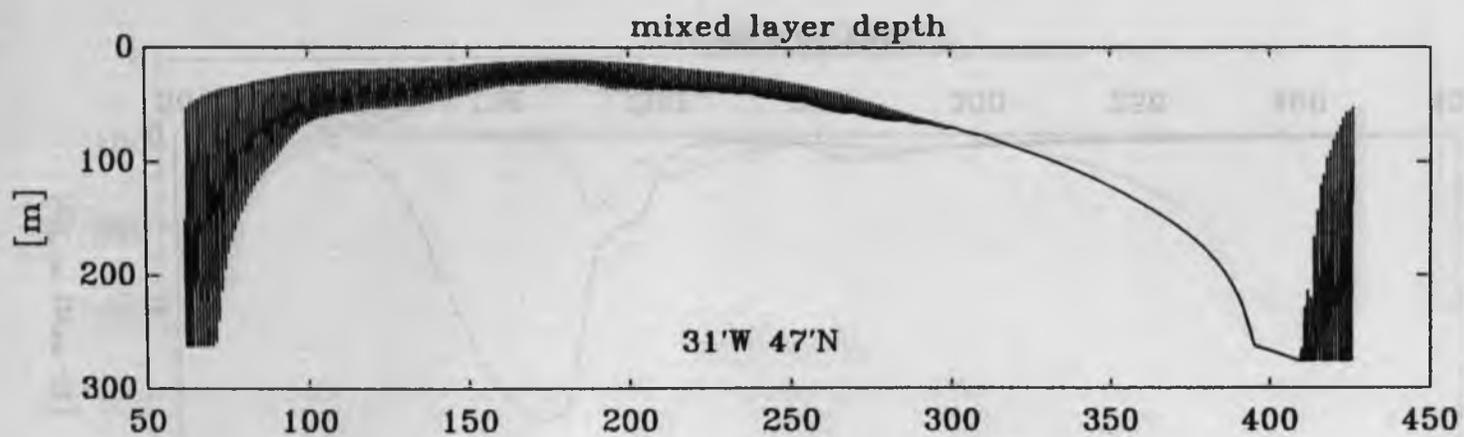


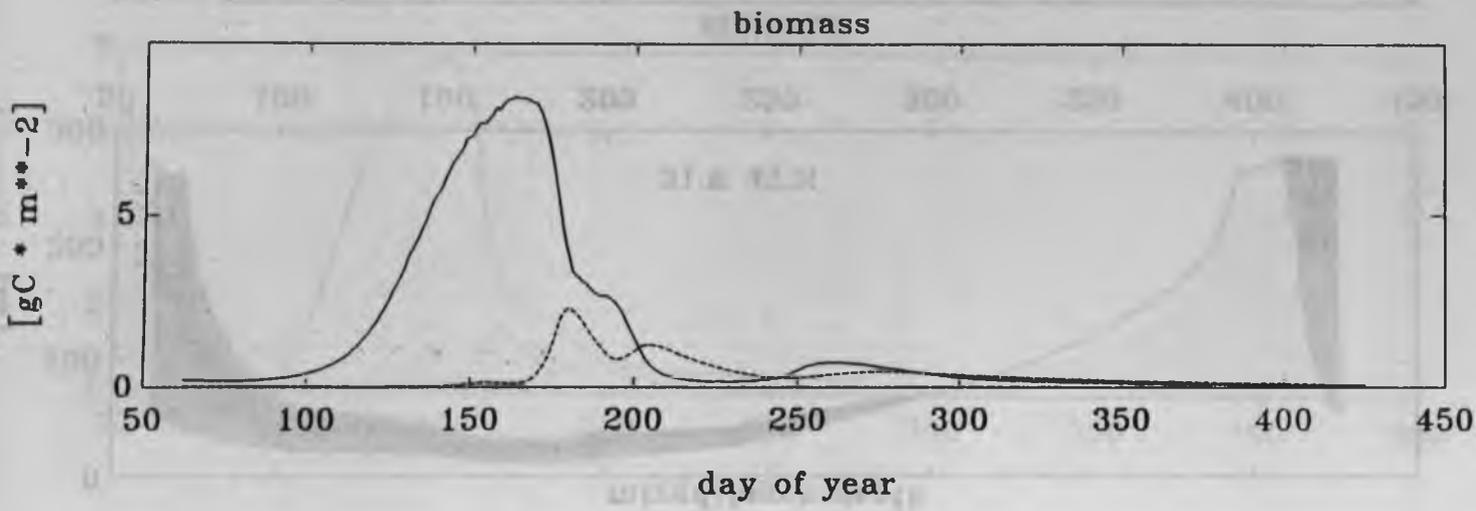
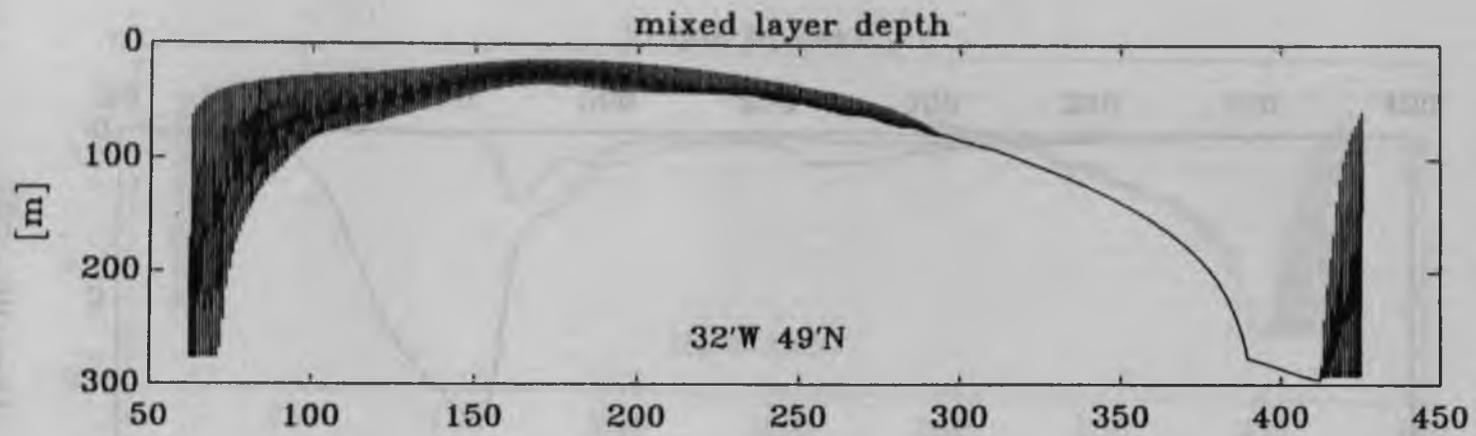
Abb. IV.3 - Abb. IV.12: Zeitreihen der Deckschichttiefe H und der Phyto- (—) bzw. Zooplankton- (---) Biomasse an ausgewählten Positionen entlang des Standardschnitts.

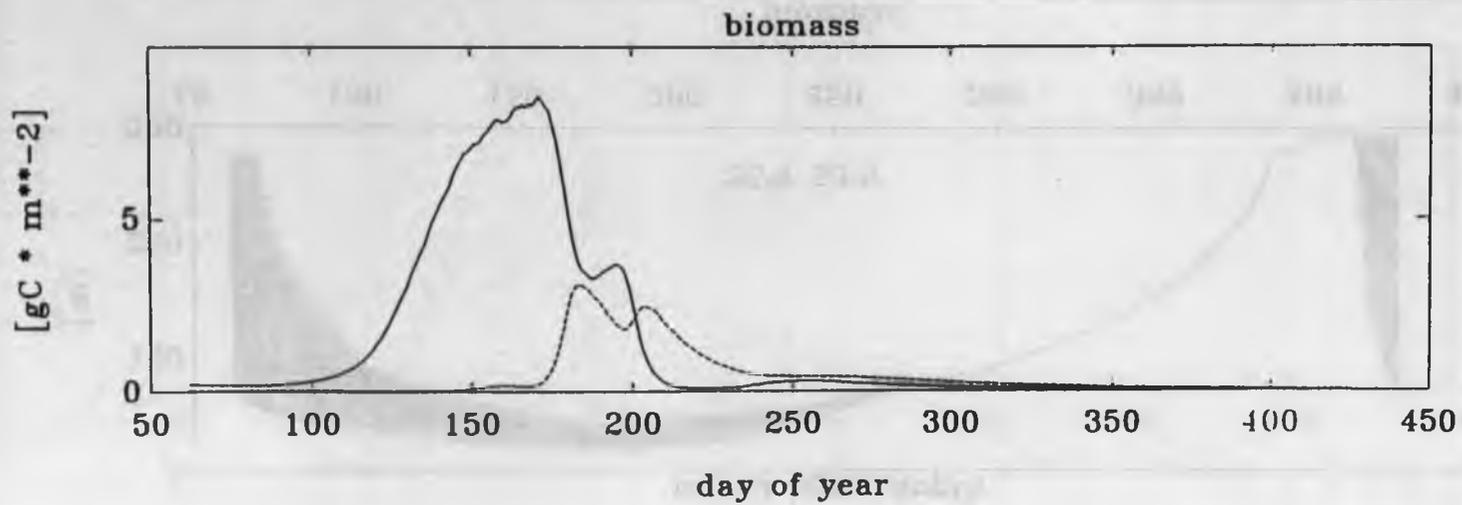
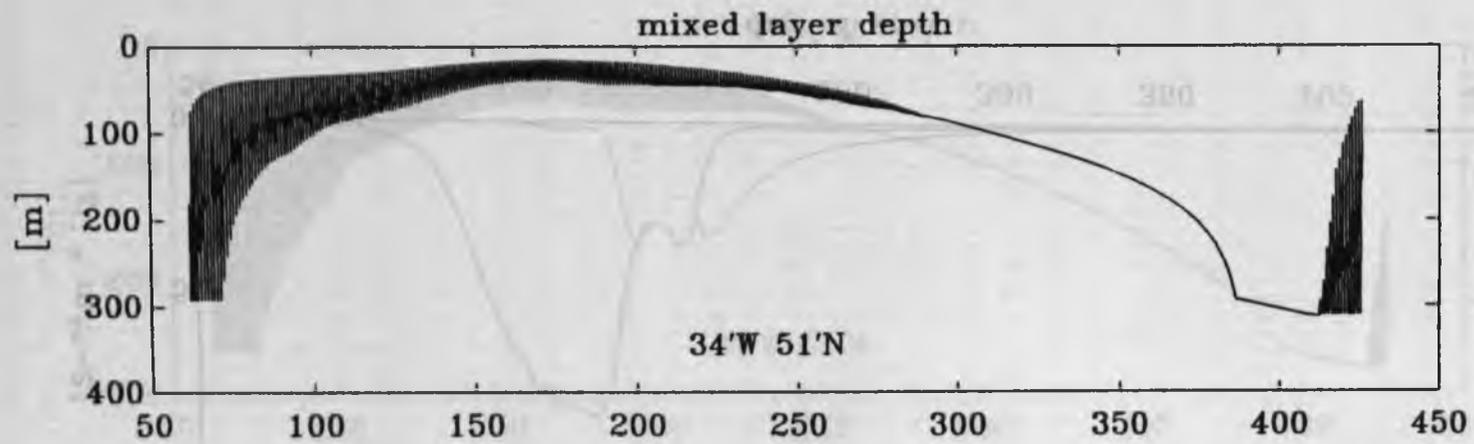


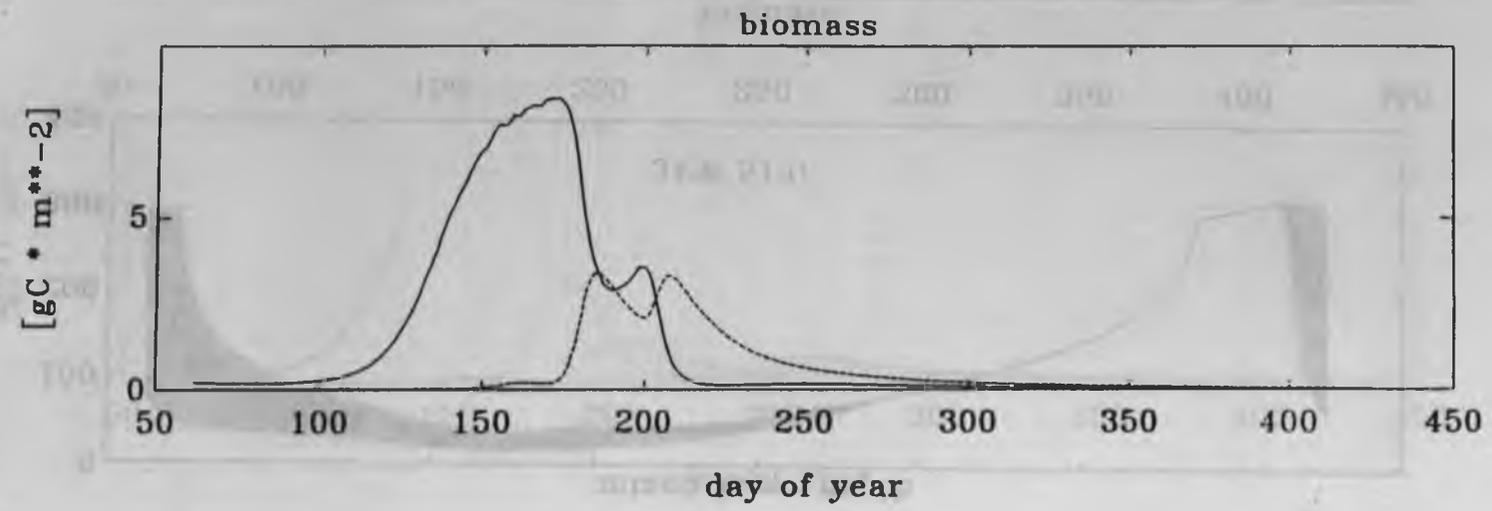
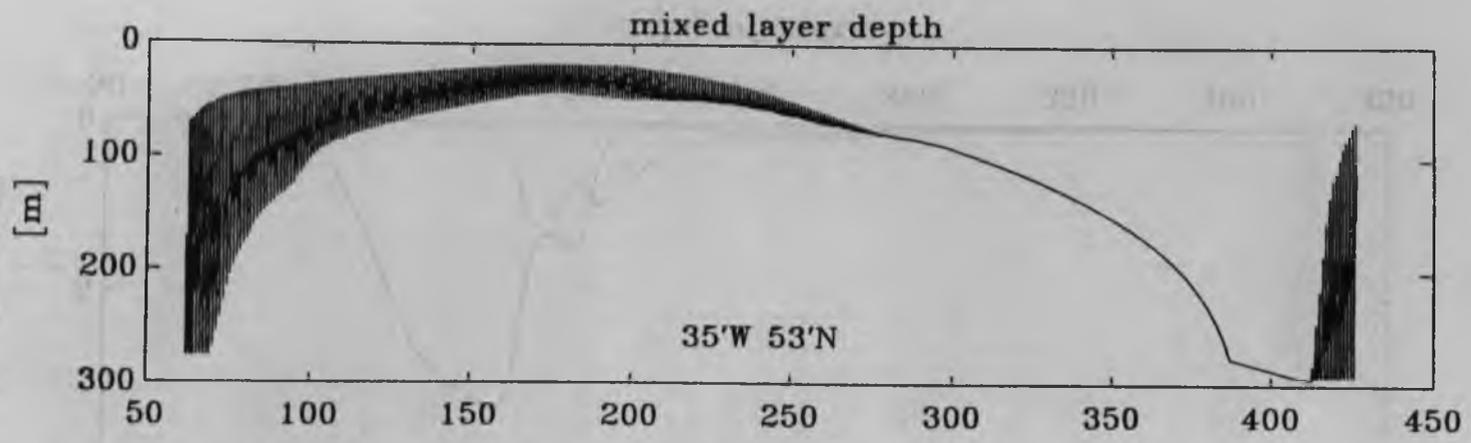


