

BERICHTE
AUS DEM
INSTITUT FÜR MEERESKUNDE
AN DER
CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT KIEL

Nr. 169
1987

DOI 10.3289/IFM_BER_169

UNTERSUCHUNGEN ZUR VARIABILITÄT DER
SONNENLICHTANGEREGETEN FLUORESCENZ VON PHYTOPLANKTON IN DER OSTSEE
IM HINBLICK AUF FERNERKUNDUNG

VON
PETRA MANUELA STEGMANN

INSTITUT FÜR MEERESKUNDE
ABT. MARINE PLANKTOLOGIE
DÜSTERNBROOKER WEG 20
D-2300 KIEL 1, FRG

ISSN 0341-8561

Abstract

1. In 1982, 1983 and 1984 ship cruises to selected stations in Kiel Fjord, Kiel Bight and the Central Baltic Sea were carried out and field measurements of hydrographical, biological and optical parameters were conducted. The emphasis of the measurements was placed on the determination of chlorophyll-a content obtained from water samples and on the registration of upward radiance in the visible spectrum with a spectroradiometer.

2. The biological and hydrographical development in Kiel Bight and Kiel Fjord during each of the investigation periods showed little deviation from the well-known annual recurring pelagic cycle. At a permanent station in the Central Baltic Sea in May 1982 the phytoplankton biomass, primarily composed of diatoms and nanoflagellates, was low, while at additional stations located on a transect from Bornholm to Gotland the phytoplankton biomass was somewhat higher. The phytoplankton biomass at these stations was dominated by the photoautotrophic ciliat Mesodinium rubrum whose highest concentration was found near Bornholm, both in the surface and at depths of 50-60 m where there was a relatively high concentration of nutrients.

3. Upward radiance was recorded either once a day or every one to three hours both above the water surface and at discrete depths down to 4 m. From the spectra of upward radiance, that portion of the signal due to solar-stimulated phytoplankton fluorescence emitted at 685 nm wavelength was determined. In the course of a day, the fluorescence signal showed rather large temporal fluctuations which only occasionally corresponded to changes in incident irradiance. A comparison between daily mean values of fluorescence radiance over a period of several weeks also showed fluctuations. It appears certain that biological factors, e.g. species composition, cell size, and the physiological state of phytoplankton influence phytoplankton fluorescence thus giving rise to the observed short- and long-term fluctuations. However, the effect of single factors on the observed variability could not be isolated from the cumulative effect of all factors acting simultaneously.

4. In order to correlate the fluorescence signal with the chlorophyll concentration, it is necessary to account for the attenuation of radiance

under water. For this reason, a numerical model was developed in which the distribution of the fluorescence emitting chlorophyll concentration was calculated, weighted according to optical properties. The "optically effective chlorophyll concentration" (CLEFF) recorded with the spectroradiometer was lower than the actually measured chlorophyll concentration, both in the same volume of water, with CLEFF decreasing systematically with increasing chlorophyll concentration due to increasing attenuation of the fluorescence.

5. A further result of the calculations is the "fluorescence efficiency factor" (COEFF). This factor indicates the amount of fluorescence radiance emitted from phytoplankton per unit of incident irradiance and chlorophyll concentration. Results show that COEFF remained at consistently low levels above chlorophyll concentrations of 5 mg m^{-3} . This seems to indicate that at high concentrations, absorbed irradiance is increasingly used for photochemical processes and is not emitted as increased fluorescence. At chlorophyll concentrations below a threshold value of 5 mg m^{-3} , both high and low values of COEFF were found. An explanation for this variability in COEFF is at present not possible. Further investigations are required to examine if the variability of the fluorescence efficiency factor is due to a possible non-linearity in fluorescence emission and/or is caused by changes in phytoplankton physiology occurring at low chlorophyll content.

Zusammenfassung

1. An ausgewählten Stationen in der Kieler Förde, der Kieler Bucht und der mittleren Ostsee wurden Felduntersuchungen in den Jahren 1982, 1983 und 1984 durchgeführt. Das Meßprogramm umfaßte hydrographische, biologische, und meeresoptische Parameter, wobei der Schwerpunkt auf Bestimmungen des Chlorophyll-a-Gehalts aus Wasserproben und auf Registrierungen der rückgestreuten Strahldichte mit einem Spektralradiometer lag.

2. Innerhalb der einzelnen Untersuchungszeiträume zeigte die biologische und hydrographische Entwicklung in der Kieler Bucht und der Kieler Förde nur geringe Abweichung von bekannten, sich in einem jährlichen Zyklus wiederholenden pelagischen Mustern. Auf einer Dauerstation in der mittleren Ostsee fand sich im Mai 1982 nur eine geringe Phytoplanktonbiomasse vor, die überwiegend aus Diatomeen und Nanoflagellaten bestand. Auf weiteren, entlang eines Profils von Bornholm nach Gotland gelegenen Stationen war die Biomasse höher, wobei der photoautotrophe Ciliat Mesodinium rubrum dominierte. Seine höchste Konzentration wurde nahe Bornholm hauptsächlich in der Oberfläche und in 50-60 m Wassertiefe beobachtet, wo noch ein relativ hoher Nährsalzgehalt vorhanden war.

3. Die rückgestreute Strahldichte wurde entweder in Abständen von ca. 1 bis 3 Stunden oder einmal am Tag über Wasser und in mehreren verschiedenen Tiefen bis zu 4 m unter Wasser registriert. Aus den Strahldichtespektren wurde der Signalanteil der durch Tageslicht angeregten Phytoplanktonfluoreszenz bei 685 nm Wellenlänge bestimmt. Dieses Fluoreszenzsignal wies im Tagesverlauf Fluktuationen auf, die jedoch keinen ausgesprochenen Tagesgang zeigten und nicht durchgängig, sondern nur gelegentlich auf Änderungen der Sonneneinstrahlung zurückzuführen waren. Ein Vergleich von Tagesmittelwerten der Fluoreszenz über einen Zeitraum von mehreren Wochen ergab ebenfalls Schwankungen. Es erscheint sicher, daß biologische Faktoren, z.B. Art, Größe und physiologischer Zustand des Phytoplanktons, die Fluoreszenz beeinflusst haben, jedoch konnte der jeweilige Effekt einzelner Faktoren auf die beobachtete Variabilität nicht von der Gesamtwirkung aller möglichen, sich gegenseitig überlagernden Faktoren isoliert werden.

4. Für eine Korrelation zwischen dem Fluoreszenzsignal und der Chlorophyllkonzentration besteht die Notwendigkeit, die Attenuation der Strahlung unter Wasser zu berücksichtigen. Deshalb wurde ein numerischer Modellansatz entwickelt, mit dem die Verteilung der fluoreszierenden Chlorophyllkonzentration nach meeresoptischen Gesetzen gewichtet wird. Dieser mit dem Radiometer erfaßte, optisch effektive Chlorophyllgehalt (CLEFF) war geringer als die im selben Wasservolumen tatsächlich vorhandene Chlorophyllkonzentration, wobei CLEFF mit zunehmender Chlorophyllkonzentration systematisch abnahm.

5. Als zweites Ergebnis der Modellrechnungen wurde der Wirkungsfaktor (COEFF) bestimmt, mit der Fluoreszenz vom Phytoplankton pro Einheit Chlorophyllkonzentration und Bestrahlungsstärke emittiert wird. COEFF war bei Chlorophyllkonzentrationen oberhalb von 5 mg m^{-3} auf einem unverändert niedrigen Niveau, was darauf schließen läßt, daß das vom Phytoplankton absorbierte Licht bei erhöhter Phytoplanktonbiomasse vermehrt für photochemische Prozesse zur Verfügung steht und nicht verstärkt als Fluoreszenz emittiert wird. Bei niedriger Chlorophyllkonzentration unter 5 mg m^{-3} dagegen nahm COEFF sowohl niedrige als auch hohe Werte an. Eine Erklärung für diese Variabilität von COEFF ist gegenwärtig nicht ohne weiteres ersichtlich; gezielte Untersuchungen sind noch erforderlich, um zu überprüfen, ob die Variabilität des Wirkungsfaktors durch eine eventuelle Nichtlinearität der Fluoreszenzemission und/oder durch die uneinheitliche Physiologie des Phytoplanktons bei niedriger Chlorophyllkonzentration bedingt ist.

DANKSAGUNG

Die Anregung, eine Dissertation über die Fluoreszenz von Phytoplankton im Hinblick auf die meeresoptische Fernerkundung anzufertigen, erhielt ich von Professor Bernt Zeitzschel. Er gab mir die Chance, meine Perspektive der Biologischen Meereskunde durch Einblicke in die Meeresoptik zu erweitern. Für die wissenschaftliche Freiheit, die er mir bei der Ausführung meiner Untersuchungen gewährte, sowie für sein produktives Bemühen, eine finanzielle Förderung meiner Arbeit zu arrangieren, möchte ich mich bei ihm sehr herzlich bedanken.

Meine Forschungsarbeit wäre allerdings ohne den Einsatz des Radiometers, das Hauke Haardt am Institut für Angewandte Physik entwickelt und gebaut hat, nicht durchführbar gewesen. Er stellte mir die Sonde für meine Messungen bereitwillig zur Verfügung. Dafür sowie für praktische Hinweise zum Einsatz der Sonde und zur zweckmäßigen Auswertung der Strahldichtespektren bin ich ihm zu Dank verpflichtet.

Professor Victor Smetacek half mir verständnisvoll über die üblichen Startschwierigkeiten hinweg. Es gelang ihm, trotz - oder vielleicht gerade wegen - meines anfänglich eher etwas frustrierenden als "erleuchtenden" Einstiegs in die Meeresoptik mich zu dem Versuch zu ermutigen, im Rahmen meiner Arbeit fachspezifische Barrieren zu überwinden und biologische und physikalische Betrachtungsweisen zu verknüpfen. Hierfür gebührt ihm mein aufrichtiger Dank.

Bodo von Bodungen stand mir mit zahlreichen guten Ratschlägen sowie wertvollen Literaturhinweisen und Ideen tatkräftig zur Seite. Frühere Versionen dieser Arbeit las er mit eingehendem Interesse und sorgfältiger Kritik. Dank seinem Sinn für Humor ließen sich manche Unklarheiten im Text leicht und zügig ausräumen. Ich bin ihm für seine Unterstützung sehr verbunden.

Verschiedenen anderen Personen, die auf folgende Weise zum Gelingen meiner Arbeit beigetragen haben, schulde ich ebenfalls Dank: Kapitänen und Besatzungen der Forschungsschiffe "Alkor", "Littorina", "Poseidon" und "Sagitta" für ihre stete Hilfsbereitschaft; Jürgen Strehlau, meinem Freund und Partner, für unablässige Ermutigung und sachverständige Diskussionen der meeresoptischen Gleichungen; Rolf Werner und Peter Fritsche für praktischen Rat bei technischen Fragen; Rolf Peinert für die Überlassung unveröffentlichter Daten; der Abteilung Marine Meteorologie am Institut für Meereskunde sowie Professor Jürgen Lenz für Gefälligkeit bei der Beschaffung von Globalstrahlungsdaten; Eva-Maria Nöthig für geduldiges Zuhören, und nicht zuletzt ihr sowie Dagmar Thiele und Jürgen Strehlau für ausdauernde Mithilfe bei der Textredigierung. Mein Dank gilt auch allen Kolleginnen und Kollegen des "Flurs"; es hat Spaß bereitet, mit Euch zu arbeiten!

Abschließend bedanke ich mich beim GKSS-Forschungszentrum Geesthacht GmbH für vorübergehende finanzielle Unterstützung.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einleitung	5
2. Grundlagen der meeresoptischen Fernerkundungsverfahren	8
2.1. Überblick zur Meeresoptik	8
2.2. Optische Methoden der Fernerkundung von Phytoplankton	15
2.2.1. Die Blau/Grün-Methode	16
2.2.2. Die Fluoreszenz-Methode	22
3. Material und Methoden	25
3.1. Untersuchungsgebiete und -zeitraum	25
3.2. Probennahme und Analyse	27
3.3. Prinzip und Auswerteverfahren der Strahldichtemessungen	28
4. Meßergebnisse	34
4.1. Messungen in der Kieler Bucht	34
4.2. Messungen in der Kieler Förde	52
4.3. Messungen in der mittleren Ostsee	78
4.4. Korrelation zwischen Fluoreszenz und Chlorophyll	87
5. Diskussion der Meßergebnisse	88
5.1. Die Entwicklung im Pelagial	88
5.2. Die Variabilität der Fluoreszenz im Tagesverlauf	90
5.2.1. Literaturübersicht zur Reaktion von Phytoplankton auf Einstrahlungsschwankungen	91
5.2.2. Der Einfluß von Einstrahlungsschwankungen auf die Fluoreszenz	94
5.3. Die saisonale Variabilität der Fluoreszenz	99
6. Meeresoptisches Modell zur Analyse der Fluoreszenz	103
6.1. Grundlagen des Verfahrens	103
6.2. Entwicklung des numerischen Modellansatzes	106
6.3. Wahl des gesamten Attenuationskoeffizienten	112
6.4. Interpretation der Modellrechnungen	113

	Seite
7. Schlußbetrachtung und Ausblick	138
8. Literatur	142
9. Anhang	157
A1. Liste der Akronyme	A-1
A2. Definition einiger strahlungsphysikalischer Größen	A-2
A3. Spektren der rückgestreuten Strahldichte	A-7
A4. Biologische und hydrographische Daten	A-30
A5. Korrelation zwischen Fluoreszenz und Chlorophyll	A-37

KAPITEL 1

Einleitung

"Nature must be considered as a whole if she is to be understood in detail"

Bunge

Die räumlichen und zeitlichen Einsatzmöglichkeiten von Forschungsschiffen und Meßbojen, den klassischen Beobachtungsplattformen für Untersuchungen mariner Ökosysteme, sind aus praktischen Gründen begrenzt. Daher können mit herkömmlichen Verfahren weder weiträumige Verteilungsmuster noch langfristige Vorgänge im Lebensraum Meer erfaßt werden (Esaias 1980, 1981). Mit Beginn der Stationierung von Satelliten in Erdumlaufbahnen ist es jedoch möglich geworden, große Areale der Meeresoberfläche synoptisch zu beobachten.

Angeregt durch die Fortschritte der Satellitentechnologie der späten Fünfziger und frühen Sechziger Jahre wurde 1964 eine Konferenz einberufen, die die Entwicklungsmöglichkeiten von Satellitensensoren und deren Verwendbarkeit in der Meeresforschung sondierte (Ewing 1965). Grundlegend für die darauffolgende Entwicklung und Erprobung von Fernerkundungsverfahren ("remote sensing") in der Meereskunde waren hauptsächlich drei Zielsetzungen (Yentsch 1983, Stewart 1985): Im Vordergrund stand die Bestrebung, eine vergleichsweise große Fläche synoptisch mit Hilfe einer möglichst zuverlässigen Meßmethode zu erfassen; des weiteren sollten die Beobachtungen systematisch wiederholbar sein, um neben räumlichen auch zeitliche Veränderungen innerhalb eines beliebigen Areals registrieren zu können; und schließlich sollte diese Technik Informationen von Meeresregionen liefern, zu denen man sonst nur unter erschwerten Bedingungen Zugang haben konnte (z.B. Antarktis).

Seit jenen Anfangsjahren ist die praktische Anwendbarkeit der Fernerkundungsverfahren rapide fortgeschritten. Während sich zuvor Einblicke nur in einen kleinen Ausschnitt aus der allseitigen Verflochtenheit von pelagischen Systemen gewinnen ließen, kann man mit den heutigen technischen Möglichkeiten bereits eine Vielzahl ozeanographischer Parameter synoptisch mit Fernerkundung erfassen. Dies geschieht mit speziellen Sensoren, auch Radiometer oder Scanner genannt, die sich an Bord von Erdsatelliten (oder Flugzeugen) befinden. Die Sensoren registrieren die von der Meeresoberfläche aufsteigende elektromagnetische Strahlung in bestimmten Wellenlängenberei-

chen. Mit Kenntnis der charakteristischen strahlungsphysikalischen Eigenschaften der einzelnen zu beobachtenden ozeanographischen Parameter ist es prinzipiell möglich, die für diese Parameter spezifischen Spektralbereiche zu erfassen und die Parameter aus den Meßsignalen quantitativ abzuleiten. Dieses Verfahren und die in der Satellitenfernerkundung verwendeten Datenerfassungs-, Übermittlungs- und Auswertetechniken von relevanten ozeanographischen Meßsignalen sind in den Büchern von Maul (1985), Robinson (1985), Saltzman (1985) und Stewart (1985) im Detail beschrieben.

Neben den allgemeinen ozeanographischen Anwendungen der Fernerkundung sind die Verfahren im optischen Wellenlängenbereich von großem Interesse für die Biologische Meereskunde. Wie in der vorliegenden Arbeit später noch gezeigt wird, eröffnen sich in vielerlei Hinsicht Anwendungsmöglichkeiten, die bereits genutzt werden oder sich noch nutzen lassen. Vor allem neue Erkenntnisse über globale Zusammenhänge, beispielsweise die Wechselwirkung zwischen dem Phytoplankton und dem Klima der Erde (Charlson et al. 1987), machen Untersuchungen der großräumigen Verteilung der Phytoplanktonbiomasse mit Hilfe von Satelliten erforderlich. Auch den in jüngster Zeit von einigen Autoren (Smetacek 1985 b, Bradbury et al. 1986) zum Ausdruck gebrachten Empfehlungen, die Phytoplanktonökologie vermehrt unter qualitativen Gesichtspunkten zu betrachten, könnte mit Satellitenaufnahmen entsprochen werden.

Bei der Untersuchung mariner Ökosysteme wird die Chlorophyll-a-Konzentration als Maß für den Phytoplanktonbestand im Meer verwendet. Bei der Entwicklung von optischen Fernerkundungsverfahren zur Registrierung der Phytoplanktonbiomasse ergaben sich ein aktives und zwei passive Verfahren zur praktischen Bestimmung der Chlorophyll-a-Konzentration (Esaias 1981). Beim aktiven Verfahren wird das Phytoplankton mit einem Laser bei einer bestimmten Wellenlänge angeregt, und sodann die Emission von Fluoreszenzstrahlung registriert. Bei den passiven Verfahren wird die natürliche reflektierte oder emittierte Strahlung registriert. Eine passive Methode, die man bisher jedoch nur von Flugzeugen aus eingesetzt hat, betrifft die Registrierung der sonnenlichtangeregten Fluoreszenzemission von Chlorophyll. Bevor diese Methode routinemäßig mit Satelliten nutzbar gemacht werden kann, ist es wichtig, die Variabilität der Fluoreszenzemission zu untersuchen.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Variabilität der Fluoreszenz von Phytoplankton im Hinblick auf zwei Zielsetzungen: Zum einen sollen damit

Aufschlüsse über die wechselnde Physiologie des Phytoplanktons gewonnen werden, zum anderen soll die Anwendbarkeit auf die optische Fernerkundung von Chlorophyll untersucht werden. Um diese beiden Ziele, die Aspekte sowohl der Biologischen Meereskunde als auch der Meeresoptik beinhalten, in einer sinnvollen Synthese miteinander verbinden zu können, werden in Kapitel 2 zunächst wichtige Grundlagen der Meeresoptik zusammengefaßt und anschließend die passiven Verfahren der optischen Fernerkundung von Phytoplankton beschrieben. Kapitel 3 gibt Auskunft über die für diese Arbeit vorgenommenen Feldmessungen in der Ostsee und über die bei der Auswertung der Daten verwendeten Analyseverfahren. Die damit gewonnenen Ergebnisse werden in Kapitel 4 im einzelnen dargestellt und in Kapitel 5 eingehend diskutiert. In Kapitel 6 wird ein meeresoptisches Modellverfahren zur Analyse der Fluoreszenzregistrierungen entwickelt. Die aus den Berechnungen erhaltenen Resultate werden für die Beziehung zwischen Fluoreszenz und Chlorophyllgehalt interpretiert. Abschließend wird in Kapitel 7 das Fazit der vorliegenden Untersuchung gezogen, und einige Zukunftsperspektiven werden für Anwendungen der Fernerkundung aufgezeigt. Ergänzend sei hier auf Anhang A1. hingewiesen, der eine Liste aller in dieser Arbeit verwendeten Akronyme enthält.

Grundlagen der meeresoptischen Fernerkundungsverfahren

Die Strahlung der Sonne und die optischen Eigenschaften des Meerwassers sind für die Entwicklung und Verteilung des Phytoplanktons und dessen Beobachtung mit Methoden der Fernerkundung von großer Bedeutung. Für detaillierte Information zur Meeresoptik sei deshalb an dieser Stelle auf die Bücher von Jerlov und Steemann-Nielson (1974) und Kirk (1983) hingewiesen; einige bedeutende strahlungsphysikalische Begriffe und Definitionen sind in Anhang A2. der vorliegenden Arbeit enthalten. An Hand der schematischen Darstellung in Abb. 1 werden im folgenden lediglich die wichtigsten Grundlagen der Meeresoptik zusammengefaßt.

2.1. Überblick zur Meeresoptik

Die elektromagnetische Strahlung der Sonne wird in der Erdatmosphäre (A) durch Wolken, Ozon, Wasserdampf, Sauerstoff, Kohlendioxid, und Aerosole (Wassertröpfchen, Salzpartikel, Staubteilchen) gestreut und absorbiert (Robinson 1985, Curran 1985, Schanda 1986). Die atmosphärische Einwirkung schwächt die Intensität der Einstrahlung ab und verändert ihren Spektralcharakter derart, daß nur bestimmte Anteile der von der Sonne ausgehenden Strahlung auf die Meeresoberfläche (B) treffen. Diese Anteile werden durch bestimmte Absorptionsbänder und Transmissionsfenster der Atmosphäre bewirkt. Wie in Abb. 2 gezeigt ist, fällt das Maximum der Sonneneinstrahlung außerhalb der Atmosphäre (bei ca. 470 nm Wellenlänge) mit dem breitesten Maximum der Durchlässigkeit der Atmosphäre im Wellenlängenbereich des sichtbaren Lichts (ca. 400-700 nm) zusammen. Die meiste Strahlung mit Wellenlängen von weniger als etwa 300 nm und mehr als etwa 1,5 μm wird bis auf einzelne transparente Fenster nahezu vollständig absorbiert, zumal die Intensität der Sonneneinstrahlung in diesen Wellenlängenbereichen bereits relativ gering ist. Dies wird deutlich an Hand von Abb. 3, die einen Vergleich der Spektralkurve der Sonneneinstrahlung vor dem Erreichen der Erdatmosphäre und nach deren Durchqueren zeigt. Man erkennt darin die wichtigsten charakteristischen Absorptionsbänder, in denen Strahlung der betreffenden Wellenlängen durch atmosphärische Gase (und Partikel) absorbiert wird. Neben der Absorption ist auch die Streuung der Sonneneinstrahlung in der Atmosphäre wellen-

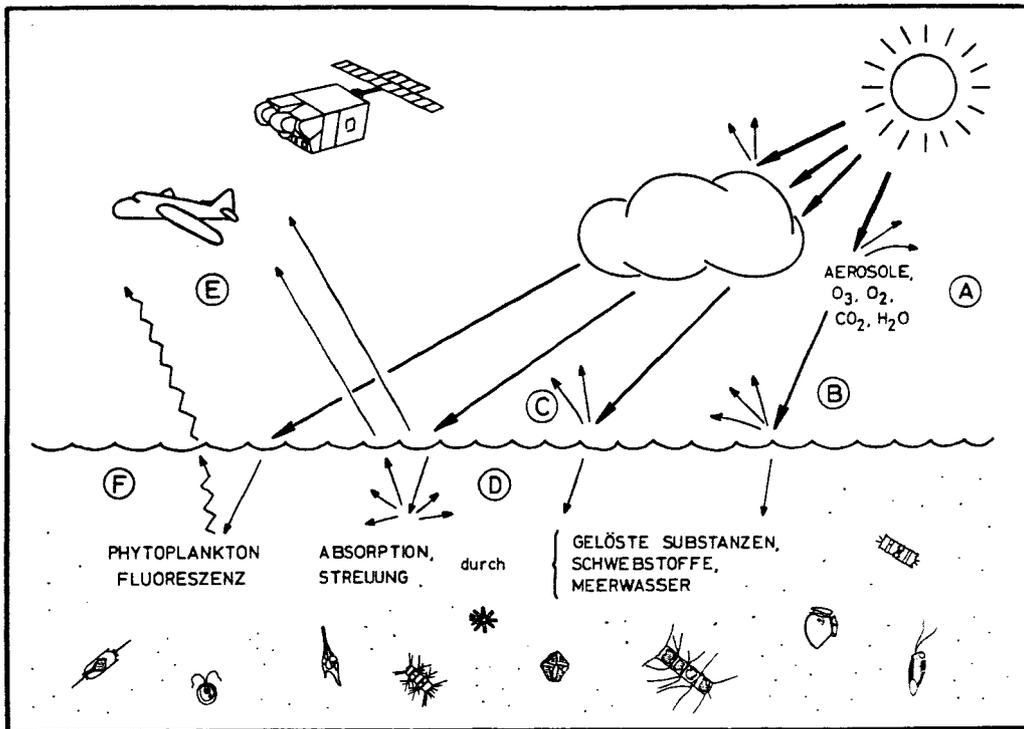


Abb. 1: Schematische, nicht skalentreue Darstellung der Reflexions-, Streuungs- und Absorptionsprozesse in der Atmosphäre und im Meerwasser; Erläuterungen im Text.

längenabhängig, wobei generell Strahlung kürzerer Wellenlängen stärker gestreut wird als längerwellige Strahlung. Die Streuung erzeugt das diffuse Himmelslicht und verursacht somit die blaue Farbe des Himmels.

Die atmosphärischen Einflüsse auf die Sonneneinstrahlung bedingen weitgehend die Einsatzmöglichkeit verschiedener Fernerkundungsverfahren (siehe Abb. 2) und müssen bei der Auswertung von Fernerkundungsmessungen im Detail berücksichtigt werden. Sie sollen jedoch im Rahmen der vorliegenden Arbeit, die sich in erster Linie mit biologischen und optischen Prozessen im Meer befaßt, nur am Rande erwähnt werden.

Ausschlaggebend für die Auswertung meeresoptischer Fernerkundungsverfahren ist das Absorptions- bzw. das Rückstreuungsvermögen des Meerwassers im Bereich des sichtbaren Lichts (Barrett und Curtis 1982, Estess 1985). Betrachten wir hierzu erneut die schematische Skizze in Abb. 1: Das auf die Meeresoberfläche gelangende Licht wird zum einen Teil in die Atmosphäre

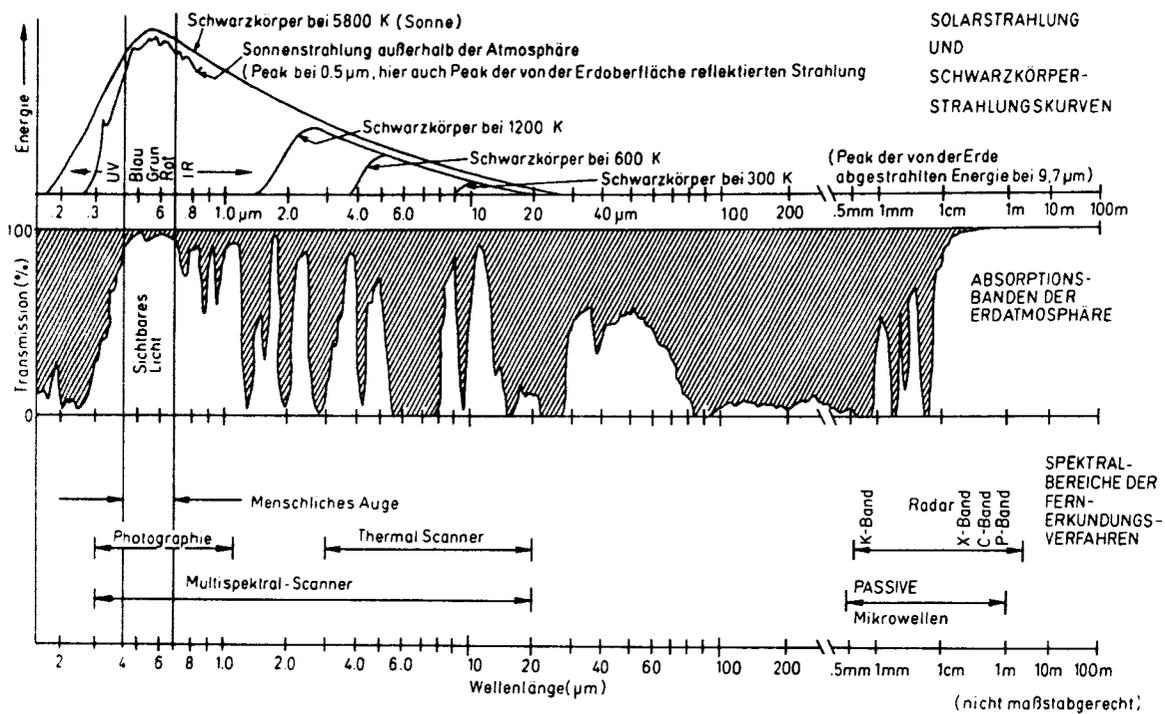


Abb. 2: Das elektromagnetische Energiespektrum der Solar- und Schwarzkörperstrahlung, die Durchlässigkeit und Absorptionsbänder der Atmosphäre und die Spektralbereiche einiger Fernerkundungsverfahren (aus Kronberg 1985).

reflektiert (C) und zum anderen Teil ins Meer transmittiert (D). Die Höhe der Sonne über dem Horizont und daher der Einfallswinkel des direkten Sonnenlichts spielt dabei wegen der unterschiedlichen Brechungsindizes von Wasser und Luft eine wichtige Rolle: je niedriger der Sonnenstand, desto stärker die Reflexion und desto geringer die Transmission (Viollier et al. 1978, Kirk 1983). Bedeutend sind dabei außerdem sowohl das polarisierte diffuse Himmelslicht, als auch die hauptsächlich vom Wind verursachten Rippeln, Wellen und Schaumkronen (Cox 1974, Tassan 1981).

Die ins Meer mit einer bestimmten Bestrahlungsstärke ("downward irradiance"; Morel und Smith 1982) einfallende Strahlung wird vom Wasser selbst und von allen im Wasser befindlichen organischen und anorganischen Substanzen, gleich ob gelöst oder in partikulärer Form vorhanden (Gelbstoffe, Schwebstoffe, Plankton), absorbiert und gestreut (D). Meerwasser, gelöste Substanzen und Partikel haben jeweils spezifische Absorptions- und Streu-

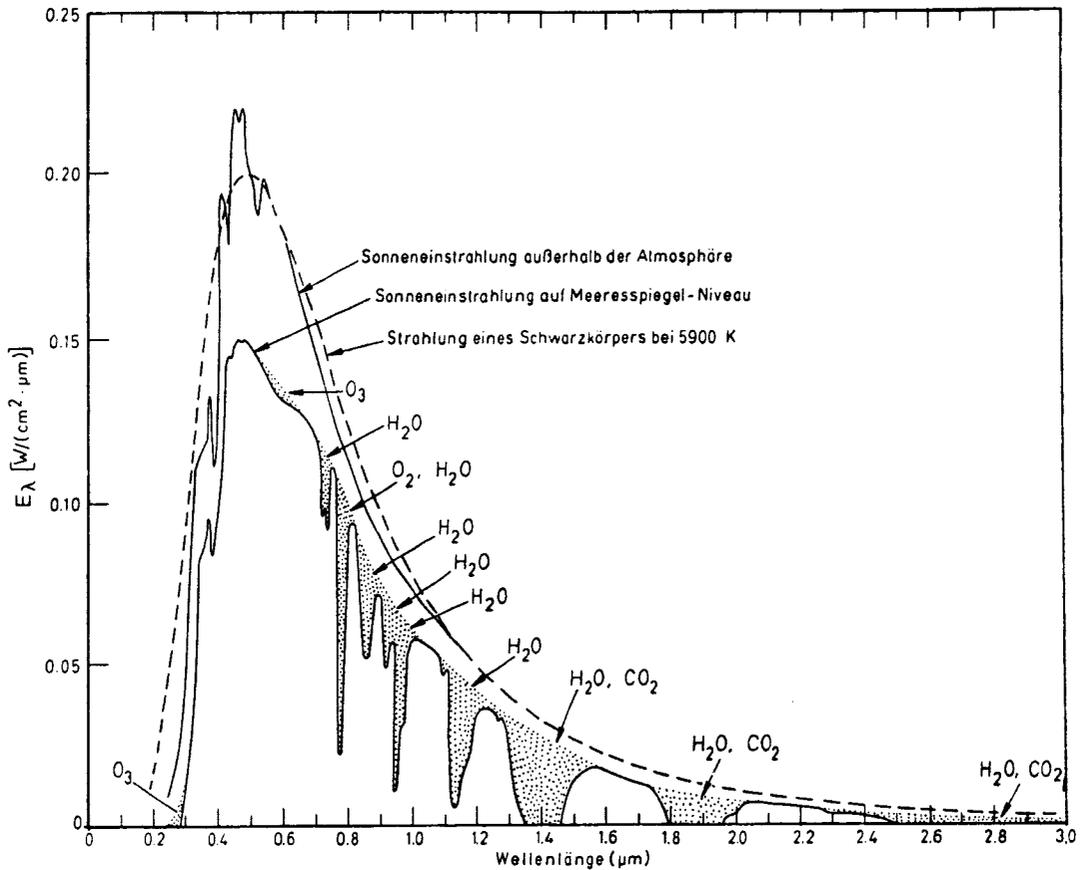


Abb. 3: Die spektrale Strahlungsstärke $E(\lambda)$ der Sonne und der Einfluß der Absorptionsbänder (punktiert) der Gase in der Atmosphäre auf die Einstrahlung auf die Meeresoberfläche (aus Kronberg 1985).

ungskoeffizienten, wobei die gesamte Attenuation grundsätzlich mit der Menge an gelösten und partikulären Substanzen zunimmt. Abb. 4a zeigt die spektrale Absorption des purem Meerwassers. Die Absorption ist im blauen Spektralbereich (ca. 420–470 nm) minimal und nimmt im Wellenlängenbereich oberhalb von ca. 580 nm stark zu. Die relativen Minima im blauen Bereich sowie bei 525–575, 625–650 und 665–680 nm sind von Yentsch (1980) als "windows of clarity" bezeichnet worden. Da die maximale Bestrahlungsstärke der Sonneneinstrahlung auf die Meeresoberfläche (Abb. 3) mit ca. 470 nm ebenfalls im blauen Spektralbereich liegt, kann das blaue Licht im tiefsten ins Meer eindringen, während die Strahlung der übrigen Wellenlängen schnell, teilweise bereits innerhalb der obersten Zentimeter absorbiert wird. Die Streuung des puren

Meerwassers (Abb. 4a) ist bei kurzen Wellenlängen maximal und nimmt mit zunehmender Wellenlänge exponentiell ab. Obwohl der Streungskoeffizient wesentlich geringer ist als der für Absorption, bedingt die erhöhte Streuung der kurzwelligen Lichtstrahlung an Wassermolekülen die blaue Farbe des offenen Ozeans.