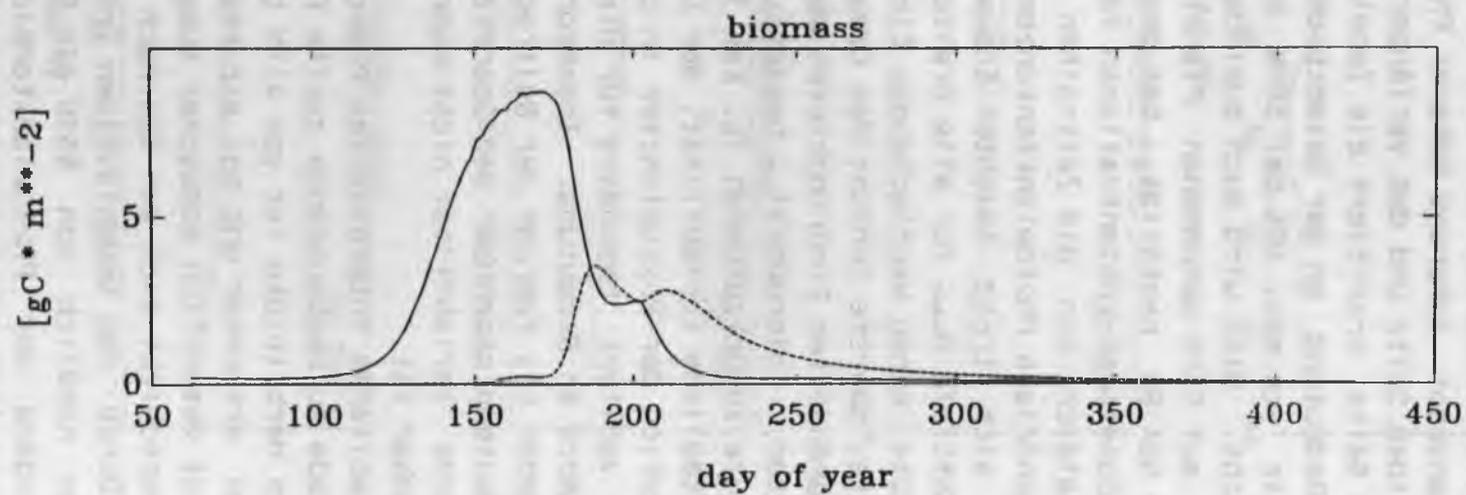
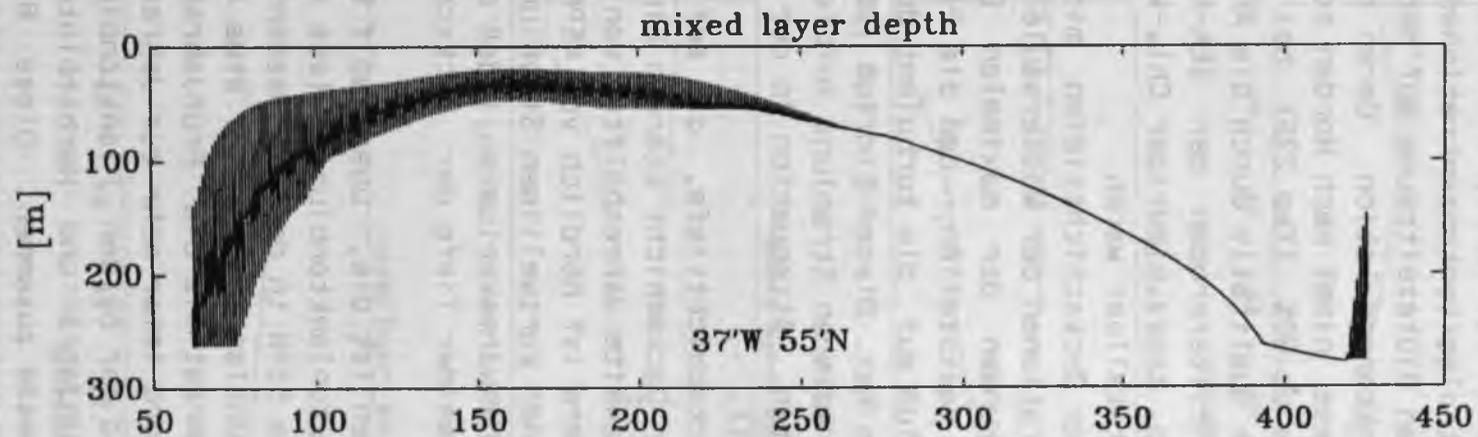












blüte, so verlängert sich der Zeitraum vom Blütebeginn bis zum Erreichen der Phytoplankton-Peak-Konzentration von 36 Tagen auf 38°N bis auf 55 Tage auf 55°N Breite. Von diesem erhöhtem Nahrungsangebot aufgrund höherer Phytoplanktonkonzentrationen auf der einen Seite und des verlängerten Blütezeitraums auf der anderen Seite, profitiert die Zooplanktonpopulation. Deren relative Bedeutung an der Gesamtbiomasse nimmt nach Norden so zu, daß sie von max. 10% bei 38°N bis zu 80% (Tag 225) bei 55°N ausmacht. Dies wird auch zumindest qualitativ durch die Anfang Juli auf 55°N genommenen Planktonfilterproben der SEA-ROVER Reise NOA'86 bestätigt, bei denen trotz niedriger Chl_a -Werte hohe Copepoden-Konzentrationen feststellbar waren.

Vergleicht man die Zeitreihen der Deckschichttiefen mit den dazugehörigen Phytoplanktonkonzentrationen der Wassersäule, so läßt sich trotz leichter Schwankungen der maximalen Deckschichttiefe H_{max} für alle Breiten feststellen, daß die Planktonblüte einen verflachenden Einfluß auf die turbulent-durchmischte, oberste Schicht des Ozeans hat. Dieser Einfluß ist auf die veränderten Eindringtiefen der solaren Strahlung infolge der erhöhten, Chlorophyll $_a$ beeinflussten, Attenuation in der Wassersäule zurückzuführen (s. Kap 3.1).

Die tägliche Variabilität der Deckschichttiefe, die auf die Adaptation der Phytoplankter in der Deckschicht starken Einfluß hat, verliert besonders für die zweite Jahreshälfte von Süd nach Nord an Bedeutung. Insbesondere ist nördlich von 45°N von September bis Februar der Beitrag der kurzwelligen Strahlung so unbedeutend gegenüber den Oberflächenwärmeverlusten, daß deren tägliche Variabilität nicht mehr in der Tiefe der Deckschicht erkennbar ist.

Ein weiteres interessantes Phänomen ist die, über zwölf Breitengrade zu beobachtende zweite Phytoplanktonblüte. Diese sogenannte Herbstblüte ist von 41°N bis 53°N in den Biomassenzeitreihen erkennbar und hat ein regionales Maximum auf etwa 47°N. Sie ist wesentlich schwächer ausgeprägt als die Frühjahrsblüte und verschiebt sich von Süd nach Nord immer mehr zur Jahresmitte. Durch den gegenläufigen Trend der beiden Planktonblüten, fallen nördlich von 53°N die Frühjahrs- und Herbstblüte im Jahresgang der Phytoplanktonbiomasse zusammen. Diese Breite deckt sich auch mit der in Kapitel 4.1 diskutierten Grenze der saisonalen Oligotrophie und ist daher identisch, weil die sommerliche Nährstoffarmut Bedingung für das Auftreten einer

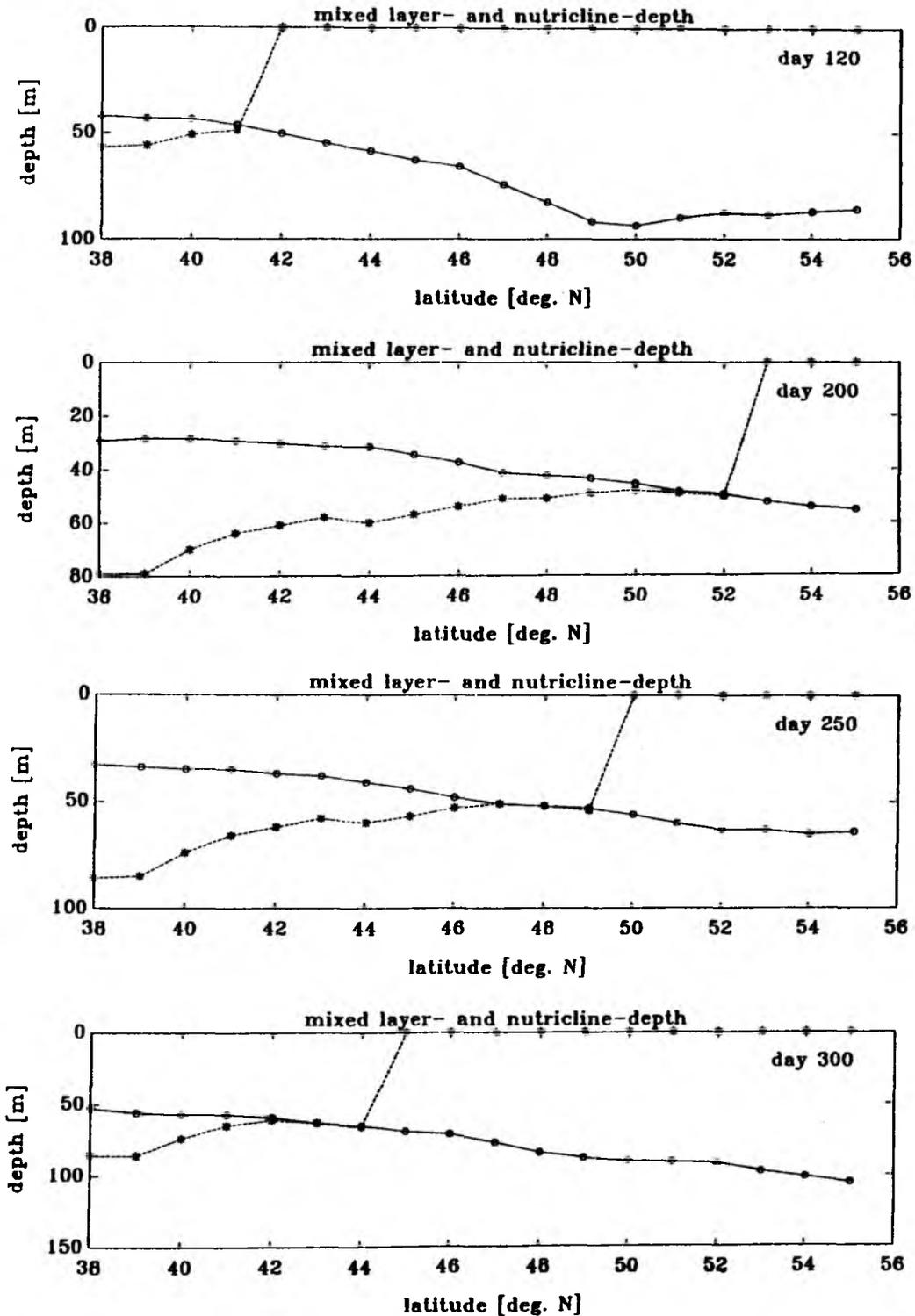


Abb. IV.13: Modellierete meridionale Variabilität der Deckschichttiefe H_{max} (—) und der Nährstoffsprungschicht H_N (---) an ausgewählten Tagen.

Herbstblüte ist (s. Kap. 3). Neben der saisonalen Oligotrophie muß am Ende des Jahres auch noch genügend Strahlungsenergie vorhanden sein, um mit Hilfe der erneut in die Deckschicht eingemischten Nährstoffe eine Herbstblüte zu ermöglichen, d. h., daß die sich vertiefende Deckschicht die Nährstoffsprungschicht zeitlich vor der ansteigenden Kritischen Tiefe schneiden muß. Dies ist südlich von 41°N nicht der Fall, da am Südende des Schnitts die Nährstoffsprungschicht während des Sommers auf etwa 80m durch Assimilation der Phytoplankter abgesenkt wird (siehe Abbildung IV.13).

Letztgenannte Abbildung zeigt die Tiefe der Nährstoffsprungschicht sowie der Deckschicht entlang des simulierten Schnitts für vier ausgewählte Tage im Jahr. Das weite Auseinanderklaffen (spacing) dieser Graphen im Süden des Schnitts macht deutlich, daß dort erheblich mehr Arbeit gegen die bestehende Sprungschicht verrichtet werden muß, um Nährstoffe in die Deckschicht einzuspülen, so daß dort weder Stürme noch mesoskaliger Auftrieb (ONKEN, 1985) zu neuer Produktion in der Deckschicht führen werden. Darüber hinaus wird aus dem Abstand beider Linien deutlich, daß besonders im Hochsommer die Bestimmung der Tiefe der Nährstoffsprungschicht in gemäßigten Breiten über ein Deckschichtkriterium (KING & DEVOL, 1979) zu erheblichen Fehlern führt, obwohl etwa ab Tag 200, südlich der regionalen Grenze der Oligotrophie (Abb.: IV.13) die Tiefe der Nährstoffsprungschicht und Deckschichttiefe auf einer Länge von drei Breitengraden identisch ist. Dies ist in der vertikalen Verteilung der lichtlimitierten Produktivität begründet, die ebenso wie die Turbulenz einen starken Sprung an der Turbokline aufweist. Die erneut eingemischten Nährstoffe können nämlich zunächst durch die nährstofflimitierten Phytoplanktonzellen assimiliert werden, so daß die sich vertiefende Deckschicht die Nährstoffsprungschicht für einige Tage 'nach unten drückt'.