Sobald das Meer anderweitige Substanzen enthält, ändern sich Durchlässigkeit und Farbe des Wassers. Abb. 4b zeigt das Absorptionsspektrum der gelösten organischen Substanzen (Gelbstoffe), die im ultravioletten und blauen Wellenlängenbereich stark und mit zunehmender Wellenlänge exponentiell abnehmend absorbieren. Dadurch wird die Eindringtiefe des blauen Lichts

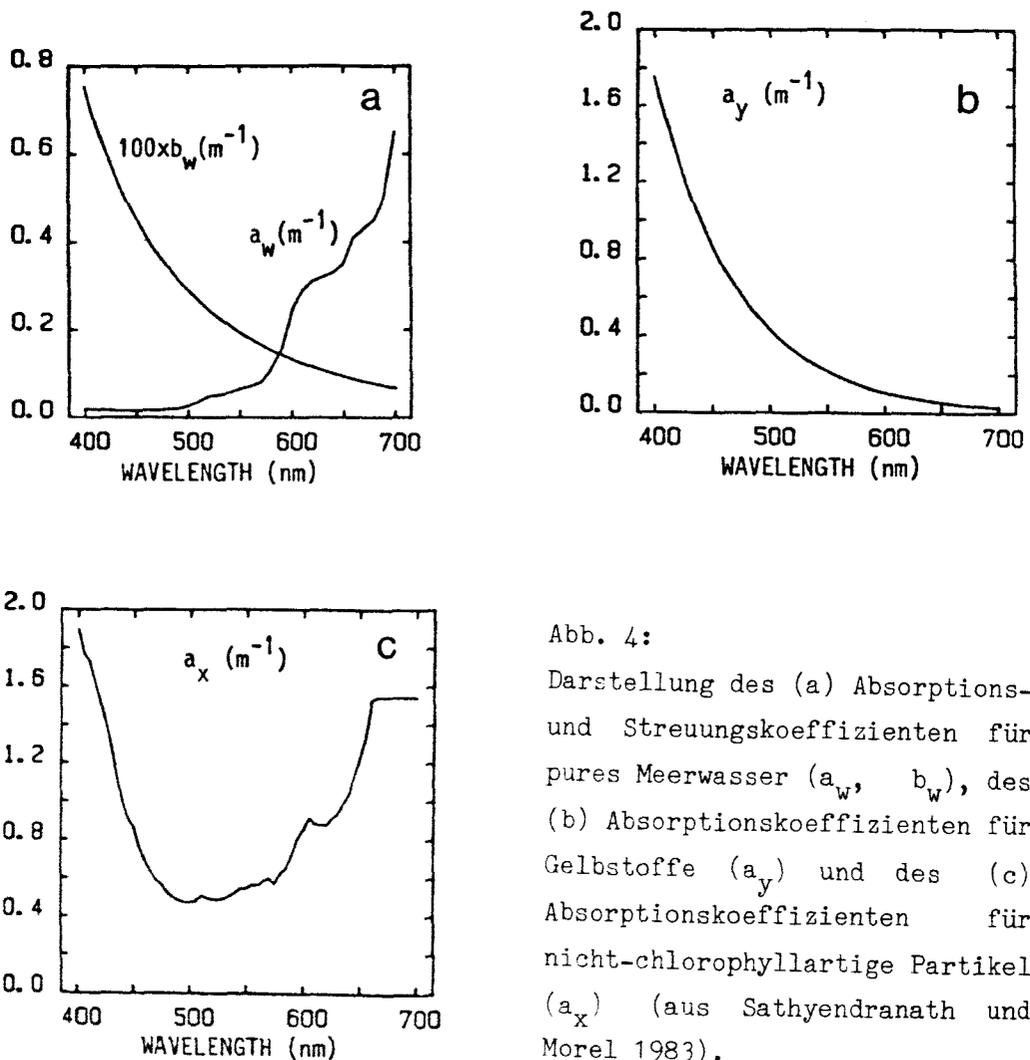


Abb. 4:
Darstellung des (a) Absorptions- und Streungskoeffizienten für pures Meerwasser (a_w , b_w), des (b) Absorptionskoeffizienten für Gelbstoffe (a_y) und des (c) Absorptionskoeffizienten für nicht-chlorophyllartige Partikel (a_x) (aus Sathyendranath und Morel 1983).

herabgesetzt, und die Streuung der Substanzen gibt dem Wasser eine gelblich-braune Farbe. Außerdem können in Suspension befindliche partikuläre Substanzen (Schwebstoffen) auftreten, zu denen man Tonminerale, Sedimentpartikel, Detritus und Plankton zählt. Wie im nächsten Abschnitt eingehend erläutert wird, sind die lichtabsorbierenden Pigmente (Chlorophyll-a und andere akzessorische Pigmente) von Phytoplankton im blauen und roten Spektralbereich besonders wirksam. Die Absorption und Streuung der Phytoplanktonpigmente tragen zu einer Gelb-Grünfärbung des Wassers bei, während die Wasserfarbe mit zunehmender Trübung durch suspendierte anorganische Partikel ins Gelb-Orange-Rot hin wechselt. Abb. 4c zeigt ein Absorptionsspektrum verschiedener nicht-chlorophyllhaltiger Partikel, basierend auf Messungen im Atlantik vor Marokko (Prieur und Sathyendranath 1981), mit einem deutlichen Minimum bei ca. 480-520 nm Wellenlänge. Diese Substanzen sind gekennzeichnet durch starke Streuung, die im allgemeinen nur schwach von der Wellenlänge, im einzelnen jedoch von der Art, Korngrößenverteilung und Konzentration der Partikel abhängt und daher regional häufig variieren kann.

Für Zwecke der Interpretation optischer Untersuchungen schlugen Morel und Prieur (1977) eine einfache Klassifikation des Meerwassers auf der Basis der darin enthaltenen Bestandteile vor, wobei sie zwei Kategorien einführten. Meerwasser der Kategorie 1 ("case 1 waters") sind solche Gewässer, in denen ausschließlich Phytoplankton, organischer Detritus und gelöste organische Substanzen vorkommen; dazu gehört der offene Ozean (z.B. die Sargasso See). Gewässer der Kategorie 2 ("case 2 waters") sind dadurch bestimmt, daß sie zusätzlich zu den organischen Bestandteilen noch resuspendiertes Sediment, sowie gelöstes oder partikuläres Material terrestrischen oder anthropogenen Ursprungs enthalten; dazu gehören die meisten Schelfmeere und Küstengebiete, wie Buchten, Ästuare und Fjorde. Obwohl sicherlich auch Abstufungen zwischen den beiden Kategorien auftreten, sind diese dennoch gewissermaßen symptomatisch für die optische Transparenz und damit für die maximale Eindringtiefe der Strahlung ("maximum penetration depth"). Die Eindringtiefe wird vom gesamten spektralen Attenuationskoeffizienten kontrolliert (Gordon und McCluney 1975), und der wiederum hängt, wie oben erläutert, von der Konzentration der einzelnen gelösten und suspendierten Bestandteile des Meerwassers ab. Generell, im Detail jedoch je nach Wellenlänge, attenuieren Gewässer der Kategorie 2 die eindringende und rückgestreute Strahlung stärker als Gewässer der Kategorie 1, so daß die Eindringtiefe in Gewässern der Kategorie 1 im Mittel größer ist als in denen der

Kategorie 2, obwohl sie in bestimmten Regionen mitunter stark variieren kann. Es hat sich dennoch gezeigt, daß die Analyse bio-optischer Messungen von Gewässern der Kategorie 1 einfacher und genauer durchgeführt werden kann als die der Kategorie 2.

Insgesamt führen die komplexen optischen Prozesse im Meerwasser zu der Konsequenz (Yentsch 1980), daß über 95% der Sonneneinstrahlung absorbiert und nur ein Rest von 3-5% wieder in die Atmosphäre rückgestreut wird. Die von der Meeresoberfläche reflektierte und aus dem Meer heraustretende Strahlung kann, wie in Abb. 1 schematisch gezeigt ist, mit einem Sensor an Bord von Flugzeugen oder Erdsatelliten registriert werden (E). Der Eindringtiefe entspricht die spektrale Signaltiefe, d.h. diejenige Tiefenerstreckung im Wasser, aus der das beim Überflug vom Sensor erfaßte Spektralsignal insgesamt stammt. Der vom Sensor registrierte Meßwert stellt ein Integral über die Signaltiefe dar, wobei der Anteil tiefer liegender Wasserschichten am Signal mit der Wassertiefe abnimmt, weil die betreffende Rückstrahlung je nach der Attenuation in der darüber liegenden Wassersäule abgeschwächt wird. Die Signaltiefe variiert je nach Gewässereigenschaften und Spektralbereich von wenigen Dezimetern über wenige Metern bis hin zu wenigen Zehner Metern (Gordon und McCluney 1975, Maul und Gordon 1975, Whitlock et al. 1978, Doerffer 1979). Dieser Attenuationseffekt und seine Auswirkung auf die in der vorliegenden Arbeit gewonnenen meeresoptischen Spektralregistrierungen werden in Kapitel 6 mit Hilfe von Modellrechnungen im Detail behandelt.

Auf dem Weg zum Sensor (E) unterliegt das Signal erneut der Streuung und Absorption in der Atmosphäre. Das erfaßte Spektralsignal, die sogenannte rückgestreute Strahldichte ("upward radiance"; Morel und Smith 1982), enthält daher neben der aus dem Meer in die Atmosphäre gelangten Strahlung auch solche Anteile, die von der Reflexion an der Wasseroberfläche stammen ("sun glitter") und von atmosphärischer Attenuation überlagert sind ("sky glitter") (Plass et al. 1976, Sturm 1981). Obwohl der Begriff "rückgestreut" im engeren Sinne des Wortes nur die aus dem Meer in die Atmosphäre zurückgestreute Strahlung (D), nicht jedoch die im Meer infolge von Absorption durch Phytoplankton emittierte Fluoreszenzstrahlung (F) bezeichnet, wird er in der einschlägigen Literatur auf das gesamte vom Meer abgestrahlte Spektralsignal bezogen. Unter vorläufiger Einhaltung der konventionellen Terminologie und aus Kenntnis des Unterschiedes zwischen rückgestreuter und angeregter Strahlung wird in Kapitel 3.3. ein Verfahren beschrieben, mit dem das sonnenlichtangeregte Fluoreszenzsignal aus dem insgesamt registrierten Spektral-

signal herausgetrennt werden kann. Im folgenden Abschnitt werden die Methoden der optischen Fernerkundung von Phytoplanktonpigmenten näher behandelt.

2.2. Optische Methoden der Fernerkundung von Phytoplankton

Die mit Fernerkundungsverfahren von Satelliten aus erhaltenen Daten stellen eine synoptische Aufnahme einer bestimmten Fläche dar, dessen kleinste räumliche Auflösung Pixel genannt wird. Die vom jeweiligen Sensor abhängige Pixelgröße beträgt für drei bekannte Optiksensoren wie folgt: beim CZCS ("Coastal Zone Color Scanner") auf dem Nimbus-7 Satelliten entspricht ein Pixel einem Areal von ca. 800 x 800 m; dagegen haben der MSS ("Multi Spectral Scanner") und der TM ("Thematic Mapper"), beide auf dem Landsat-Satelliten, eine Pixelgröße von ca. 80 x 80 m bzw. 30 x 30 m (Hovis et al. 1980, Munday und Zubkoff 1981, Curran 1985). Zusätzlich zur sensorspezifischen räumlichen Auflösung hängt die zeitliche Auflösung, d.h. das Zeitintervall bis zur Wiederholung einer Aufnahme von ein und derselben Region, von der Umlaufbahn, also der Wiederkehrperiode des betreffenden Satelliten ab. Beim CZCS sind solche Aufnahmen einmal pro Tag, beim MSS und beim TM jedoch nur jeden 18. bzw. 16. Tag möglich (Robinson 1983). Infolge der relativ kurzen Intervalle zwischen einzelnen aufeinander folgenden Überflügen kann man an Hand einer Serie von Satellitenaufnahmen Informationen über die verschiedenen, in ausgewählten Meeresgebieten ablaufenden Prozesse erhalten.

Obwohl eine Differenzierung zwischen den wichtigsten Phytoplankter, nämlich Diatomeen, Dinoflagellaten und Nanoflagellaten, mit Satellitenaufnahmen nicht möglich zu sein scheint (Yentsch und Phinney 1985), konnten aus kombinierten Schiffs- und Satellitenmessungen erstmals Informationen sowohl über die großräumige Verteilung und Entwicklung von Dinoflagellatenblüten (Mueller 1979, Clark und Kiefer 1979, Holligan et al. 1983a, Yentsch et al. 1986) und Coccolithophoridenblüten (Holligan et al. 1983b), als auch vom Ausmaß des Massenvorkommens von Blaualgenmatten an der Meeresoberfläche (Üström 1976, Horstmann et al. 1978, Ulbricht und Horstmann 1980) gewonnen werden. Simultane Satellitenregistrierungen der Oberflächentemperatur und des -pigmentgehaltes haben zu einem erweiterten Verständnis der ozeanographischen Prozesse von Auftriebserreignissen (McClain et al. 1984, Abbott und Zion 1985, Shannon 1985, Dupouy et al. 1986), El Niños (Feldman et al. 1984, Feldman 1986b, Fiedler 1984), Frontensystemen (Mueller und La Violette 1981, Caraux und Austin 1983) und Küsteneddies (Brown et al. 1985, Arnone and La

Violette 1986) geführt. Verschmutzungs- und Eutrophierungsvorgänge können ebenfalls per Fernerkundung überwacht werden (Otterman 1981, Massin 1984).

Ein generelles Problem bei Satellitenmessungen stellt die Wolkenbedeckung dar, aufgrund derer die Häufigkeit von Registrierungen sowohl jahreszeitlich als auch regional eingeschränkt wird. Notfalls können tieffliegende Flugzeuge, die mit entsprechenden Sensoren ausgerüstet sind, eingesetzt werden, obwohl hierbei die synoptisch erfaßte Fläche natürlich kleiner als bei vergleichbaren Satellitenaufnahmen ist. Registrierungen mit dem Flugzeug haben allerdings den großen Vorteil, daß infolge der kurzen Signalstrecke von der Meeresoberfläche zum Sensor das Signal nur geringfügig verändert wird und die Signalauswertung einfacher gehandhabt werden kann. Ergänzungen von Schiffsexpeditionen durch simultane Messungen vom Flugzeug aus sind bereits des öfteren erfolgreich durchgeführt worden (z.B. Viollier et al. 1978, Yoder et al. 1981, Campbell und Thomas 1981, Campbell und Esaias 1985, Campbell et al. 1986).

Es existieren derzeit zwei unterschiedliche passive Verfahren, mit denen man die Konzentration von Phytoplanktonpigmenten im Meer aus Fernerkundungsmessungen bestimmen kann. Das eine Verfahren, die Blau/Grün-Methode, wurde bereits frühzeitig bei der Entwicklung von Sonden zur Fernerkundung von Chlorophyll herangezogen (Clark et al. 1970, Arvesen et al. 1973). Hingegen wurde das andere Verfahren, die Fluoreszenz-Methode, erst innerhalb der letzten zehn Jahre seit den ersten Erprobungen (Neville und Gower 1977, Gower 1980) mehrfach angewendet, jedoch noch nicht von Satelliten aus eingesetzt. Die wesentlichen Eigenschaften beider Methoden werden in den folgenden zwei Abschnitten in Grundzügen behandelt.

2.2.1. Die Blau/Grün-Methode

Die Blau/Grün-Methode bezieht sich ausschließlich auf die Bestimmung von Chlorophyll-a, das schon seit längerer Zeit als Indikator für die Phytoplanktonbiomasse verwendet wird. Aus diesem Grunde wird sich die nun folgende Beschreibung der Lichtabsorptionsprozesse auf die Betrachtung von Chlorophyll-a beschränken, obwohl zusätzliche akzessorische Pigmente an der Lichtabsorption beteiligt sind. Detaillierte Darstellungen dieser sehr komplexen Prozesse sind von Larkum und Barrett (1983) und Prézelin und Boczar (im Druck) verfaßt worden.

Das Chlorophyll-a der Photosysteme I (P700) und II (P680) sowie der Chlorophyll-Protein-Komplexe absorbieren Strahlung im sichtbaren Bereich (400–700 nm) des elektromagnetischen Spektrums selektiv. In Abb. 5 ist das

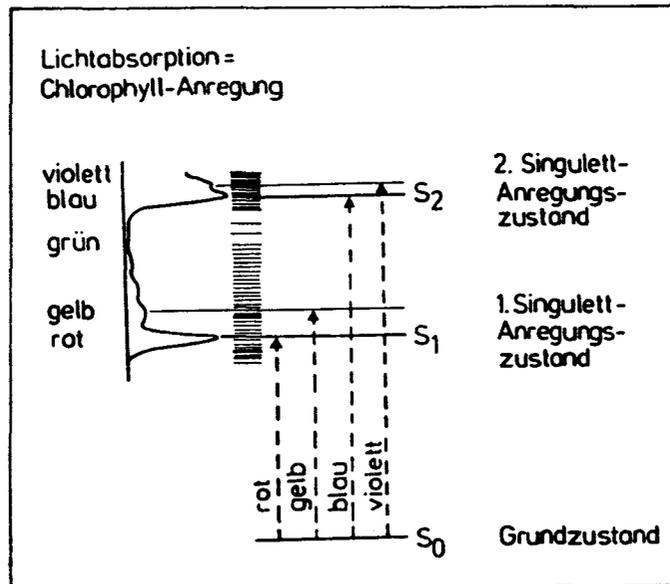


Abb. 5: Darstellung der einzelnen Anregungszustände des Chlorophyllmoleküls nach Absorption von Licht aus bestimmten Wellenlängenbereichen, die links senkrecht eingezeichnet sind. Die Dichte des Balkenmusters ist ein Maß für die Häufigkeit der Absorptionsprozesse in den einzelnen Wellenlängenbereichen (aus Buschmann und Grumbach 1985).

Absorptionsspektrum von Chlorophyll-a gezeigt, woraus ein breites Absorptionsmaximum im blauen Spektralbereich (bei ca. 430–450 nm) und ein etwas schmaleres Maximum im roten Spektralbereich (bei ca. 663–675 nm) ersichtlich ist. Dagegen liegt ein Absorptionsminimum im grünen Spektralbereich (bei ca. 530–550 nm) vor. Die selektive Absorption bewirkt, daß Elektronen der Chlorophyllmoleküle aus dem Grundzustand in einen, von den absorbierten Wellenlängen abhängigen, angeregten Zustand gelangen. Da blaues Licht eine höhere Energie besitzt als rotes, kann ein Elektron nach Absorption von blauem Licht, in den höchsten angeregten Zustand, nach Absorption von rotem Licht in den niedrigsten angeregten Zustand gelangen (Abb. 5). Der höchste angeregte Zustand wird am häufigsten besetzt (Abb. 5), was bedeutet, daß

blaues Licht bevorzugt absorbiert wird. Infolgedessen wird desto mehr blaues Licht absorbiert, je höher der Gehalt an Chlorophyll-a ist. Das wiederum bedeutet, daß die Rückstreuung von blauem Licht abnimmt, während die von grünem Licht zunimmt, wenn der Chlorophyllgehalt steigt. Diese Absorptions- und Streuungseigenschaften des Chlorophylls sind es, die die Registrierung der rückgestreuten Strahlung im blauen und grünen Spektralbereich ermöglichen. Entsprechend den beiden verwendeten Spektralbereichen wird das Verfahren als Blau/Grün-Methode bezeichnet.

Um bei dieser Methode die empfangenen Signale in Chlorophyllkonzentrationen umzurechnen, sind sogenannte "ground truth" Messungen, die vom Schiff aus durchgeführt werden, mit gleichzeitigen Satellitenregistrierungen notwendig. Die Chlorophyll-a-Konzentration wird auf zweierlei Weise in situ bestimmt: zum einen direkt nach der konventionellen Methode, bei der angereicherte Proben in einem organischen Lösungsmittel extrahiert und im Spektralphotometer oder Fluorometer gemessen werden; zum anderen indirekt mit Hilfe eines Radiometers, mit dem die für Chlorophyll charakteristische Rückstrahlung im blauen und grünen Bereich knapp oberhalb und unterhalb der Meeresoberfläche registriert wird. Anschließend bildet man aus den optischen Signalen den Quotienten von Blau zu Grün und korreliert ihn mit der direkt gemessenen Chlorophyllkonzentration. Dabei erhält man eine Gleichung, die die optimale Korrelation ("best fit") der gestreuten Datenpaaren angibt. Der so erhaltene Algorithmus kann sodann auf die Auswertung der mit dem Satelliten im selben blau-grünen Spektralbereich registrierten Signale angewendet werden. Der Grundgedanke bei der Verwendung dieses Algorithmus ist der, daß darin nur noch der Blau/Grün-Quotient des Satellitensignals eingegeben werden braucht, um somit die mittlere Chlorophyllkonzentration pro Pixelfläche zu erhalten. Variationen innerhalb dieses Arealen können dabei jedoch räumlich nicht aufgelöst werden.

Seit dem Einsatz des ersten MSS im Jahre 1972, des CZCS 1978 und des TM 1982 sind viele Satellitenbilder ausgewertet und mit Untersuchungen von Schiffen aus verglichen worden. Bei ersten Vergleichen zwischen CZCS-Aufnahmen und Schiffsmessungen wurde festgestellt, daß die Oberflächenkonzentration von Chlorophyll innerhalb eines gewissen Genauigkeitsbereichs von etwa $\pm 40-50\%$ angegeben werden kann (Gordon et al. 1980, Gordon und Clark 1980 a, Morel 1980, Smith und Wilson 1981, Smith und Baker 1982, Shannon et al.

1983). Auf diesen anfänglichen, allgemeinen Erfahrungen aufbauend, konnten Gordon et al. (1982, 1983) in Gewässern der Kategorie 1 einen geringen Pigmentgehalt von unter $1,5 \text{ mg m}^{-3}$ mit dem CZCS mit einer Genauigkeit von ca. $\pm 30\%$ bestimmen. Eine höhere Genauigkeit als etwa 30% scheint bei einer Konzentration von unter 5 mg m^{-3} in Gewässern der Kategorie 1 wegen der inhärenten Ungenauigkeiten der Algorithmen nicht erreichbar (MAREX 1982, Gordon und Morel 1983). Erste Ergebnisse von Seegebieten der Kategorie 2, deuten auf eine Genauigkeit von ca. $\pm 50\%$ hin (MAREX 1982). Da in diesen Gebieten anderweitige Partikel, die nicht mit Phytoplankton kovariieren, die Rückstrahlung unterschiedlich stark dominieren können, müssen für die Zukunft regional-spezifische Algorithmen entwickelt werden (MAREX 1982).

Aus den diversen Untersuchungen der Blau/Grün-Methode sind eine Vielzahl von Pigmentalgorithmen entstanden, die Clark (1981), Gordon und Morel (1983) und Sturm (1983) zusammengestellt und miteinander verglichen haben. Allerdings läßt sich der Wunsch nach einer "universellen Formel", mit der man den Oberflächengehalt an Chlorophyll im Meer einheitlich bestimmen könnte, nur wenig vereinbaren mit der gleichzeitigen Forderung nach einer hohen Genauigkeit der mit dieser Methode ermittelten Konzentrationen. Diese Unvereinbarkeit zwischen der Allgemeingültigkeit eines Algorithmus einerseits und der Zuverlässigkeit der Ergebnisse andererseits beschrieben Morel und Gordon (1980) folgendermaßen: "It should be emphasized, however, that no algorithm can be expected to work equally well for all regions, due to the diversity of the natural constituents of the water and the presence of environmental pollutants". Selbst für Gewässer der Kategorie 1 existiert kein einheitlich anwendbarer Pigmentalgorithmus, obwohl dort die meisten Untersuchungen durchgeführt worden sind und die Ergebnisse überdies einfacher zu interpretieren sind als in den Gewässern der anderen Kategorie. Es stellt sich nunmehr die Frage nach den möglichen Gründen für die mangelnde Genauigkeit der Blau/Grün-Methode. Diese Gründe können sowohl technischer als auch biologischer Natur sein, und werden im folgenden kurz diskutiert.

1. Die Satellitensensoren registrieren die spektrale Rückstrahlung in einzelnen Kanälen. Meistens ist die Kanalbreite der Satellitenradiometer wesentlich größer als die der in situ Radiometer, mit denen die verwendeten Algorithmen erstellt worden sind: beim CZCS beträgt die Kanalbreite 20 nm, beim TM 60-80 nm und beim MSS 100 nm (Robinson 1985, Curran 1985). Das bedeutet, daß die Satellitensensoren die blau/grüne Rückstrahlung in einem

breiteren Spektralbereich registrieren als die bei der in situ Kalibrierung der Algorithmen verwendete. Dementsprechend hängt die Genauigkeit der Algorithmen und damit die korrekte Interpretation der optischen Messungen von der spektralen Auflösung der eingesetzten Sensoren ab.

2. Eine allgemeine Schwierigkeit bei der Auswertung von Satellitendaten wird von einem oft recht ungünstigen Signal/"Noise"-Verhältnis (Rauschanteil im Meßsignal) verursacht. Das aus dem Meer stammende Signal beträgt nur wenige Prozent am Gesamtsignal, das der Satellit empfängt (Morel 1980, Quenzel und Kaestner 1981). Die Strecke, die das Signal aus dem Meer bis zum Satellitensensor zurücklegt, beträgt über 900 km (Robinson 1985). Auf diesem Weg wird es durch Reflexion an der Meeresoberfläche und vor allem durch Absorptions- und Streuungsprozesse in der Atmosphäre stark geschwächt (Quenzel und Kaestner 1980, Schlüssel und Grassl 1984). Man hat Korrekturverfahren entwickelt, mit denen das gesuchte Wassersignal vom Rauschen getrennt werden soll (Gordon et al. 1980, Gordon und Clark 1980 a, Viollier et al. 1980, Smith und Wilson 1981, MAREX 1982, Sturm 1981, 1983). Die Korrekturalgorithmen werden von numerischen Modellberechnungen der komplexen atmosphärischen Attenuationsprozesse geliefert, wobei für eine Anzahl von Variablen lediglich Mittelwerte oder Konstanten angenommen werden können. Die Berechnungen entsprechen daher nicht den tatsächlichen Gegebenheiten und sind eher als Annäherung zu verstehen. Um eine 10%ige Genauigkeit der Bestimmung der gewünschten meeresoptischen Information zu erreichen, müssen die Atmosphärenkorrekturen mindestens zu 1% bekannt sein (Morel 1980). Es ist allerdings nicht unproblematisch, ein solch hohes Genauigkeitsniveau zu erreichen, da die Konzentration und das spektrale Verhalten der atmosphärischen Aerosole ziemlich weit variieren kann (Morel und Gordon 1980).

3. Bei den bisher entwickelten Algorithmen werden die optischen Eigenschaften des Phytoplanktons als konstant angesetzt. Sathyendranath und Morel (1983) sowie Bricaud et al. (1983) haben jedoch betont, daß das Spektralverhalten der Chlorophyllabsorption sehr variabel sein kann, so daß die Genauigkeit der optischen Messungen durch natürliche Variabilität der Effizienz, mit der das Phytoplankton Licht absorbiert, beeinträchtigt wird. Auch die Pigmentzusammensetzung ist variabel; sie hängt primär von der Artenzusammensetzung und der Zellgröße ab (Morel und Bricaud 1981 a, Bricaud et al. 1983). Es ist also durchaus realistisch anzunehmen, daß sich das Absorptionsspektrum des Phytoplanktons zu einem gewissen Grad verändern kann, so daß das Verhältnis von Rückstrahlung zu Pigmentgehalt nicht unbedingt linear

ist (Sathyendranath und Morel 1983). Diese Variationen machen die Entwicklung von Algorithmen, die für eine Reihe von Konzentrationen angewendet werden können und gleichzeitig von anderen im Meer auftretenden Substanzen unabhängig sein sollen, ziemlich problematisch.

Eine weitere Variation der Absorptionseigenschaften von Phytoplankton kann bei Blüten bestimmter Algen auftreten. Balch und Haxo (1984) haben festgestellt, daß die gefärbten Pigmente in Zellen des heterotrophen Dinoflagellaten Peridinium divergens eine starke Absorption im blauen und im grünen Spektralbereich aufweisen. Eine Blüte dieser Algen würde daher die Meeresfarbe stark verändern, so daß die Messung der Rückstrahlung mit der Blau/Grün-Methode zu erheblichen Fehlern bei der Abschätzung von autotrophen Pigmenten führen würde. Balch und Haxo (1984) haben ferner gefunden, daß der heterotrophe Dinoflagellat Noctiluca miliaris ein ähnliches Absorptionsspektrum wie Gonyaulax polyedra zeigt, was auf die Ingestion von G. polyedra zurückzuführen ist, die bei dieser Untersuchung gleichzeitig mit Noctiluca vorkam. Die Autoren kommen zu der Schlußfolgerung, daß ein Massenvorkommen von Noctiluca wahrscheinlich gleichermaßen vom CZCS registriert wird wie eine Blüte von G. polyedra, so daß eine Differenzierung zwischen "autotrophen" und "heterotrophen" Algenpigmenten mit der Blau/Grün-Methode in solchen Situationen nicht gewährleistet wäre.

Obwohl die Anwendung der Blau/Grün-Methode in der meeresoptischen Fernerkundung sich als praktikabel erwiesen hat, läßt sich als Resümee feststellen, daß eine zuverlässige Bestimmung des Chlorophyllgehalts durch den Einfluß der Atmosphäreneffekte auf das Meßsignal im blauen Spektralbereich beeinträchtigt wird. Erschwerend kommt hinzu, daß die Rückstrahlung im blauen Spektralbereich bei hohem Pigmentgehalt wegen der erhöhten Absorption im Meer sehr niedrig wird, so daß die erzielte Genauigkeit abnimmt und das Meßergebnis unzuverlässig wird (Sathyendranath und Morel 1983). Die bisher besten Ergebnisse (d.h. solche mit einer Genauigkeit von ca. $\pm 30\%$) sind in oligotrophen Gewässern (Kategorie 1) erzielt worden. In diesen Gegenden ist der Gelbstoffgehalt gering und ändert sich nur wenig in Raum und Zeit. Im Vergleich zu diesen Gewässern ist die Blau/Grün-Methode bei der Fernerkundung von Phytoplanktonpigmenten in Küstengewässern (Kategorie 2) weniger erfolgreich. Dies liegt daran, daß hier eine hohe Konzentration an nicht-chlorophyllhaltigen Partikeln und gelösten Substanzen (z.B. Gelbstoffe terrestrischen Ursprungs) auftreten kann, die das Blau/Grün-Signal sehr stark

streuen, so daß es nicht ausschließlich auf den Chlorophyllgehalt bezogen werden kann (Højerslev 1981). Für eine Verbesserung der Güte der Pigmentbestimmung kann eine weitere optische Eigenschaft des Chlorophylls herangezogen werden, nämlich die natürliche Fluoreszenz.

2.2.2. Die Fluoreszenz-Methode

Chlorophyllmoleküle emittieren infolge der Anregung durch Lichtabsorption eine Fluoreszenzstrahlung. Der Prozeß der Fluoreszenzemission läuft folgendermaßen ab (Abb. 6): nachdem bei der Lichtabsorption Elektronen aus

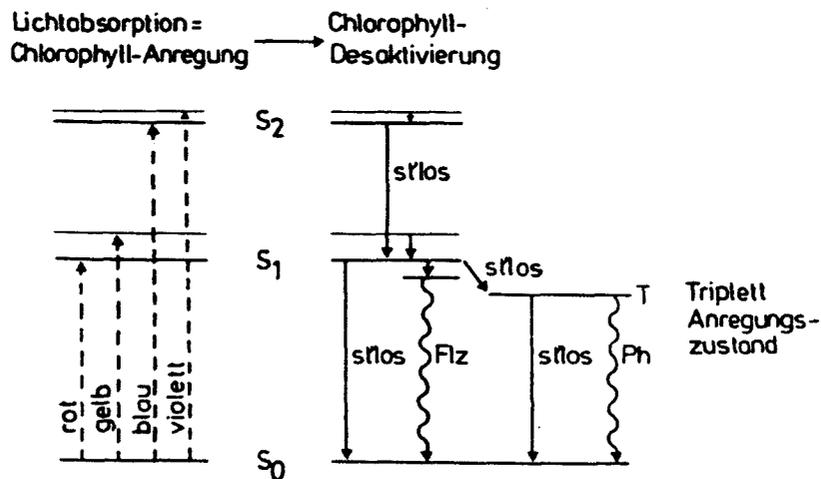


Abb. 6: Darstellung der verschiedenen Wege, in die das Chlorophyllmolekül beim Übergang vom angeregten Zustand in den Grundzustand gelangen kann. st'los = strahlenlos, Flz = Fluoreszenz, Ph = Phosphoreszenz; S_0 , S_1 , S_2 wie in Abb. 5 (aus Buschmann und Grumbach 1985).

ihrem Grundzustand in einen angeregten Zustand gelangt sind, fallen sie unabhängig davon, welches Lichtquantum absorbiert wurde, alle auf den niedrigsten angeregten Zustand ("lowest excited singlet state") herab und können von dort aus in die Kette der photochemischen Prozesse gelangen. Elektronen, deren Energie nicht in den photochemischen Prozessen verwendet wird, fallen von diesem Energieniveau wieder auf ihren Grundzustand zurück,

wobei ihre Energie entweder als Wärme dissipiert oder als Licht emittiert wird. Führt ihr Weg über den Triplettanregungszustand zum Grundzustand, wird das ausgesandte Licht, dessen Emission etwa 1 sec nach der Anregung stattfindet und mit relativ wenig Energieabgabe verbunden ist (Prézelin und Boczar, im Druck), als Phosphoreszenz bezeichnet. Führt der Weg jedoch direkt zum Grundzustand, dann wird die Lichtemission als Fluoreszenz bezeichnet. Fluoreszenz wird unter größerer Energieabgabe als bei der Phosphoreszenz bei 685 ± 10 nm Wellenlänge emittiert (Govindjee et al. 1973, Gordon 1979 a). Die Zeit zwischen der Absorption eines Photons und der Fluoreszenzemission beträgt ca. 10^{-9} sec, wobei auf diese Weise den photochemischen Prozessen nur etwa 1-3% der absorbierten Energie verloren geht (Kirk 1983, Govindjee et al. 1973). Die in vivo Fluoreszenz stammt zu über 90% von Chlorophyll-a-Molekülen aus Photosystem II (P680); alle anderen Pigmente (bis auf Phycoerythrin) geben ihre Energie an dieses Molekül ab und zeigen keine in vivo Fluoreszenz (Prézelin 1981).