4.1 Die Polwärtige Wanderung der Planktonblüte

Seit der Arbeit von SVERDRUP (1953) ist die Abhängigkeit des Einsetzens der Phytoplankton-Frühjahrsblüte von dem Verhältnis zwischen Kritischer Tiefe, Kompensationstiefe und Deckschichttiefe allgemein anerkannte Lehrmeinung. Das sogenannte SVERDRUP - Kriterium $H_{max} < H_{krit}$ wird weithin als alleinige Bedingung für den Blütebeginn im offenen Ozean gemäßigter Breiten angesehen (PARSONS et al., 1984), wenn nach der winterlichen Durchmischung der Wassersäule genügend Nährstoffe in der euphotischen Zone vorhanden sind.

STRASS (1989) hat bei seiner Analyse der SEA-ROVER Daten eine saisonale, polwärtige Wanderung der Phytoplanktonblüte im Nordatlantik diagnostiziert (s. Abb.: IV.14). Er findet dabei eine Zeitverzögerung des Blütebeginns von über drei Monaten zwischen den Azoren und dem Wetterschiff C. Die Stabilisierung der Deckschicht hingegen findet auf dieser Distanz nur mit einer geringen Zeitverzögerung von einigen Tagen statt. STRASS stellt jedoch eine auffallend gute Übereinstimmung zwischen der Wanderungsgeschwindigkeit der Blüte und der 12°C Isotherme als nördliche Begrenzung bzw. der 15°C Isothermen als südliche Begrenzung fest.

Eine ebenfalls unerwartet langsam saisonal-polwärts wandernde Phytoplanktonblüte läßt sich auch in den Modellergebnissen (Abb. IV.15) beobachten. Analog zu den Messungen hat die Deckschichtverflachung keine ausgeprägte zeitliche Verzögerung entlang des 'Sea-Rover' - Schnitts. Das SVERDRUP - Kriterium kann also nicht alleinige Bedingung für das frühjährliche Einsetzen der Blüte sein. Dies läßt sich auch in Abbildung IV.15 erkennen, in der die meridionale Variabilität des Einsetzens einiger physikalischer und planktologischer Kriterien zur Beschreibung einer Wassersäule entlang des SEA ROVER - Schnitts aufgetragen sind. Wählt man, ähnlich wie STRASS (1989), ein Konzentrationskriterium zur Bestimmung des Blütebeginns, so läßt sich im Vergleich zur Deckschichttiefe $H < 100\text{m}$ zwar feststellen, daß letztere in jedem Fall zeitlich vor der Blüte liegt, doch die klimatologischen Randbedingungen wirken sich regional stark unterschiedlich aus. Besonders nördlich von 47°N variiert der Zeitraum zwischen Einsetzen der Erwärmungsphase und $H < 100\text{m}$ stark, wohingegen dieses Signal beim Blütebeginn kaum mehr sichtbar ist.

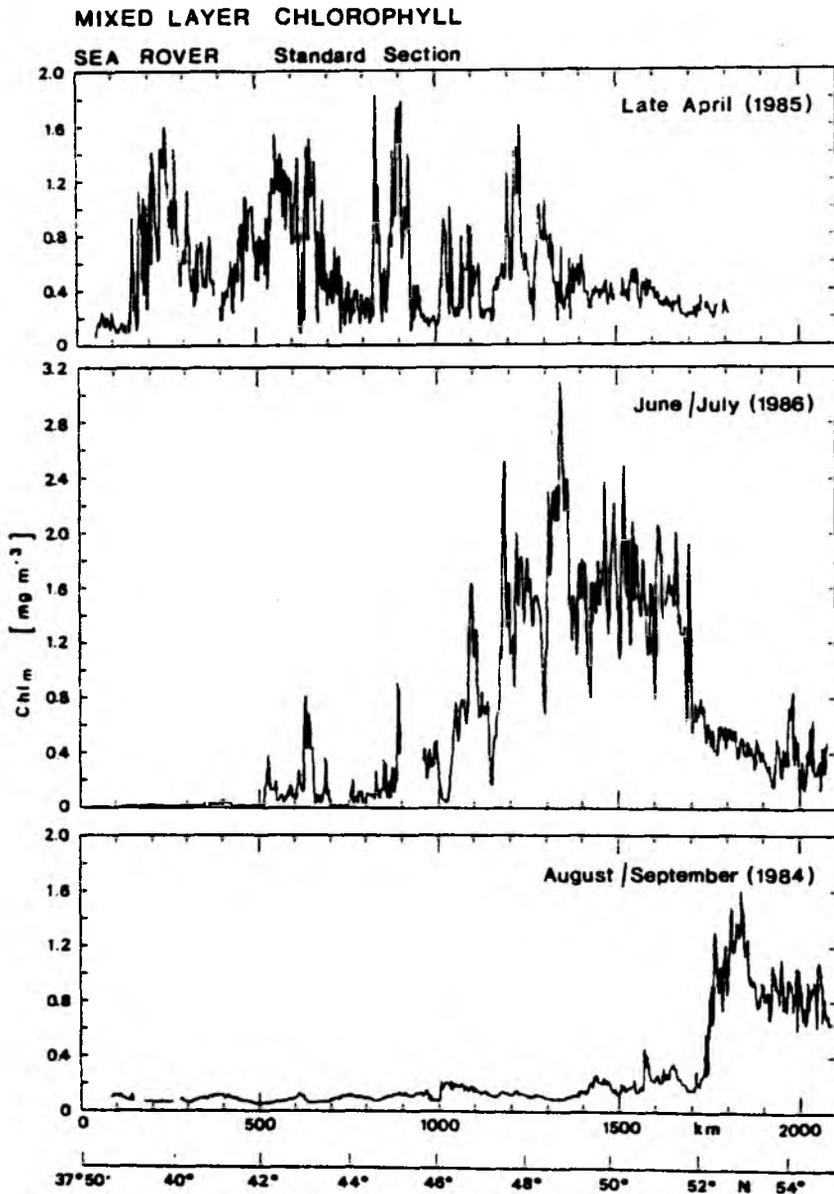


Abb. IV.14: Gemessene Horizontalverteilungen der Deckschicht-Chlorophyllkonzentration längs des Standardschnitts (aus STRASS, 1990a).

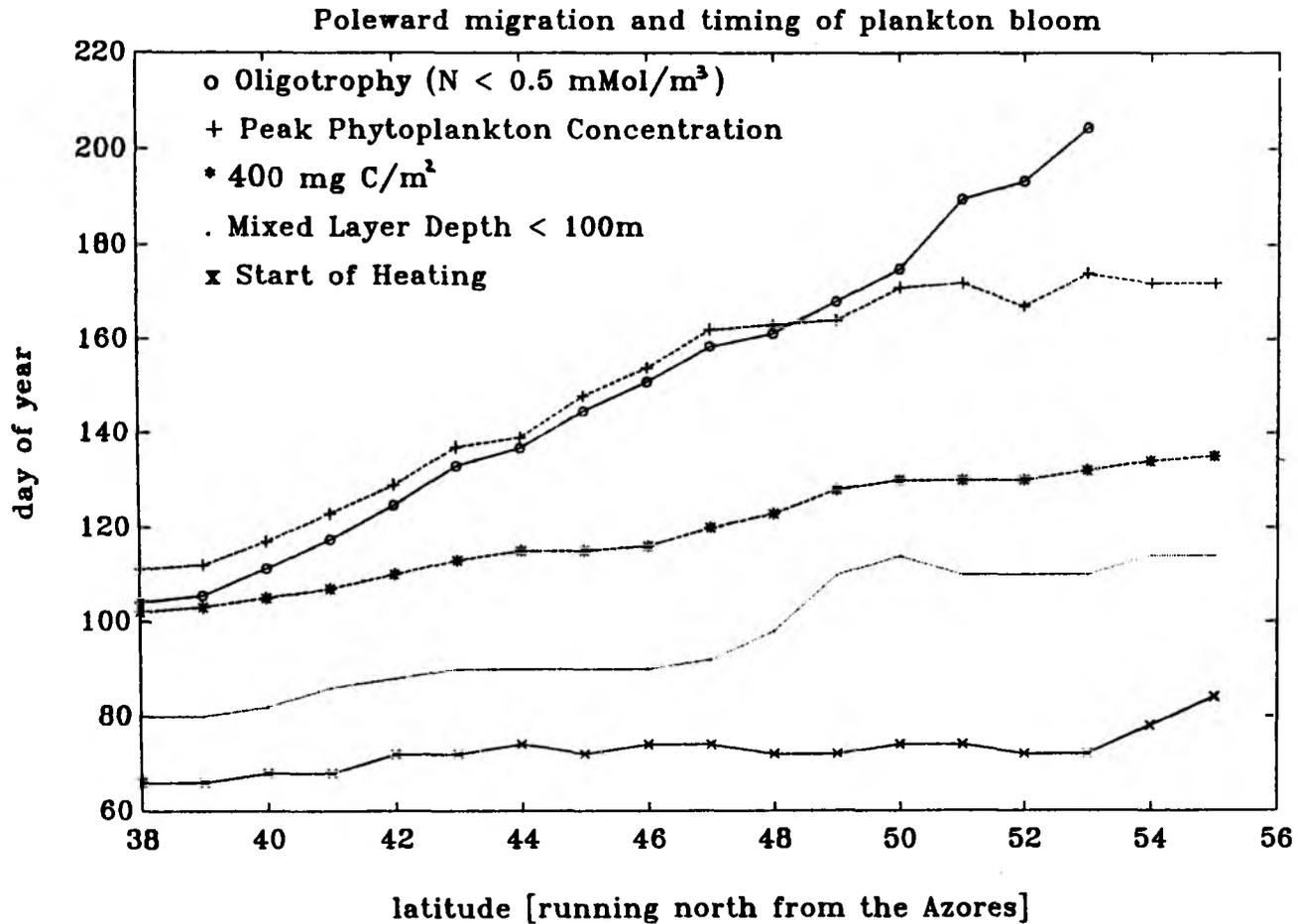


Abb. IV.15: Meridionale Abhängigkeit von fünf biologischen und physikalischen Zustandsgrößen der Wassersäule im Zusammenhang mit der Planktonblüte

Das Ende der Planktonblüte wird durch die Verarmung der Nährstoffe in der Deckschicht bestimmt. Als Oligotrophie-Kriterium wurde das Unterschreiten einer Stickstoffkonzentration von $0.5 \mu\text{Mol/l}$ (also der Wert der verwendeten Halbsättigungskonstanten, siehe Kap. 2.4) gewählt. Beginn und Ende der Blüte zeigen eine positive Steigung, d.h. sie dokumentieren die bereits von STRASS (1989) gefundene polwärtige Wanderung der Blüte. Bemerkenswert und entscheidend unterschiedlich ist jedoch, daß entgegen den Beobachtungen, der Blütebeginn wesentlich schneller nach Norden zieht ($15^\circ/\text{Monat}$) als das Ende der Blüte (4.5° pro Monat). Dies hat zur Folge, daß mit fortschreitender Jahreszeit die meridionalen Sektoren der Phytoplanktonblüte nicht ab- sondern zunehmen. Diese Spreizung zwischen Blütebeginn und Oligotrophie von Süd nach Nord hat zwei Ursachen. Zum ersten ist da das unterschiedliche Strahlungsangebot infolge des polwärts zunehmenden Zenitwinkels der Sonne sowie die Zunahme der Bewölkung (z.B.: im Juni von $5/8$ bei 38°N bis $7/8$ bei 55°N) zu nennen. Diese Faktoren bewirken nicht nur, daß der Blütebeginn nach Norden zeitlich verschoben einsetzt, sondern verzögert bei gleichem Nährstoffangebot auch die Dauer der Blüte. Hinzu kommt, daß auch die berücksichtigte Breitenabhängigkeit der anorganischen Stickstoffkonzentration der Deckschicht im Winter (GLOVER & BREWER, 1988; s. Kap.2.2) die Dauer der Planktonblüte nach Norden verlängert, beziehungsweise am Ende des Standard-Schnitts das Erreichen einer oligotrophen Situation in der Wassersäule sogar verhindert (Abb. IV.15), da die Erwärmungsphase offensichtlich zu kurz ist, um alle vorhandenen Nährstoffe in der euphotischen Zone zu verbrauchen. STRASS (1989, 1990a) fand das Produktionspotential der Wassersäule nördlich der Polarfront ebenfalls nicht ausgenutzt. Ein weiterer Grund, der zu diesem beschriebenen Effekt beiträgt, ist der in nördlichen Breiten zunehmend an Bedeutung gewinnende Faktor des Zooplanktonfraßes. Die guten Nahrungsbedingungen für Zooplankter nördlich von 48°N führen dazu, daß die Phytoplankton-Maximalkonzentration ab dieser Breite vor dem oligotrophen Stadium erreicht wird, weil die angewachsene Zahl der Zooplankter es schafft die Neuproduktion zu kompensieren. Dieses Modellergebnis wird durch Messungen von COLEBROOK (1982) bestätigt, der im nördlichen Nordatlantik ebenfalls die Planktonblüte durch Euphausiaceen und *Calanus finmarchicus* limitiert findet. Der von STRASS (1989) festgestellte Zusammenhang zwischen der

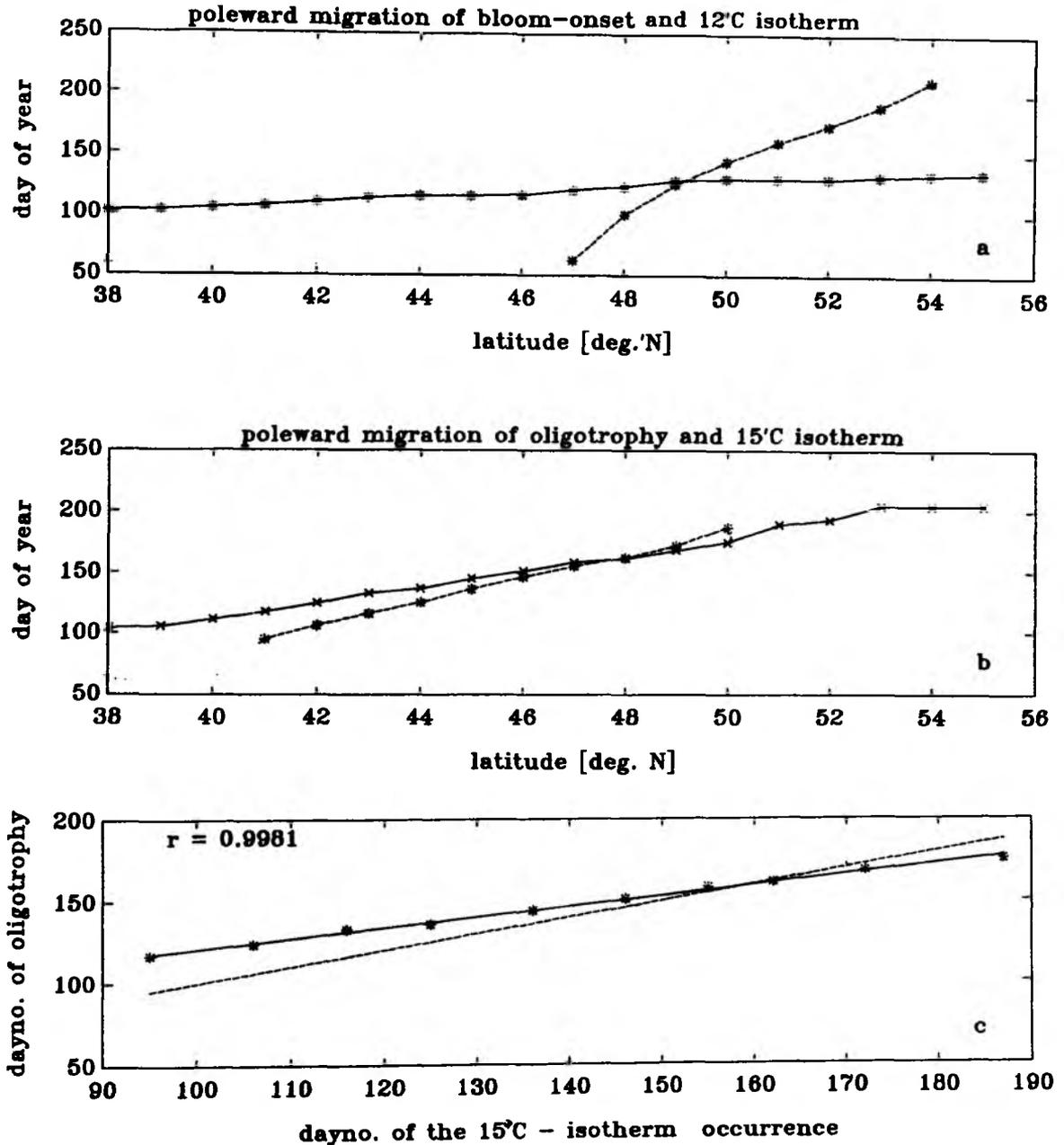


Abb. IV.16: Vergleich der polwärtigen Wanderung von Blütebeginn und der 12°C-Isotherme (a) bzw. Oligotrophie und 15°C-Isotherme (b). In Abbildung (c) ist die Regressionsgerade zwischen 15°C-Isotherme und Oligotrophie in Relation zur Winkelhalbierenden aufgetragen.

Wanderung von Isothermen und der Planktonblüte kann durch die Modellrechnungen nur teilweise nachvollzogen werden. Insbesondere liegen bei den Modellrechnungen die mittleren Wanderungsgeschwindigkeiten bei der 12°C Isotherme von 1.4°/Monat und des Blütebeginns von 15°/Monat um mehr als eine Größenordnung auseinander (siehe Abb. IV.16b).

Anders hingegen stellt sich der Zusammenhang zwischen der 15°C Isotherme und der Nährstoffverarmung in der Deckschicht dar. Hier liegen die mittleren Wanderungsgeschwindigkeiten von 4.5° pro Monat (Oligotrophie) und von 3°/Monat (15°C Isotherme) wesentlich dichter zusammen. Die Abbildung IV.16b zeigt sogar eine weitgehende Übereinstimmung in dem Bereich zwischen 46°N und 49°N. Resümierend kann also, wie von STRASS vorgeschlagen, die 15°C Isotherme mit Einschränkungen als ausreichende Hilfsgröße zur Bestimmung der Grenze zum oligotrophen Regime bestätigt werden. Die sonst hervorgetretenen Differenzen zwischen Modell und Daten in Zusammenhang mit dieser Fragestellung sind auf beiden Seiten zu suchen. Zum einen sind in der Formulierung von Modellen viele Vereinfachungen und Parametrisierungen notwendig, so daß die Komplexität realer Wechselwirkungen nur rudimentär erfaßt werden kann. Auf der anderen Seite muß man aber berücksichtigen, daß die Wetterbedingungen in einzelnen Jahren stark von den mittleren klimatologischen Daten des BUNKER-Datensatzes abweichen können und somit hinterfragt werden muß, inwieweit die drei zugrunde liegenden Einzelrealisierungen des SEA-ROVER Schnitts aus verschiedenen Jahren zur Interpretation saisonaler Erscheinungen ausreichen.

Insbesondere ist der Zusammenhang zwischen dem Blütebeginn und der 12°C-Isothermen in Frage zu stellen, da zum einen der in den Daten gefundene, teilweise sehr schwache meridionale Temperaturgradient auch eine bis zu drei Breitengrade abweichende Interpretation zuläßt und zum anderen die Meßpunkte nur ca. fünf Breitengrade auseinanderliegen. Dies ist auch daher unumgänglich, weil diese 12°C-Isotherme nur auf maximal acht Breitengraden saisonal in der Deckschicht nachweisbar ist (Abb. IV.16a), während der Blütebeginn auf dem ganzen Standardschnitt simuliert werden kann.

Mit dem Ziel, den Zeitpunkt für den Blütebeginn durch verfügbare Fernerkundungsparameter ermitteln zu können, wird in Kapitel 4.3 eine einfach zu berechnende, lineare Funktion vorgeschlagen, die von der geographischen Breite und von der Erwärmung der Deckschicht um 1°C ab der winterlichen Minimaltemperatur abhängig ist.

4.2 Die meridionale Neigung des Chlorophyllmaximum

Die saisonale Ausbildung eines tiefen Chlorophyllmaximums ist die auffallendste Erscheinung von Planktonprofilen in weiten Bereichen des Ozeans gemäßigter Breiten (STEELE, 1964; ANDERSON, 1969; CULLEN & EPPLEY, 1981). Gekoppelt mit diesem Maximum ist stets eine ausgeprägte Nährstoffsprungschicht unterhalb der Deckschicht zu finden (STRICKLAND, 1968; VENRICK et al., 1973). Dieses Charakteristikum oligotropher Regimes hat eine Reihe von Wissenschaftlern (z.B. RILEY et al., 1949; STEELE & YENSCH, 1960; JAMART et al., 1977 und 1979; WOLF & WOODS, 1988) veranlaßt, mit Modellsimulationen das Phänomen nachzuempfinden und mögliche Entstehungsmechanismen zu ergründen.

Das vorliegende Modell liefert sehr schnell nach Eintreten der Nährstoffarmut in der Deckschicht eine Veränderung des Phytoplanktonprofils, das durch geringe Konzentrationen in der Deckschicht und einem scharf ausgeprägtem, tiefen Maximum gekennzeichnet ist. Die Phytoplanktonkonzentration im Maximum kann den Deckschichtwert bis zum Zehnfachen übersteigen (siehe Abb. III.2b). Dieses Maximum vertieft sich durchschnittlich mit etwa 7 m pro Monat bis besonders im südlichen Teil des Schnitts der vertikale Nährstofftransport durch diffusive Prozesse die Assimilation von Nährstoffen durch die Phytoplankter kompensiert. STRASS (1989) analysierte entlang des SEA-ROVER Standardschnittes Vertiefungsgeschwindigkeiten des Phytoplanktonmaximums von 7.5 bis 10 m pro Monat.

Neben dieser saisonalen Vertiefung des Maximums gibt es auch meridionale Unterschiede. In Abbildung IV.17 ist die synoptische Verteilung von Chlorophyll, Zooplankton und anorganischem Stickstoff der obersten 100 m entlang des simulierten Schnitts am Tag 200 dargestellt. Zu diesem Zeitpunkt ist die Blüte schon sehr weit nach Norden vorgedrungen und hat ihr Maximum auf 52°N (s. Abb. IV.17a). Diese Position entspricht auch recht genau der Grenze zum oligotrophen Regime (s. Abb. IV.17c), das sich südlich davon erstreckt und durch ein ausgeprägtes, tiefes Maximum gekennzeichnet ist. Das Chlorophyllmaximum zeigt über einen Bereich von zwölf Breitengraden (38°N bis 50°N) eine Verflachung von etwa 30 m. Das entspricht einer meridionalen Neigung von 2.6 m pro Breitengrad. Die Analyse der SEA-ROVER Daten (STRASS, 1989; s. Abb.: IV.18) ergab einen Wert von 2.7 m pro Breitengrad, was dieses Modellergebnis er-

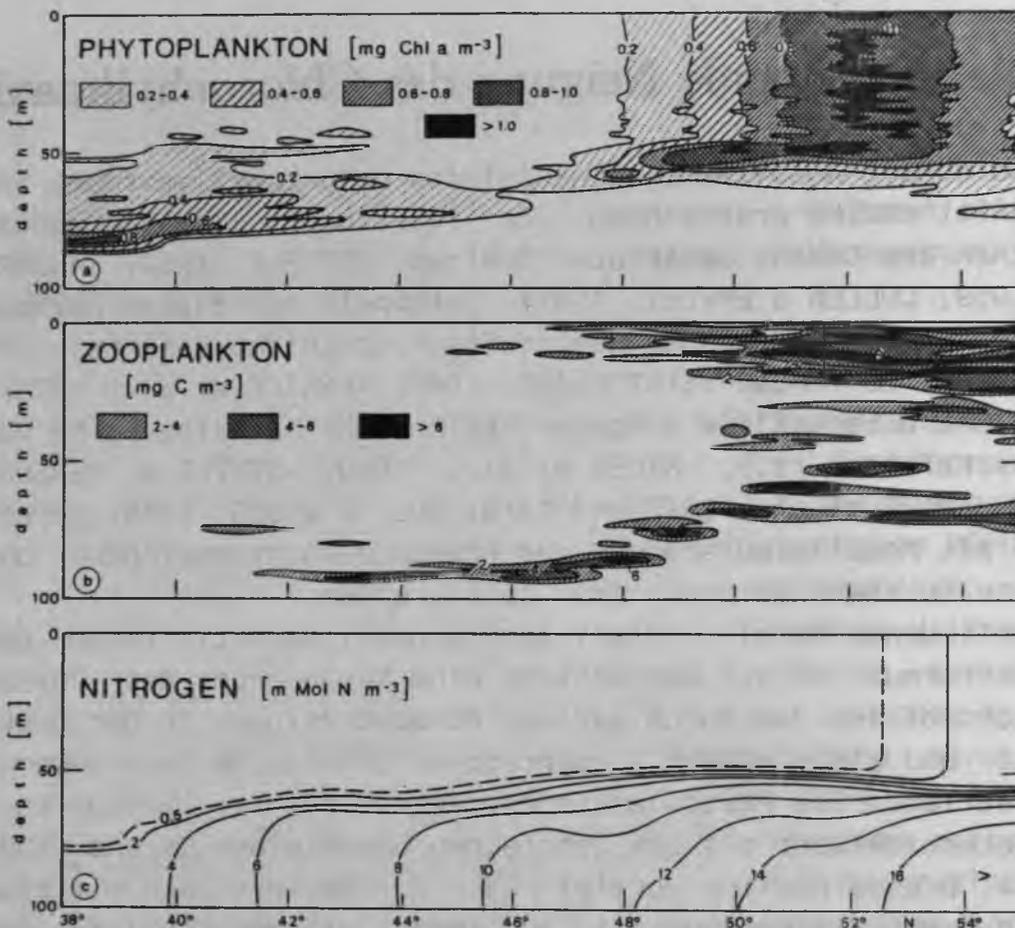


Abb. IV.17: Simulierte meridionale Schnitte der Chlorophyll- (a), Zooplankton- (b) und Stickstoffverteilung (c) am Tag 200.

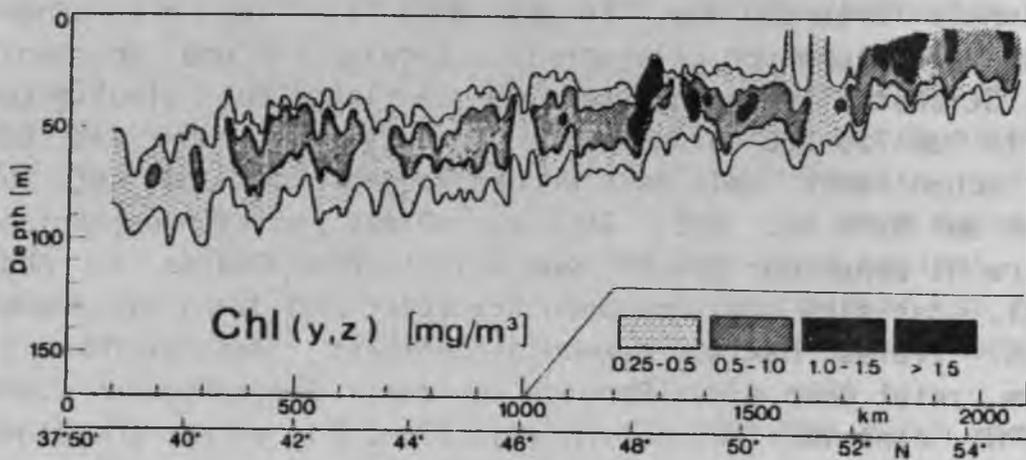


Abb. IV.18: Gemessene Chlorophyllverteilung entlang des Standard-schnitts im Spätsommer. (aus STRASS, 1989)

staunlich gut bestätigt. Durch Vergleich von Abbildung IV.17a und c läßt sich erkennen, daß auch im Modell der in Messungen gefundene Zusammenhang zwischen Nährstoffsprungschicht und Phytoplanktonmaximum ohne Ausnahme vorhanden ist.