Das Auftreten dieser Emission im roten Spektralbereich wurde zwar schon früher bei Rückstrahlungsmessungen beobachtet (Grew 1973), jedoch haben erst Neville und Gower (1977) das Potential des Fluoreszenzphänomens für die Fernerkundung von Chlorophyll erkannt und erprobt. Ihre Messungen vom Flugzeug aus haben gezeigt, daß eine eindeutige Beziehung zwischen der Chlorophyllkonzentration und dem Fluoreszenzsignal existiert. In den sehr klaren Gewässern der Sargasso See ist das Fluoreszenzsignal in Rückstrahlungsspektren sogar noch in 80 m Wassertiefe registriert worden (Topliss 1985).

Die Fluoreszenzemission ist spezifisch für Chlorophyll und Chlorophyll-derivate, nicht aber für andere im Meer suspendierte Schwebstoffe (Amann und Doerffer 1983, Lin et al. 1984), was diese Rückstrahlung besonders für die Fernerkundung von Flußmündungen oder Küstengebieten attraktiv macht. Außerdem sind die Absorptions- und Streueffekte der Atmosphäre im roten Spektralbereich relativ gering, so daß die Entwicklung von Atmosphärenalgorithmen wesentlich erleichtert wird (Schanda 1986). Realistischerweise sollte man aber bedenken, daß Fernerkundungsmessungen via Fluoreszenz ähnlichen Variationen in der Beziehung von Fluoreszenz zu Chlorophyll, wie man sie von Standardmessungen mit dem Fluorometer her kennt (Setser et al. 1982), unterworfen sein werden. Gower (1984) betont, daß das Fluoreszenzsignal zwar generell proportional zur Chlorophyllkonzentration ist, in Gewässern der Kategorie 2, in denen bisher die meisten Messungen gemacht worden sind, aber Variationen zeigt. Erste Ergebnisse haben gezeigt, daß die Unge-

nauigkeit der Bestimmung von Chlorophyll aus Fluoreszenzregistrierungen etwa einem Faktor 2 entspricht (Lin et al. 1984, Gower et al. 1984). Es stellt sich nunmehr die Frage, wodurch diese Ungenauigkeit verursacht wird. Beim gegenwärtigen Kenntnisstand ist noch weitgehend ungeklärt, welche Variationen der natürlichen Phytoplanktonfluoreszenz in situ auftreten können. Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Untersuchung dieser Variabilität und der sie auslösenden physikalischen und biologischen Prozesse.

KAPITEL 3

Material und Methoden

3.1. Untersuchungsgebiete und -zeitraum

Die Meßdaten für die vorliegende Arbeit wurden in drei verschiedenen Seegebieten gewonnen: in der Kieler Bucht, der Kieler Förde und der mittleren Ostsee.

Die Station in der westlichen Kieler Bucht (Abb. 7) liegt in der Nähe von Boknis Eck (BE) am Ausgang der Eckernförder Bucht. Meßfahrten zu diesem Gebiet fanden mit F.K. "Alkor" und "Littorina" vom 21. Februar bis 28. März 1983 zweimal wöchentlich, bzw. vom 17. Oktober bis 5. Dezember 1983 und vom 16. Februar bis 26. März 1984 einmal wöchentlich statt. Diese Station, die die Station "Hausgarten" des ehemaligen Sonderforschungsbereichs 95 ist, wurde ausgewählt, da sich die Möglichkeit des Rückgriffs auf bereits vorhandene Arbeiten zur biologischen Meereskunde an diesem Meßort anbot (Rumohr et al. 1987).

In der Kieler Förde wurden Messungen an drei Stationen durchgeführt (Abb. 7): in der Schwentinemündung (S), in der Nähe des Fährenanlegers Kitzeberg (K) und in Höhe des Werftgeländes in Friedrichsort (F). Diese Stationen wurden vom 7. Oktober bis 18. November 1983 und vom 17. Februar bis 2. Mai 1984 mit F.B. "Sagitta" einmal wöchentlich besucht. Diese relativ nahe zu einander gelegenen Stationen wurden ausgewählt, um eine möglichst hohe Stationsdichte pro Meßtag zu erhalten.

Die Untersuchung in der mittleren Ostsee wurde in der Zeit vom 7. bis 24. Mai 1982 mit F.S. "Poseidon" durchgeführt. Die in Abb. 8 dargestellten Stationen wurden zweimal abgefahren: ein Süd-Nord-Schnitt (Bornholm-Gotland) vom 7. bis 9. Mai und ein Nord-Süd-Schnitt (Gotland-Bornholm) vom 21. bis 24. Mai. Ferner wurden vom 11. bis 17. Mai Messungen auf einer Dauerstation (Position 4 in Abb. 8) auf der ehemaligen BOSEX-Station ("Baltic Open Sea Experiment") durchgeführt. Die Lage der Stationen wurde im Rahmen eines anderen Meßprogramms ausgewählt, das bei Peinert (1985) beschrieben ist.

KIELER BUCHT SÜDWESTLICHER TEIL

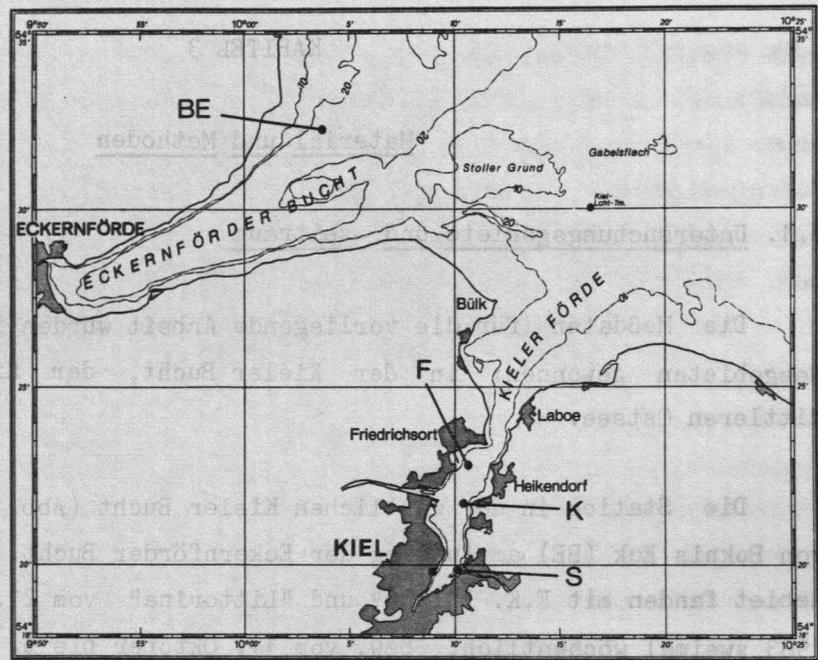


Abb. 7: Lage der Stationen Boknis Eck (BE) in der Kieler Bucht und Schwentine (S), Kitzeberg (K) und Friedrichsort (F) in der Kieler Förde.

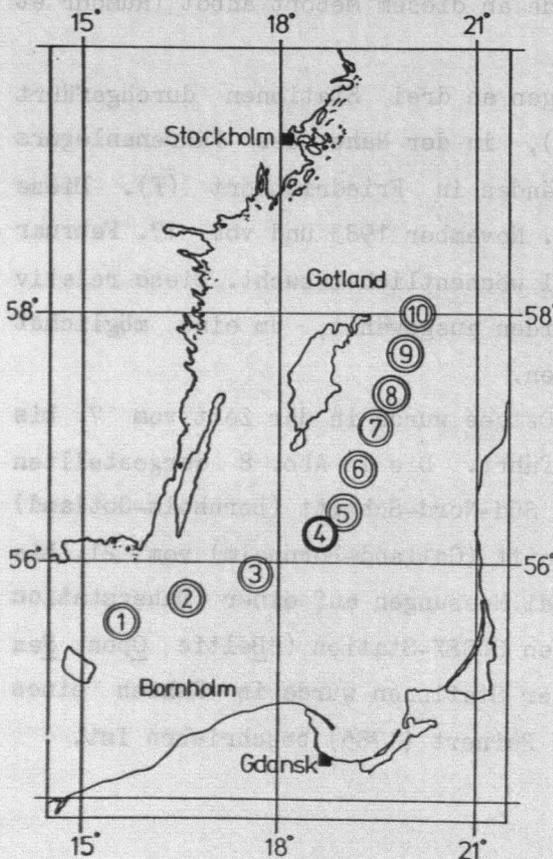


Abb. 8: Lage der Stationen (1-10) und der BOSEX-Dauerstation (4) entlang eines Profils in der mittleren Ostsee (aus Peinert 1985).

3.2. Probennahme und Analyse

An allen Stationen wurden in einem kombinierten Meßprogramm gleichzeitig biologische und meeresphysikalische Messungen durchgeführt. Im einzelnen wurden die Daten wie folgt gewonnen:

- Wasserproben wurden mit einem 5 l Niskin-Schöpfer (Oceanic Instruments) genommen. Die Probennahme erfolgte an den Stationen in der Kieler Förde durchgehend in 2-m-Abständen, während in der Kieler Bucht im Herbst 1983 und Frühjahr 1984 bis 10 m Tiefe in 2-m-Abständen genommen wurde, darunter in 5-m-Abständen. Bei den Messungen in der Kieler Bucht im Frühjahr 1983 wurden die Proben bis 10 m Tiefe in 2,5-m-Abständen genommen, darunter in 5-m-Abständen. Die Probennahme in der mittleren Ostsee erfolgte je nach Station mit unterschiedlichen Abständen von etwa 2 bis 30 m. Die Wasserproben wurden mit Ausnahme der Auszählungsproben durch ein 300 µm Sieb gefiltert, um kleines Zooplankton zu entfernen, und im Labor auf folgende Parameter analysiert:

- Die Bestimmung des Chlorophyll-a-Gehaltes wurde mit einem Spektralphotometer nach der UNESCO (1966) Methode vorgenommen. Für die Berechnung der Konzentration wurde die Gleichung von Jeffrey und Humphrey (1975) verwendet.
- Das Sestontrockengewicht wurde auf vorgeglühten und vorgewogenen Glasfaserfiltern (Whatman GF/C) nach der Methode von Lenz (1971) bestimmt.
- Die Messung des partikulären organischen Kohlenstoffs und Stickstoffs erfolgte mit einem CHN-Analyzer (Hewlett Packard 185B). Hierzu wurden die Wasserproben durch vorgeglühte Glasfaserfilter (Whatman GF/C) filtriert.
- Die qualitative und quantitative Auszählung von Phytoplankton und Protozooplankton wurde an fixierten Proben (mit Lugolscher Lösung oder gepuffertem Formalin) mit einem umgekehrten Mikroskop mit Phasenkontrasteinrichtung nach der Methode von Utermöhl (1931, 1958) vorgenommen. Dabei wurden die folgenden Vergrößerungen gewählt: 78,75-fach bei 50 µm Zellgröße, 125-fach bei 25 bis 50 µm, 200-fach bei 10 bis 25 µm, 312,5-fach bei 3 bis 10 µm und 500-fach bei 1 bis 3 µm. Die Einteilung in autotrophe und heterotrophe Zellen erfolgte nach den Richtlinien von Sieburth et al. (1978), jedoch nicht bei farblosen Nanoflagellaten, die vollständig zur autotrophen Fraktion gezählt wurden. Um den Kohlenstoffgehalt des Phyto- und Protozooplanktons zu berechnen, wurden die Zellen mit einem Meßokular

ausgemessen und die Plasmavolumina mit Hilfe der von Edler (1979) angegebenen geometrischen Formeln berechnet. Die so erhaltenen Plasmavolumina wurden daraufhin für thekate Dinoflagellaten mit 0,13 (Smetacek 1975) und für alle anderen Arten mit 0,11 (Strathman 1967) multipliziert.

- Temperatur und Salzgehalt wurden mit einer T/S-Sonde registriert (Electronic Switchgear; Genauigkeit: $\pm 0,1^\circ \text{C}$ und $\pm 0,1 \%$).

- Die Globalstrahlung wurde mit einem Pyranometer (CM5 von Kipp und Zonen) auf dem Dach des Institutsgebäudes (IfM) in dem Wellenlängenbereich von 300-2500 nm registriert und als über 8 Minuten gemittelte Bestrahlungsstärken ausgedruckt. Bei den Ausfahrten in die Kieler Bucht im Frühjahr 1984 und in die mittlere Ostsee wurde die Globalstrahlung mittels eines Pyranometers, das auf dem Schiffspeildeck angebracht war, als über 10 Minuten integrierte Bestrahlungsstärken registriert.

- Als Maß für die Lichtdurchlässigkeit des Meerwassers wurde die Secchi-Tiefe registriert, die in Kapitel 6.2. zur Bestimmung des gesamten Attenuationskoeffizienten für die Einstrahlung herangezogen wird.

- Die Rückstrahlung wurde mit einem Radiometer registriert. Das Meßprinzip und das Auswerteverfahren werden im folgenden Abschnitt detailliert erläutert.

3.3. Prinzip und Auswerteverfahren der Strahldichtemessungen

Die Registrierung der Rückstrahlung wurde mit dem von Dr. H. Haardt am Institut für Angewandte Physik der Universität Kiel entwickelten und gebauten Spektralradiometer durchgeführt. Das Radiometer registriert die rückgestreute Strahldichte L_u ("upward radiance"; Definition siehe Anhang A2.) innerhalb eines relativ kleinen Öffnungswinkels von ca. $3,5 \times 4,5$ Grad in Abhängigkeit von der Wellenlänge λ im Bereich von 377-731 nm. Dieser Wellenlängenbereich ist in 24 einzelne Kanäle aufgeteilt, wobei die Bandbreite jedes Kanals ca. 14,8 nm beträgt. Interferenzfilter trennen die einzelnen Spektralkanäle voneinander. Die Detektoreinheit besteht aus einem Array von 24 Siliziumphotodioden (Siemens). Das Meßprinzip beruht auf dem parallelen Integrationsverfahren, wobei der von jeder einzelnen Diode erzeugte Strom

gleichzeitig, d.h. parallel integriert und der jeweilig erreichte Zwischenwert gespeichert wird. Die gespeicherten Werte werden solange mit einem Skontakt von 50 kHz parallel abgefragt, bis eine vorgegebene Referenzspannung erreicht ist. Daraufhin wird die Registrierung beendet und die Spektren werden auf einen x-y-Schreiber ausgegeben. Die Integrationszeit bis zum Erreichen der Referenzspannung wurde mit einer Stoppuhr festgehalten und sollte eine Dauer von etwa 8 Minuten nicht überschreiten, da sonst der Anteil an Dunkelströmen (jener Strom, der trotz Dunkelheit von den Photozellen produziert wird) zu einem negativen Signal geführt hätte. Die Kalibrierung des Radiometers wurde gegen eine Tungstenlampe (Osram Wi 41) vorgenommen. Die Genauigkeit der Sonde beträgt demnach ca. $\pm 5\%$ (Dr. H. Haardt, pers. Mitt., 1985).

Das Radiometer ist an einem mit einem Gewicht versehenen Metallgestell angebracht und so austariert, daß es senkrecht nach unten hängt. Das Radiometer wurde über diejenige Schiffseite gefiert, die der Sonne zugewendet war, um die Beeinträchtigung der Einstrahlung durch den Schiffsrumpf zu minimieren; an Tagen mit geschlossener Wolkendecke wurde dieser "Schatteneffekt" nicht weiter berücksichtigt. Messungen der Rückstrahlung wurden je nach Wellengang in ca. 1-2 m Höhe über dem Meeresspiegel (im folgenden mit +1 m bezeichnet), ferner dicht unterhalb der Oberfläche (in ca. 0,2 m Tiefe), sowie in 1, 2 und 4 m Wassertiefe durchgeführt. An manchen Tagen, an denen die Einstrahlung wegen schlechter Wetterbedingungen bei zunehmender Wassertiefe zu gering wurde, um eine Registrierung der Rückstrahlung innerhalb einer "sinnvollen" Meßzeit zu ermöglichen, wurden die betreffenden Messungen abgebrochen. Aus diesem Grunde konnten nicht immer vollständige Registrierungen in der Wassersäule (d.h. 5 Tiefen pro Station) ausgeführt werden, was aber wegen der relativ günstigen Gesamtzahl von registrierten Spektren weiter keine Folgen für die Ergebnisse der hier vorgelegten Arbeit mit sich brachte. Im Anschluß an die Registrierung wurden die Spektralampplituden jedes Kanals auf den einzelnen x-y-Papierschriften mit einem Lineal ausgemessen. Diese Werte wurden anschließend in den Computer eingegeben. Da beim Ablesen der Amplituden mit dem Lineal auf $\pm 0,5$ mm gerundet wurde, beträgt die Gesamtgenauigkeit ca. 15%. Die weitere Auswertung der Spektren erfolgte mit numerischen Methoden, die später im einzelnen beschrieben werden.

Abb. 9 zeigt zwei ausgewählte Spektren der rückgestreuten Strahldichte aus 0,2 m Wassertiefe. Jeder Punkt entlang der geglätteten Meßkurven kenn-

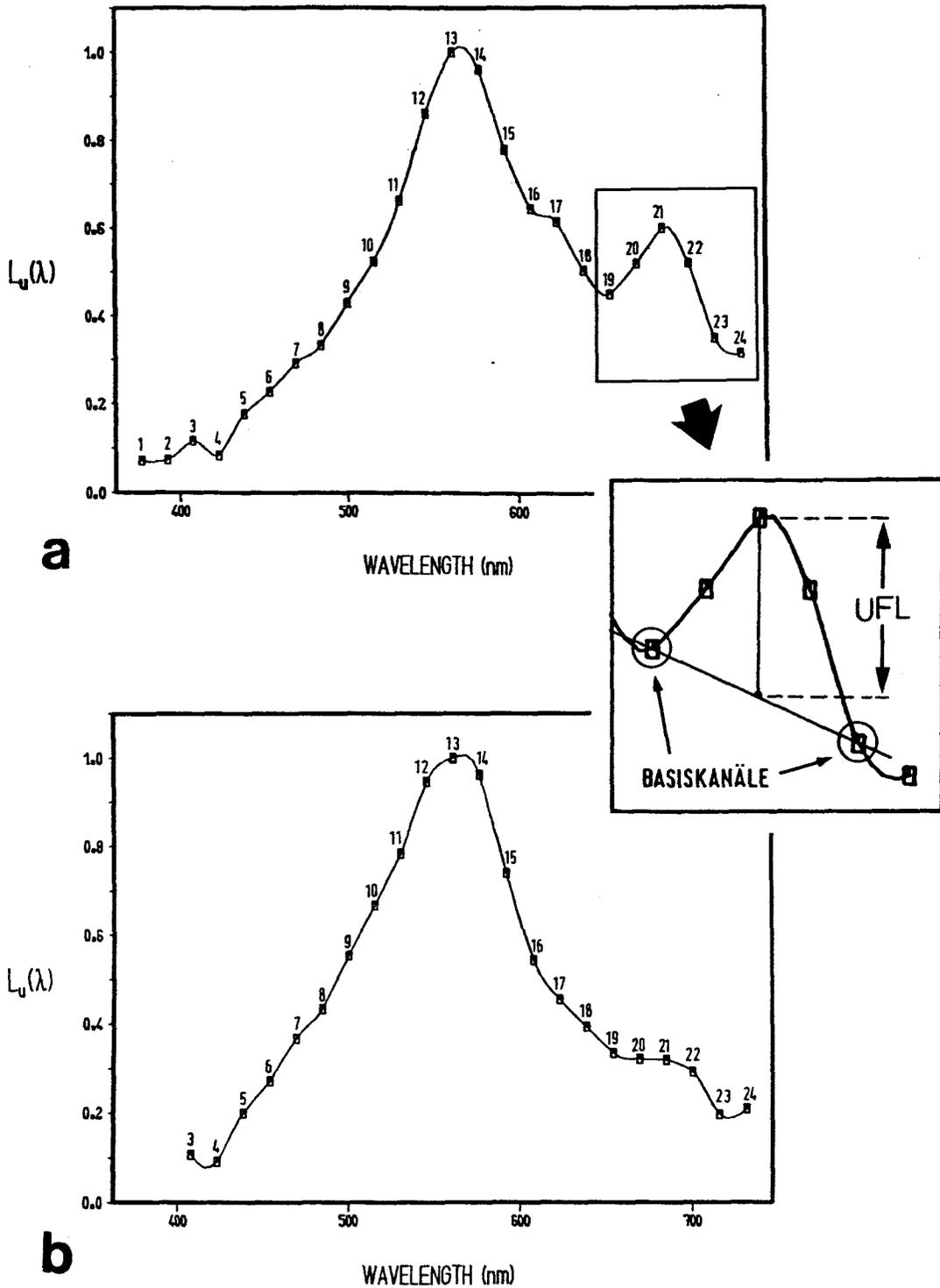


Abb. 9: Ausgewählte Spektren der normierten rückgestreuten Strahlendichte (L_u) in Abhängigkeit von der Wellenlänge λ bei Chlorophyllkonzentrationen von $12,86 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ (A) und $4,76 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ (B) in 0,2 m Wassertiefe. Erläuterung des vergrößerten Ausschnittes zur Festlegung der Basiskanäle und des UFL-Signals siehe Text.

zeichnet einen bestimmten Kanal (Kanalnummern wie angegeben), dessen Amplitude in die Mitte der entsprechenden Kanalbreite geplottet wurde. In der Regel liegt das Maximum des Spektrums in Kanal 12 oder 13, entsprechend einer mittleren Wellenlänge von ca. 546 bzw. 561 nm. Dieses Maximum wird hervorgerufen durch die Rückstreuung der Algen in diesem Spektralbereich. Bei ca. 685 nm (Kanal 21) ist ein zweites, kleineres Maximum zu erkennen, welches durch die Fluoreszenzemission der Pigmente erzeugt wird (Govindjee und Papageorgiou 1971). Spitzer und Dirks (1986) haben die maximale Fluoreszenzemission in Gewässern mit ausschließlich hoher Chlorophyllkonzentration bei 695 nm registriert. Ihre Beobachtung der sogenannten Rotverschiebung ("red shift") gab Anlaß, alle Spektren insoweit zu überprüfen, indem die Amplituden von Kanal 22 (693-707 nm) mit denen von Kanal 21 (677-692 nm) verglichen wurden. Es ergab sich, daß ca. 15% der Amplituden in Kanal 22 höher als die in Kanal 21 waren, und zwar sowohl bei hohen als auch bei niedrigen Chlorophyllkonzentrationen. Da Spitzer und Dirks (1986) eine Rotverschiebung aber nur bei hohen, und nicht bei niedrigen Chlorophyllkonzentrationen beobachteten, entschied ich mich, für die Bestimmung des Fluoreszenzsignals nur Kanal 21 zu verwenden, um somit alle Rückstrahlungsspektren dem gleichen Auswerteverfahren zu unterziehen.

In Anhang A3. sind alle für die vorliegende Arbeit ausgewerteten Spektren der rückgestreuten Strahldichte als normierte und geglättete Spektren dargestellt. In mehreren Spektralplots aus +1 m ist zu erkennen, daß die Kanäle 23 und/oder 24 (mittlere Wellenlängen ca. 715 bzw. 731 nm) eine erhöhte Strahldichte aufweisen. Nach Dr. H. Haardt (pers. Mitt., 1983) wird dies durch Oberflächenfilm auf dem Wasser verursacht, der in diesem Wellenlängenbereich verstärkt rückstreut.

Aus dem in Kanal 21 registrierten Signal muß nun die vom Phytoplankton erzeugte Fluoreszenz von der im Signal ebenfalls enthaltenen, vom Meerwasser und sonstigen Bestandteilen rückgestreuten Strahldichte getrennt werden. Dazu kommt in Anlehnung an die von Gower und Borstad (1981) und Lin et al. (1984) entwickelte Methode folgendes Verfahren zur Anwendung: das gesuchte Fluoreszenzsignal entspricht der Differenz zwischen der tatsächlich registrierten Amplitude und der auf eine berechnete Basislinie bezogenen Amplitude, die sich aus einer linearen Interpolation zwischen zwei benachbarten Kanälen ergibt, die jeweils links bzw. rechts von Kanal 21 liegen (siehe Ausschnitt in Abb. 9). Dieses Verfahren liefert natürlich nur eine Approxi-

mation des in Kanal 21 empfangenen Fluoreszenzsignals, stellt jedoch angesichts der gegebenen Kanalbreite und Meßgenauigkeit eine durchaus sinnvolle und praktische Methode dar. Allerdings hängt die Wahl der beiden Basiskanäle von der Lage der Spektralbereiche mit minimaler atmosphärischer Absorption ab, was im folgenden näher erläutert werden soll.

Die Absorption in der Atmosphäre kann infolge örtlicher und zeitlicher Schwankungen der absorbierenden Substanzen (z.B. Wasserdampf, Ozon, Aerosole) stark variieren. Dies kann zu Schwankungen der Einstrahlung und damit auch der rückgestreuten Strahldichte führen, so daß die Amplituden in den Basiskanälen ebenfalls relativen Schwankungen unterworfen sein können, wenn man sie ungünstig wählt. In diesem Fall wäre das zu bestimmende Fluoreszenzsignal nicht mehr auf den Pigmentgehalt im Wasser beziehbar, sondern in erster Linie von atmosphärischen Einflüssen beeinträchtigt. Um diesen Effekt weitgehend zu vermeiden, sollen die Basiskanäle möglichst in einem solchen Spektralbereich liegen, in dem die Absorption der Atmosphäre ein Minimum aufweist. Im kürzerwelligen Bereich von Kanal 21 (677-692 nm) liegt jedoch bei 621-639 nm ein starkes, dagegen bei 639-664 nm nur ein schwaches Absorptionsband vor (Gower 1984). Im längerwelligen Bereich von Kanal 21 liegen wiederum Absorptionsbänder unterschiedlicher Breite und Stärke vor, und zwar bei 690-745, 687-694 und 760-770 nm, während bei 708-714 nm ein fast transparentes optisches Fenster auftritt (Gower 1984). Letzteres macht deutlich, daß der Wellenlängenbereich, in dem Absorptionsminima vorkommen, durchaus sehr schmal sein kann, und daß die Basiskanäle daher möglichst zwischen die Absorptionsbänder typischer atmosphärischer Substanzen gelegt werden sollten. Bei einer Kanalbreite von ca. 15 nm, wie sie das hier eingesetzte Radiometer besitzt, ist es jedoch nicht möglich, Basiskanäle zu wählen, die ganz von Absorptionsbändern frei sind. Daher wurden solche Kanäle gewählt, wo der Atmosphäreneinfluß am geringsten ist, nämlich Kanal 19 (mittlere Wellenlänge ca. 654 nm) und 23 (mittlere Wellenlänge ca. 715 nm). Zum Vergleich haben Gower und Borstad (1981) und Dr. R. Doerffer (pers. Mitt., 1984) Basiskanäle gewählt, deren mittlere Wellenlänge bei ca. 650 und 715 nm bzw. bei ca. 645 und 724 nm liegt.

Nachdem so die beiden Basiskanäle gewählt worden sind, kann nun für Kanal 21 die Differenz zwischen der Basisamplitude, die aus den Meßwerten in den Kanälen 19 und 23 ermittelt wird, und der tatsächlich registrierten Amplitude gebildet werden. Diese Differenz, deren Betrag proportional zur Fluoreszenzstrahlung ist, wurde von Neville und Gower (1977) als "Fluores-

cence Line Height" bezeichnet. Obwohl dieser Begriff bei der hier vorgenommenen Datenanalyse als gleichfalls adäquat erscheinen mag, soll dennoch eine andere Bezeichnung verwendet werden in der Absicht, eine mögliche Verwechslung zu vermeiden. Letztere könnte sich daraus ergeben, daß sich der von Neville und Gower geprägte Begriff speziell auf Messungen des Verhältnisses von Rückstrahlung zu Einstrahlung im jeweiligen Spektralbereich ("reflectance") bezieht, während es sich bei den hier bearbeiteten Daten um Messungen lediglich der Rückstrahlung handelt. Aus diesem Grund wird in der vorliegenden Arbeit die Bezeichnung UFL ("Upwelling Fluorescence") verwendet, wobei der UFL-Wert aus dem oben genannten Differenzbetrag der Strahldichten nach folgender Gleichung bestimmt wird:

$$UFL = L_u(21) - 1/2[L_u(19) + L_u(23)] \quad (1)$$

Die Zahlen in Klammern beziehen sich auf die jeweilige Kanalnummer. Anschließend wird dieser relative UFL-Wert entsprechend eines von Dr. H. Haardt (pers. Mitt., 1985) angegebenen Verfahrens in Absolutwerte der Strahldichte umgerechnet, indem der normierte Betrag von UFL durch die Integrationszeit dividiert und mit einem Kalibrierungsfaktor multipliziert wird. Bei den Messungen mit einer Integrationszeit von über 2 Minuten wird noch ein, den erzeugten Dunkelströmen entsprechender Korrekturbetrag abgezogen. Die so erhaltene Fluoreszenzstrahldichte wird dann in Einheiten von Leistung pro Fläche pro Wellenlänge pro Raumwinkel ($\mu\text{W m}^{-2} \text{nm}^{-1} \text{sr}^{-1}$) angegeben (Definition des Raumwinkels siehe Anhang A2.).

Von den insgesamt über 600 registrierten Spektren ergaben sich auf diese Weise über 400 auswertbare UFL-Daten. Etwa ein Drittel der Registrierungen lieferte unbrauchbare UFL-Werte; zum einen, weil zu hohe Strahldichten in Kanal 23 vorlagen, so daß die berechneten UFL-Werte negativ waren, und zum anderen, weil die gemessene Strahldichte in Kanal 21 auch bei verlängerter Integrationszeit (mehr als 8 Minuten) kein nennenswertes UFL-Signal ergab.

Im Anschluß an die nunmehr abgeschlossene Beschreibung des Meßprogramms und der Auswertverfahren werden im folgenden Kapitel die in dieser Untersuchung gewonnenen Resultate im einzelnen vorgestellt.

KAPITEL 4

Meßergebnisse

Die Untersuchungen dieser Arbeit wurden in drei verschiedenen Seegebieten und zu verschiedenen Jahreszeiten, jedoch meistens während des Frühjahrs und des Herbstes durchgeführt. Um eine übersichtliche Darstellung der Ergebnisse zu gewährleisten, werden sie im folgenden nach Seegebiet unterteilt und dann innerhalb jedes Seegebietes nach den verschiedenen Jahreszeiten aufgegliedert. Alle biologischen und hydrographischen Daten sind tabellarisch in Anhang A4. aufgeführt.

4.1. Messungen in der Kieler Bucht

Die Kieler Bucht im Frühjahr 1983

Untersuchungen im Frühjahr 1983 in der Kieler Bucht fanden an der Station Boknis Eck (BE) statt und wurden gemeinsam mit Dipl.-Biol. E.-M. Nöthig und Dr. R. Peinert durchgeführt. Detaillierte Ergebnisse dieser Untersuchung sind bei Nöthig (1986) beschrieben, so daß in der vorliegenden Arbeit nur ein Abriß der biologischen Ereignisse zum besseren Verständnis der Fluoreszenzmessungen gegeben wird.

Die Chlorophyll-a-Konzentration weist bis zum 21. Februar noch typische Winterkonzentrationen von etwa 1 mg m^{-3} auf (Peinert, unveröff. Daten) und nimmt danach bis zum Erreichen des Chlorophyllmaximums der diesjährigen Frühjahrsblüte am 11. März in der gesamten Wassersäule zu. An diesem Tag ist der höchste Gehalt von ca. 26 mg m^{-3} in den obersten 7,5 m konzentriert; darunter liegt die Konzentration zwischen $14\text{-}23 \text{ mg m}^{-3}$. Nach diesem Zeitpunkt ist eine stetige Abnahme in der Chlorophyllkonzentration zu verzeichnen; die Frühjahrsblüte sedimentiert (Peinert, unveröff. Daten). Zu Beginn der Untersuchung besteht die geringe Phytoplanktonbiomasse nach Nöthig (1986) überwiegend aus kleinen Nanoflagellaten. Die Hauptbiomasse der Frühjahrsblüte stellen jedoch Diatomeen mit Thalassiosira polychorda als dominante Art (z.B. 542 mg C m^{-3} in 2,5 m Wassertiefe; Nöthig 1986). Ferner kommen in geringerer Anzahl Thalassiosira "pseudonana", Skeletonema costatum, Detonula confervacea und verschiedene Chaetoceros-Arten vor.

Der Verlauf der Fluoreszenz (UFL) und der Chlorophyllkonzentration während dieser Untersuchungszeit ist in Abb. 10 dargestellt. Obwohl eine Registrierung des UFL-Signals auf Grund der geringen Einstrahlungsintensität erst ab 1. März möglich war, ist der generelle Verlauf der Fluoreszenz dem des Chlorophylls ähnlich. Vom 4. bis zum 11. März steigt zwar der Chlorophyllgehalt an, aber das UFL-Signal bleibt an diesen beiden Tagen, außer in 1 m, fast unverändert. Dagegen nimmt vom 4. bis zum 8. März, bei fast konstantem Chlorophyllgehalt, die Fluoreszenz um 35% in +1 m und um 63% in 0,2 m ab. Nach dem Blütenmaximum am 11. März nimmt auch das UFL-Signal ab.

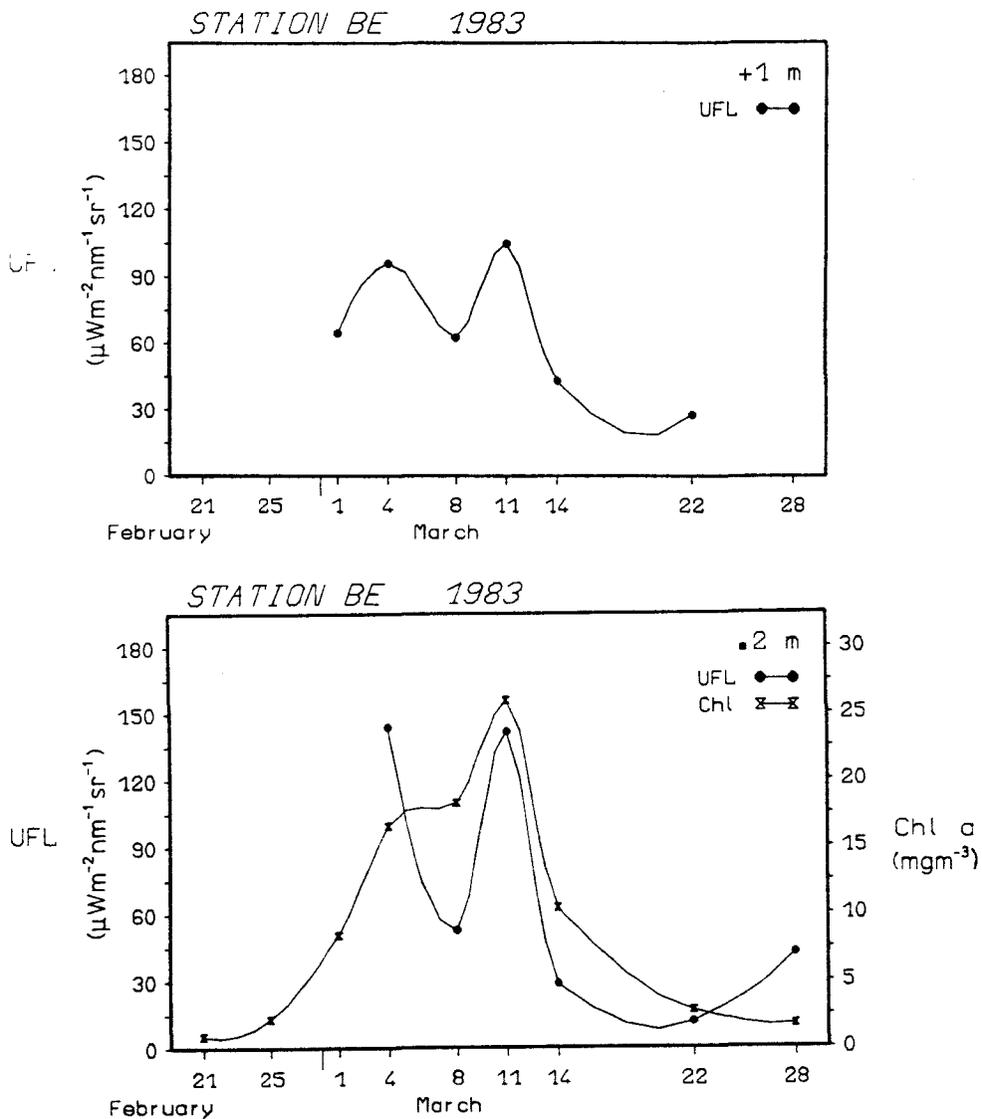


Abb. 10: Verlauf von UFL-Signal (+1, 0,2, 1 m) und Chlorophyllkonzentration (0,2, 1 m) in der Kieler Bucht im Frühjahr 1983. Fortsetz. nächste Seite.