Die Verteilung des Zooplanktons entlang des Schnitts weist eine hohe regionale aber auch vertikale Variabilität auf. Dies ist in der relativ geringen Anzahl Lagrange'scher Kohorten begründet. Trotz alledem läßt sich aus Abbildung IV.17b eine klare Verteilungsstruktur erkennen. Das Vertikalwanderungsverhalten der Zooplankter ist stark abhängig von der Tageszeit. So ist das tiefe Zooplanktonmaximum besonders im südlichen Teil des Schnitts durch den Zeitpunkt (12 Uhr mittags) und die damit verbundene hohe solare Strahlungsleistung zu erklären.

Weiter im Norden steigt die Isolome zur Steuerung des Vertikalwanderungsverhalten aufgrund der erhöhten Lichtabsorption durch Phytoplankter stark an, so daß selbst am Tage ausgewachsene Zooplankter genügend Nahrung finden (52°N). Die hohen Zooplanktonkonzentrationen der oberflächennahen Schicht in der nördlichen Hälfte des Schnitts lassen erkennen, daß dort ein hoher Anteil juveniler Zooplankter vertreten ist. Diese sind aufgrund ihrer Größe noch nicht in der Lage, effizient gegen die Turbulenz in der Deckschicht anzuschwimmen. Im Modell ist also die Wahrscheinlichkeit einer juvenilen Kohorte von Copepoden innerhalb der Deckschicht zwischen zwei Zeitschritten diese nach unten zu verlassen, deutlich geringer als bei einer adulten Kohorte.

Hervorzuheben ist zudem noch die relativ geringe Phytoplanktonkonzentration im tiefen Maximum zwischen 46°N und 48°N. Dies ist direkte Folge der hohen Zooplanktonkonzentration (s. Abb.: IV.17b) in diesem Abschnitt, die einen erheblichen Freßdruck auf das Phytoplankton ausübt. So ermöglicht das weitgehende Fehlen von Zooplanktern am Süden des Schnitts wiederum relativ hohe Konzentrationen im Phytoplanktonmaximum.

4.3 Rückschlüsse auf die Satellitenfernerkundung

In den letzten Jahren ist die passive Fernerkundung im sichtbaren Spektralbereich (CZCS - Daten vom NASA - Wettersatelliten NIMBUS-7) verstärkt dazu genutzt worden, den Chlorophyllgehalt der euphotischen Zone zu bestimmen (z.B. GORDON et al.; 1980). Ein aktueller Nutzen dieser Bestimmungen wird von EPPLEY et al. (1985) oder PLATT (1986) bzw. PLATT et al. (1988) aufgezeigt, indem diese Autoren versuchen über allgemeingültige Algorithmen die Primärproduktion der Wassersäule aus diesen Fernerkundungs-Chlorophyllbestimmungen zu ermitteln. Diese bisher verwendeten Methoden und Algorithmen sind mit einem relativ großem Fehler behaftet. Neben anderen Fehlerquellen ist die inhomogene Vertikalstruktur von Chlorophyllprofilen und deren zeitliche und räumliche Variabilität Hauptursache für die Ungenauigkeit dieses Ansatzes (STRASS, 1989 & 1990b). Die größten Fehler dieser integralen Berechnungsmethode treten erwartungsgemäß bei sehr hohen Chlorophyll-Konzentrationen in der Deckschicht (Blüte) und in oligotrophen Regionen beziehungsweise Zeitabschnitten auf. Bei Nährstoffarmut in der Deckschicht ist die größte Chlorophyllkonzentration - wie im Vorangegangenen dargestellt - stets unterhalb der Deckschichttiefe in Tiefen zwischen 30m und 80m zu erwarten. Berücksichtigt man, daß selbst bei klarstem Wasser maximale Attenuationslängen von ca. 15 m Tiefe erreicht werden, und diese dann fast 90% des gewichteten Rückstreuungssignals repräsentieren (STRASS, 1989) wird klar, daß tiefe Chlorophyllmaxima durch Satellitenfernerkundung nicht erfaßt werden können. STRASS (1990b) bestimmte mittlere Fehler und schlägt Korrekturfaktoren für zwei unterschiedliche Temperaturbereiche vor, um dieser Problematik zu begegnen. Wie bereits in Kapitel 4.1 dargestellt, ist aber ein einfacher Zusammenhang zwischen Temperatur und saisonalem Entwicklungsstand der Planktonblüte nicht auf der ganzen Länge des Standardschnitts absicherbar. Deswegen wurden die Modellergebnisse dazu genutzt, die saisonale und meridionale Ausdehnung des oligotrophen Regimes zu ermitteln indem die Unterschätzung der Chlorophyll-Bestimmungen aus Fernerkundungsparametern zu erwarten ist.

Abbildung IV.19 zeigt die Tiefe der Nährstoffsprungschicht in Abhängigkeit von Tageszahl und Breite φ entlang des SEA-ROVER-Schnittes. Die Isolinien haben einen Abstand von zehn Metern

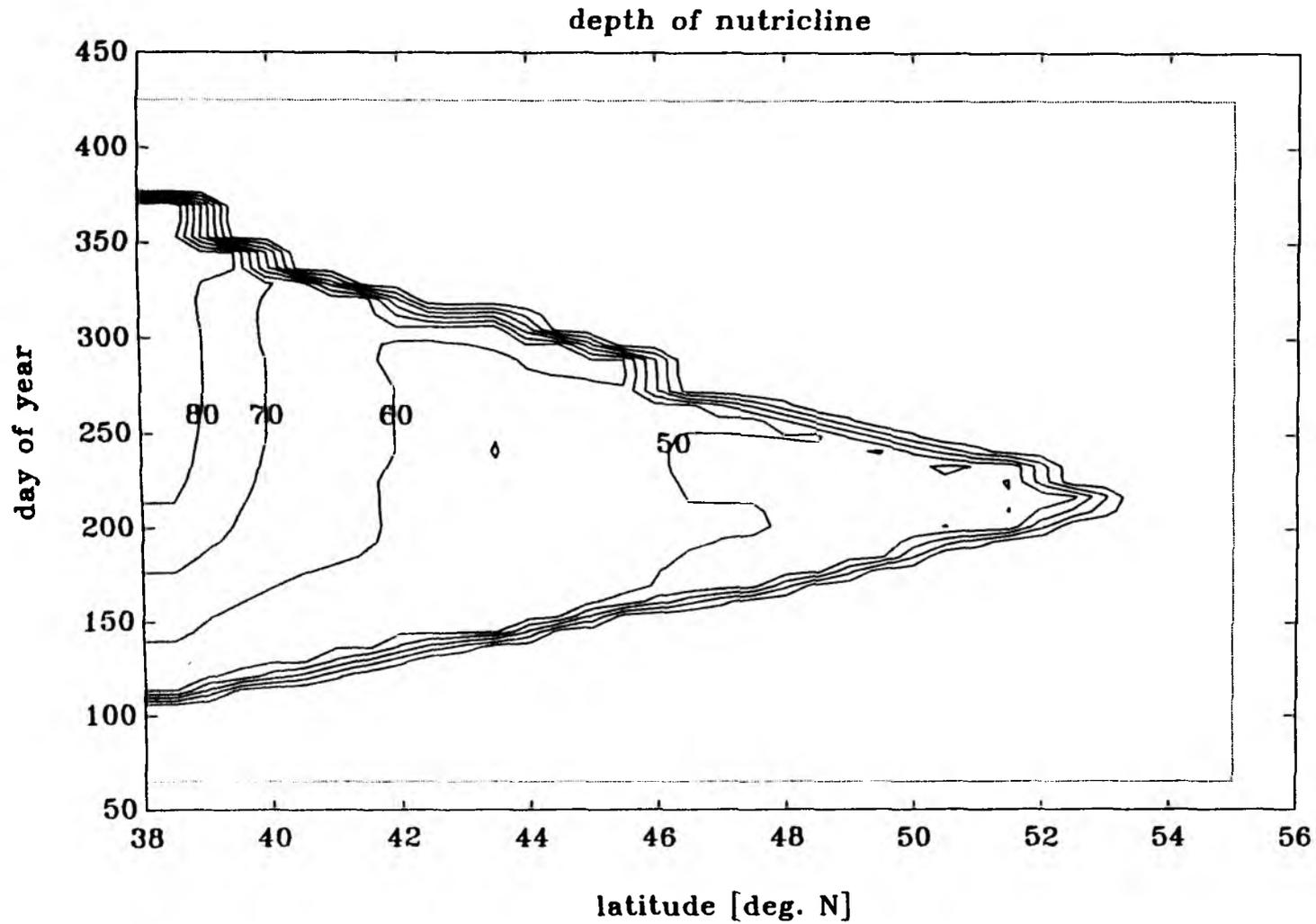


Abb. IV.19: Modellierte saisonale und meridionale Verteilung der Tiefe der Nährstoffsprungschicht.

und umgrenzen den Bereich, indem fernerkundungsgestützte Chlorophyllbestimmungen zu erheblichen (100% ; STRASS, 1989) Unterschätzungen führen. Da die Modellergebnisse aufgrund einer gemittelten Klimatologie erzielt worden sind, werden einzelne Jahre von diesem Mittelwert abweichen. Von daher können die Tiefen der Nährstoffsprungschicht aus Abbildung IV.19 nicht ohne weiteres zur Korrektur spezifischer CZCS-Chlorophyllmessungen herangezogen werden, sondern geben ein Bild vom Umfang und der ungefähren räumlichen und zeitlichen Bedeutung der unterschätzten Chlorophyll- bzw. Produktionsbestimmungen in saisonaler und meridionaler Abhängigkeit. Vom südlichsten Punkt des Standard-Schnitts, wo etwa 3/4 des Jahres eine tiefe Nährstoffsprungschicht vorherrscht, bis etwa 53° nördlicher Breite nimmt der oligotrophe Zeitraum im Jahreslauf an Bedeutung ab. Weiter im Norden tritt nach den Modellergebnissen keine Nährstoffarmut in der Deckschicht, also kein tiefes Chlorophyllmaximum, im Jahresgang auf. Auf den Schnitt gemittelt bedeutet das bei einer Gleichverteilung der Satellitenmessungen im Jahr, daß etwa 40% der Chlorophyllbestimmungen deutlich unterschätzt sind.

Trotz der Unzulänglichkeiten von Satellitenmessungen in diesem Zusammenhang, läßt sich mit keiner anderen Methode so umfassend ein globaler Überblick über Umfang und Veränderung von Primärproduktion im Ozean verschaffen. Dies ist insbesondere für die Validation von gyreskaligen Produktionsmodellen im Rahmen der Klimaforschung von Bedeutung. Im Hinblick auf die in der nächsten Zeit fehlende Verfügbarkeit eines Coastal Zone Colour Scanners (CZCS), wäre zudem eine von anderen Fernerkundungsparametern abgeleitete Hilfsgröße zur Abschätzung der Phytoplanktonkonzentration von großem Nutzen. Wie in Kapitel 4.1 bereits erwähnt, konnte lediglich ein Zusammenhang zwischen der 15°C - Isotherme und dem Ende der Planktonblüte (Oligotrophie) mit den vorgenommenen Modellsimulationen entlang des SEA ROVER - Standard-Schnitts nachvollzogen werden.

Die Stabilisierung der Deckschicht, also das eigentliche SVERDRUP-Kriterium, sowie die Biomasse einer lichtlimitierten Blüte sind sicherlich mehr mit der solaren Strahlungsleistung als mit dem Absolutbetrag der Deckschichttemperatur korreliert. Diesen Gedanken zugrundeliegend, wurde der Zusammenhang zwischen dem gewählten Kriterium für den Blütebeginn (400 mgC/m²) und der Erwärmung der Deckschicht untersucht. In Abbildung IV.20a ist

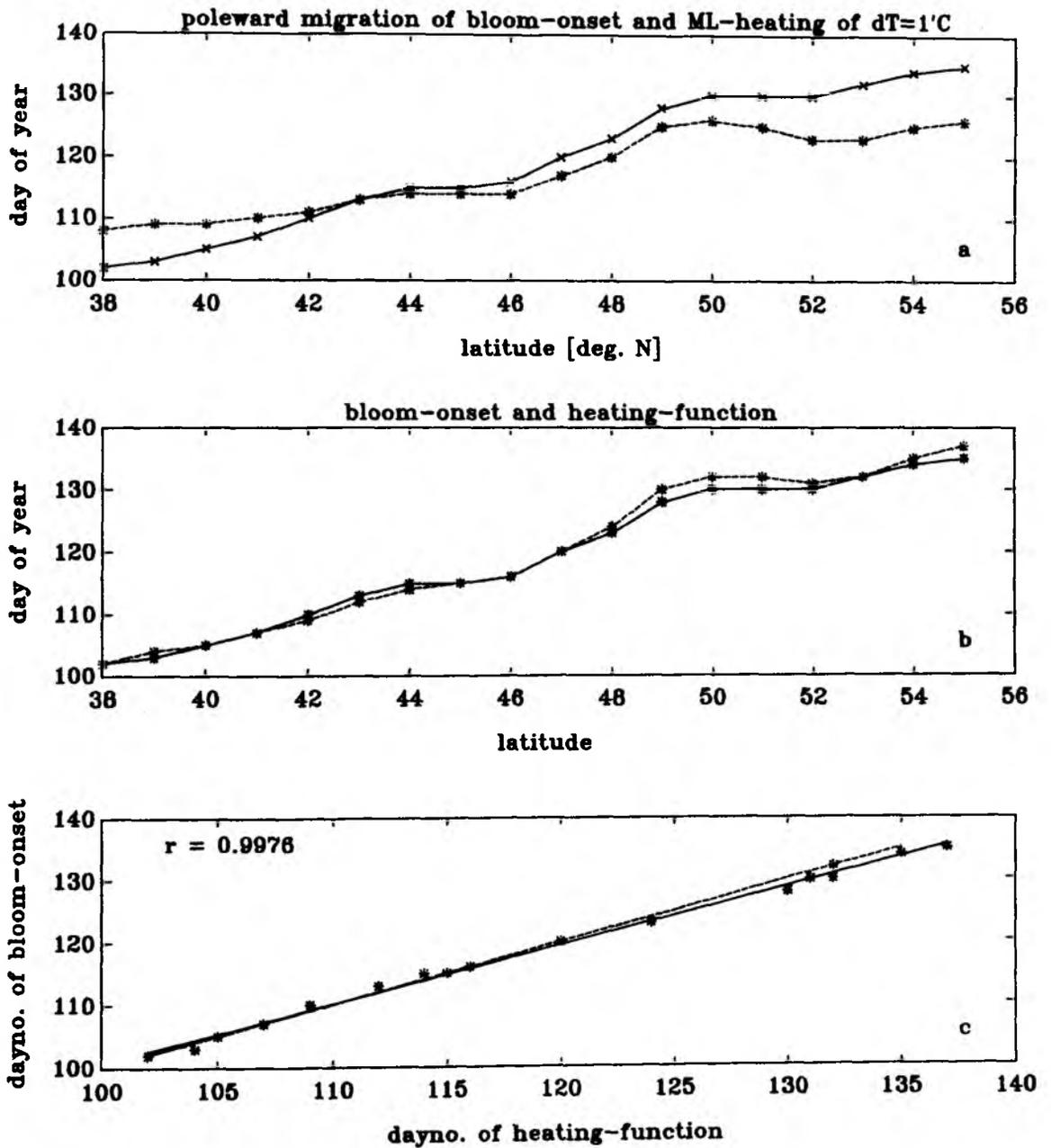


Abb. IV.20: Zusammenhang zwischen Erwärmungsrate und Blütebeginn.
Erläuterung siehe Text.