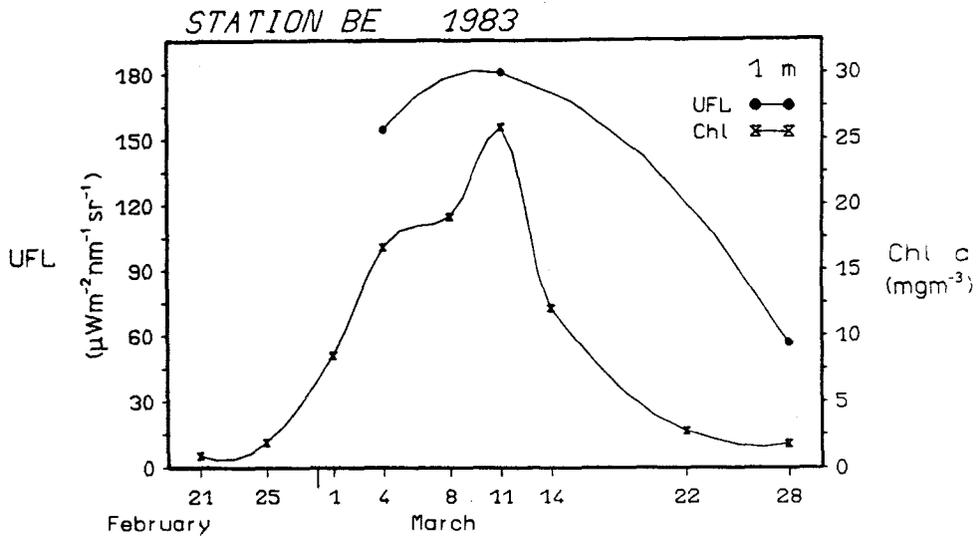


Abb. 10: Fortsetzung

Die Kieler Bucht im Herbst 1983

Die Hydrographie wird an Hand von Isoplethen der Temperatur- und Salzgehaltsverteilungen mit der Tiefe in Abb. 11 dargestellt. Die Temperatur beträgt zu Beginn der Untersuchung 11 °C und ist nahezu homogen in der Wassersäule verteilt. Danach tritt eine langsame Abkühlung der obersten Meter ein, die im Laufe der Zeit auch in größere Tiefen übergeht; bis Dezember ist die Temperatur auf unter 7 °C gesunken. Der Salzgehalt weist zu Beginn der Messungen eine leichte Schichtung auf, die sich bis Mitte November zwischen 8 und 20 m intensiviert und sich danach auf unterhalb von 20 m verlagert.

Isoplethen der Chlorophyll-a-Verteilung während dieser Zeit sind in Abb. 12 dargestellt. Bis Anfang November beträgt die Chlorophyllkonzentration in den obersten Metern zwischen 2-4 mg m^{-3} . Danach nimmt der Chlorophyllgehalt bis zum 14. November auf Konzentrationen von über 10 mg m^{-3} in den obersten 6 m zu. Bis Untersuchungsende nimmt die Konzentration auf unter 4 mg m^{-3} ab.

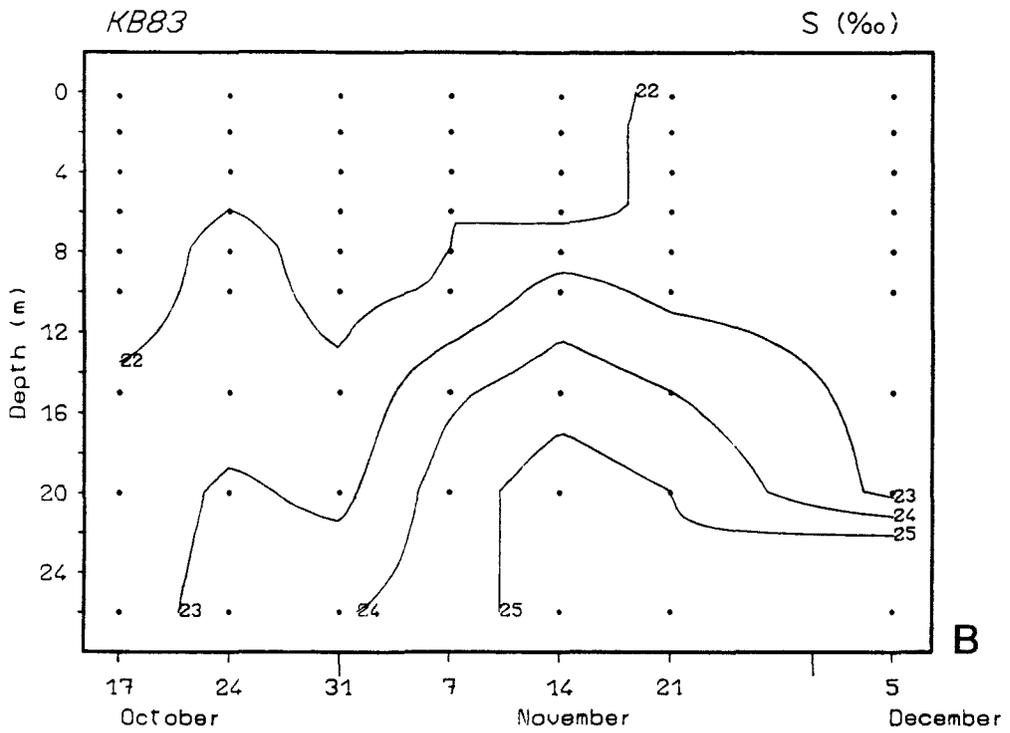
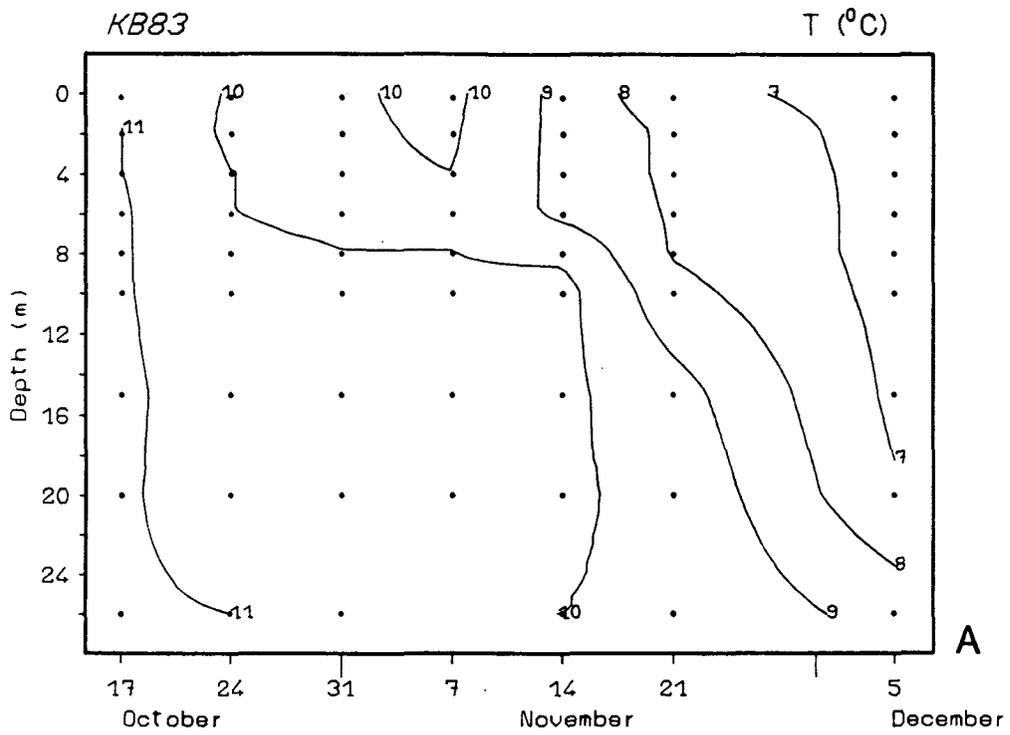


Abb. 11: Isolinien der (A) Temperatur und des (B) Salzgehaltes in der Kieler Bucht im Herbst 1983.

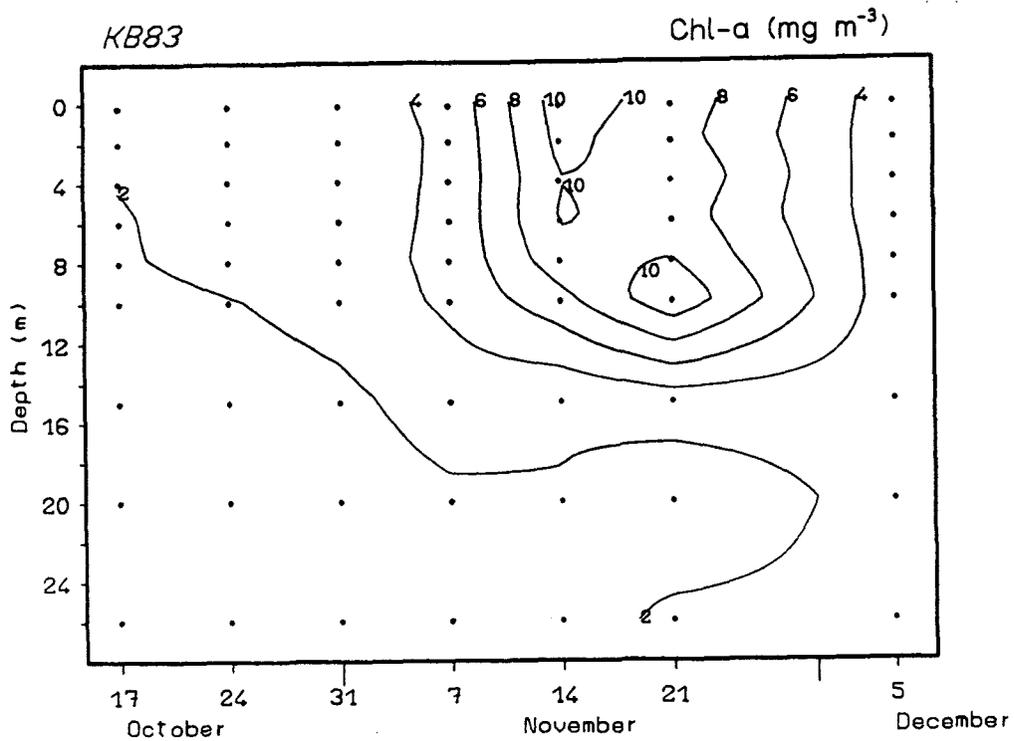


Abb. 12: Isolinien der Chlorophyll-a-Konzentration in der Kieler Bucht im Herbst 1983.

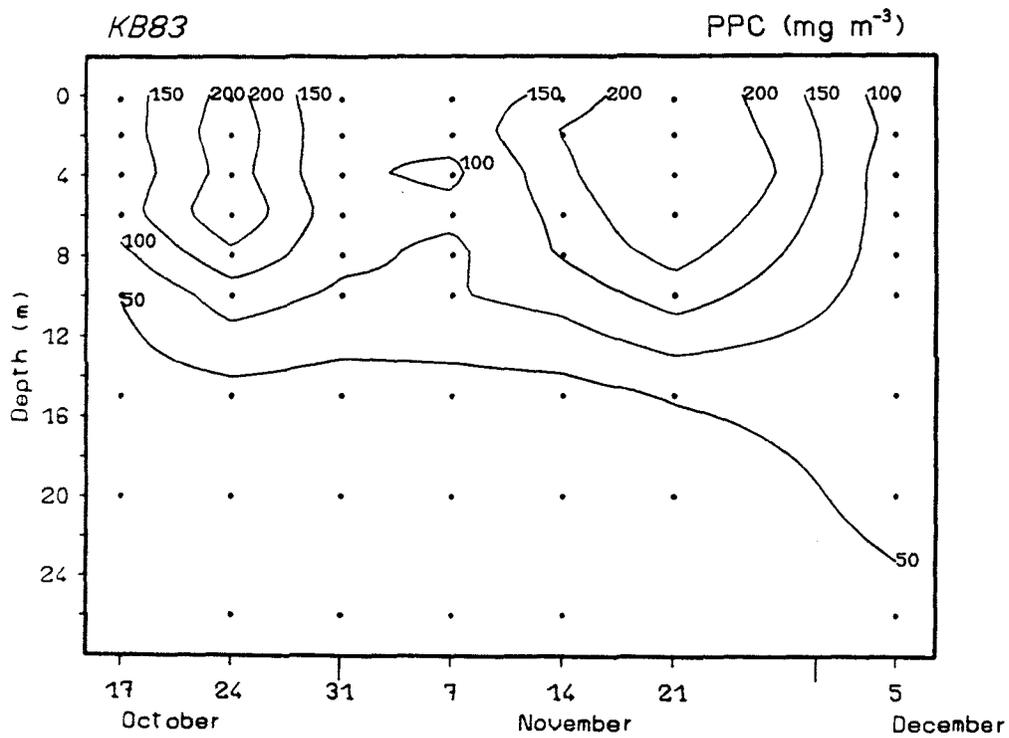


Abb. 13: Isolinien des Phytoplanktonkohlenstoffs in der Kieler Bucht im Herbst 1983.

Die Entwicklung und der Verlauf des Phytoplanktonkohlenstoffs (PPC) sind in Abb. 13 als Isoplethen abgebildet. Im Gegensatz zur Entwicklung des Chlorophyllgehaltes sind beim PPC zwei deutliche Maxima während des Untersuchungszeitraumes gemessen worden. Das erste Biomassemaximum ist am 24. Oktober, wo der PPC in den obersten 8 m auf über 200 mg C m^{-3} angestiegen ist. Über 85% dieser Biomasse wurde von Dinoflagellaten gestellt, wobei Ceratium tripos die dominante Art vor C. fusus war; C. furca und C. lineatum waren in geringer Anzahl vorhanden. Die restlichen 15% des PPC stammen von Nanoflagellaten und Diatomeen.

Das zweite PPC-Maximum, am 21. November, kommt auch dieses Mal in den obersten 8 m mit einer fast gleich hohen Konzentration wie beim ersten Mal (über 200 mg C m^{-3}) vor. Dieses Biomassemaximum wird jedoch zu fast gleichen Teilen von Dinoflagellaten und Diatomeen gebildet, und zwar überwiegend von C. tripos und verschiedenen Thalassiosira-Arten. Bis Anfang Dezember sinkt der PPC unter 100 mg C m^{-3} .

Der Protozooplanktonkohlenstoff (PZC) war während der gesamten Untersuchung unter 15 mg C m^{-3} .

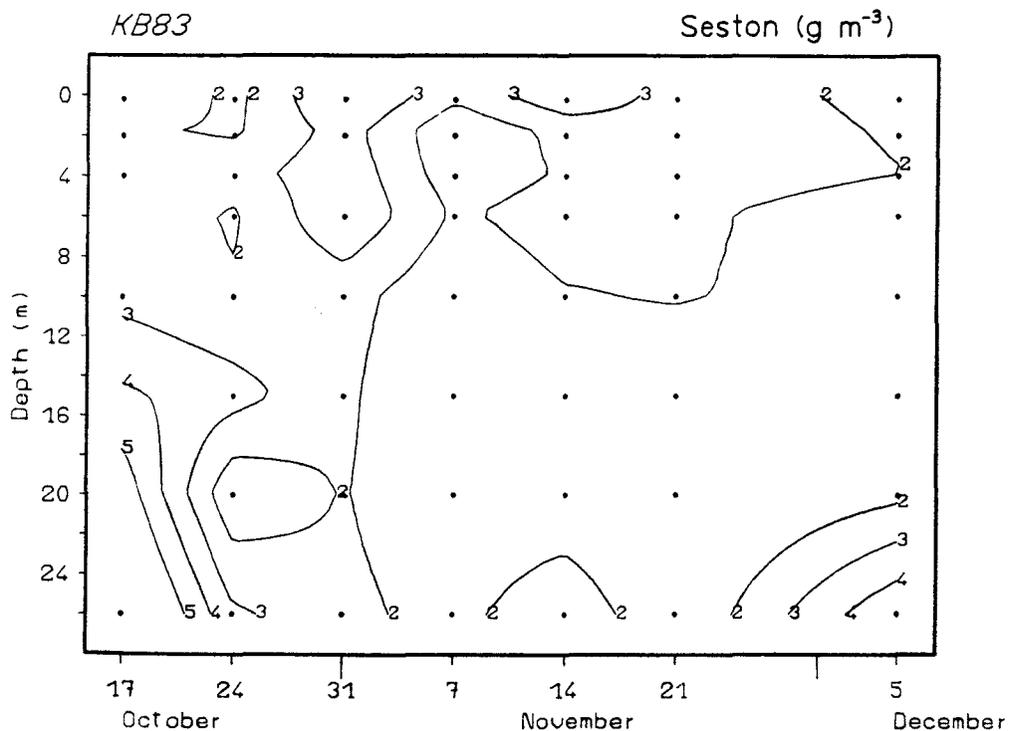


Abb. 14: Isolinien des Sestongehaltes in der Kieler Bucht im Herbst 1983.

Die Verteilung des Sestons ist als Isoplethenzeichnung in Abb. 14 dargestellt. Generell liegt die Konzentration während der gesamten Untersuchungsperiode in den obersten 10 m Wassertiefe zwischen $2-3 \text{ g m}^{-3}$. Konzentrationen von über 3 g m^{-3} wurden nur am ersten und letzten Meßtag unterhalb von 10 bzw. 20 m Wassertiefe gefunden.

Der Verlauf der Fluoreszenz (UFL) und der Chlorophyllkonzentration für diesen Untersuchungszeitraum ist in Abb. 15 dargestellt. Da es nur eine sehr geringe Anzahl von UFL-Registrierungen gibt, kann allerdings über die Entwicklung der Fluoreszenz in dieser Zeit nichts näheres gesagt werden.

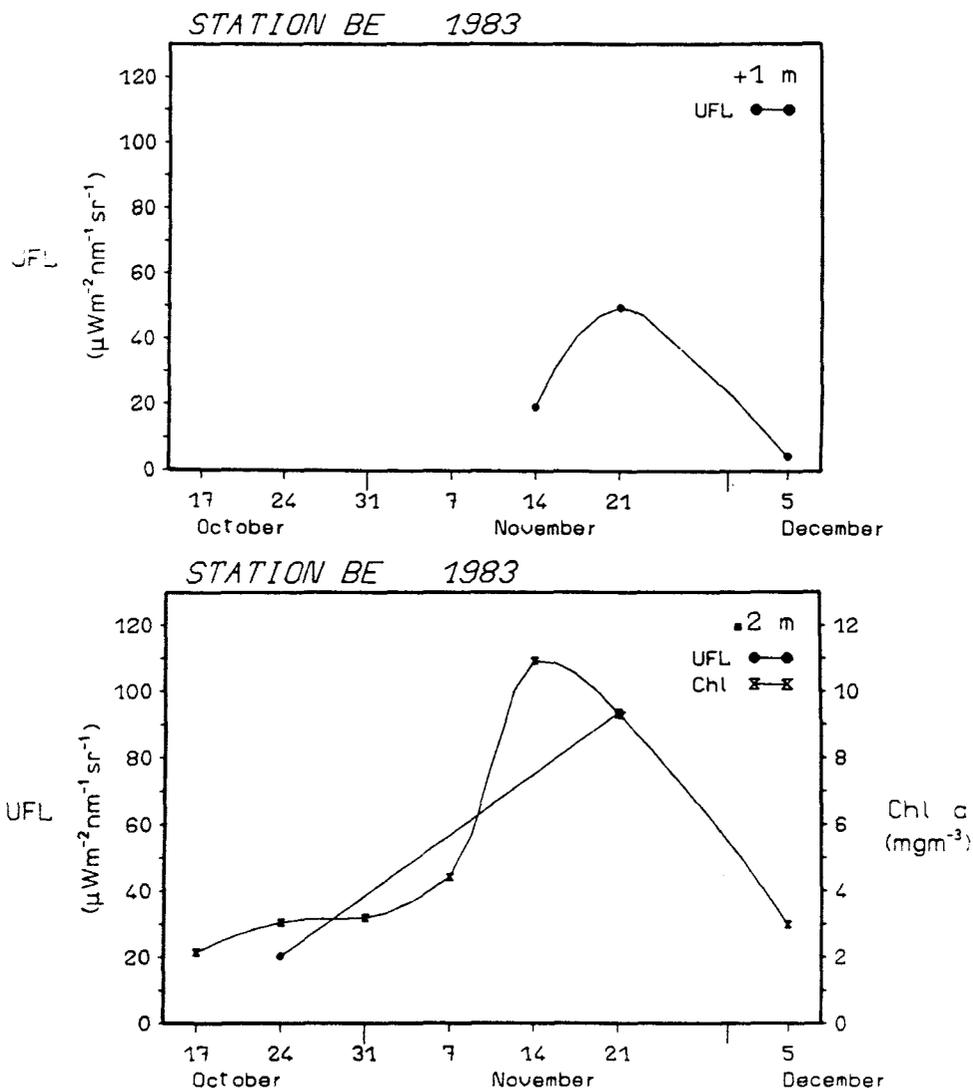


Abb. 15: Verlauf von UFL-Signal (+1, 0,2 m) und Chlorophyllkonzentration (0,2 m) in der Kieler Bucht im Herbst 1983.

Die Kieler Bucht im Frühjahr 1984

Abb. 16 zeigt den Verlauf von Temperatur und Salzgehalt in der Wassersäule als Isoplethen. Die Temperatur liegt während der ganzen Untersuchung unter 2 °C; die zu Beginn der Messungen schwache Temperaturschichtung bleibt auch während der ganzen Meßphase bestehen. Vertikale Gradienten im Salzgehalt sind zu Beginn der Untersuchung am stärksten ausgeprägt und nehmen danach, zusammen mit der Verringerung des Salzgehaltes, in der gesamten Wassersäule ab.

Die Verteilung der Chlorophyll-a-Konzentration (Mittelwert aus 2 Messungen) ist in Abb. 17 dargestellt. Mitte Februar kommen noch typische Winterkonzentrationen von weniger als 1 mg m⁻³ vor, während zwei Wochen später der Chlorophyllgehalt stetig zunimmt und am 16. März einen maximalen Wert von über 25 mg m⁻³ in den obersten 15 m erreicht. Danach nimmt die Konzentration wieder ab, so daß schon 6 Tage später am 22. März weniger als 10 mg m⁻³ in den obersten 10 m zu finden sind; darunter jedoch liegt eine etwas höhere Konzentration. Am Ende der Untersuchungsperiode ist ein Chlorophyllgehalt von fast 8 mg m⁻³ homogen in der Wassersäule verteilt.

Der Phytoplanktonkohlenstoff (PPC) ist in Abb. 18 abgebildet. Entsprechend dem niedrigen Chlorophyllgehalt der Winterphase liegt zu dieser Zeit der PPC unter 25 mg C m⁻³. Danach ist zwar ein Anstieg zu erkennen, aber da zum Tage des Chlorophyllmaximums (Abb. 17) keine PPC-Daten zur Verfügung stehen, ist kein korrespondierendes Biomassemaximum in der Zeichnung zu erkennen. Am 22. März kommt unterhalb von 10 m eine etwas höhere PPC-Konzentration vor.

Die Phytoplanktonbiomasse wird bis Anfang März überwiegend von Nanoflagellaten gestellt. Danach nimmt zwar die Absolutmenge des Nanoflagellatenkohlenstoffs nicht ab, jedoch wird sein relativer Anteil am PPC durch das rasche Wachstum von Diatomeen stark vermindert. Die Diatomeendominanz bleibt bis Untersuchungsende bestehen, wo sie immer noch über 90% des Kohlenstoffs bildet. Außer der dominanten Art, Detonula confervacea, treten noch Skeletonema costatum und verschiedene Chaetoceros-Arten in geringerer Anzahl auf.

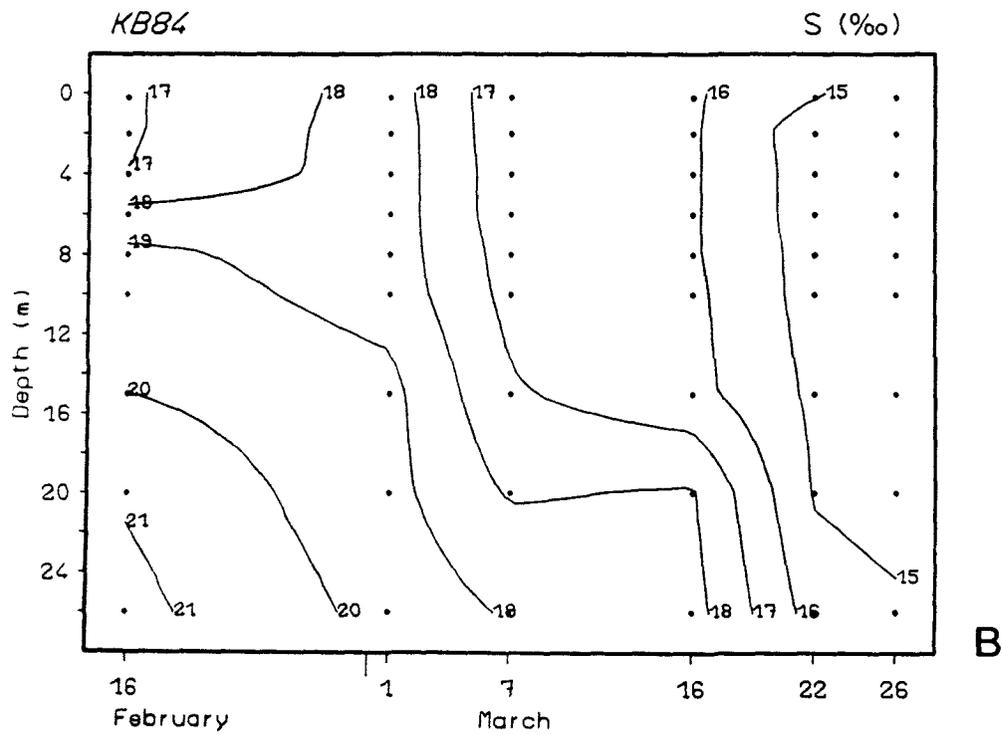
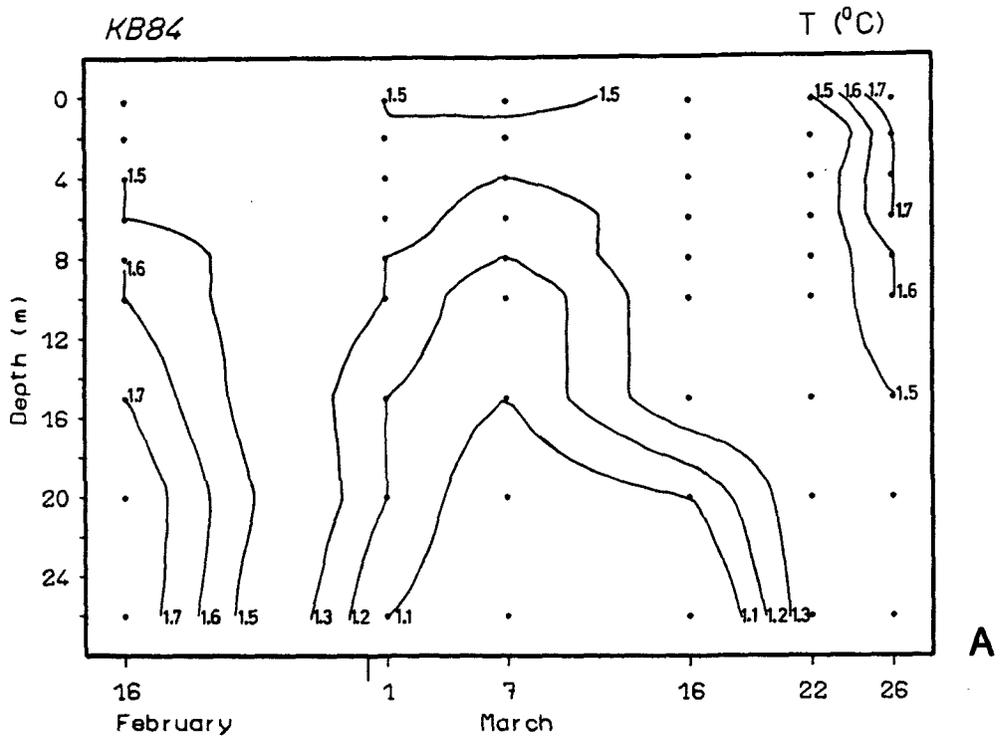


Abb. 16: Isolinien der (A) Temperatur und des (B) Salzgehaltes in der Kieler Bucht im Frühjahr 1984.

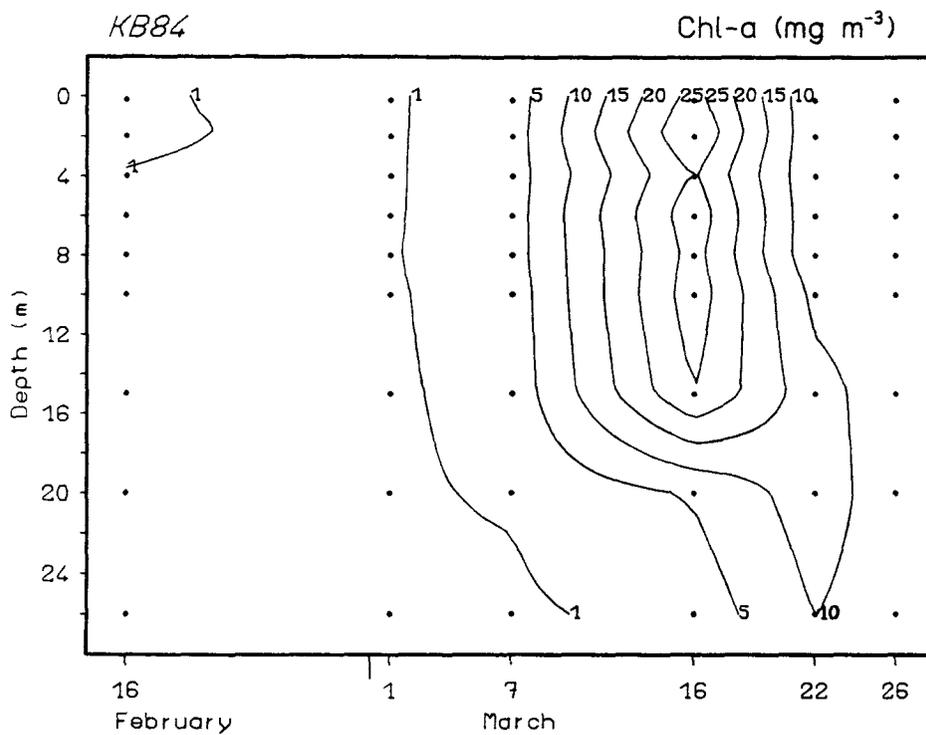


Abb. 17: Isolinien der Chlorophyll-a-Konzentration (Mittelwerte) in der Kieler Bucht im Frühjahr 1984.

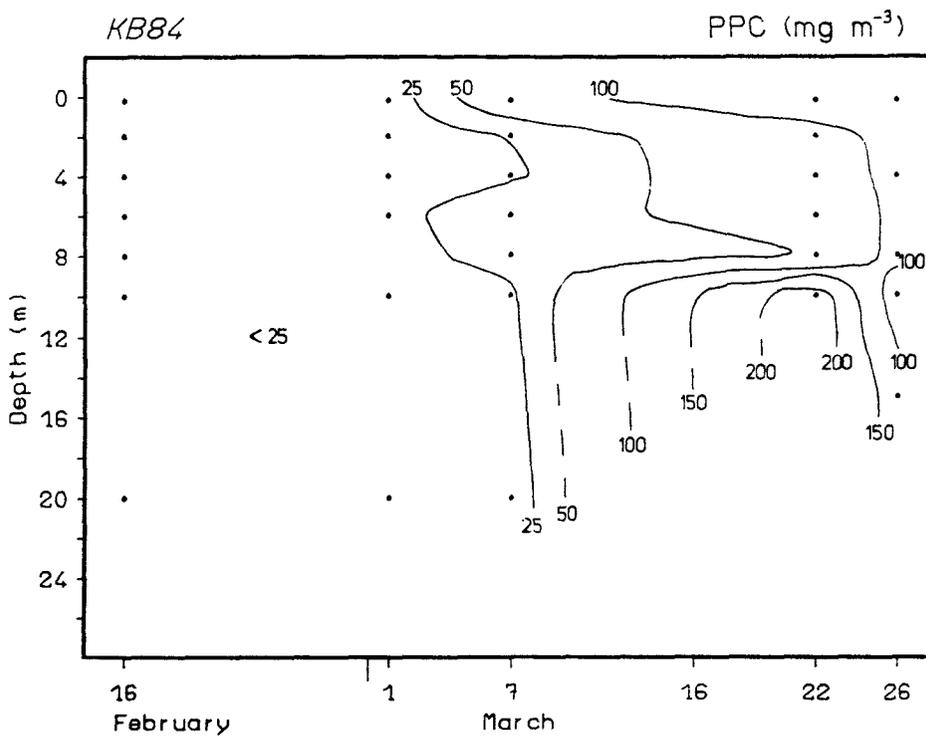


Abb. 18: Isolinien des Phytoplanktonkohlenstoffs in der Kieler Bucht im Frühjahr 1984.

Der Protozooplanktonkohlenstoff (PZC) bleibt während der gesamten Meßdauer niedriger als 10 mg C m^{-3} .

Die Verteilung von Seston während dieser Zeit ist in Abb. 19 dargestellt. Während der Winterphase liegen die Konzentrationen generell unter 3 g m^{-3} und nehmen nach dem 7. März entsprechend dem Biomasseaufbau rasch zu. Die höchste Konzentration von über 12 g m^{-3} liegt unterhalb ca. 15 m am 16. März und ist wahrscheinlich auf starke Partikelresuspension vom Boden durch die an diesem Tage starken nordöstlichen Winde (5-6 Beaufort) zurückzuführen. Danach nimmt die Konzentration wieder ab und zeigt am Ende des Untersuchungszeitraumes eine fast homogene Verteilung in der Wassersäule.

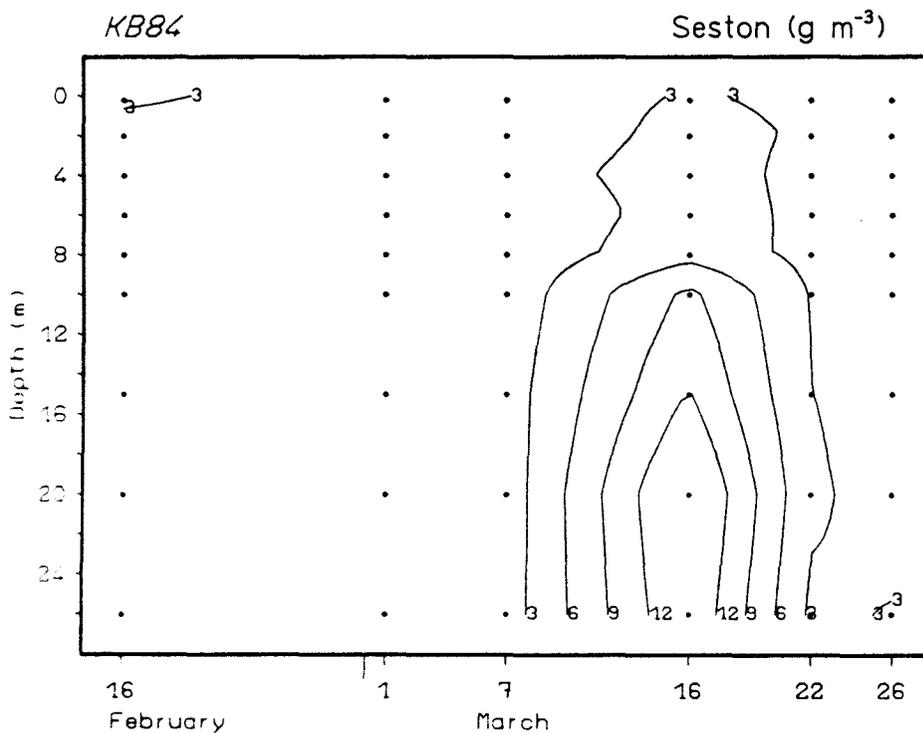


Abb. 19: Isolinien des Sestongehaltes in der Kieler Bucht im Frühjahr 1984.

Abb. 20 stellt den Verlauf des partikulären organischen Kohlenstoffs (POC) und des partikulären organischen Stickstoffs (PON) dar. Der Verlauf beider Parameter ist dem des Sestons ähnlich. Bis zum 7. März liegt die POC-Konzentration unterhalb von etwa 500 mg m^{-3} . Danach nimmt sie zu und erreicht einen maximalen Wert am 16. März mit über 4000 mg m^{-3} (PON: 600 mg m^{-3}). Bis zum letzten Meßtag ist der POC-Gehalt auf um 500 mg m^{-3} (PON: 100 mg m^{-3}) gesunken. Das C/N-Verhältnis, dargestellt in Abb. 21, erreicht während der Winterphase Höchstwerte von über 9. Danach ist eine stetige Abnahme zu erkennen, so daß es bis zum Chlorophyllmaximum am 16. März unterhalb von 7 liegt. Bis auf eine einzige Zunahme am 22. März in 4 m Wassertiefe, bleibt das Verhältnis bis Untersuchungsende unverändert.

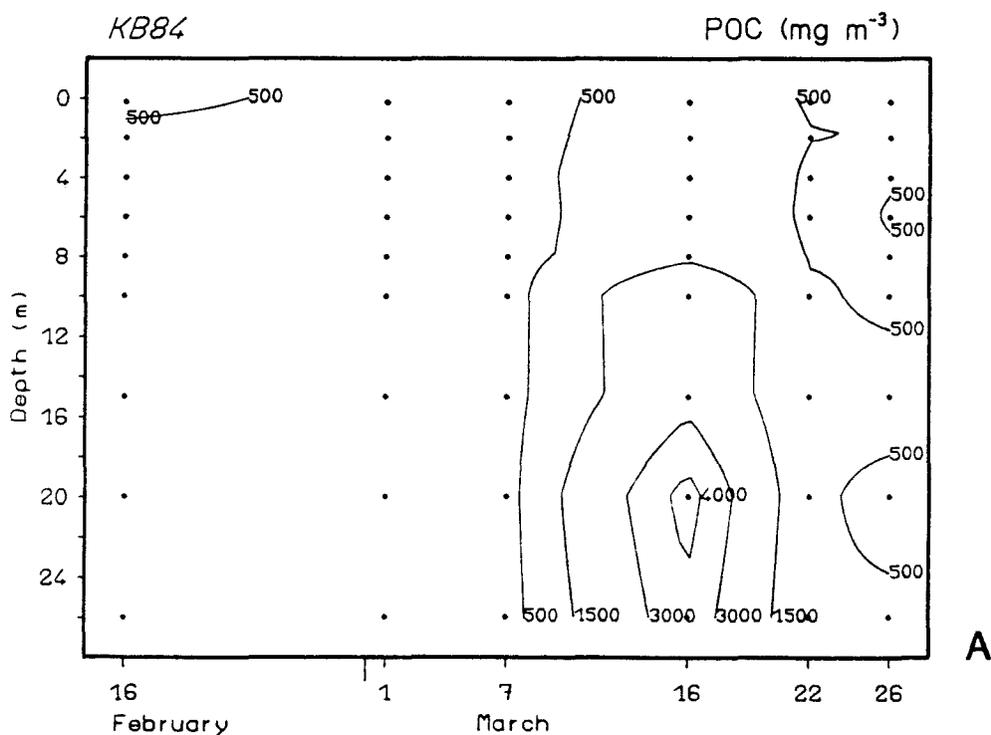


Abb. 20: Isolinien des (A) partikulären organischen Kohlenstoffs und des (B) partikulären organischen Stickstoffs in der Kieler Bucht im Frühjahr 1984.

In Abb. 22 sind die Ergebnisse der Fluoreszenzmessungen (UFL) und die Registrierungen der Globalstrahlung im Tagesverlauf zusammengestellt. Die Grafik ist nach Tiefen aufgeteilt, in denen eine Registrierung der Fluoreszenz durchgeführt wurde. So fehlen z.B. am 1.3. Registrierungen aus allen Tiefen außer +1 m. An diesem Tag ist die Einstrahlung sehr niedrig gewesen, so daß keine Signale der rückgestreuten Strahldichte in diesen Tiefen empfangen werden konnten (siehe dazu auch Kapitel 2). Wegen der fehlenden UFL-Signale in den Wassertiefen 0,2 bis 4 m wird die UFL-Registrierung aus +1 m nicht in diese Abbildung mit aufgenommen.

Trotzdem sind zwei generelle Trends innerhalb eines Tages erkennbar: zum einen nimmt das UFL-Signal mit der Tiefe ab. In 0,2 m beträgt das UFL-Signal maximal $80 \mu\text{W m}^{-2} \text{ nm}^{-1} \text{ sr}^{-1}$, in 4 m steigt es nicht über $32 \mu\text{W m}^{-2} \text{ nm}^{-1} \text{ sr}^{-1}$. Der zweite generelle Trend ist, daß die häufigsten Schwankungen im UFL-Signal in 0,2 m auftreten, was am 7.3. sehr deutlich zu erkennen ist. Auffallend ist auch, daß an einem Tag der Verlauf der Fluoreszenz zwischen zwei Tiefen öfters sehr ähnlich ist. Dies ist z.B. am 7.3. in 2 und 4 m; am 22.3. in 2 und 4 m und am 26.3. in 1 und 2 m Wassertiefe. Allerdings kommt es auch häufiger vor, daß die Entwicklung der Fluoreszenz in einer Tiefe von einer Stunde zur nächsten genau entgegengesetzt der Fluoreszenz in einer anderen Tiefe ist. Dies kommt sowohl am 7.3. um ca. 15:00 Uhr in +1 und 0,2 m und um ca. 13:30 Uhr in 0,2 und 1 m, als auch am 22.3. um ca. 11:00 Uhr in 0,2 und 1 m und um ca. 12:45 Uhr in 1, 2 und 4 m vor.

Im Februar steigt die Globalstrahlung nicht über 280 W m^{-2} an, während im März die Einstrahlung maximale Werte von fast 500 W m^{-2} erreicht. Trotzdem kommt es auch an diesen Tagen zu relativ großen Fluktuationen in der Einstrahlungsstärke.

Abb. 23 zeigt den Verlauf des UFL-Signals (Mittelwerte) zusammen mit dem Chlorophyllgehalt für diesen Untersuchungszeitraum. Das UFL-Signal zeigt in allen Tiefen, außer in +1 m, einen ähnlichen Verlauf und zwar kommt die höchste Intensität am 22. März vor. Obwohl der Chlorophyllgehalt bis zum 7. März niedriger ist als am 22. und 26. März, ist das UFL-Signal in 0,2, 1, 2 und 4 m Wassertiefe am 7. höher als am 26. März. Das Signal in +1 m ist dagegen am 26. März um 30% höher als am 7. März. Vom 22. bis 26. März nimmt das UFL-Signal, außer in +1 m, ab, während die Chlorophyllkonzentration zunimmt. Das Chlorophyllmaximum am 16. März konnte mit Registrierungen der Fluoreszenz allerdings nicht belegt werden, da die Sonde aus technischen

Gründen an diesem Tag nicht einsatzfähig war.

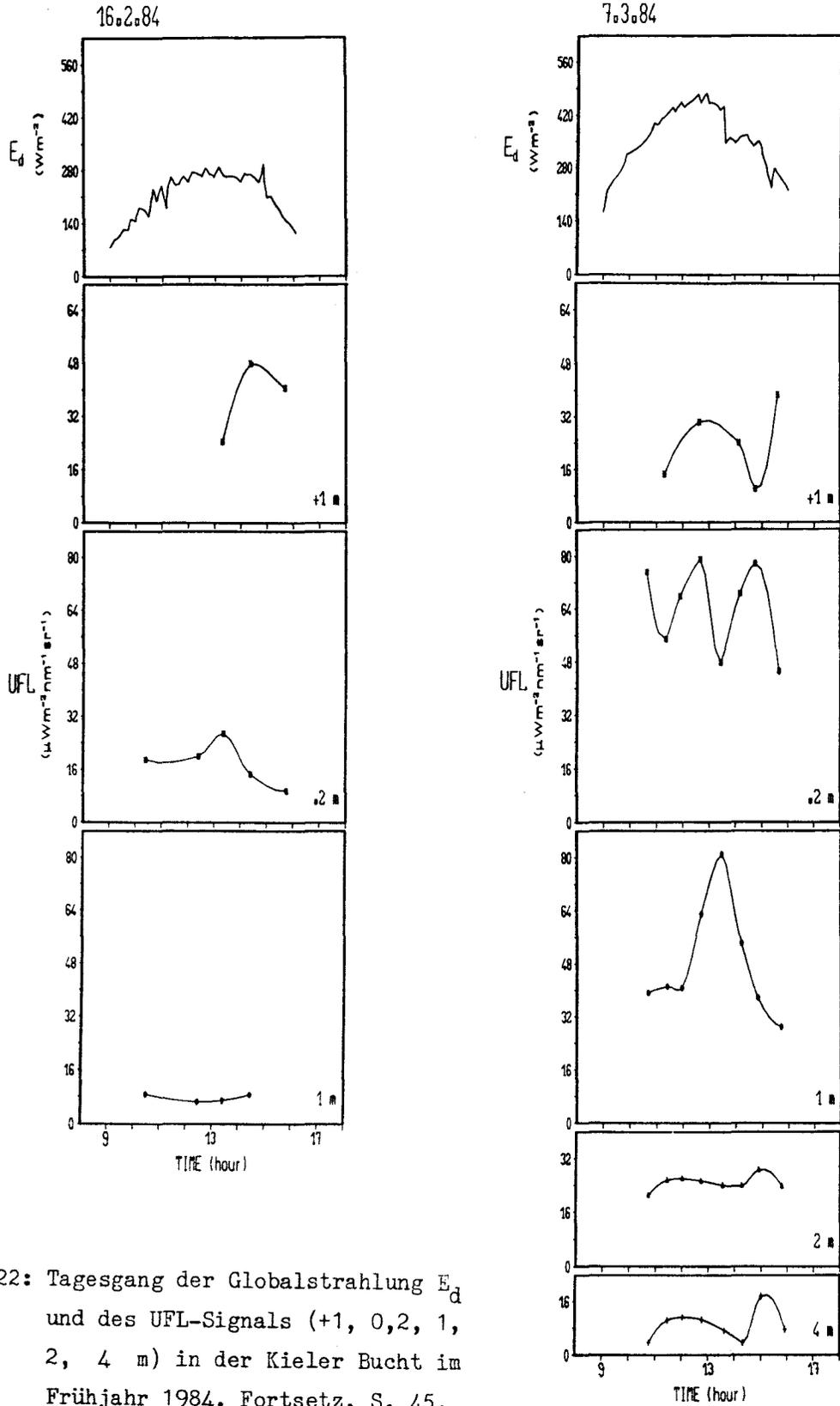


Abb. 22: Tagesgang der Globalstrahlung E_d und des UFL-Signals (+1, 0,2, 1, 2, 4 m) in der Kieler Bucht im Frühjahr 1984. Fortsetz. S. 45.

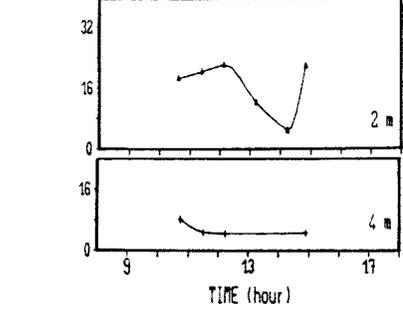
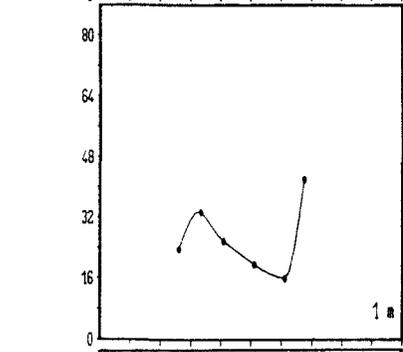
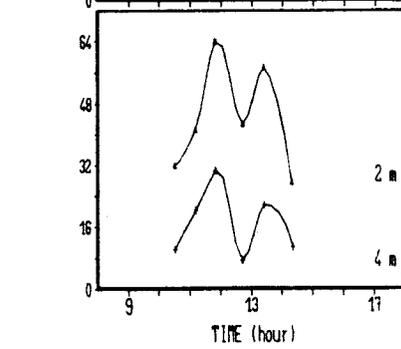
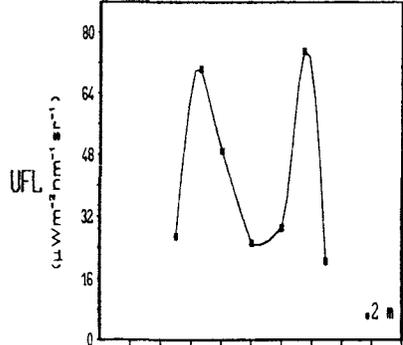
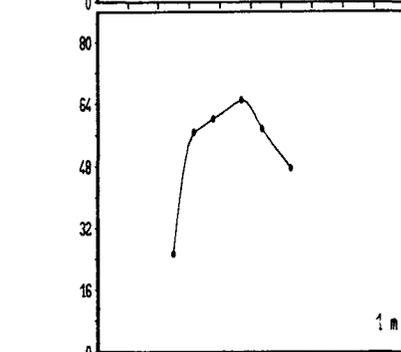
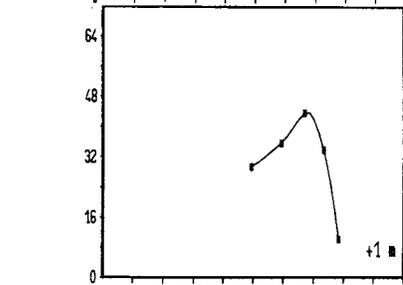
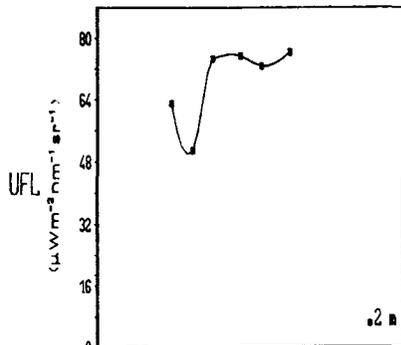
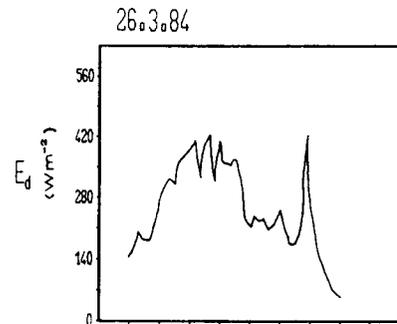
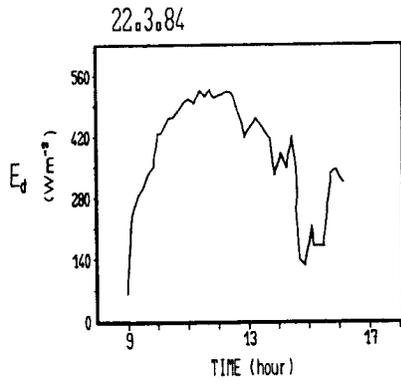


Abb. 22: Fortsetzung

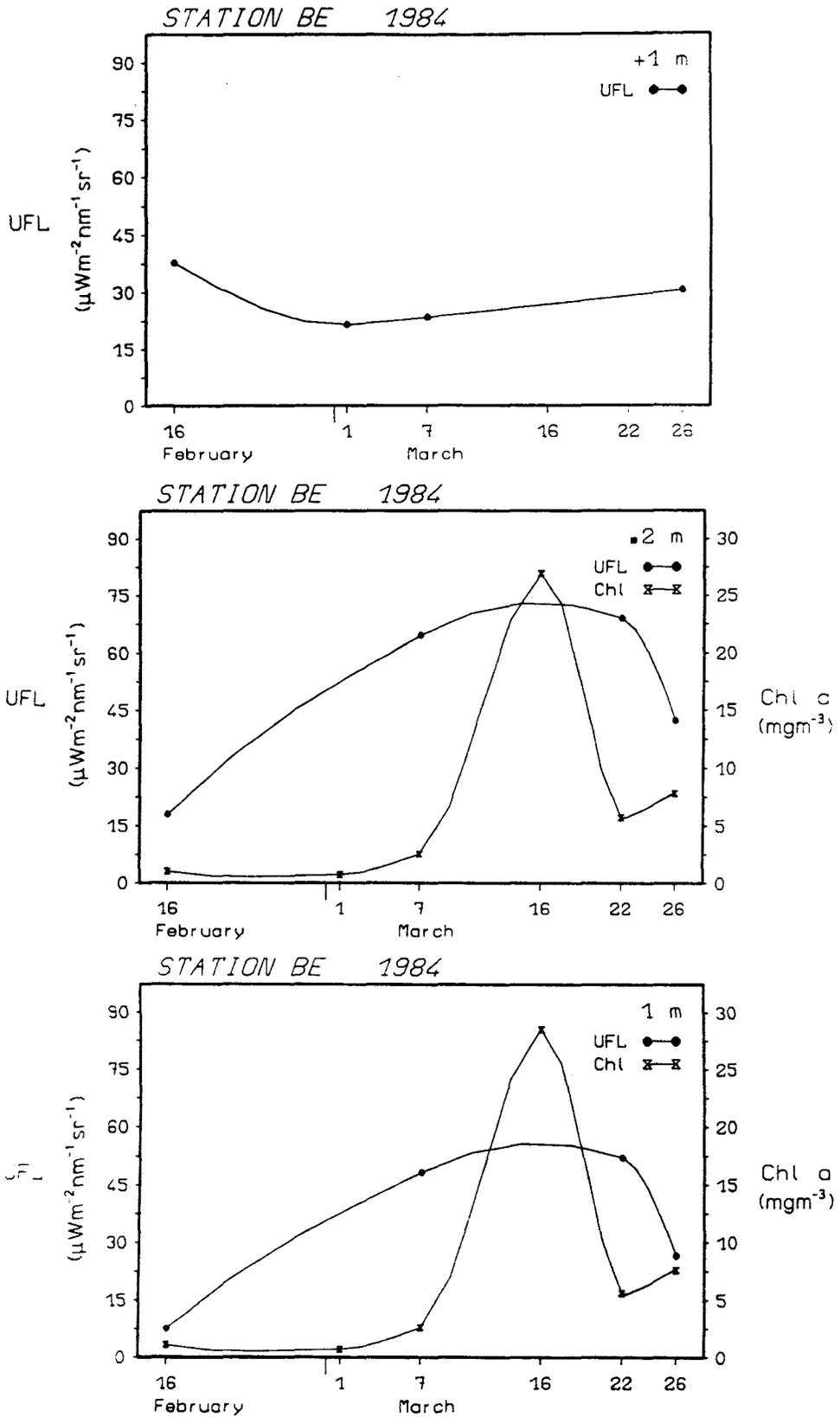


Abb. 23: Verlauf von UFL-Signal (+1, 0,2, 1, 2, 4 m; Mittelwerte) und Chlorophyllkonzentration (0,2, 1, 2, 4 m) in der Kieler Bucht im Frühjahr 1984. Fortsetzung nächste Seite.

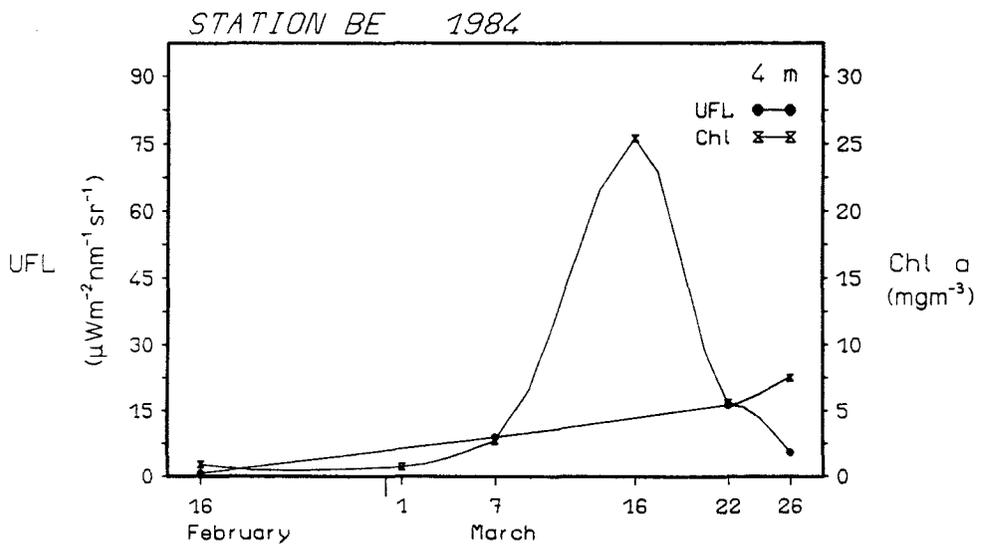
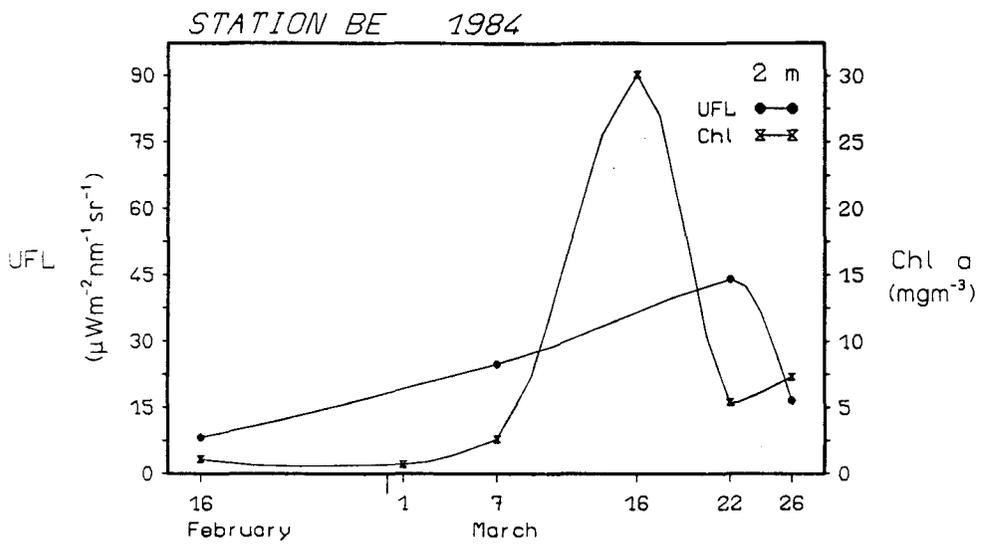


Abb. 23: Fortsetzung

4.2. Messungen in der Kieler Förde

Die Kieler Förde im Herbst 1983

Die Meßergebnisse im Herbst 1983 in der Kieler Förde werden als Mittelwerte von maximal jeweils drei Messungen pro Tiefe und Tag, ausgenommen dem PPC, dargestellt.

Die hydrographischen Verhältnisse der Stationen Schwentine (S), Kitzeberg (K) und Friedrichsort (F) in der Kieler Förde sind in Abb. 24 und 25 dargestellt. Bei allen drei Stationen zeigt sich während des Untersuchungszeitraumes eine ziemlich homogene Temperaturverteilung unter gleichzeitiger Abkühlung von 13 °C auf unter 7°C. Die Salzgehaltsverteilung entwickelt sich dagegen bei allen drei Stationen anders. Von den drei Stationen weist Station S den niedrigsten Salzgehalt in der Oberfläche auf: immer unter 18%, sogar einmal unter 14%. Dies ist auf den Zufluß von salzarmem Schwentinewasser, der auch eine dauerhafte Schichtung in den obersten Metern hervorbringt, zurückzuführen. Auch Station K zeigt von Untersuchungsbeginn an eine Schichtung, die allerdings wesentlich weniger ausgeprägt ist als die bei Station S. Station F dagegen zeigt eher eine homogene Salzgehaltsverteilung.

Abb. 26 zeigt Isoplethen der Chlorophyll-a-Verteilung für die drei Stationen. Bei Station S bleibt die Konzentration während der Untersuchungsperiode generell zwischen 2-3 mg m⁻³; eine Zunahme deutet sich erst am 18. November an. Der Chlorophyllgehalt bei Station K liegt im Oktober unter 3 mg m⁻³, während er im November etwas zunimmt. Die Chlorophyllkonzentration bei Station F beträgt Anfang Oktober noch über 3 mg m⁻³, nimmt danach ab und zeigt erst am letzten Meßtag eine Konzentration von über 4 mg m⁻³.

Der Phytoplanktonkohlenstoff (PPC) in der Kieler Förde ist in Abb. 27 dargestellt. Die PPC-Konzentration bei Station S beträgt am 7. Oktober in der Oberfläche bei einer Dominanz von Dinoflagellaten über 50 mg m⁻³. Zu dieser Zeit wird über 90% des Dinoflagellatenkohlenstoffs und ca. 70% des PPC von Prorocentrum minimum gestellt. Nanoflagellaten sind von geringer Bedeutung und liegen zu dieser Zeit unter 15 mg m⁻³. Danach nimmt die Gesamtbiomasse ab und zeigt erst am 28. Oktober und 18. November, entsprechend der Chlorophyllzunahme, wieder eine etwas höhere Konzentration. Die PPC-Zunahme

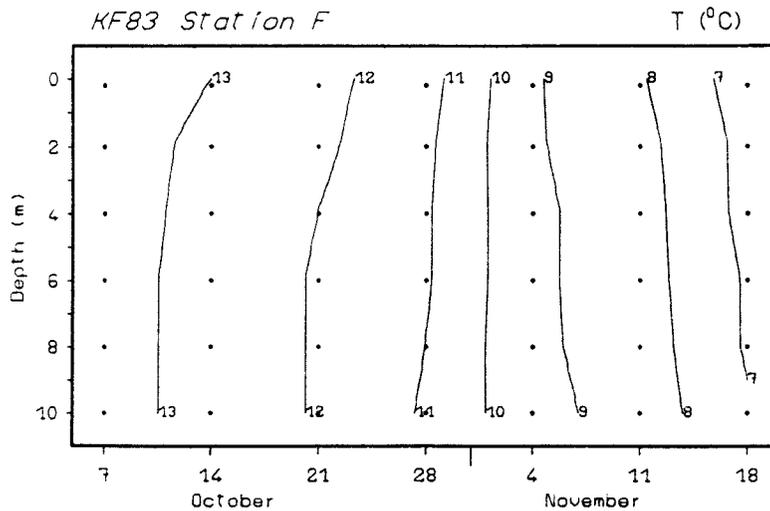
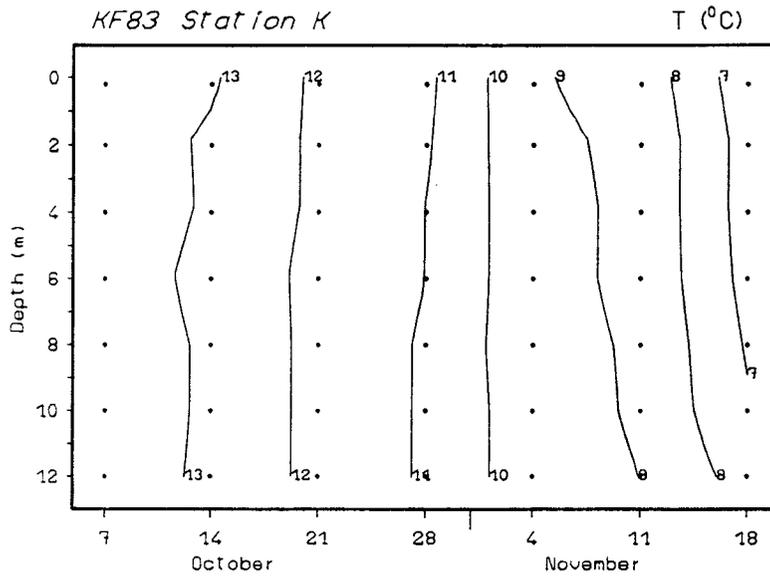
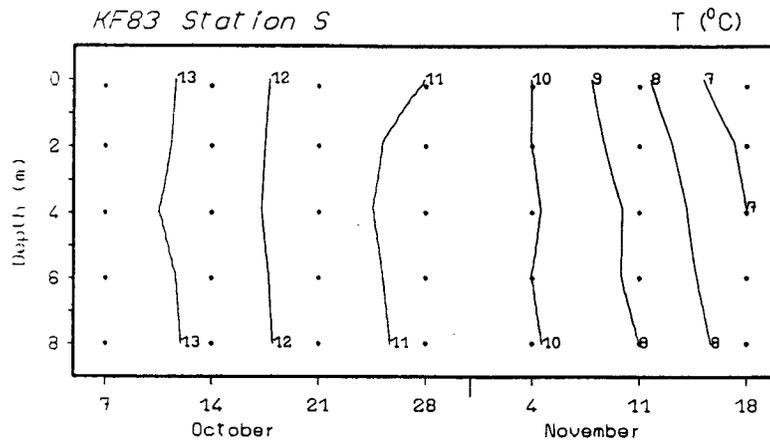


Abb. 24: Isolinien der Temperatur (Mittelwerte) bei Station S, K und F in der Kieler Förde im Herbst 1983.

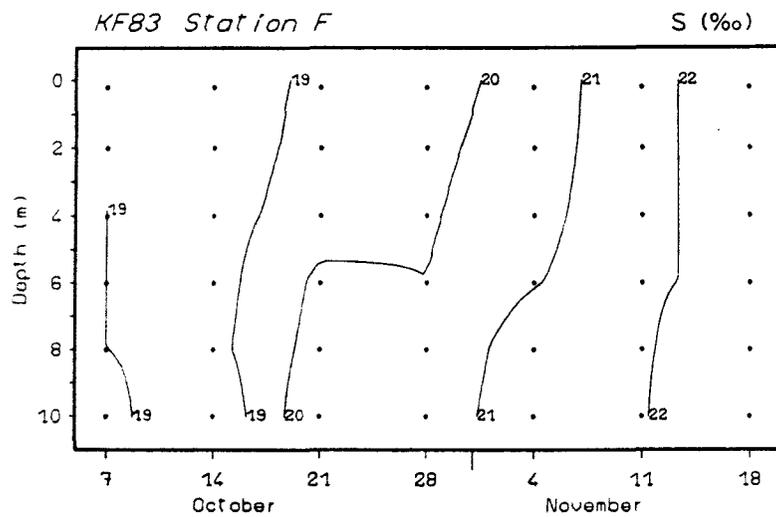
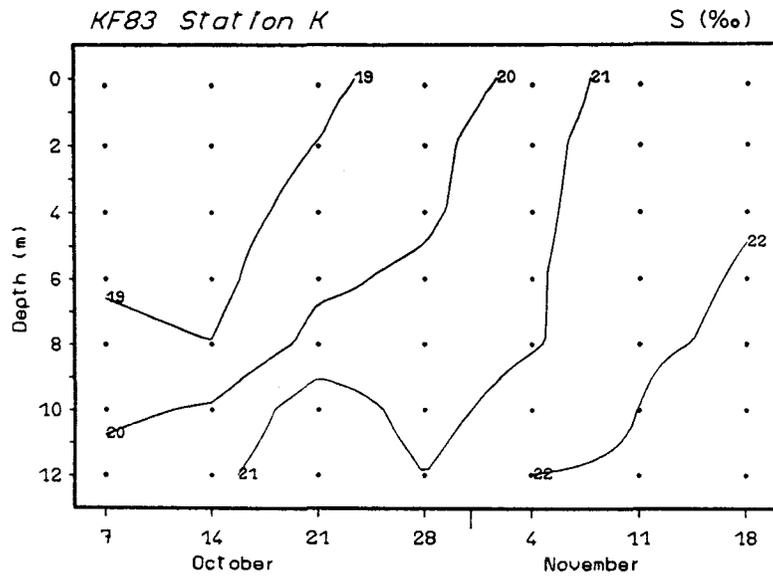
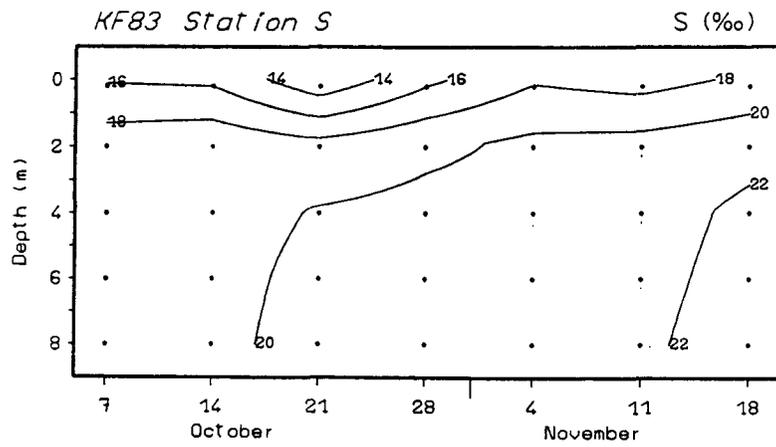


Abb. 25: Isolinien des Salzgehaltes (Mittelwerte) bei Station S, K und F in der Kieler Förde im Herbst 1983.