neben der meridionalen Wanderung des Blütebeginns auch für jeden Breitengrad der Zeitpunkt dargestellt, an dem sich die Deckschicht ab der winterlichen Minimaltemperatur um 1°C erwärmt hat (unterbrochene Linie). Letztere weist eine deutlich schnellere polwärtige Wanderung auf, doch ermutigt die Ähnlichkeit beider Graphen die Unterschiede in der Steigung durch ein lineares, breitenabhängiges Korrekturglied abzufangen. So ist in der Abbildung IV.20b die empirisch ermittelte Funktion

$$y = d_{\psi} (\Delta T = 1^{\circ}K) + \psi - 44$$

im Vergleich mit dem Zeitpunkt des Blütebeginns dargestellt. Mit diesem, allein von der Deckschichttemperatur und der Breite ψ abhängigen, funktionalen Zusammenhang, läßt sich der Blütebeginn der Modellergebnisse mit einem maximalen Fehler von zwei Tagen bestimmen. Abbildung IV.20c zeigt, daß die Regressionsgerade der korrespondierenden Datenpunkte fast auf der Winkelhalbierenden (gestrichelte Linie) liegt. Im Gegensatz zu dem 12°C-Kriterium ist dieser Zusammenhang entlang des ganzen Standardschnitts gültig und läßt sich ebenso aus den Infrarotkanälen der Fernerkundungssensoren ermitteln.

5. Resümé und Ausblick

Die vorliegenden - und in den Kapiteln 3 und 4 beschriebenen - Ergebnisse der durchgeführten Modellstudien sind in zweierlei Hinsicht für die interdisziplinäre Meeresforschung von Interesse.

Zum einen zeigen die Ergebnisse der saisonalen Prozeßstudien, daß die LAGRANGE'sche Ensemble Methode aufgrund der direkten Formulierung der Modellgleichungen ein ideales Instrument darstellt, um sowohl biologische Prozesse zu modellieren bzw. Parameterstudien durchzuführen als auch gerade die stark nichtlinearen Wechselwirkungen zwischen Physik und Biologie zu untersuchen. Der entscheidende Vorteil dieser Methode gegenüber der EULER'schen Kontinuum Methode liegt in der Behandlung der Phyto- und Zooplanktonpopulationen als summarische Größen einer Vielzahl von Individuen, die aufgrund ihrer individuellen Unterschiede auch durch separate Berechnung ihres eigenen Parametersatzes mathematisch Berücksichtigung finden. Dadurch wird eine Mittelung einer heterogenen Population vor der Integration vermieden und die Berücksichtigung von nichtlinearen Wechselwirkungen möglich.

Zum anderen bieten die regional variierten Modellläufe aus Kapitel 4 eine Reihe von möglichen Erklärungen beziehungsweise Interpretationshilfen zu den Meßdaten und den darin erkannten Erscheinungen (STRASS, 1989) aus dem Nordatlantik. Die weitestgehend gute Übereinstimmung zwischen Modell und Daten legt den Schluß nahe, daß die zugrunde gelegte Hypothese, nämlich, daß die Variabilität der Phytoplanktonverteilung entlang des SEA-ROVER Standardschnitts in erster Näherung durch die meridionale Veränderlichkeit der klimatologischen Randbedingungen und der Stickstoffkonzentration in der euphotischen Zone erklärbar ist, bestätigt werden kann.

So läßt sich festhalten, daß mit dem gekoppelten Deckschicht-Planktonmodell plausible Jahresgänge von physikalischen und biologischen Parametern und Zustandsvariablen erzeugen lassen. Im Vergleich zum zweiten Simulationsjahr lassen sich keine signifikanten Unterschiede bei den Biomassenzeitreihen sowie der Deckschichttiefe und den Temperaturprofilen feststellen, so daß aufgrund der deutlich veränderten Anfangskonzentrationen der Biomassen, die Ergebnisse als numerisch stabil betrachtet werden können.

Insbesondere ist es möglich, die Auswirkungen der Phytoplanktonblüte auf das Temperaturprofil sowie den Wärmehaushalt der Wassersäule mit dem Modell abzuschätzen. Die dazu durchgeführte Prozeßstudie bestätigt nicht nur die saisonale Bedeutung für das Temperaturprofil, sondern gibt Anlaß zu der Feststellung, daß in gemäßigten Breiten eine planktonarme Wassersäule deutlich mehr Wärmeenergie im Jahresmittel speichern kann. Das Modell liefert hierzu Werte, die bei zwei Prozent der Jahresamplitude des Wärmehalts der Wassersäule liegen. Änderungen in der Phytoplanktonkonzentration des Ozeans werden sich also auf die Jahresnetto-Wärmeflüsse an der Grenzfläche Ozean/Atmosphäre auswirken und hätten somit direkte Auswirkung auf die Temperatur der Atmosphäre.

Darüber hinaus ist über die Modellpools für Detritus und 'fecal pellet'-Kohlenstoff die saisonale Variabilität des vertikalen Flusses organischen Kohlenstoffs in tiefere Wasserschichten einfach abschätzbar. Zur Ermittlung des Netto-Kohlenstoffflusses von der Atmosphäre in den Ozean ist es allerdings erforderlich, Betrag und Richtung des Kohlendioxidflusses an der Grenzfläche aufgrund des saisonal beeinflussten CO_2 -Löslichkeitsgleichgewichts in der Deckschicht zu kennen. Da der CO_2 -Partialdruck nicht nur saisonal, sondern auch regional (z.B. aufgrund von Auftriebserscheinungen) stark schwanken kann, ist es notwendig das Karbonat-System im Meerwasser zu berücksichtigen und den anorganischen Kohlenstoff als tiefenabhängige Zustandsvariable in zukünftige Plankton-Zirkulations-Klimamodelle miteinzubeziehen.

Indirekte Bestimmungen der f -Rate (EPPLEY & PETERSON, 1979) mit dem Modell bestätigen die aus Messungen ermittelten Werte zwischen 0.1 und 0.9, je nach Jahreszeit und geographischer Breite.

Einen anderen Schwerpunkt dieser Arbeit bilden die regional-variieren Modellläufe entlang des SEA-ROVER Standardschnitts. Es gelang dabei, die grundlegende saisonale und meridionale Veränderlichkeit der Phytoplanktonverteilung aus den Meßdaten (STRASS, 1989) allein durch die Breitenabhängigkeit der klimatologischen Randbedingungen sowie der winterlichen Nährstoffkonzentration der Wassersäule zu simulieren. Insbesondere sind hier die relativ langsam polwärts wandernde Phytoplanktonblüte und die meridionale Neigung des Chlorophyllmaximums zu nennen. Letztere weist eine auffallend gute Übereinstimmung zwischen

Modell und Daten (2.6 und 2.7 m pro Breitengrad) auf, während die Wanderungsgeschwindigkeit des Blütebeginns zwischen Meßdaten und Modell etwa um den Faktor 3 differiert.

Die Bestrebungen einiger Autoren (GORDON et al, 1980; EPPLEY et al., 1985; PLATT, 1986) die NIMBUS-7 CZCS-Daten zu Chlorophyll- bzw. Produktionsbestimmungen zu benutzen und der damit verbundene, von STRASS (1989, 1990b) quantifizierte, Fehler gaben Anlaß, die Modellergebnisse auf mögliche Hilfen zur Satellitenfernerkundung heranzuziehen. Die zu erwartenden Fehler sind insbesondere eine Überschätzung während der Blüte und eine Unterschätzung in der oligotrophen Phase. Bei der Suche nach unabhängigen Fernerkundungsparametern zur Bestimmung des Blütezustandes konnte nur die von STRASS (1989) ermittelte 15°C-Isotherme als Grenze zum oligotrophen Regime bestätigt werden. Anstatt der 12°C-Isotherme zur Bestimmung des Blütebeginns wird eine lineare, von der Erwärmung der Deckschicht und der Breite φ abhängige Funktion vorgeschlagen.

Für zukünftige Anwendungsmöglichkeiten des vorliegenden Modells bietet sich aufgrund der numerischen Stabilität der Ergebnisse eine Ausweitung des Modells auf mehrere Phyto- und Zooplanktonarten an. Die Lagrange'sche Ensemble Methode ermöglicht dabei die direkte, mathematische Formulierung von Physiologie oder Verhalten, was bei Sukzessionsstudien zu keinen Fehlern durch die Parametrisierung von Vorgängen führt. Ein so genutztes Modell wäre ein wichtiges Hilfsmittel für Physiologen, um die teilweise auch widersprüchlichen Theorien über z.B. Vertikalwanderung, Freßverhalten oder Adaptation in vorzugebenden Szenarien auf ihre Bedeutung zu untersuchen.

Darüber hinaus wäre für weitere Studien eine Aufspaltung des modellierten Stickstoffprofils in Nitrat und die regenerierten Stickstoffverbindungen sinnvoll, da somit exakte Berechnungen der tiefenabhängigen f-Rate möglich wären.

Liste der verwendeten Symbole

A	: Alter einer Zooplanktonkohorte	h
a	: chlorophyllspezifischer Attenuationskoeffizient (0.011 m ² /μg Chl _a)	m ² /μg Chl _a
α	: thermischer Expansionskoeffizient	1/K
b	: Auftrieb	m/s ²
B ₀	: Auftrieb an der Meeresoberfläche	m/s ²
C _c	: Kohlenstoffgehalt einer Phytoplanktonzelle (0.46 μg C)	μg C
c _d	: Reibungskoeffizient der Luft	
c _p	: spezifischer Wärmekoeffizient	J/kg·K
D	: Dissipation von turbulenter kinetischer Energie	m ² /s ³
E _{abs}	: absorbierte Strahlungsenergie eines Phytoplankters pro Zeitschritt	J/h
E _c	: zur Zellteilung benötigte Energie (1.4 · 10 ⁻⁴)	J
E _{co}	: Kompensationslichtenergie	J/m ²
E _{pool}	: zellinterner Energiepool einer Phytoplanktonzelle	J
F	: Fläche einer Phytoplanktonzelle	m ²
F _i	: Filtrierate eines Zooplankters	m ³ /h
f	: Wichtungsfunktion zur Parametrisierung des Zooplankton-Fressdrucks in der Wassersäule	
g	: Gravitationsbeschleunigung	m/s ²
G	: aktuelles Gewicht eines Zooplankters	μg C
G _{eff}	: effektives Gewicht eines Zooplankters	μg C
G _{max}	: Gewicht eines ausgewachsenen Zooplankters (100)	μg C
G _{min}	: minimales Gewicht eines juvenilen Zooplankters nach Reproduktion (0.2 μg C)	μg C
G'	: virtuelles Zooplanktongewicht (ovi) (G' = G - G _{max} für G > G _{max})	μg C
H	: Deckschichttiefe	m
H _{co}	: Kompensationstiefe	m
H _{cr}	: kritische Tiefe	m
I	: kurzwelliger Strahlungsfluß in der Wassersäule	W/m ²
I _g	: Ingestion eines Zooplankters	μg C/h
I _{gmax}	: maximale Ingestion eines Zooplankters	μg C/h
I _{g'}	: Ingestion eines Zooplankters pro Tiefengitterschritt Δz = 1m	μg C/h·m
I _m	: mittlerer Strahlungsfluß an den ein Phytoplanktonteilchen adaptiert ist	W/m ²

I_0	: solare Strahlung an der Meeresoberfläche	W/m^2
I_r	: Referenzstrahlung ($2 W/m^2$)	W/m^2
k_m	: Assimilationsrate (0.7)	
K_{chl}	: Chlorophyllkonzentration der Wassersäule	$mg\ Chl_a/m^3$
k_G	: Grundsterblichkeit der Zooplankter	
k_I	: Faktor für Schwimmrichtungsänderung bei $I=0$ und abnehmender Ingestion	m^2/W
k_n	: spektrale Klarwasser-Attenuations- koeffizienten ($n=1,3$)	
k_{an}	: HANEY-Konstanten ($1.7 \cdot 10^{-3}$, $1.67 \cdot 10^{-2}$, $1.22 \cdot 10^{-2}$)	$1/m^2\ s$
k_a	: Halbsättigungskonstante der Phytoplankton- Nährstoffaufnahme ($0.5\ mMol\ N/m^3$)	$mMol\ N/m^3$
k_v	: Parameter zur Wichtung der Gewichts- und Lichtabhängigkeit des Zooplanktonbeuteverlusts	
k_w	: Wichtungskonstante des Hungereinfluß bei der Führungsgröße L_f	$h/\mu g\ C$
L_f	: Licht- und Sattheits-beeinflußte Führungsgröße	W/m^2
λ	: geographische Länge	.
m	: Energiedissipationsparameter (0.95)	
Min	: Funktion liefert das Minimum einer Wertemenge	
N	: Stickstoffkonzentration in der Wassersäule	$mMol\ N/m^3$
N_c	: die zur Zellteilung pro Zelle benötigte Stickstoffmenge ($4 \cdot 10^{-9}$)	$mMol\ N$
N_{poc1}	: Stickstoffkonzentration in einer Phyto- planktonzelle	$mMol\ N/m^3$
n	: Anzahl der LAGRANGE'schen Teilchen	
n_0	: Dissipationsparameter für den Auftriebsfluß	
N_d	: remineralisierte Stickstoffmenge eines abgestorbenen Phytoplanktonteilchen	$mMol\ N$
n_p	: Anzahl der Zellen eines Phytoplanktonteilchens	
n_z	: Anzahl der Individuen einer Zooplanktonkohorte	
p	: Druck	Pa
P	: Phytoplanktonkonzentration einer Tiefenstufe	$mg\ C/m^3$
P_G	: Gesamtproduktion	$mg\ C/m^3 \cdot d$
P_N	: neue Produktion	$mg\ C/m^3 \cdot d$
P_R	: regenerierte Produktion	$mg\ C/m^3 \cdot d$
ψ	: geographische Breite	.
Q	: korrigierter Wärmefluß an der Meeresoberfläche	W/m^2
Q_{bn}	: BUNKER - Oberflächenwärmeflüsse	W/m^2