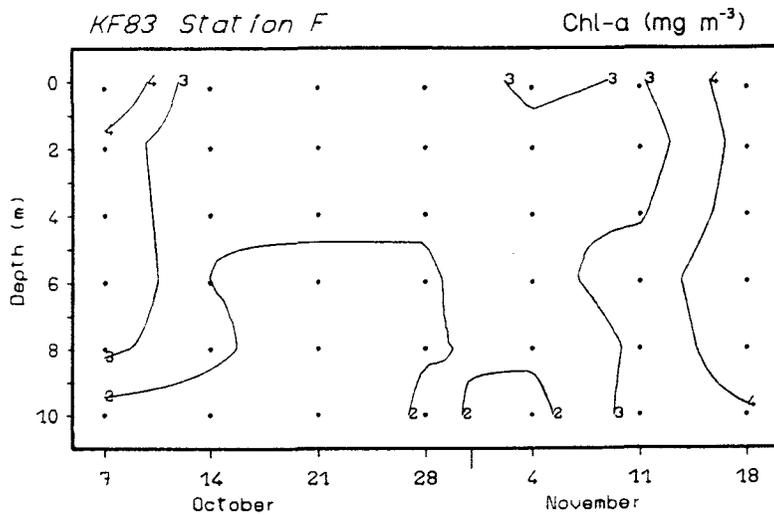
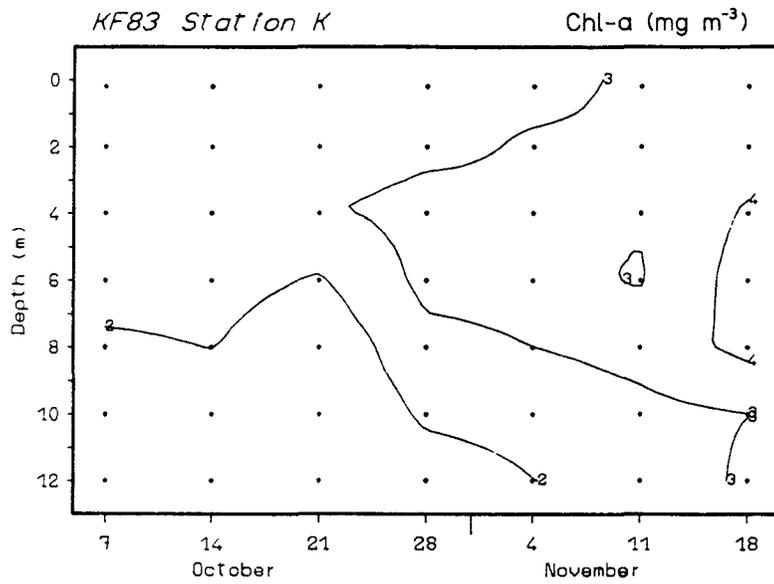
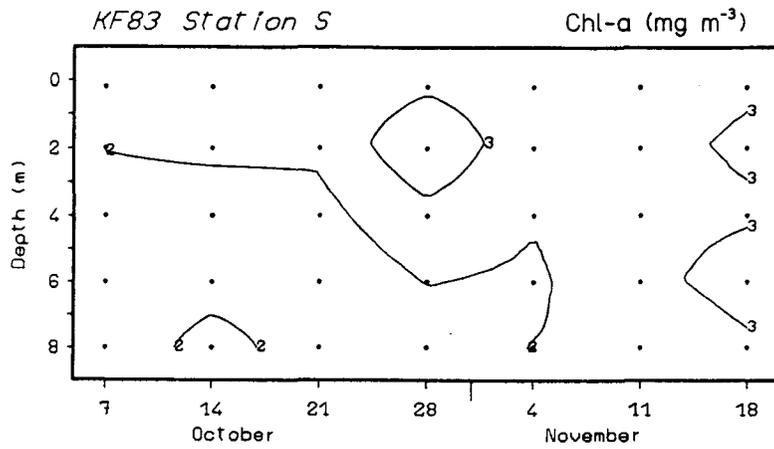


Abb. 26: Isolinien der Chlorophyll-a-Konzentration (Mittelwerte) bei Station S, K und F in der Kieler Förde im Herbst 1983.

in den obersten 2 m im Oktober wird durch Nanoflagellaten hervorgerufen, die zwar in ihrer Absolutmenge nur maximal auf 28 mg m^{-3} gestiegen sind, ihr relativer Anteil am PPC allerdings maximal 70% beträgt. Die restliche Biomasse besteht zum größten Teil aus Diatomeen gehörend zur Gattung Thalassiosira spp., die unterhalb von 2 m bis zu 52% am PPC ausmachen. Die zweite PPC-Zunahme am 18. November wird zu fast 60% in den obersten 2 m, darunter zu 75% von Thalassiosira spp. gebildet.

Auch Station K zeigt Anfang Oktober mit über 100 mg m^{-3} die höchste PPC-Konzentration während dieser Untersuchung, und wird, wie bei Station S, ebenfalls von P. minimum dominiert. Danach nimmt der PPC ab und zeigt am 18. November, entsprechend der Chlorophyllzunahme (Abb. 26), nur eine Konzentration von weniger als 50 mg m^{-3} . Bei dieser Station sind die Nanoflagellaten und Thalassiosira spp. zu fast gleichen Anteilen vertreten.

Das bei Station F am 7. Oktober vorkommende PPC-Maximum von über 150 mg m^{-3} ist auch gleichzeitig die höchste PPC-Konzentration von allen drei Stationen. Auch hier ist P. minimum bestandsbildend mit bis zu 65% am PPC bzw. 75% am Dinoflagellatenkohlenstoff. Weitere auftretende Dinoflagellaten sind zu dieser Zeit Ceratium tripos und C. fusus; Nanoflagellaten bilden überwiegend den Rest. Danach nimmt das PPC bis zum 18. November ab, wo es jetzt bis zu 58% in den obersten 2 m, bis zu 83% in den tieferen Schichten, von Diatomeen bestimmt wird. Wie bei den anderen Stationen, sind auch hier Thalassiosira spp. von primärer Bedeutung. Die Nanoflagellaten sind auf 25% des PPC gestiegen; die Dinoflagellaten sind auf 18% PPC-Anteil gesunken. Allerdings sind jetzt nur noch C. tripos und C. fusus anwesend.

Der Protozooplanktonkohlenstoff (PZC) beträgt während des Untersuchungszeitraumes weniger als 5 mg m^{-3} .

Isoplethen der Sestonverteilung sind in Abb. 28 dargestellt. Station S hat zu Beginn der Untersuchung und am 21. Oktober mit über 4 g m^{-3} die höchste Konzentration für diesen Zeitraum. Für die restliche Zeit der Untersuchung ist der Sestongehalt niedriger. Bei Station K liegt die Konzentration zwischen $2-3 \text{ g m}^{-3}$, außer am 4. und 18. November, wo in Bodennähe Werte von über 3 g m^{-3} vorkommen. Die Sestonkonzentration bei Station F liegt, bis auf eine Ausnahme, generell zwischen $2-3 \text{ g m}^{-3}$. Die extrem hohe Oberflächenkonzentration von 11 g m^{-3} am 28. Oktober ist nicht auf das plötzliche Wachstum von Phytoplankton zurückzuführen (vergl. hierzu niedrige Chlorophyllkonzentration in Abb. 26). Verantwortlich für dieses Phänomen

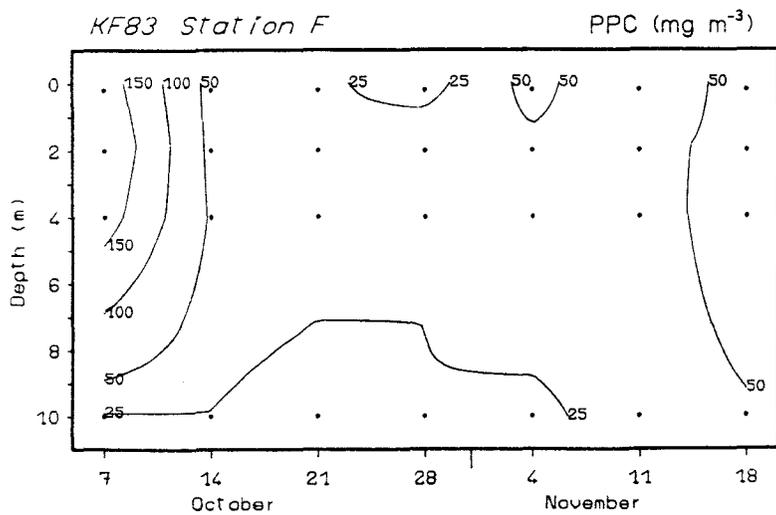
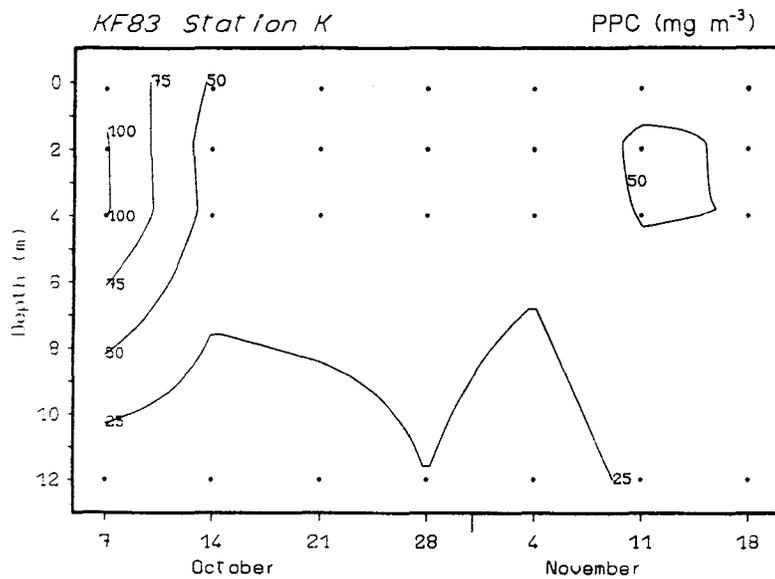
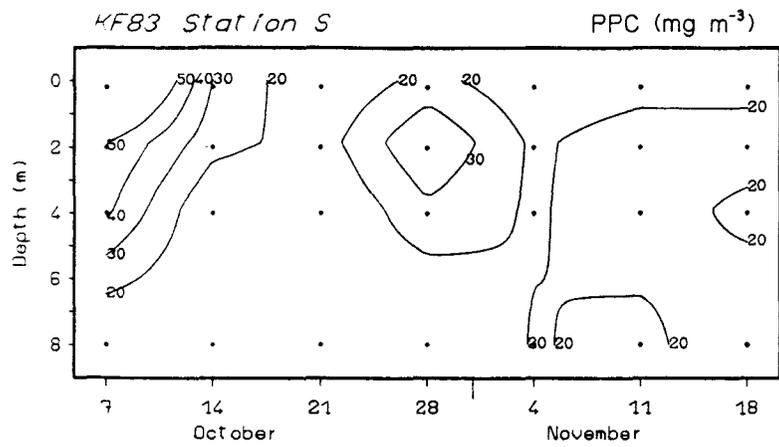


Abb. 27: Isolinien des Phytoplanktonkohlenstoffs bei Station S, K und F in der Kieler Förde im Herbst 1983.

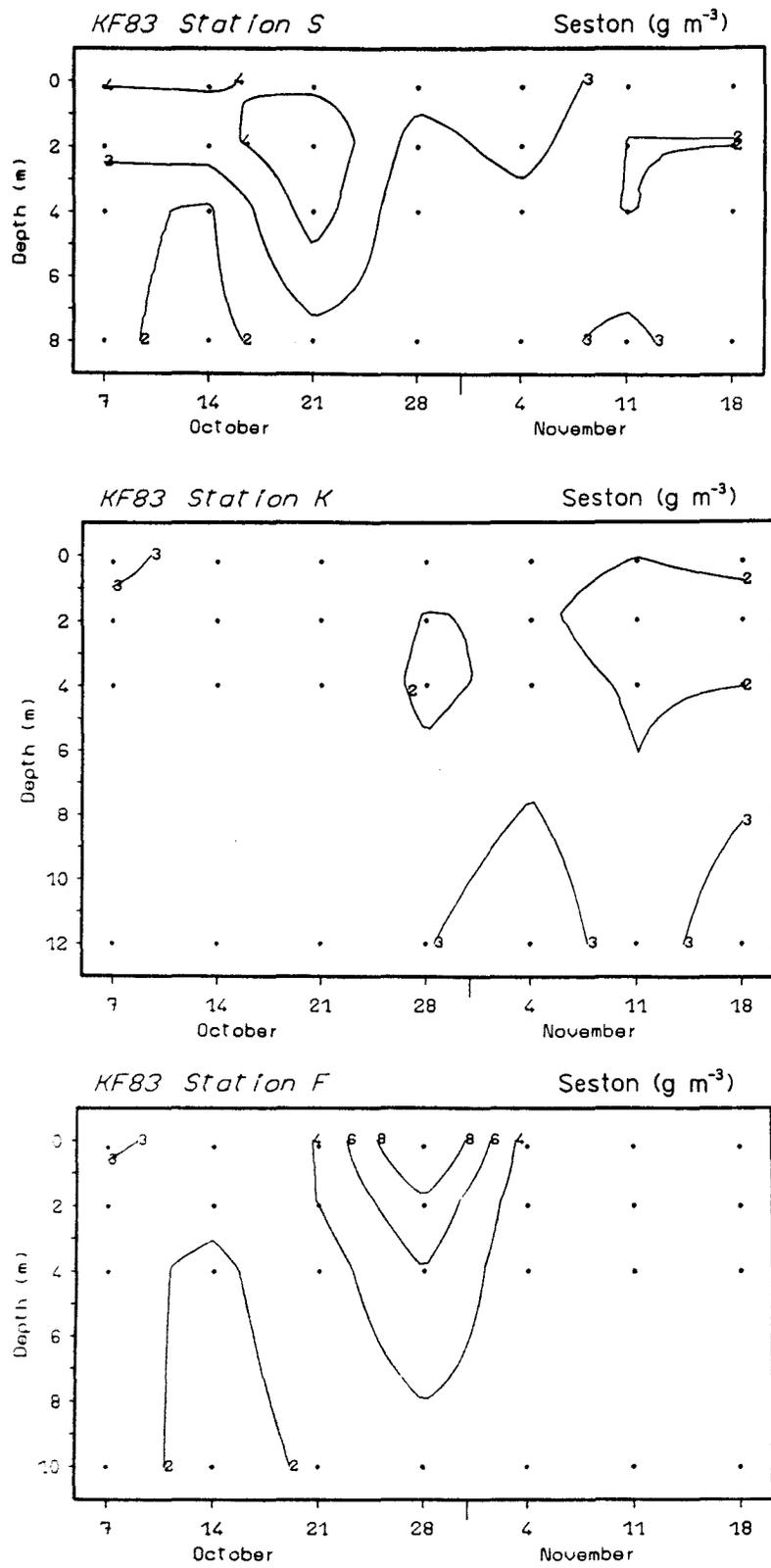


Abb. 28: Isolinien des Sestongehaltes (Mittelwerte) bei Station S, K und F in der Kieler Förde im Herbst 1983.

waren Baggeraktivitäten, die an diesem Tag vor dem Werftgelände in Friedrichsort durchgeführt worden sind. Das Wasser hatte eine milchig türkise Farbe und die Secchi-Tiefe betrug nur 1 m.

Abb. 29-31 zeigen den Verlauf der Fluoreszenz (UFL) und des Chlorophyllgehalts für diesen Untersuchungszeitraum. Bei Station S (Abb. 29) war eine Registrierung des UFL-Signals nur im Oktober möglich. Das UFL-Maximum für die drei Registrierungen ist am 21. Oktober, obwohl die Chlorophyllkonzentration an diesem Tag ein Minimum zeigt. Am 28. Oktober nimmt die Fluoreszenz bei ansteigender Chlorophyllkonzentration ab.

Die Fluoreszenz bei Station K (Abb. 30) zeigt zeitlich und von einer Tiefe zur anderen einen sehr variablen Verlauf, der nicht mit der Chlorophyllkonzentration korreliert. Am 7. Oktober in +1 m ist das UFL-Signal sehr niedrig, steigt eine Woche später auf fast $30 \mu\text{W m}^{-2} \text{ nm}^{-1} \text{ sr}^{-1}$ an und bleibt für die nächsten 3 Wochen auf diesem Plateau. Zum 11. November hin erreicht es seine höchste Strahldichte von fast $100 \mu\text{W m}^{-2} \text{ nm}^{-1} \text{ sr}^{-1}$. In 0,2 m dagegen ist das UFL-Maximum am 21. Oktober. Danach nimmt es stets ab, obwohl der Chlorophyllgehalt ab 4. November langsam zunimmt. In 1 m dagegen, zeigt das UFL-Signal seinen Höchstwert am 28. Oktober; danach nimmt es wieder ab.

Auch bei Station F (Abb. 31) ist die Fluoreszenz sehr variabel und verläuft in +1 m und in 0,2 m Wassertiefe oft entgegengesetzt zur Chlorophyllkonzentration. Dies ist besonders in 0,2 m Tiefe deutlich zu erkennen: am ersten und letzten Meßtag ist der Chlorophyllgehalt mit 5,4 bzw. 4,6 mg m^{-3} der höchste Gehalt während dieser Untersuchung. An diesen beiden Tagen weist jedoch das UFL-Signal die niedrigsten Strahldichten der gesamten Untersuchung auf. In +1 m ist das UFL-Maximum am 28. Oktober; in 0,2 m sind es zwei Maxima: am 14. und am 28. Oktober. Auch in 1 m Wassertiefe ist der Fluoreszenzverlauf gegensätzlich zum Chlorophyll, wenn auch nicht so ausgeprägt wie in 0,2 m.

Der Tagesverlauf der Globalstrahlung für diesen Untersuchungszeitraum ist in Abb. 32 aufgezeichnet. Die Einstrahlung zeigt erhebliche Schwankungen sowohl innerhalb eines Tages als auch von einem Tag zum anderen. Im Oktober betrug die Einstrahlungsstärke noch über 500 W m^{-2} , während sie im November wesentlich niedriger ist. Im Dezember kommen die niedrigsten Einstrahlungen vor; an manchen Tagen liegt die Strahlung unter 50 W m^{-2} .

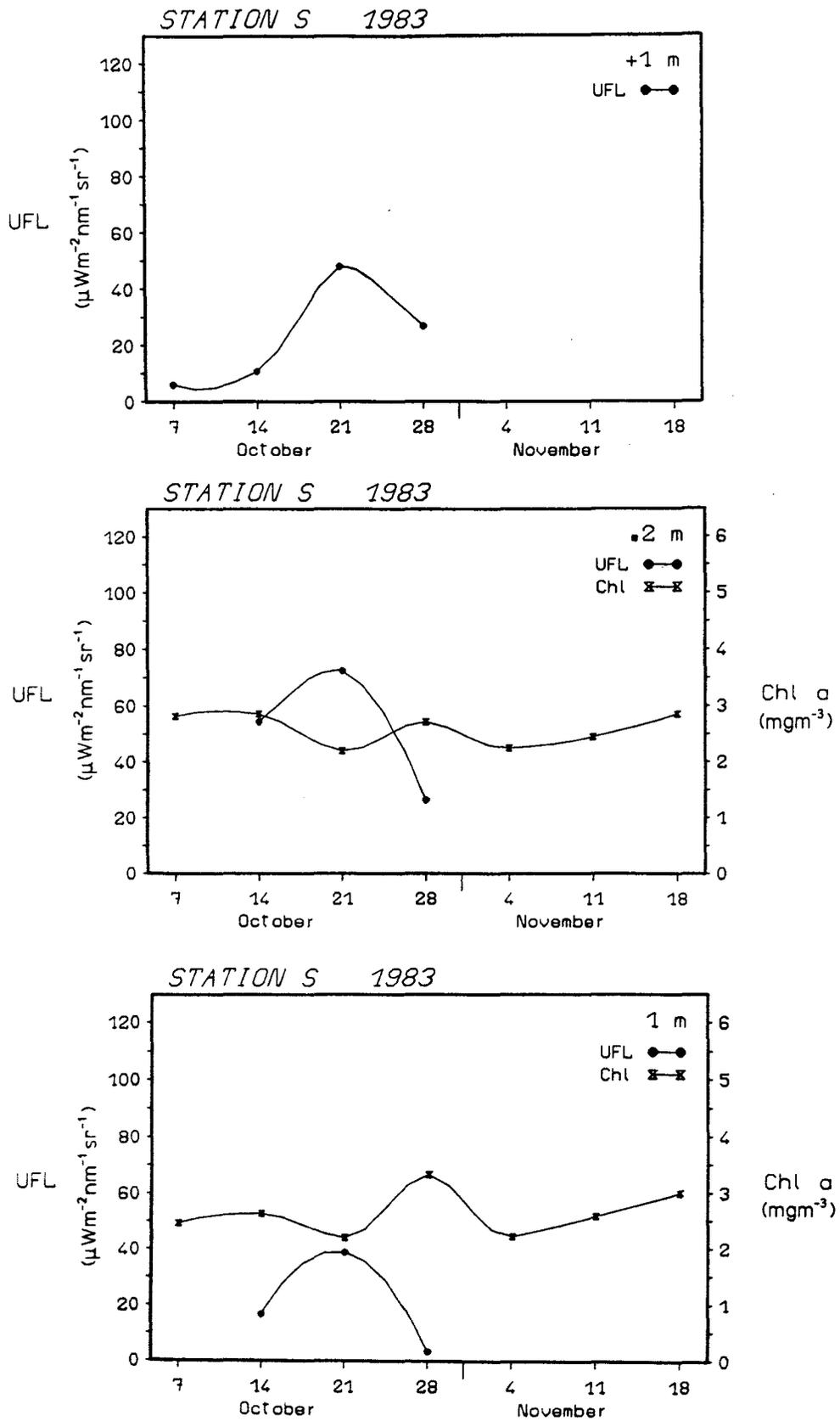


Abb. 29: Verlauf von UFL-Signal (+1, 0,2, 1 m; Mittelwerte) und Chlorophyllkonzentration (0,2, 1 m) bei Station S in der Kieler Förde in Herbst 1983.

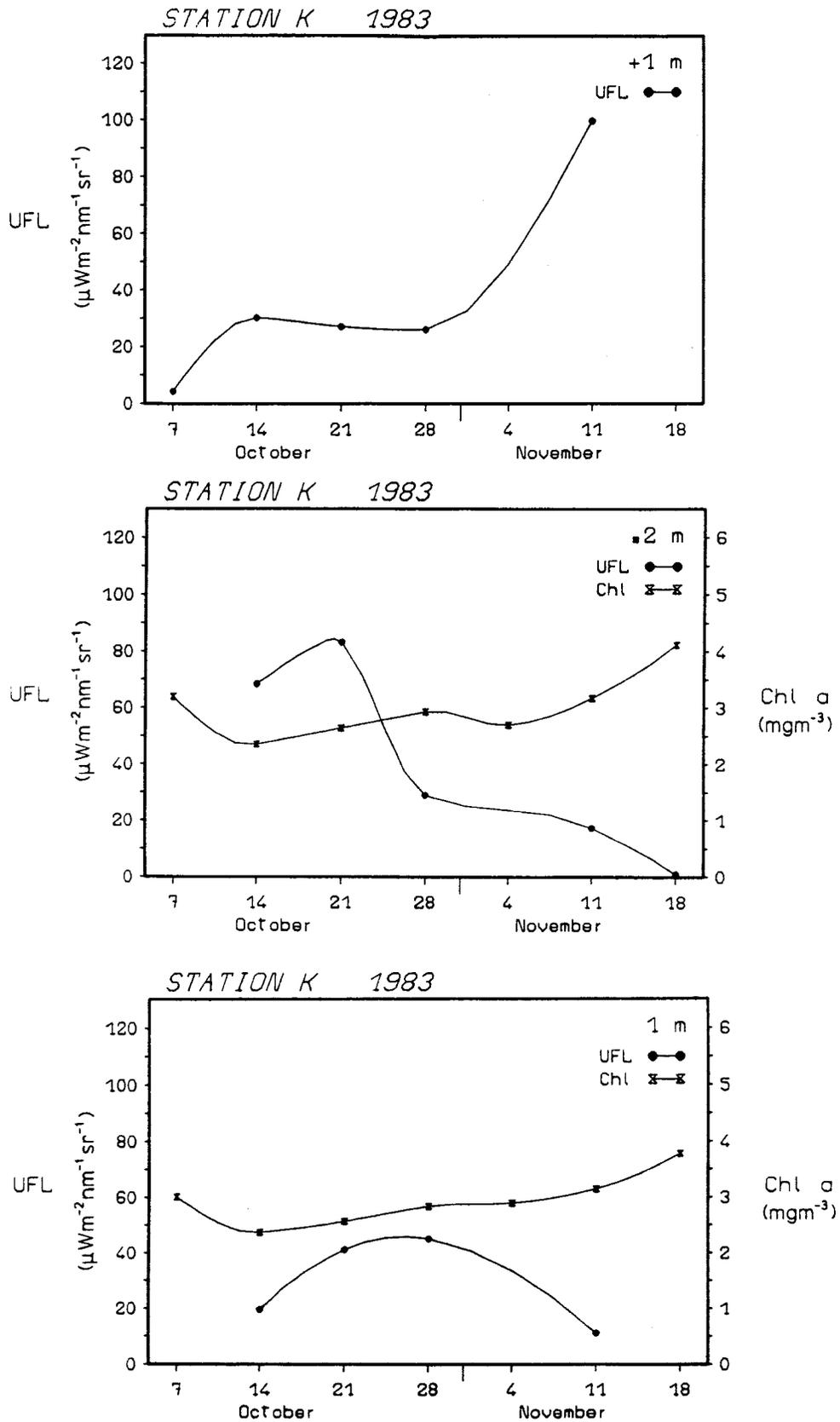


Abb. 30: Verlauf von UFL-Signal (+1, 0,2, 1 m; Mittelwerte) und Chlorophyllkonzentration (0,2, 1 m) bei Station K in der Kieler Förde im Herbst 1983.

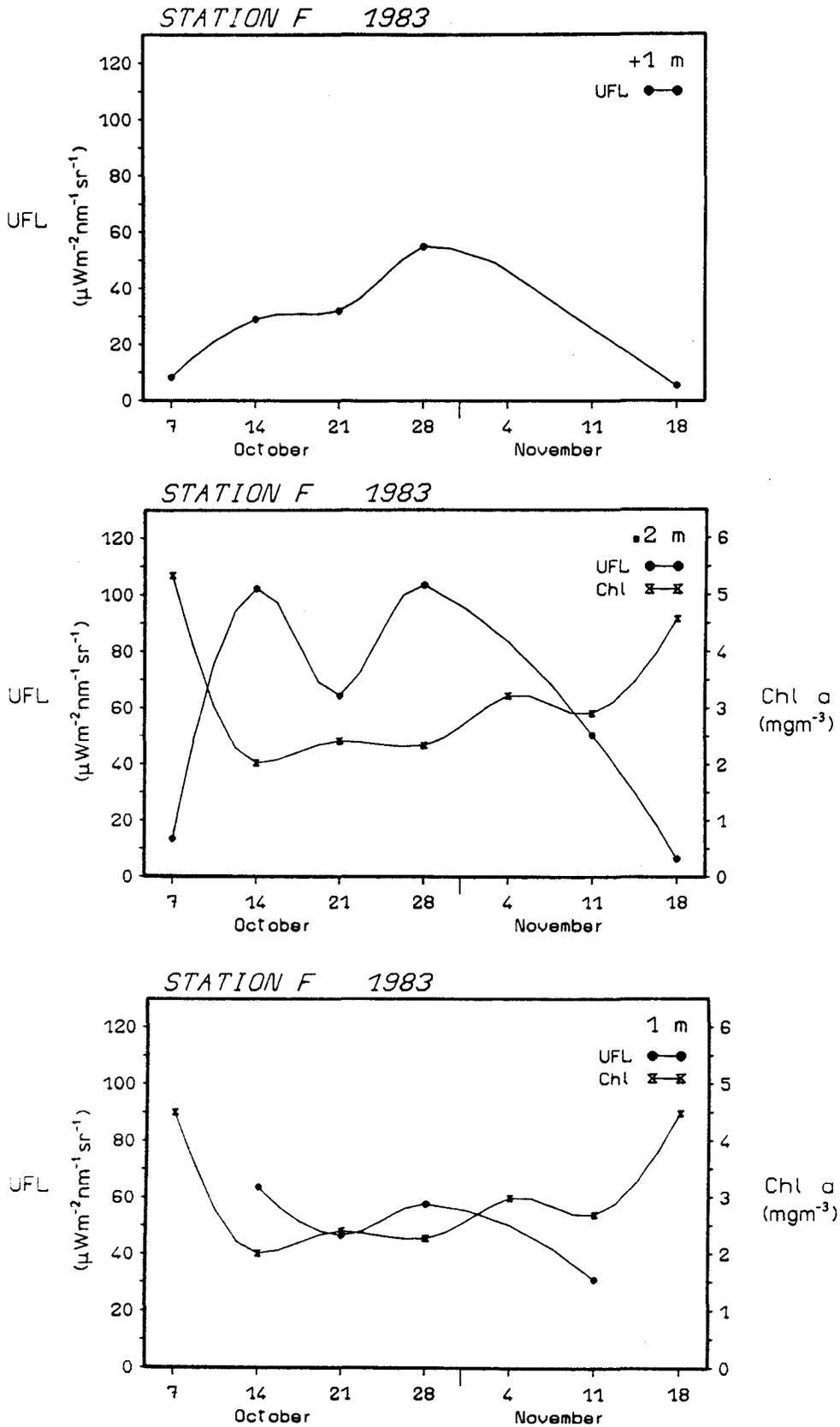


Abb. 31: Verlauf von UFL-Signal (+1, 0,2, 1 m; Mittelwerte) und Chlorophyllkonzentration (0,2, 1 m) bei Station F in der Kieler Förde im Herbst 1983.

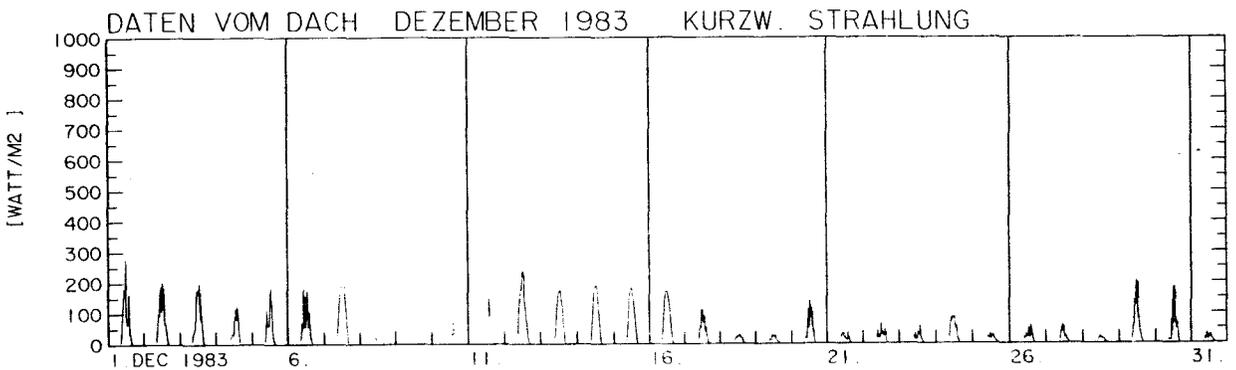
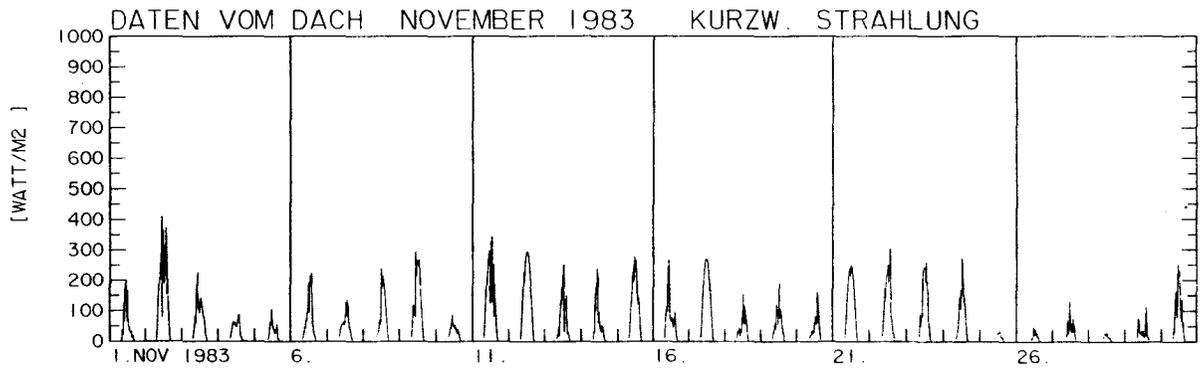
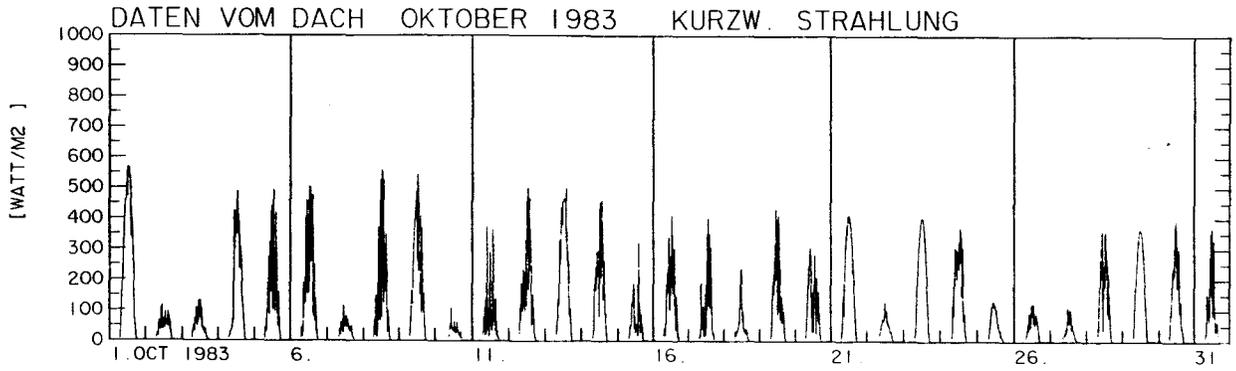


Abb. 32: Tagesverlauf der Globalstrahlung im Untersuchungszeitraum im Herbst 1983.

Die Kieler Förde im Frühjahr 1984

Wie bei den Ergebnissen in der Kieler Förde im Herbst 1983, sind auch die Ergebnisse in der Kieler Förde im Frühjahr 1984 Mittelwerte von maximal jeweils drei Messungen pro Tiefe und Tag, mit Ausnahme des PPC.

Isoplethen von Temperatur und Salzgehalt für die Stationen Schwentine (S), Kitzeberg (K) und Friedrichsort (F) in der Kieler Förde sind in Abb. 33 und 34 dargestellt. Bis zum 9. März ist bei allen drei Stationen eine Temperatur von weniger als 2 °C in der Wassersäule homogen verteilt. Danach tritt eine langsame Erwärmung ein; bis Ende der Untersuchungsperiode hat sich eine deutliche Schichtung gebildet. Diese Schichtung ist bei Station K und F wesentlich ausgeprägter als bei Station S und die Wassertemperaturen in der Oberflächenschicht sind jetzt bis auf fast 9 °C gestiegen. Die Salzgehaltsverteilung verläuft dagegen wesentlich anders, und zwar kommt es bei Station S in der Oberfläche, auf Grund des Zuflusses von Schwentinewasser, regelmäßig zu einem Salzgehalt von weniger als 12 ‰. Dadurch kommt es auch zu einer permanenten Schichtung, die in den ersten Meßtagen noch sehr ausgeprägt ist und sich im Laufe der Untersuchung immer mehr abschwächt. Die Entwicklung des Salzgehalts bei Station K und F verläuft relativ ähnlich. Am 17. Februar ist in den obersten 4 m noch eine Schichtung vorhanden, die im März in eine homogene Verteilung übergeht. Danach nimmt bis Untersuchungsende am 2. Mai der Salzgehalt unterhalb von ca. 9 m auf 16 ‰ zu.

Die Verteilung und Entwicklung der Chlorophyll-a-Konzentration für die drei Stationen sind in Abb. 35 dargestellt. Station S weist im Februar eine Chlorophyllkonzentration von über 5 mg m⁻³ in den obersten 2 m auf; im allgemeinen ist zu dieser Jahreszeit jedoch die Konzentration niedrig. Ab Mitte März kommt es zu einer raschen Zunahme mit einer maximalen Chlorophyllkonzentration von fast 30 mg m⁻³ am 23. März. In den darauffolgenden 4 Wochen nimmt die Konzentration wieder ab, erreicht aber am 19. April erneut ein Maximum, dessen Konzentration diesmal nur 16 mg m⁻³ beträgt und auf die obersten 4 m beschränkt ist. Danach sinkt die Konzentration bis auf unter 5 mg m⁻³ wieder ab. Die Entwicklung der Chlorophyllverteilung verläuft bei Station K und F ziemlich ähnlich. Bis Mitte März ist die Konzentration niedrig und liegt unter 5 mg m⁻³. Danach kommt es wie bei Station S zu einem rapiden Anstieg mit einem Maximum am 23. März. Nach einer kurzen Abnahme

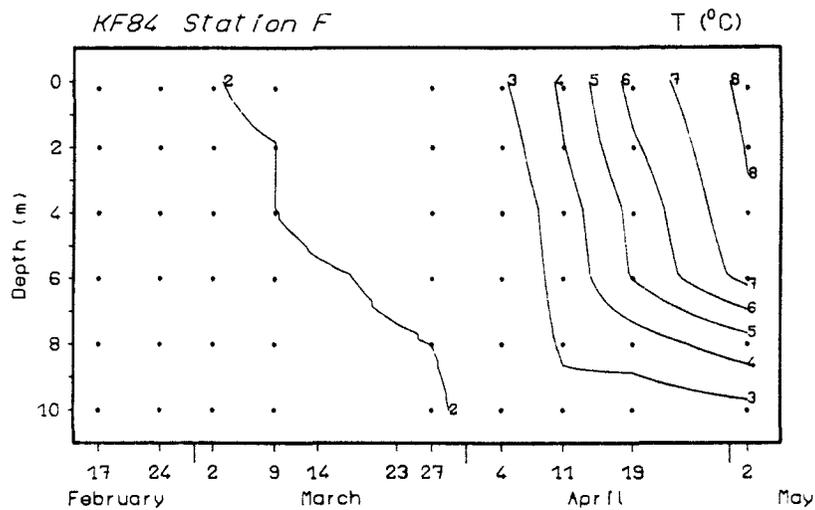
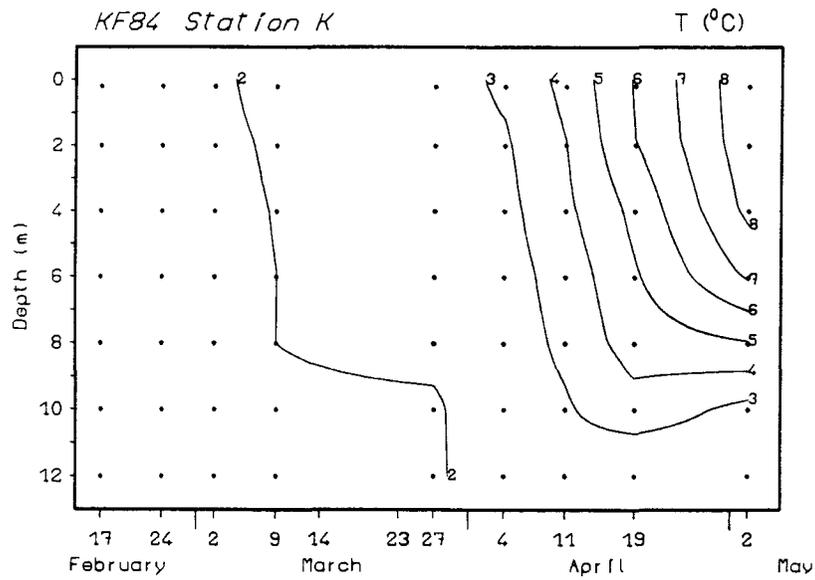
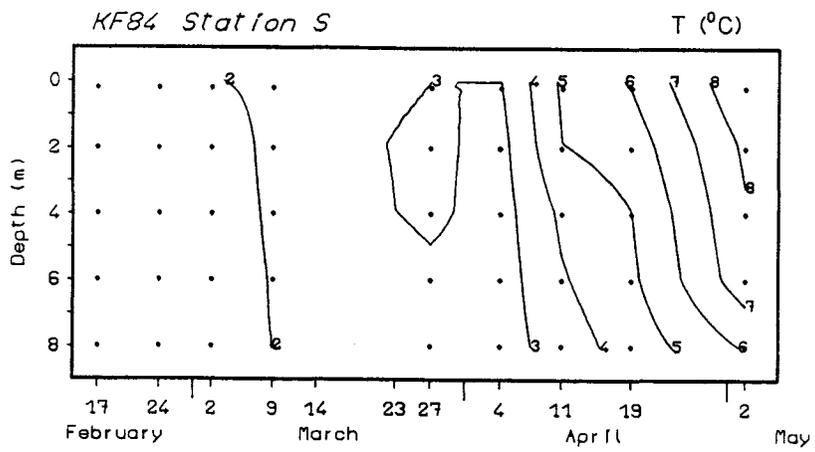


Abb. 33: Isolinien der Temperatur (Mittelwerte) bei Station S, K und F in der Kieler Förde im Frühjahr 1984.

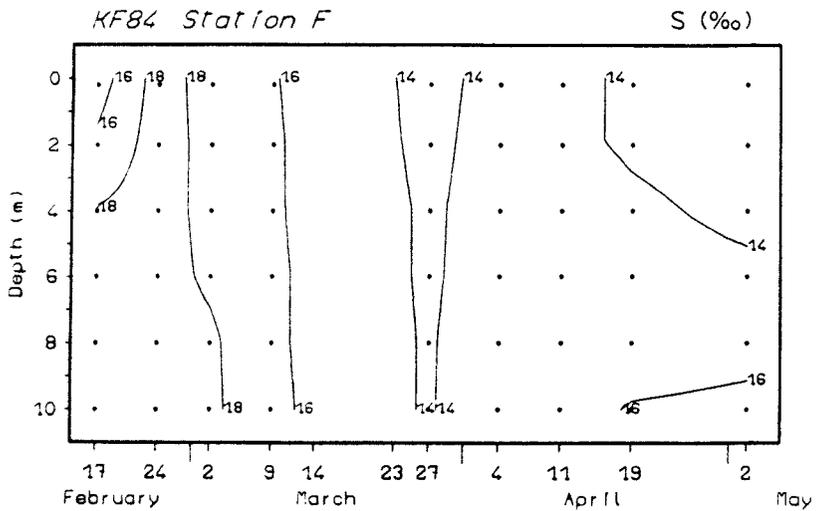
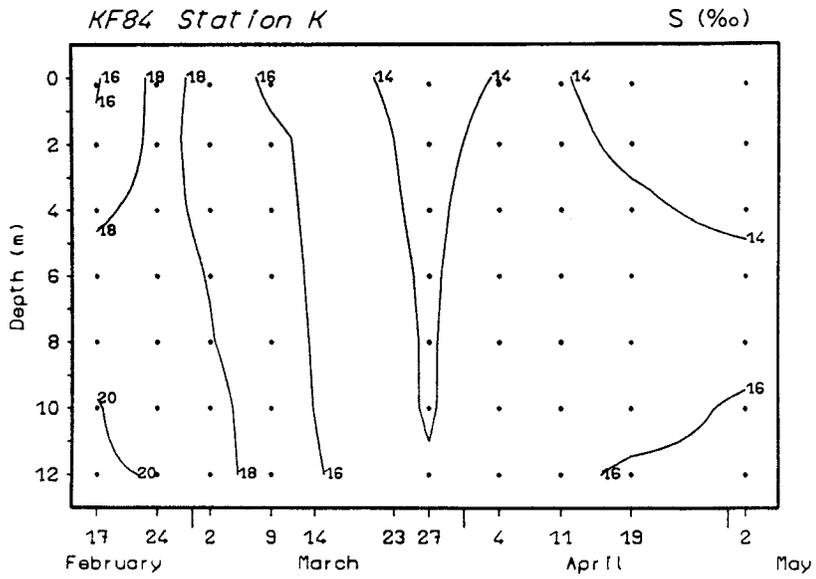
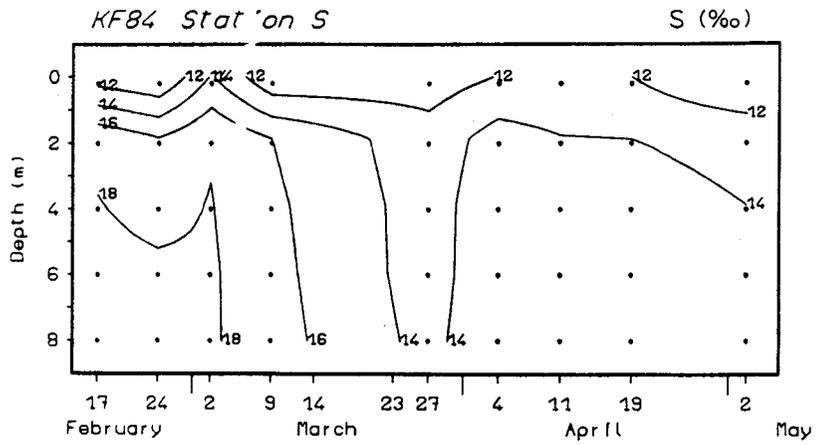


Abb. 34: Isolinien des Salzgehaltes (Mittelwerte) bei Station S, K und F in der Kieler Förde im Frühjahr 1984.

steigt die Chlorophyllkonzentration erneut an: bei Station K beginnt dieser Anstieg auf über 10 mg m^{-3} schon am 4. April und erstreckt sich bis zum 19. April fast über die gesamten Wassersäule. Dagegen ist eine Konzentration dieser Höhe bei Station F am 11. April nur auf die obersten 4 m beschränkt. Danach nimmt der Gehalt bei beiden Stationen auf unter 5 mg m^{-3} ab.

Die Isoplethen der Phytoplanktonkohlenstoff-Verteilung (PPC) sind in Abb. 36 dargestellt. Der Verlauf des PPC ist dem des Chlorophylls ähnlich. Bei Station S kommt im Februar in den obersten 2 m eine Biomasse von über 50 mg m^{-3} vor. Bis zu 95% dieser Biomasse wird von Diatomeen gebildet, wobei Melosira granulata, die mit bis zu 66% am Diatomeen-Kohlenstoff beteiligt ist, die dominante Art ist. Die restliche Diatomeenbiomasse wird von Thalassiosira spp. gebildet; Nanoflagellaten stellen den Rest des PPC. Nach einer Abnahme steigt ab Mitte März der PPC wieder an und erreicht am 23. März die höchste Biomasse dieser Untersuchung. Die über 300 mg m^{-3} PPC werden weiterhin zu 96% von Diatomeen gebildet, wo bis zu 94% der Diatomeenbiomasse aus Detonula confervacea besteht. Weitere vorkommende Diatomeenarten sind Skeletonema costatum, Melosira granulata und Vertreter der Gattungen Thalassiosira spp. und Chaetoceros spp. Am Tag des Biomassemaximums befindet sich D. confervacea in einem relativ schlechten Zustand; die Zellen kommen oft ohne Zellwand vor. Am 27. März bilden viele Detonula-Zellen Sporen. Danach nimmt die Phytoplanktonbiomasse wieder ab. Die Diatomeen bleiben weiterhin bestimmend (bis zu 92% vom PPC), mit Thalassiosira spp. als dominante Arten. Zusammen mit Chaetoceros spp. bilden sie das zweite PPC-Maximum am 19. April. Danach nimmt die Diatomeendominanz bis zum 2. Mai auf 24% des PPC ab (überwiegend Chaetoceros spp.). An diesem Tag ist der Anteil von Nanoflagellaten am PPC auf maximal 84% gestiegen. Erwähnenswert ist auch, daß am 11. April, aber nur in 2 m Wassertiefe, 17% des PPC von kleinen (ca. 9-12 μm Größe) "Gymnodinium"-ähnlichen Zellen gebildet wird.

Bei Station K und F liegt der PPC bis Mitte März unter 50 mg m^{-3} . Am 17. Februar ist der Diatomeen- und Nanoflagellatenanteil am PPC fast gleich. Zu diesem Zeitpunkt ist die wichtigste Diatomeenart Melosira granulata; auch Thalassiosira spp. sind von Bedeutung. Danach nehmen die Nanoflagellaten rapide zu und sind bestandsbildend bis Mitte März. Unter diesen Nanoflagellaten entwickelt sich auch Eutreptia gymnastica, die Mitte März ihren größten Anteil an der Nanoflagellatenbiomasse (maximal bis zu 42%) hat. Bis zum Blütenmaximum am 23. März kommt es zu einem Dominanzwechsel; bis zu 97%

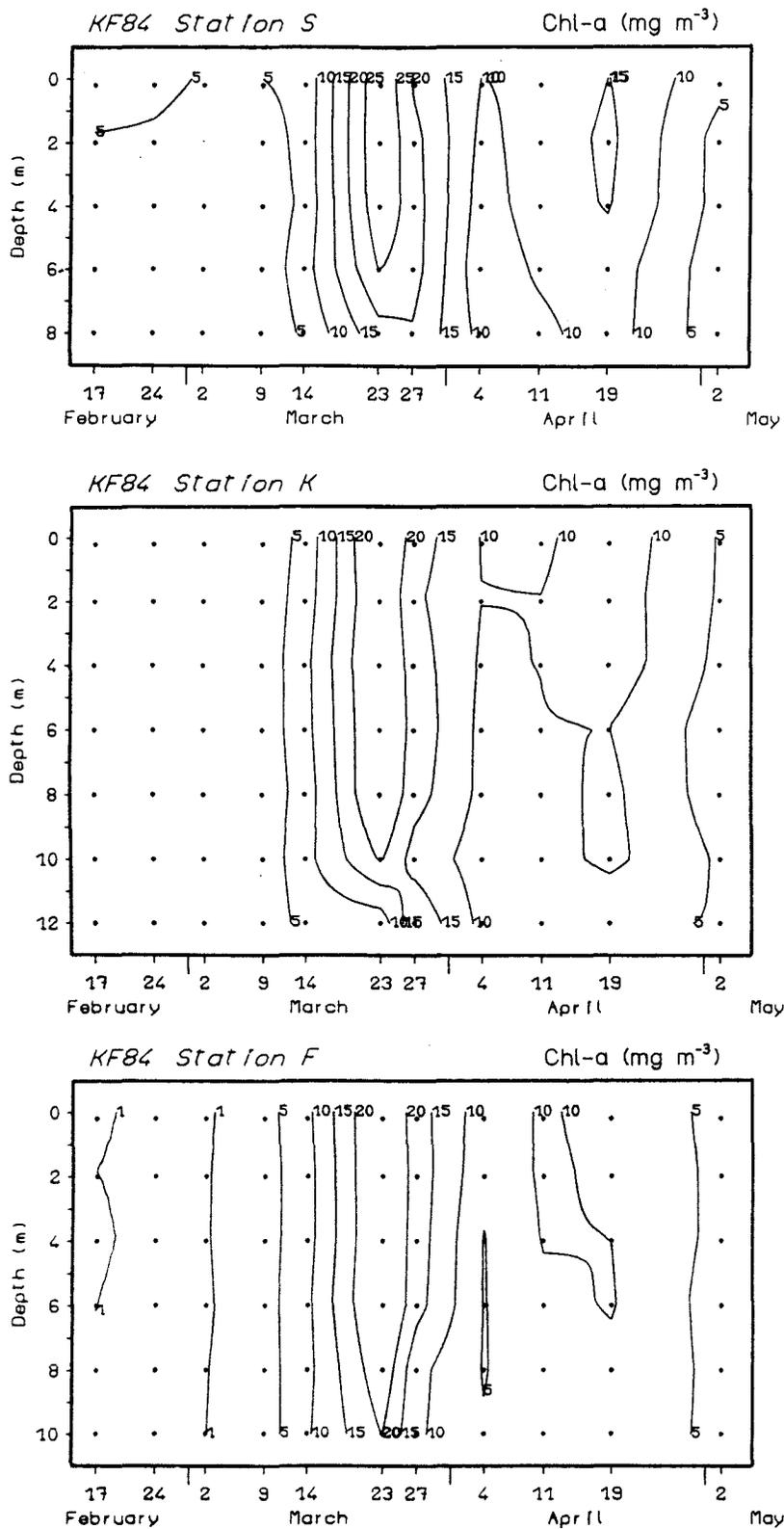


Abb. 35: Isolinien der Chlorophyll-a-Konzentration (Mittelwerte) bei Station S, K und F in der Kieler Förde im Frühjahr 1984.

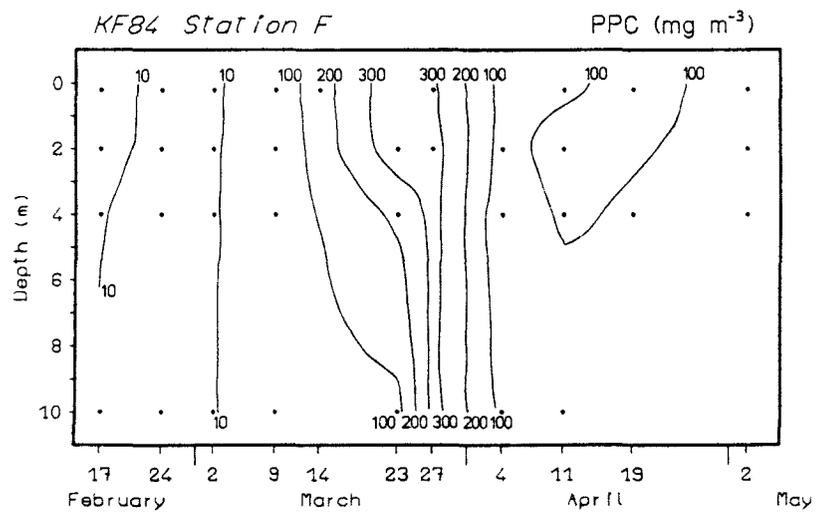
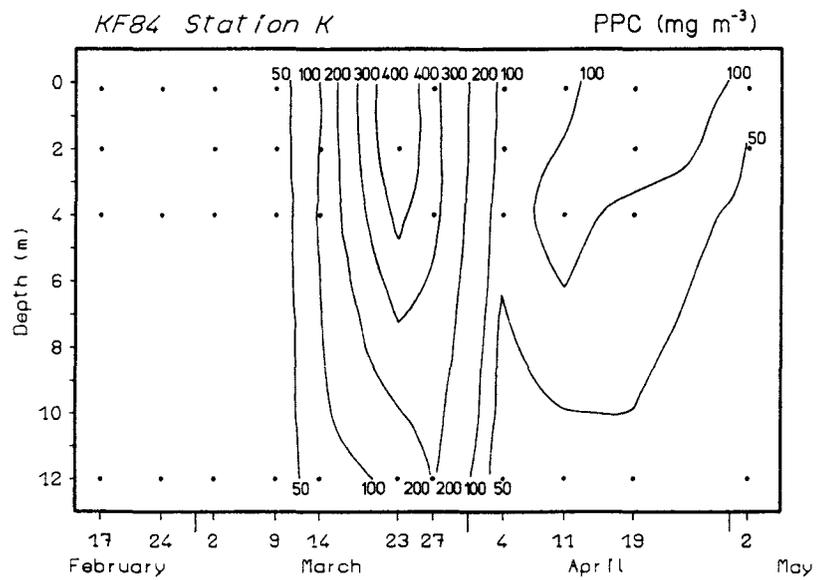
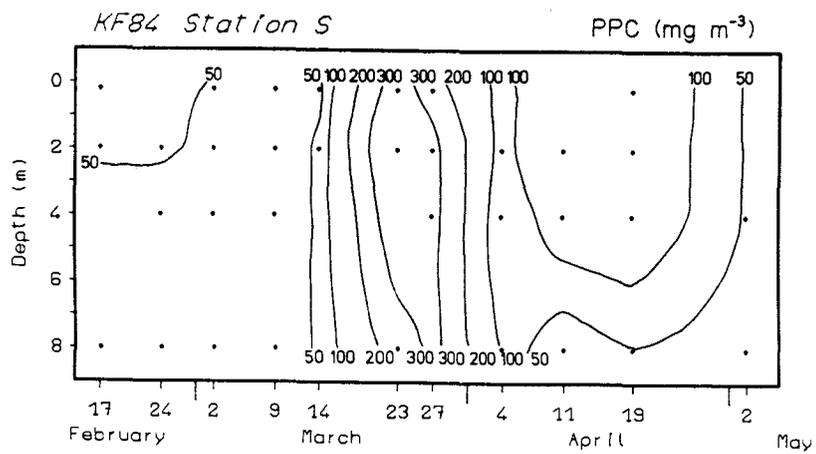


Abb. 36: Isolinien des Phytoplanktonkohlenstoffs bei Station S, K und F in der Kieler Förde im Frühjahr 1984.

des PPC wird nun von Diatomeen gestellt, überwiegend Detonula confervacea. Weitere vorkommende Diatomeenarten sind Skeletonema costatum, Chaetoceros spp. und Thalassiosira spp. Bis Anfang April ist der Anteil von Diatomeen am PPC zurückgegangen und macht jetzt weniger als die Hälfte der Gesamtbiomasse aus. Der Diatomeenbestand wird bis zum Untersuchungsende bei beiden Stationen überwiegend von Thalassiosira spp. gebildet. Ab April dominieren die Nanoflagellaten und sind am 2. Mai mit maximal 87% bei Station K, bzw. 95% bei Station F am PPC beteiligt. Zu einer Dinoflagellatenentwicklung ist es nur vom 11. bis 19. April gekommen. An letzterem Tag wurde bis maximal 28% des PPC von kleinen (9-12 µm) "Gymnodinium"-ähnlichen Zellen gebildet.

Der Protozooplanktonkohlenstoff (PZC) zeigt bei Station S eine alternde Entwicklung. Bis zum PPC-Maximum am 23. März ist der PZC niedrig und steigt nicht über 15 mg m^{-3} an. Danach ist ein sehr rascher Zuwachs, speziell von Ciliaten der Gattung Strombidium spp. zu erkennen, die am 27. März eine Höchstkonzentration von 109 mg m^{-3} erreichen. Im April und Mai ist der PZC wieder niedrig und steigt nicht über 26 mg m^{-3} an.

Die Entwicklung des Protozooplanktons verläuft bei Station K und F ähnlich. Beide haben sehr niedrige Konzentrationen im März und April; eine ähnliche PZC-Zunahme, wie bei Station S, wird bei diesen beiden Stationen erst später verzeichnet. Bei Station K wird die Höchstkonzentration von 84 mg m^{-3} am 2. Mai erreicht; bei Station F, mit einem Biomassemaximum von 14 mg m^{-3} , am 11. April. Das PZC-Maximum bei Station K wird überwiegend von der Tintinne Stenosemella ventricosa gebildet; auch Protoperidinium spp., Gyrodinium spp. und Gymnodinium spp. kommen jetzt häufiger vor. Bei Station F dagegen wird die PZC-Biomasse überwiegend von Gymnodinium spp. gebildet; St. ventricosa ist nur von zweiter Bedeutung für die Biomasse.

Es ist schon aus der Kieler Bucht bekannt, daß das erste Biomassemaximum der heterotrophen Fraktion nach dem PPC-Maximum von Protozooplankton gestellt wird (Stegmann und Peinert 1984). Der Einfluß der Schwentine für das lokale Auftreten mancher Arten wird aus dem Fehlen der Ciliaten bei Station K und F deutlich.

Die Verteilung des Sestons mit der Tiefe ist in Abb. 37 dargestellt. Bei Station S kommen generell für die gesamte Untersuchungsdauer in der Oberfläche höhere Konzentrationen als in der Tiefe vor. Zu Untersuchungsbeginn liegt ein Sestongehalt von über 4 g m^{-3} in der Oberfläche vor. Ab 2. März nimmt das Seston in der Oberfläche zu und erreicht Höchstkonzentra-

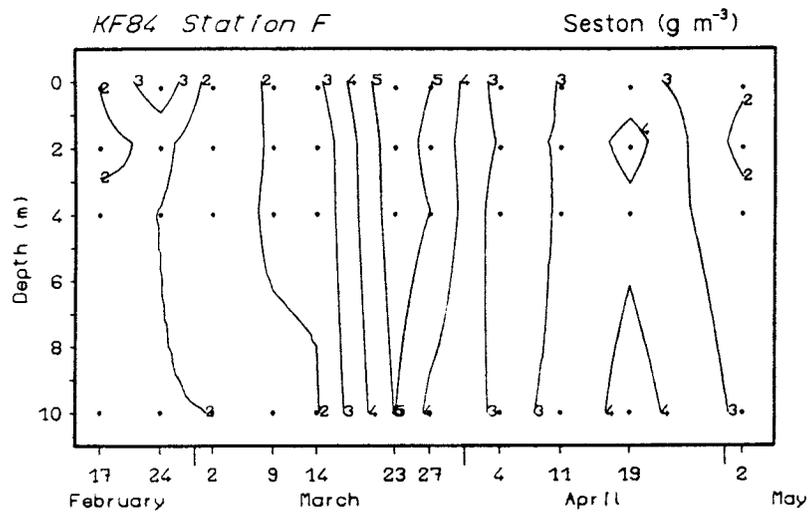
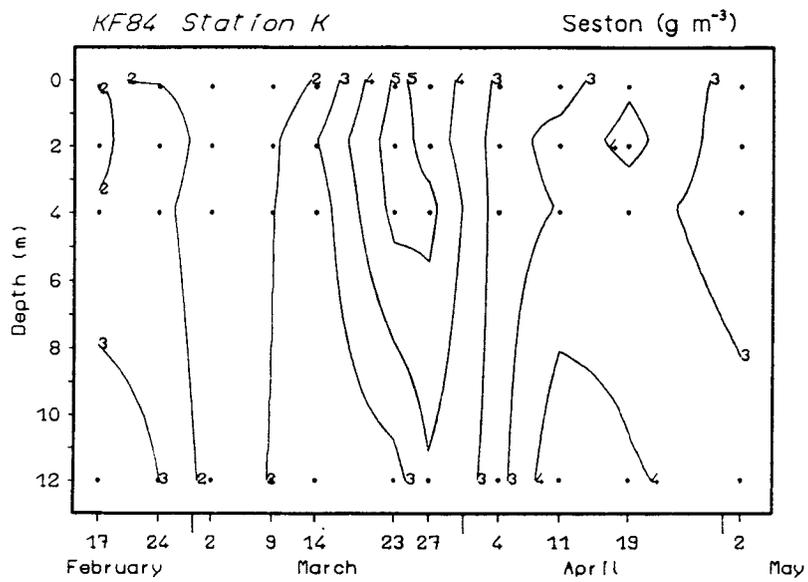
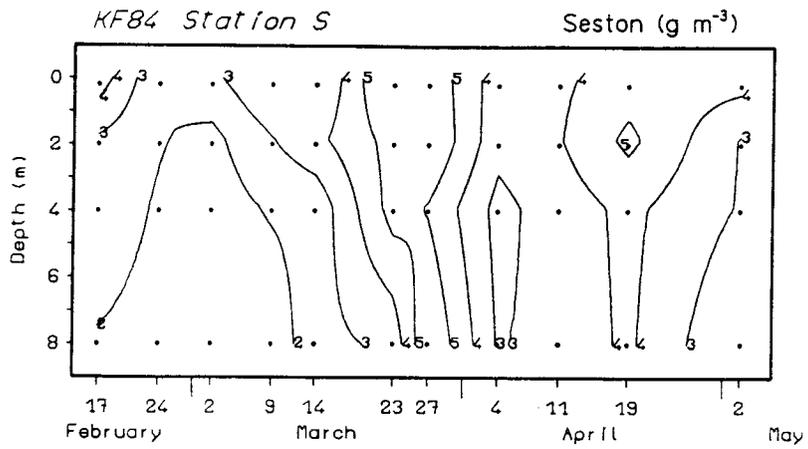


Abb. 37: Isolinien des Sestongehaltes (Mittelwerte) bei Station S, K und F in der Kieler Förde im Frühjahr 1984.

tionen von über 5 g m^{-3} in den obersten 4 m am 23. und 27. März. Nach einer Abnahme kommt es erneut am 19. April, ähnlich dem Chlorophyll (Abb. 35), zu einer Zunahme. Die Konzentration liegt an diesem Tag zwischen $4\text{--}5 \text{ g m}^{-3}$; danach nimmt sie wieder ab.

Die Entwicklung des Sestons verläuft bei Station K und F sehr ähnlich. Bis Mitte März liegt die Konzentration zwischen $2\text{--}3 \text{ g m}^{-3}$. Anschließend nimmt das Seston zu und erreicht sein Maximum auch am 23. März mit einer Konzentration von über 5 g m^{-3} . Danach nimmt das Seston ab und zeigt am 19. April eine kleine Zunahme, die allerdings auf 2 m Tiefe beschränkt ist. Bis zum Untersuchungsende ist der Sestongehalt auf unter 3 g m^{-3} gesunken.

Die Fluoreszenz (UFL) und die Chlorophyllkonzentration sind in Abb. 38-40 für die drei Stationen dargestellt. Der Chlorophyllgehalt zeigt bei Station S (Abb. 38) zwei Maxima, am 23. März und am 19. April. Ein entsprechendes Maximum in der Fluoreszenz in +1 m ist am 23. März erkennbar, während das UFL-Maximum im April am 11. und nicht, wie beim Chlorophyllgehalt, am 19. April zu erkennen ist. Anders ist es mit dem UFL-Signal in 0,2 und 1 m Wassertiefe: hier ist der Verlauf beider Kurven sehr ähnlich. Auffallend allerdings ist, daß das UFL-Maximum im April bei nur halb so viel Chlorophyll wie im März, eine fast 3-fach höhere Strahldichte aufweist.

Der Verlauf der Chlorophyllkonzentration bei Station K (Abb. 39) ist dem bei Station S fast identisch. In +1 m zeigt das UFL-Signal am 23. März ein Maximum während die zweite Chlorophyllzunahme am 19. April nur schwach im UFL-Signal erkennbar ist. Bemerkenswert ist der hohe Fluoreszenzwert am 17. Februar, obwohl der Chlorophyllgehalt unter $2,5 \text{ mg m}^{-3}$ liegt. In 0,2 m Wassertiefe stimmen beide Kurven sehr gut miteinander überein. In 1 und 2 m dagegen ist zwar eine entsprechende Zunahme im UFL-Signal am 19. April zu erkennen, die erwartete UFL-Zunahme am 23. März tritt allerdings nicht ein. Die Fluoreszenz nimmt im Gegenteil an diesem Tag sogar ab.