Q_{ir}	: infraroter Wärmefluß	W/m ²
Q_{ln}	: latenter Wärmefluß	W/m ²
Q_{sn}	: sensibler Wärmefluß	W/m ²
R	: Respirationsverlust eines Phytoplankters	J/h
r	: Zellradius	m
R_k	: konst. Grundmetabolismus eines Phytoplankters	J/h
Random	: Zufallszahl zwischen 0 und 1	
R_b	: Ruherespiration (0.1 µg C/d)	µg C/d
R_n	: spektrale Wichtungskoeffizienten (n=1,3)	
R_a	: Stoffwechselfaktor (0.6)	
ρ	: Dichte des Wassers	kg/m ³
ρ_a	: Dichte der Luft	kg/m ³
S	: Sättigung eines Zooplankters	
T	: Temperatur in der Wassersäule	°K
T_L	: Lufttemperatur	°K
T_{m1}	: Temperatur der Deckschicht	°K
T_M	: Temperatur kurz unterhalb der Deckschicht	°K
T_r	: Referenztemperatur (25°C)	°K
t	: Zeit	s
t_a	: Adaptationszeit (5h)	h
t_m	: Mittelungsintervall der Sättigung	h
τ	: Betrag der Windschubspannung	kg/m ² ·s
U	: Nährstoffaufnahme-funktion eines Phytoplankters pro Zeitschritt	mMol N/h
U_{max}	: maximale Stickstoffaufnahme-rate einer Phytoplanktonzelle ($4 \cdot 10^{-10}$)	mMol N/h
u_a	: Reibungsgeschwindigkeit	m/s
u_{10}	: Windgeschwindigkeit in 10m Höhe	m/s
v	: Geschwindigkeitsvektor	m/s
v_s	: Sinkgeschwindigkeit eines Phytoplankters	m/s
W	: Temperatur- und Gewichts-beeinflußte Wichtungsfunktion bei Zooplanktern	
w_e	: entrainment-Geschwindigkeit	m/s
z	: Tiefe in der Wassersäule	m
Z	: Tiefe eines Phytoplanktonteilchens	m
Z_z	: Tiefe eines Zooplanktonteilchens	m

Parameter tabellen

Tabelle III

(Parameter zur Berechnung der Klarwasser-Attenuation)

Parameter ^{n =}	1	2	3
R_n	0.4042	0.0402	0.5556
k_n	22.91	6.846	0.1392

(nach HORCH et al., 1983)

Tabelle IV

(HANEY- Konstanten)

Parameter ^{n =}	1	2	3
K_{an}	$1.7 \cdot 10^{-3}$	$1.67 \cdot 10^{-2}$	$1.22 \cdot 10^{-2}$

Literaturverzeichnis

- ANDERSON, V., P. NIVAL & R. HARRIS (1987)**, 'Modelling of planktonic ecosystem in an enclosed water'. *J. mar. biol. Ass.*: vol. 67, pp. 407-430
- ANTIA, McALLISTER, PARSONS, STEPHENS & STRICKLAND (1963)**, 'Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere'. *Limnol. Oceanogr.*: vol. 8, pp. 166 - 183.
- BANNISTER, T.T. (1979)**, 'Quantitative description of steady-state nutrient saturated algal growth including adaptation'. *Limnol. Oceanogr.*: vol. 24, pp. 76-96
- BARKMANN, W. (1987)**, 'Der Einfluß der Wärmebilanz auf die Struktur der saisonalen Grenzschicht'. *Berichte Inst. Meeresk.*: 171, Kiel University
- BIENFANG, P.K. (1981)**, 'Sinking rates of heterogenous, temperate phytoplankton populations'. *J. Plank. Res.*: vol. 3, pp. 235-252
- BIENFANG, P.K., J. SZYPER & E. LAWS (1983)**, 'Sinking rate and pigment responses to light-limitation of marine diatom: implications to dynamics of chlorophyll maximum layers'. *Oceanol. Acta*: vol. 6, pp. 23-32
- BILLETT, D.S., R. LAMPITT, A.L. RICE & R.F. MANTOURA (1983)**, 'Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos'. *Nature*: vol. 302, no. 5908, pp. 520-522.
- BOHRER, R.N. (1980)**, 'Experimental studies on diel vertical migration'. in W.C. KERFOOT (ed.), *Evolution and ecology of zooplankton communities*. *Am. Soc. Lim. Oc. Spec. Symp.*: vol. 3, pp. 111-121
- BROWN, C.M. & B. JOHNSON (1977)**, 'Inorganic nitrogen assimilation in aquatic microorganisms'. In DROOP M.R. & H.W. JANNASCH (editors), *Advances in aquatic Microbiology*, vol. 1, Acad. Press, pp. 49-114
- BUNKER, A.F. & R.A. GOLDSMITH (1979)**, 'Archived time series of Atlantic Ocean meteorological variables and surface fluxes'. *Technical Report, WHOI-79-3*, Woods Hole Oceanogr. Inst.

- BURKERT, B. (1984)**, 'Das Wachstum herbivorer Zooplankter unter dem Einfluß von Physiologie, Verhalten und Umwelt. Ein numerisches Modell'. Diploma thesis, Kiel University
- CAPRA, F. (1982)**, 'Wendezeit' Scherz-Verlag, Bern
- COLEBROOK, J.M. (1982)**, 'Continuos Plankton Records: Seasonal Variations in the Distribution and Abundance of Phytoplankton in the North Atlantic Ocean and the North Sea'. J. Plank. Res.: vol. 4, no. 3, pp. 435-462
- 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: vol. 4, pp. 23-32
- CUSHING, D.H. (1968)**, 'Grazing by Herbivorous copepods in the sea'. J. du Cons.: vol. 32, pp. 79-82
- DAVIS, J.M. & R. PAYNE (1984)**, 'Supply of organic matter to the sediment in the northern North Sea during a spring phytoplankton bloom'. Mar. Biol.: vol. 78, pp. 315-324
- DENMAN, K.L., A.E. GARGETT (1983)**, 'Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean'. Limnol. Oceanogr.: vol. 28, pp. 801-815
- DEUSER, W.G. (1986)**, 'Seasonal and interannual variations in deep-water particle fluxes in the Sargasso Sea and their relation to surface hydrography'. Deep Sea Res.: vol. 33, pp. 225-246
- DIEMER J. (1988)**, 'Einfluß der horizontalen Advektion auf die Wärme- und Salzbilanz in der ozeanischen Grenzschicht'. Diploma thesis, Kiel University
- DÖRRE, F. D. (1985)**, 'Selfshading von Phytoplankton während der Frühjahrsblüte. Ein eindimensionales Modell'. Diploma thesis, Kiel University
- DROOP, M.R. (1968)**, 'Vitamin ¹²B and marine ecology. IV. The kinetics of uptake, growth and inhibition in *Monochrysis lutheri*'. J. Mar. Biol. Ass.: vol. 48, pp. 689-733

- DROOP, M.R., M. MICHELSON, J. SCOTT & M. TURNER (1982)**, 'Light and nutrient status of algal cells'. J. of Mar. biol. Ass.: vol. 62, pp. 403-434
- DUGDALE R.C. & J.J. GÖRING (1987)**, 'Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary production'. Limnol. Oceanogr.: vol. 12, pp. 196-206
- ENRIGHT, J.T. (1977)**, 'Diurnal vertical migration: adaptive significance and timing. Part I - Selective advantage: a metabolic model'. Limnol. Oceanogr.: vol. 22, pp. 856-872
- EPPLEY, R.W. & J.D.H. STRICKLAND (1968)**, 'Kinetics of phytoplankton growth'. In: 'Advances in Microbiology of the sea'. Academic Press, London and New York: vol. 1, pp. 23-62
- EPPLEY, R.W. & B.W. PETERSON (1979)**, 'Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean'. Nature: vol. 282, pp. 677-680
- EPPLEY, R.W., E. STEWART, M. ABBOTT & U. HEYMAN (1985)**, 'Estimating ocean primary production from satellite chlorophyll. Introduction to regional differences and statistics for the southern california bight. J. Plank. Res.: vol. 7, pp. 57-70
- EVANS, G.T. & J.S. PARSLOW (1985)**, 'A model of annual plankton cycles'. Biol. Oceanogr.: 3, pp. 327-347
- FALKOWSKI, P.G. & D.A. KIEFER (1985)**, '*Chlorophyll_a* fluorescence in phytoplankton: relationship to photosynthesis and biomass'. J. Plank. Res.: vol. 7, pp. 713-715
- FASHAM, M.J., T. PLATT, R. IRWIN & K. JONES (1985)**, 'Factors affecting the spatial pattern of the deep chlorophyll maximum in the region of the Azores Front'. Prog. in Oceanogr.: vol. 1, 2nd Edition
- FROST, B.W. (1975)**, 'A threshold feeding behavior in *Calanus Pacificus*'. Limnol. Oceanogr.: vol. 20, pp. 263-266

- 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.*: vol. 28, pp. 757-766
- GLOVER D.M. & P.G. BREWER (1988)**, 'Estimates of wintertime mixed layer nutrient concentrations in the North Atlantic'. *Deep Sea Res.*: vol. 35, pp. 1525-1546
- GORDON H.R., D. CLARK, J. MUELLER & W. HOVIS (1980)**, 'Phytoplankton pigments from NIMBUS-7 CZCS: Comparison with surface measurements'. *Science*: vol. 210, pp. 63-66
- HAARDT, H. & H. MASKE (1986)**, 'Variability of Excitation-, Emission- and Absorbtion-Spectra normalized to the chorophyll concentration'. In GRASSL et al. (ed.) 'The use of chlorophyll flourescence measurements from space for seperating constiuent of sea water'. GKSS Research Centre Geesthacht, vol. II - App.
- HANEY, R.L. (1971)**, 'Surface thermal Boundary Condition for Ocean Circulation Models'. *J. Phys. Oceanogr.*: vol. 1, pp. 241-248
- HARDY, A.C. & R. BAINBRIDGE (1954)**, 'Experimental observations on the vertical migrations of planktonic animals'. *J. mar. biol. Ass.*: vol. 33, pp. 409-448
- HARVEY, H.W., L. COOPER, M. LEBOUR & F. RUSSEL (1935)** 'Plankton production and its control'. *J. mar. biol. Ass.*: vol. 20, pp. 407-441
- HOLM-HANSEN, O. (1989)**, 'The effekt of solar UV radiation on photosynthetic rates of antarktic marine phytoplankton'. Program of the IMBC '89; p. 7
- HONJO, S., S.J. MANGANINI & G. WEFER (1988)**, Annual particle flux and a winter outburst of sedimentation in the northern Norwegian Sea. *Deep Sea Res.*: vol.35, no. 8a, pp. 1223-1234
- HORCH, A., W. BARKMANN & J.D. WOODS (1983)**, 'Die Erwärmung des Ozeans hervorgerufen durch solare Strahlungsenergie'. *Berichte Inst. Meeresk.*, 120, Kiel University
- HORCH, A. (1988)**, 'Attenuation und Phytoplankton in Beziehung zur Hydrographie im sommerlichen Nordatlantik'. Dissertation, Kiel University

- ISEKI, K. (1981)**, 'Vertical transport of particulate organic matter in the deep Bering Sea and Gulf of Alaska'. *J. Oceanogr. Soc. Japan*: vol. 37, pp. 101-110
- ISEMER, H.J. & L. HASSE (1987)**, 'The Bunker Climate Atlas of the North Atlantic Ocean'. vol. 2 : Air-Sea Interactions. Springer Verlag
- JAMART, B., WINTER, BANSE, G. ANDERSON & R. LAM (1977)**, 'A theoretical study of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean off the northwestern U.S. - coast'. *Deep Sea Res.*: vol. 24, pp. 753-773
- JAMART, B.M., D.F. WINTER & K. BANSE (1979)**, 'Sensitivity analysis of a mathematical model of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean off the northwestern U.S. - coast'. *J. Plankton Res.*: vol. 1, pp. 267-290
- JERLOV, N.G. (1976)**, 'Marine optics'. 2nd Ed., Elsevier Scien. Publ.
- JERLOV, N.G. (1978)**, 'The optical classification of sea water in the euphotic zone'. Rep. No. 36; Inst. Fysisk Oceanogr., Copenhagen University
- KARL, D.M., G.A. KNAUER & J.H. MARTIN (1988)**, 'Downward flux of particulate organic matter in the ocean: A particle decomposition paradox'. *Nature*: vol. 332, No. 6163, pp. 438-441
- KING, F.D. & A.H. DEVOL (1979)**,
'Estimates of vertical eddy diffusion through the thermocline from phytoplankton uptake rates in the mixed layer of the eastern tropic pacific'. *Limnol. Oceanogr.*: vol. 24, pp. 645-651
- KOEHL, M.A.R., & J.R. STRICKLER (1981)**, 'Copepodes feeding currents: Food capture at low Reynolds number'. *Limnol. Oceanogr.*: vol. 26, pp. 1062 - 1073
- KRAUS, E.B. & J.S. TURNER (1967)**, 'A one-dimensional model of the seasonal thermocline'. *Tellus*: vol. 19, pp. 98-105
- LANCELOT, C. & G. BILLEN (1985)** 'Carbon-nitrogen relationships in nutrient metabolism of coastal marine ecosystems'. *Adv. aquat. Microbiol.*: vol. 3, pp. 263-321

- LEACH, H. et al. (1990)** BAUER, DIDDEN, DIEMER, STAMMER, STRASS & WOODS 'Compendium of SEA-ROVER long sections in the North Atlantik'. Deut. Hydrogr. Zeitschr. (submitted)
- LEWIS, M.R. (1987)**, 'Phytoplankton and thermal structure in the tropical ocean'. Oceanol. Acta: NSP, pp. 91-95
- LEWIS, M.R., R.E. WARNOCK, B. IRWIN & T. PLATT (1985)**, 'Measuring photosynthetic action spectra of natural phytoplankton populations'. J. Physiol. : vol. 21, pp. 310-315
- LIEBIG, J. (1840)**, 'Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur und Physiologie'. Vieweg-Verlag, Braunschweig
- LORENZEN, C., WELSCHMEYER, COPPING, & VERNET (1983)**, 'Sinking rates of organic particels'. Limnol. Oceanogr.: vol. 28, no. 4, pp. 766-769
- LYLE, M. (1988)**, 'Climatically forced organic carbon burial in equatorial Atlantic and Pacific oceans'. Nature: vol. 335, no. 6190, pp. 529-532
- MAIER-REIMER, E. et al. (1984)** MÜLLER, OLBERS, WILLEBRAND & HASSELMANN 'A model of oceanic circulation for the study of climate changes'. Collected reprints, IfM, Kiel University: vol. 1983
- MARTIN, J.H., G. KNAUER, D. KARL & W. BROENKOW (1987)**, 'VERTEX: carbon cycling in the northeast Pacific'. Deep Sea Res.: vol. 34, pp. 267-285
- MASKE, H. (1982)**, 'Ammonium-limited continous cultures of *Skeletonema Costatum* in steady transitional state: Experimental results and modell simulations'. J. of mar. biol. Ass.: vol. 62, pp. 919-943
- McALLISTER, C.D. (1970)**, 'Zooplankton rations, phytoplankton mortality and estimation of marine production'. In STEELE, J.H. (ed.), Marine food chains. Oliver & Boyd, pp. 419-457
- McGILLICUDDY, D. (1989)**, 'One-dimensional numerical simulation of new primary produktion; Lagrangian and Eulerian formulations'. Havard University, unpubl. manuscript

- McISAAC, J.J. & R.C. DUGDALE (1972)**, 'Interactions of light and inorganic nitrogen in controlling nitrogen uptake in the sea'. *Deep Sea Res.*: vol. 19, pp. 209-232
- MULLIN, M.M. (1963)**, 'Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *Calanus*'. *Limnol. Oceanogr.*: vol. 8, pp. 239-250
- MONOD, J. (1942)** 'Recherches sur la Croissance des Cultures Bacteriennes'. Herman., Paris
- NICHOLLS, A.G. (1933)**, 'On the biology of *Calanus finmarchicus* - III. Vertical distribution and diurnal migration in the Clyde-Sea area'. *J. Mar. Biol. Ass.*: vol. 19, pp. 139-164
- NIILER, P.P. & E.B. KRAUS (1977)**, 'One-dimensional models of the upper ocean'. In KRAUS, E.B. (ed.) *Modelling and prediction of the upper layer of the ocean*. Pergamon Press, pp. 143-172
- OFFENBORN, W. & H. GRASSL (1981)**, 'Time dependent ocean surface temperature variations caused by an increase of CO_2 content'. *Contrib. Atmos. Phys.*: vol. 54, No. 1, pp. 107-122
- ONKEN, R. (1981)**, 'Jahreszeitliche Veränderungen der Primärproduktion'. Diploma thesis, Kiel University
- ONKEN, R. (1986)**, 'Numerische Simulation der Erzeugung und Instabilität mesoskaliger Fronten'. *Berichte Inst. Meeresk.*, 156, Kiel University
- OSBORN, T.R. (1980)**, 'Dissipation Measurements of oceanic Turbulence'. In NIHOUL, J. (ed.) *Marine Turbulence*. Elsevier, pp. 493-497
- PARSONS, T.R. & C.M. LALLI (1988)**, 'Comparative oceanic ecology of plankton communities of the subarctic Atlantic and Pacific oceans'. *Oceanogr. Mar. Biol.: Annu. Rev.*, pp. 317-359
- PARSONS, T.R., M. TAKAHASHI & B. HARGRAVE (1984)**, 'Biological-oceanographic progresses'. Pergamon Press, 3rd-Edition

- PENG, T.H. (1985)**, 'The utility of multiple tracer distributions in calibrating models for uptake of antropogenic CO_2 by the ocean thermocline'. *J. Geophys. Res.*: vol. 90, no. C4, pp. 7023-7035.
- PENG, T.H. & H.D. FREYER (1986)**, 'Revised estimates of atmospheric CO_2 variations based on a tree-ring ^{13}C -record'. in TRABALKA & REICHLER (ed.) *Changing Carbon : A global analysis*. Springer Verlag, New York: pp.151-159
- PETERSON, B.J. (1980)**, 'Aquatic primary productivity and the ^{14}C method: a history of the productivity problem'. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*: vol. 11, pp. 369-385
- PETERSON, B.J. (1981)**, 'Perspectives on the importance of the oceanic particulate flux in the global carbon cycle'. *Ocean Sci. Eng.*: vol. 6, no. 1, pp. 71-108
- PLATT, T. (1986)**, 'Primary Production of the ocean water column as a function of surface light intensity: algorithms for remote sensing'. *Deep Sea Res.*: vol. 33, pp. 149-163
- PLATT, T. & S. SATHYENDRANATH (1988)** 'Oceanic primary production: estimation by remote sensing at local and regional scales'. *Science*: vol. 241, pp. 1613-1620
- PRIEUR, L. & S. SATHYENDRANATH (1981)**, 'An optical classification of costal and oceanic waters based on the specific absorption curves of phytoplankton pigments, DOM and other particulate materials'. *Limnol. Oceanogr.*: vol. 26, pp. 671-689
- RADACH, G. (1980)**, 'Preliminary simulations of phytoplankton and phosphate dynamics during FLEX'76 with a simple two component model'. *Meteor Forsch. Ergeb.*: A-22, pp. 151-163
- RAYMONT, J.E.G. (1983)**, 'Plankton and productivity in the oceans'. Vol. 2, 2nd Edition, Pergamon Press
- REDFIELD, A.C., B. KETCHUM & F. RICHARDS (1963)**, 'The influence of organisms on the composition of sea water'. In: M.N. HILL (ed.), *The sea*. Interscience, N.Y.: PP. 26-77

- REYNOLDS, O. (1895)**, 'On the dynamical theory of incompressible viscous fluids and the determination of the criterion'. *Phil. Trans., Royal Soc.*: vol. 186, pp. 123-164
- RILEY, G.A. (1946)**, 'Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank'. *J. of Mar. Res.*: vol. 6, pp. 54-73
- RILEY, G.A., H. STOMMEL & D. BUMPUS (1949)**, 'Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic'. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*: vol. 12, pp. 1-169
- RILEY, G.A. (1965)**, 'A mathematical model of regional variations in plankton'. *Limnol. Oceanogr.*: vol. 10, pp. 202-215
- ROSS, H. (1987)**, 'Der Einfluß der Scherung des Triftstroms auf die horizontale Dispersion der planetarischen Grenzschicht'. Diploma thesis, Kiel University
- SARMIENTO, J.L. & J.R. TOGGWEILER (1984)**, 'A new model for the role of the oceans in determining atmospheric pCO_2 '. *Nature*: vol. 308, pp. 621-624
- SARMIENTO, J.L. et al. (1989)** FASHAM, SIEGENTHALER, NAJJAR & TOGGWEILER 'Modelling of chemical cycles in the oceans'. Progress report II, Princeton
- SCRÖDINGER, E. (1944)**, 'What's life?', Harvard University press.
- SMETACEK, V. (1985)**, 'The role of sinking in diatom life history cycles'. *Mar Biol.*: vol. 84, pp. 239-251
- STEELE, J.H. (1962)**, 'Environmental control of photosynthesis in the sea'. *Limnol. Oceanogr.*: vol. 7, pp. 137-150
- STEELE, J.H. (1964)**, 'Some problems in the study of marine resources'. ICNAF Environ. Symp. Rome 1964 Contrib.: C-4
- STEELE, J.H. & E. HENDERSON (1976)**, 'Simulations of vertical structure in a planktonic ecosystem'. *Scot. Fish. Res. Rep.* 5
- STEELE, J.H. & M.M. MULLIN (1977)**, 'Zooplankton dynamics'. in GOLDBERG et al. (ed.), *The Sea*: vol. 6, pp. 857-890

- STEEMANN NIELSON E. & T.S. PARK (1964)**, 'On the time course in adapting to low light intensities in marine phytoplankton'. *J. Cons. Int. Explor. de la Mer*: vol. 29, pp.19-24
- STRASS, V. (1989)**, 'Physikalisch kontrollierte saisonale und horizontale Variabilität von Chlorophyllprofilen - Ergebnisse hydrographisch - optischer Schnitte zwischen den Azoren und Grönland'. *Berichte Inst. Meeresk.*: 187, Kiel University
- STRASS, V. (1990a)**, 'Seasonal migration of the phytoplankton spring bloom controlled by physics'. *J. Plank. Res.*, submitted
- STRASS, V. (1990b)**, 'Meridional and seasonal variations in the satellite- sensed fraction of the euphotic zone chlorophyll'. *J. Geophys. Res.*, vol. 95, no. C10, pp. 18,289-18,301
- STRASS, V. & J.D. WOODS (1990)**, 'New Production in the summer revealed by the meridional slope of the deep chlorophyll maximum'. *Deep Sea Res.*, accepted
- STRASS, V. & J.D. WOODS (1988)**, 'Horizontal and seasonal variation of density and chlorophyll profiles between the Azores and Greenland'. In B.J. ROTH-SCHILD (ed.) *Toward a theory on Biological-Physical Interactions in the World Ocean*, Kluwer Acad. Publ.: pp. 113-136
- STRICKLAND, J.D.H. (1968)**, 'A comparison of profiles of nutrient and Chlorophyll concentrations taken from discrete depths and by continuous recording'. *Limnol. Oceanogr.*: vol. 13, pp. 388-391
- SVERDRUP, H.U., M. JOHNSON & R. FLEMING (1942)**, 'The oceans'. Prentice Hall, Engelwood Cliffs, N.J.
- SVERDRUP, H.U. (1953)**, 'On conditions for vernal blooming of phytoplankton'. *J. Cons. Explor. de la Mer*: vol. 18, pp. 287-297
- TAKAHASHI, K. (1986)**, 'Seasonal fluxes of pelagic diatoms in the subarctic Pacific, 1982-1983'. *Deep Sea Res.*: vol. 33, pp. 1225-1251
- THUNELL, R.C., W. CURRY & S. HONJO (1983)**, 'Seasonal variation in the flux of planktonic foraminifera: Time series sediment trap results from Panama Basin'. *Earth Planet. Sci. Lett.*: vol. 64, pp. 44-55

- VENRICK, E.L., J. MCGOWAN & A. MANTYLA (1973)**, 'Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific Ocean'. *Fischery Bull.*: vol. 71, pp. 41-52
- VINOGRADOV, M.E. (1970)**, 'Vertical distribution of oceanic zooplankton'. Israel program for scientific translations, Jerusalem, Ia 133
- WEISSE, T. (1985)**, 'Die Biomasse und Stoffwechselaktivität des Mikro- und Mesozooplanktons in der Ostsee'. *Berichte Inst. Meeresk.*: 144, Kiel University
- WOLF, K.U. (1985)**, 'Phytoplanktonwachstum unter Licht- und Nährstofflimitierung im Deckschichtmodell'. Diploma thesis, Kiel University
- WOLF, K.U. & J.D. WOODS (1988)**, 'Lagrangian simulation of primary production in the physical environment - The deep Chlorophyll maximum and nutricline'. In B.J. ROTHSCHILD, ed., *Toward a Theory on the Biological-Physical Interactions in the World Ocean*, Kluwer Acad. Publ., pp. 51-70
- WOODS, J.D. (1980)**, 'Diurnal and seasonal variation of convection in the Wind-Mixed Layer of the ocean'. *Quart. J. R. Met. Soc.*: vol. 106, pp. 379-394
- WOODS, J.D. (1988)**, 'Mesoscale upwelling and primary production'. In B.J. ROTHSCHILD, (ed.), *Toward a Theory on the Biological-Physical Interactions in the World Ocean*, Kluwer Acad. Publ., pp. 7-38
- WOODS J.D. & R. ONKEN (1982)**, 'Diurnal variation and primary production in the ocean - preliminary results of a Lagrangian ensemble model'. *J. of Plankton Res.*: vol. 4, pp. 735-756
- WOODS J.D. & W. BARKMANN (1986)** 'The response of the upper ocean to solar heating. I. The mixed layer'. *Quart. J. Roy. Met. Soc.*: vol. 112, pp. 1-27
- WOODS J.D. & V. STRASS (1985)** 'The response of the upper ocean to solar heating. II. The wind driven current'. *Quart. J. Roy. Met. Soc.*: vol. 112, pp. 29-42
- WOODS J.D. & K.U. WOLF (1991)**, 'Poleward migration of the timing of the plankton bloom'. in prep.
- ZARET, T.M. & J.S. SUFFERN (1976)**, 'Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism'. *Limnol. Oceanogr.*: vol. 21, pp. 804-813

Danksagung

Diese Arbeit entstand in der Abteilung Regionale Ozeanographie des Instituts für Meereskunde an der Universität Kiel, hauptsächlich unter der Leitung von Prof. Dr. Dr. h.c. J. D. Woods, bei dem ich mich für die Anregung der Thematik, die inhaltliche Betreuung dieser Arbeit und die Hilfe bei der Strukturierung herzlich bedanken möchte.

Mein Dank gilt aber auch Prof. Dr. J. Sündermann, der sich - nach Wechsel der Abteilungsleitung - bereit erklärt hat, von Hamburg aus die Betreuung der vorliegenden Arbeit zu übernehmen.

Im besonderen danke ich den Mitarbeitern und Kollegen, namentlich Dr. V. Strass, Dr. H. Leach, Dr. W. Barkmann, Dr. G. Evans und J. Diemer, die mir in teilweise sehr intensiven und langen Gesprächen Hilfen und wertvolle Anregungen bei der Bewältigung der Aufgabe gegeben haben.