Bei Station F (Abb. 40) stimmt das Chlorophyllmaximum am 23. März sehr gut mit dem UFL-Signal in +1 und 0,2 m überein. Obwohl ein zweites Chlorophyllmaximum bei dieser Station am 11. April vorkommt, zeigt das UFL-Signal in +1 m erst am 19. April eine entsprechende Zunahme. In 0,2 m dagegen erreicht die Fluoreszenz am 2. Mai eine dem 23. März ähnlich hohe Strahldichte, obgleich das Chlorophyll zu diesem Zeitpunkt auf unter 5 mg m^{-3} abgenommen hat. In 1 m Wassertiefe nimmt das UFL-Signal vom 9. März bis zum 4. April ab. Eine Zunahme, entsprechend des Chlorophyllmaximums im März,

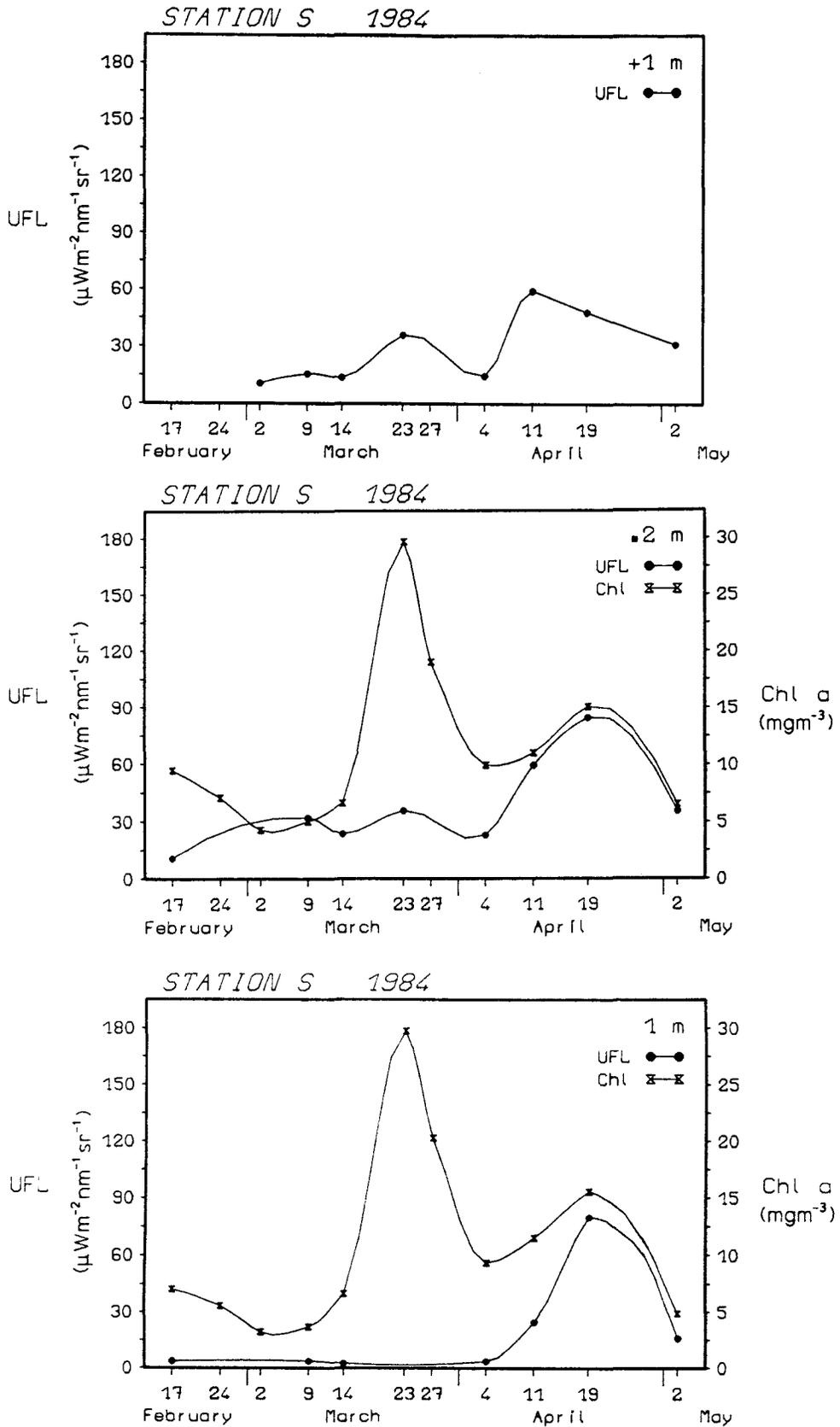


Abb. 38: Verlauf von UFL-Signal (+1, 0,2, 1 m; Mittelwerte) und Chlorophyllkonzentration (0,2, 1 m) bei Station S in der Kieler Förde in Frühjahr 1984.

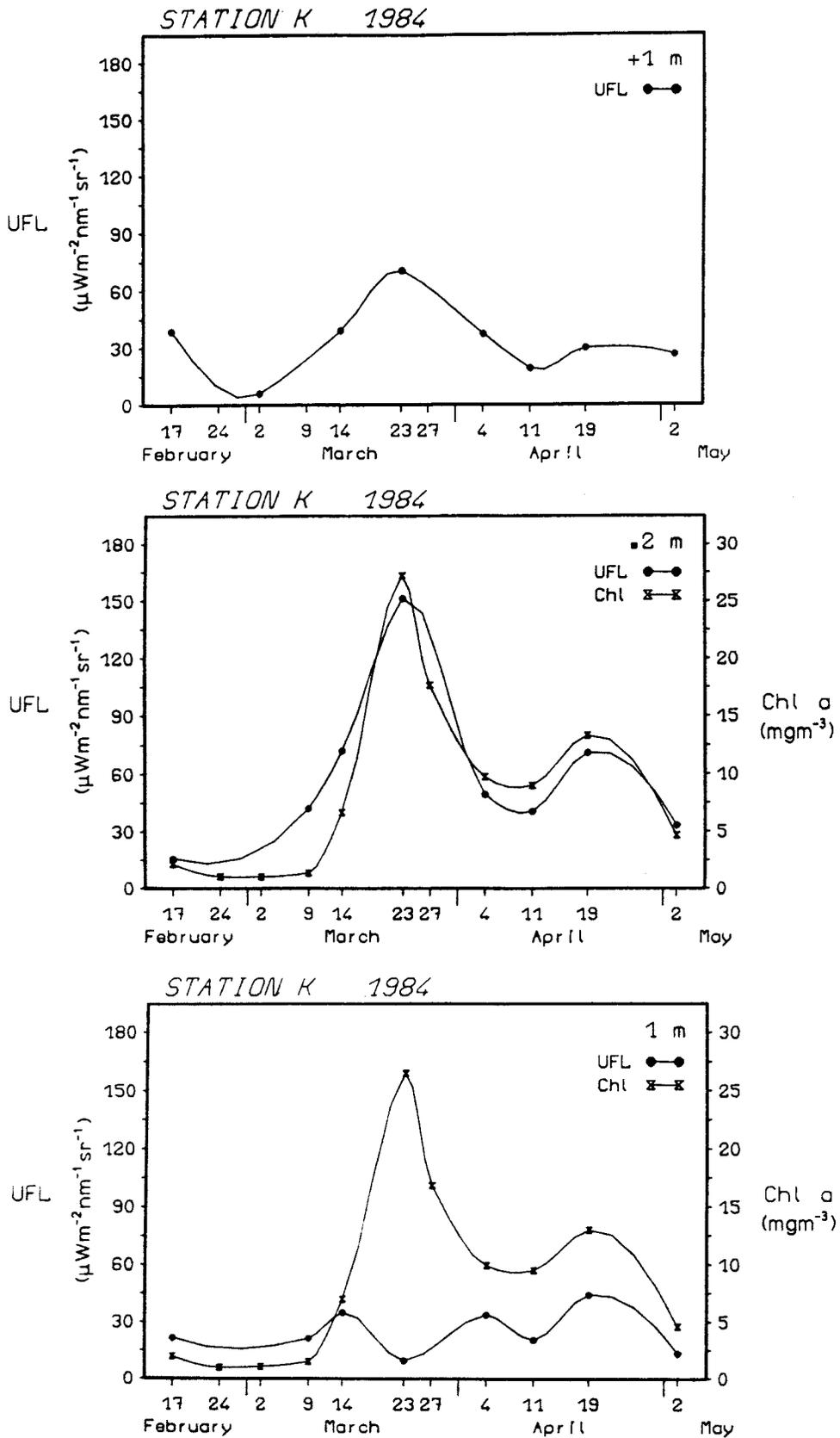


Abb. 39: Verlauf von UFL-Signal (+1, 0,2, 1, 2 m; Mittelwerte) und Chlorophyllkonzentration (0,2, 1, 2 m) bei Station K in der Kieler Förde im Frühjahr 1984. Fortsetz. nächste Seite.

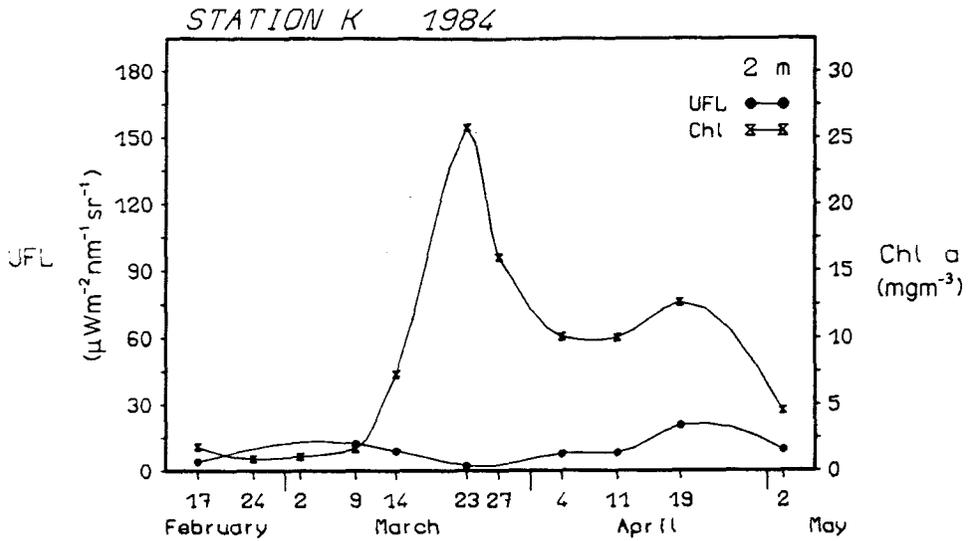


Abb. 39: Fortsetzung

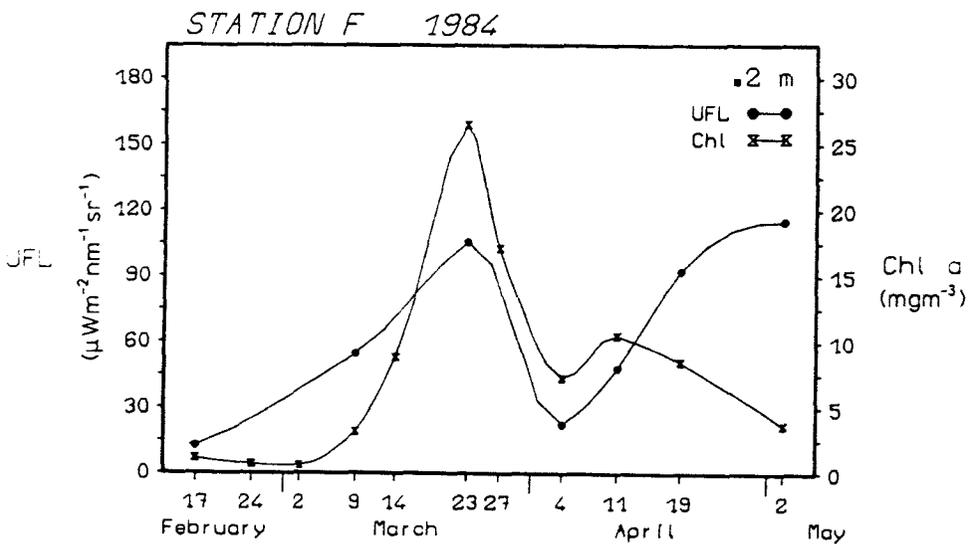
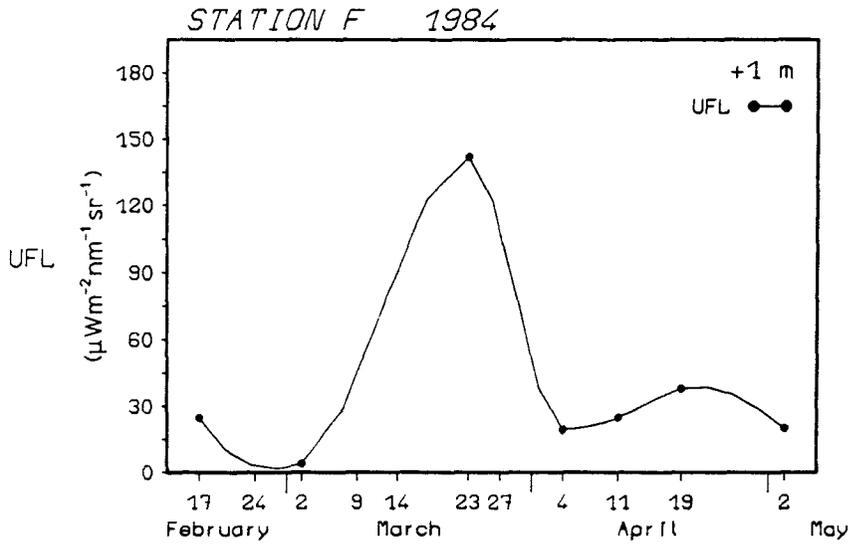


Abb. 40: Verlauf von UFL-Signal (+1, 0, 2, 1, 2 m; Mittelwerte) und Chlorophyllkonzentration (0, 2, 1, 2 m) bei Station F in der Kieler Förde im Frühjahr 1984.

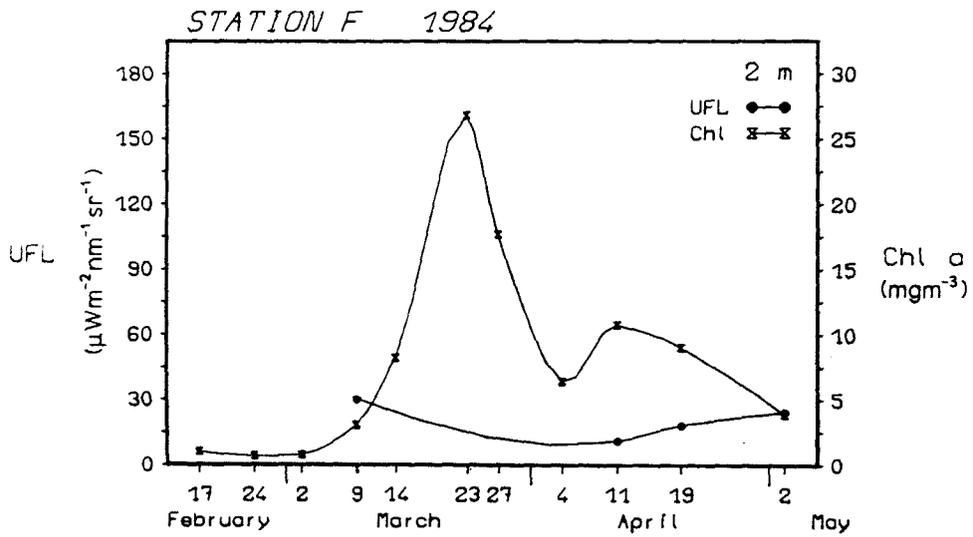
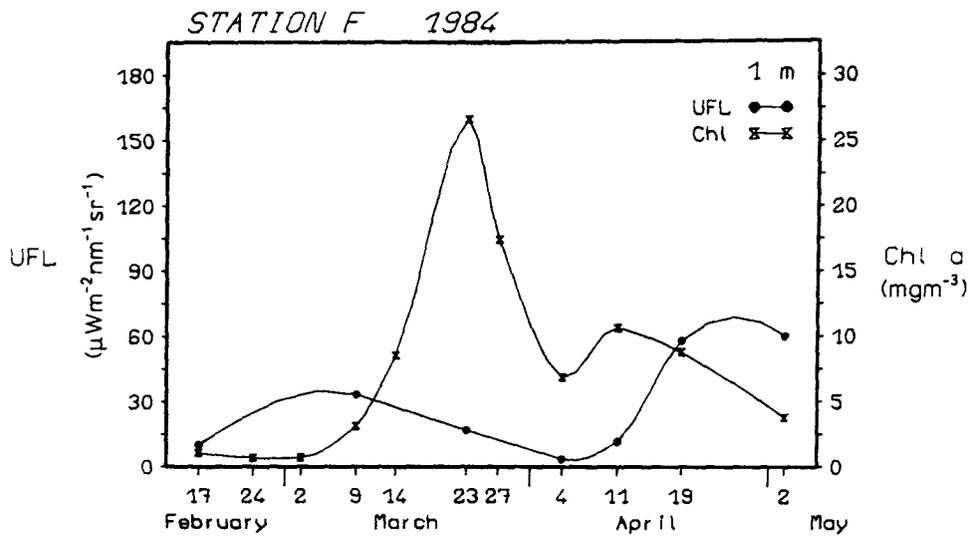


Abb. 40: Fortsetzung

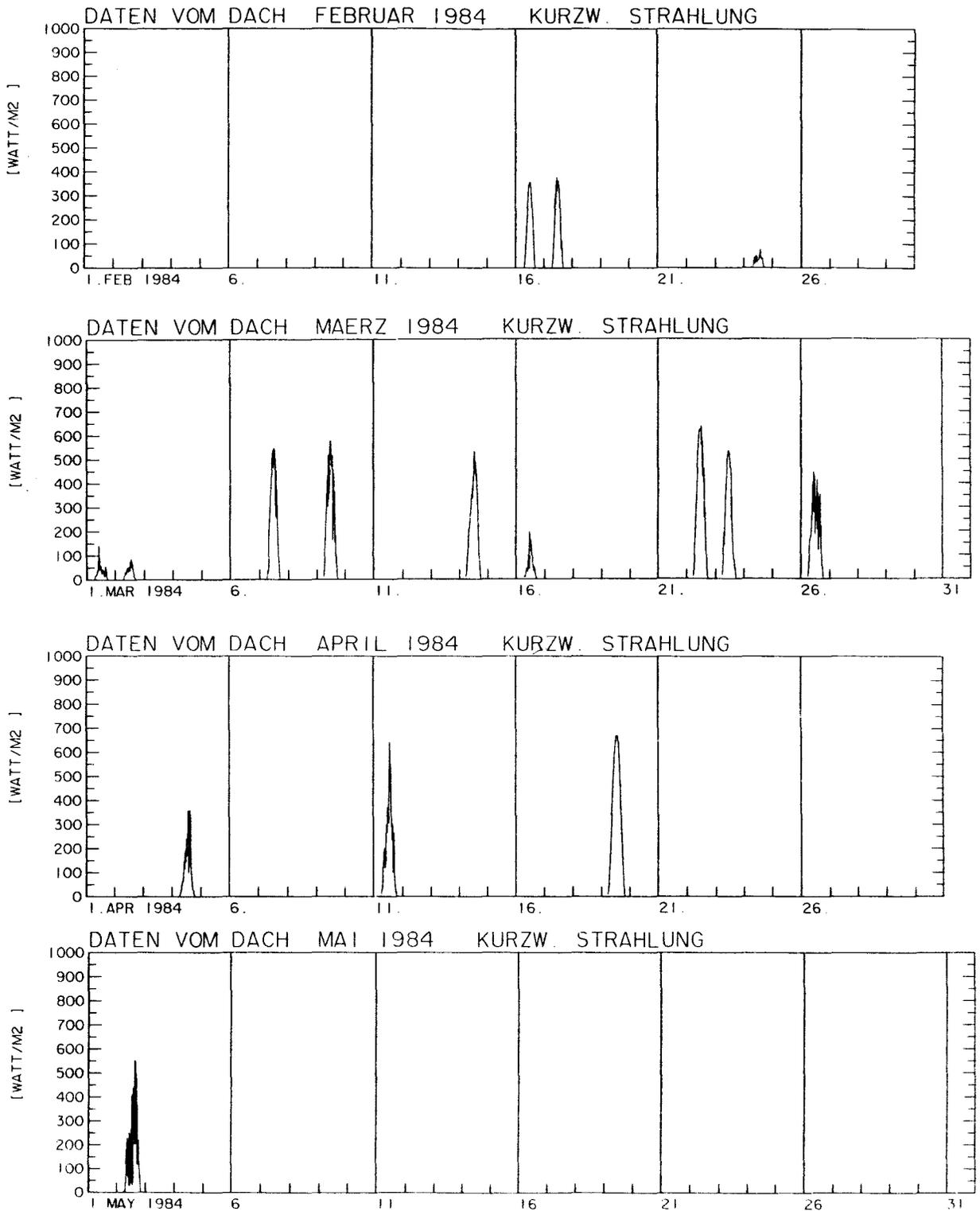


Abb. 41: Tagesverlauf der Globalstrahlung für die einzelnen Untersuchungstage im Frühjahr 1984.

kommt in dieser Tiefe nicht vor. Ab 4. April ist der Verlauf ähnlich wie in 0,2 m. In 2 m zeigt die Fluoreszenz wenig Veränderung.

Abb. 41 zeigt die Verteilung der Globalstrahlung für die einzelnen Untersuchungstage. Auch hier werden die Schwankungen innerhalb eines Tages deutlich. Obwohl die Einstrahlung zum Spätfrühjahr hin zunimmt, kommt es gelegentlich an wenigen Tagen zu nur niedrigen Bestrahlungsstärken.

4.3. Messungen in der mittleren Ostsee

Bei der Darstellung der Ergebnisse dieser Meßfahrt werde ich mich auf die Verteilung und Zusammensetzung des Phytoplanktons und der Fluoreszenz beschränken. Die Resultate der übrigen biologischen Parameter und die Hydrographie sind bei Peinert (1985) ausführlich beschrieben worden.

Der Schnitt Bornholm - Gotland

Die Verteilung des Phytoplanktonkohlenstoffs (PPC) in der Wassersäule ist in Abb. 42 aufgezeichnet. Der Schnitt von Bornholm nach Gotland wurde vom 7.-9. Mai abgefahren. Zu dieser Zeit hat der PPC auf Station 1 sowohl in der Oberflächenschicht als auch in 50 m Wassertiefe eine hohe Konzentration von über 185 mg m^{-3} ; die Chlorophyllkonzentration liegt hier bei über 4 mg m^{-3} (Peinert 1985). Diese hohe Biomasse besteht zu über 60% aus dem photoautotrophen Ciliaten Mesodinium rubrum. An der Oberfläche wird der Bestand von Mesodinium zu gleichen Teilen aus $37 \text{ } \mu\text{m}$ und $50 \text{ } \mu\text{m}$ ($1,2 \cdot 10^4$ Zellen pro Liter) und $25 \text{ } \mu\text{m}$ großen Organismen ($1,1 \cdot 10^4$ Zellen/Liter) gebildet. In 50 m dagegen werden $2,4 \cdot 10^4$ Zellen/Liter (das sind 71% der Zellzahl/Liter und 61% des Mesodinium-Kohlenstoffs) nur durch $37 \text{ } \mu\text{m}$ große Organismen gebildet. Die restliche Biomasse besteht überwiegend aus Diatomeen, wobei Skeletonema costatum und Chaetoceros spp. die wichtigsten Vertreter sind.

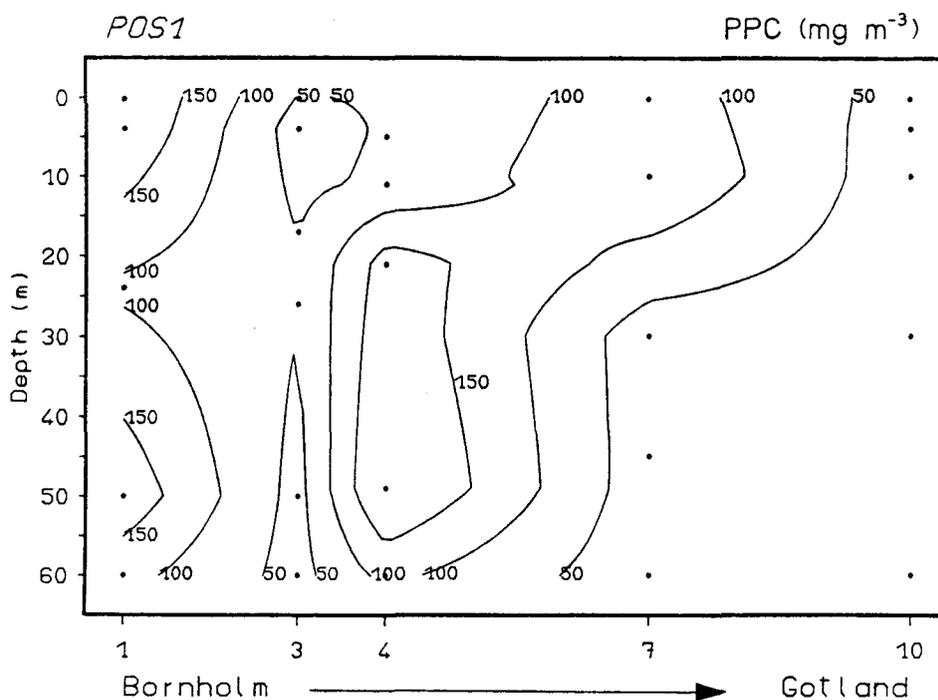


Abb. 42: Isolinien des Phytoplanktonkohlenstoffs für den Schnitt Bornholm-Gotland in der mittleren Ostsee 1982.

Bei den anderen Stationen dieses Schnittes ist die Biomasse von M. rubrum geringer. Bei Station 4 befindet sich zwischen 20 und 50 m Tiefe eine hohe PPC-Konzentration, die zu 90% aus Diatomeen gebildet wird, davon zum größten Teil S. costatum und Chaetoceros spp., darunter auch viele Sporen von Chaetoceros. Ähnliches gilt auch für Station 7. Bei Station 10 dagegen, sind Nanoflagellaten und der Dinoflagellat Gonyaulax catenata in größerer Anzahl vertreten.

Die Entwicklung der Fluoreszenz (UFL) und der Chlorophyllverteilung ist in Abb. 43 dargestellt. Das UFL-Signal zeigt eine maximale Strahldichte von fast $240 \mu\text{W m}^{-2} \text{nm}^{-1} \text{sr}^{-1}$ in +1 m an Station 4, obwohl ein entsprechend hoher Chlorophyllgehalt bei dieser Station nicht verzeichnet worden ist.

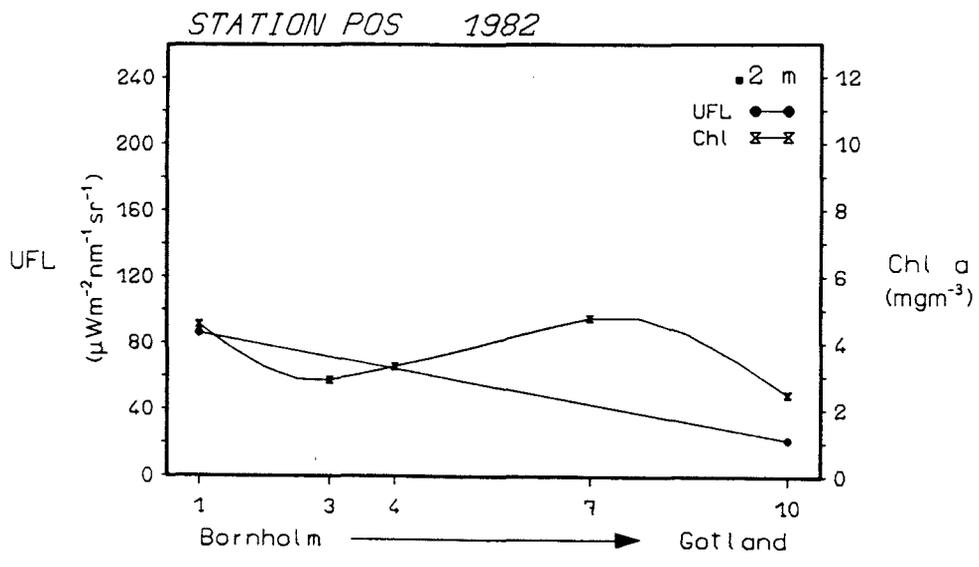
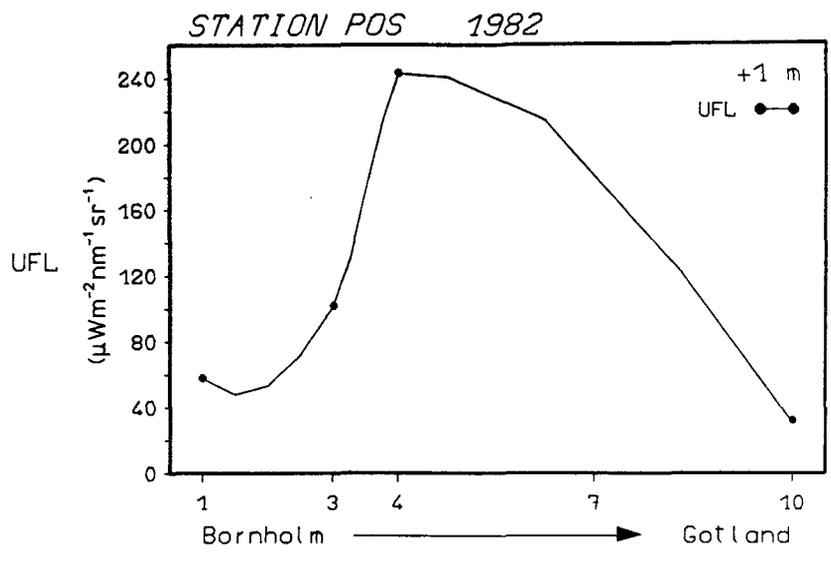


Abb. 43: Verlauf von UFL-Signal (+1, 0,2 m) und Chlorophyllkonzentration (0,2 m) für den Schnitt Bornholm-Gotland in der mittleren Ostsee 1982.

Der Schnitt Gotland - Bornholm

Die Rückfahrt von Gotland nach Bornholm fand vom 21.-24. Mai statt (Abb. 44). Von Station 10 nach Station 4 ist der PPC jetzt geringer und auf die obersten 10-15 m beschränkt. Die Diatomeen sind fast vollständig aus der Wassersäule verschwunden, während der Anteil von M. rubrum bei allen Stationen zugenommen hat. Bei Station 10 liegt er zwischen 37 und 65%. Die restliche Biomasse wird zu fast gleichen Teilen von Nanoflagellaten und den Dinoflagellaten G. catenata und Dinophysis acuminata bestimmt. Bei Stationen 3, 4 und 7 umfassen die Nanoflagellaten und Dinoflagellaten einen ähnlichen Anteil am PPC wie bei Station 10. Bei Station 1 hat sich jetzt eine sehr hohe Konzentration in den obersten 10 m gebildet: fast 400 mg m^{-3} in der Oberfläche; der Chlorophyllgehalt ist auf fast 13 mg m^{-3} gestiegen (Peinert

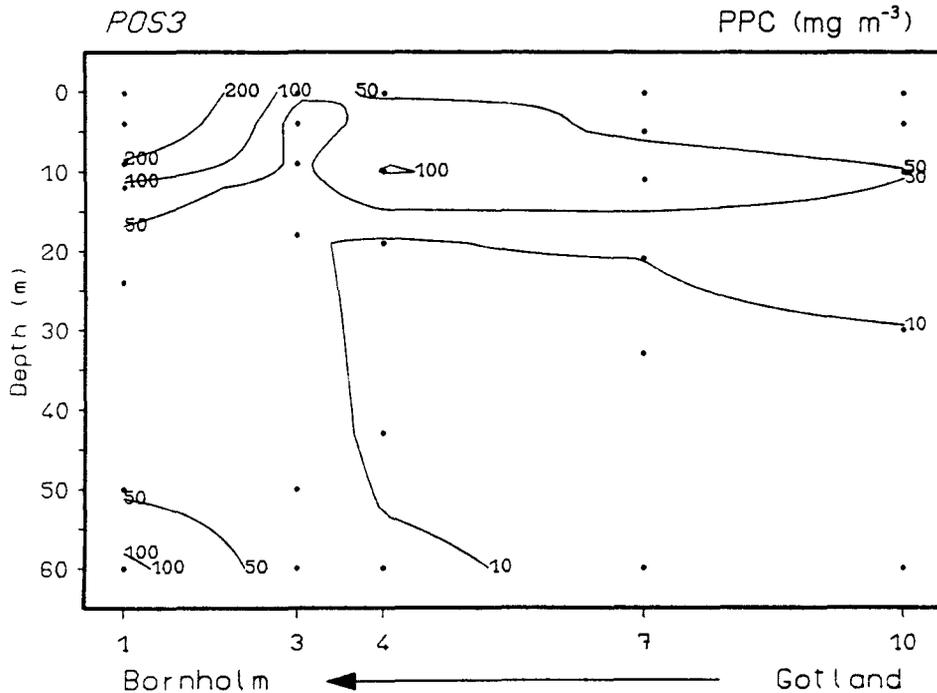


Abb. 44: Isolinien des Phytoplanktonkohlenstoffs für den Schnitt Gotland-Bornholm in der mittleren Ostsee 1982.

1985). Auch in 60 m Tiefe kommt eine hohe PPC-Konzentration vor. In beiden Tiefen besteht diese Biomasse bis zu 98% aus Mesodinium. Sowohl in der Oberfläche als auch in 50 m Tiefe werden über 60% der Zellzahl/Liter und der Mesodinium-Biomasse nur von der 37 μm -Fraktion gestellt ($8,6 \cdot 10^4$ in 0 m, $2,6 \cdot 10^4$ Zellzahl/Liter in 60 m).

Der Protozooplankton-Kohlenstoff (PZC) bleibt bei beiden Schnitten unterhalb von 20 mg m^{-3} .

Die Fluoreszenz (Abb. 45) zeigt in +1 m wenig Veränderung von Station 10 zu Station 4; in 0,2 m Tiefe zeigt es eine Zunahme bei Station 7, die nicht mit einer Chlorophyllzunahme einhergeht. Der hohe Chlorophyllgehalt auf der Rückfahrt bei Station 1 konnte allerdings nicht mit einer Fluoreszenzregistrierung verglichen werden, da die Probennahme bei dieser Station nachts erfolgte.

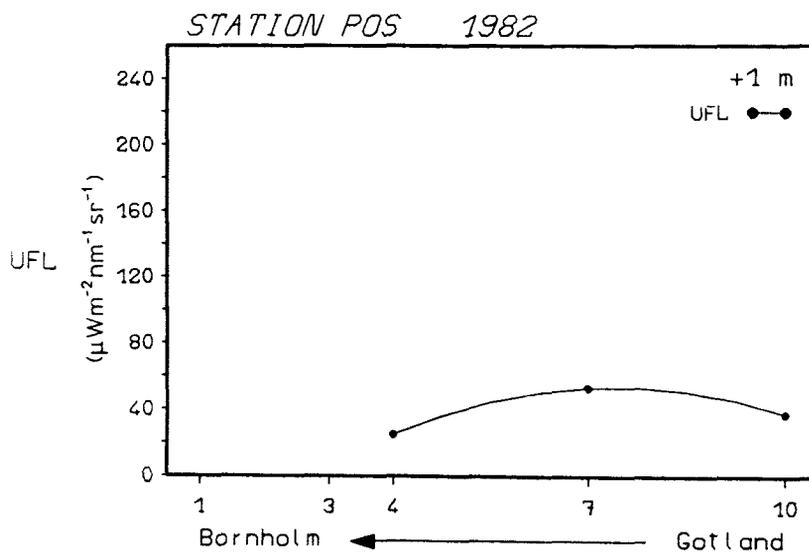


Abb. 45: Verlauf von UFL-Signal (+1, 0,2 m) und Chlorophyllkonzentration (0,2 m) für den Schnitt Gotland-Bornholm in der mittleren Ostsee 1982. Fortsetz. nächste Seite.

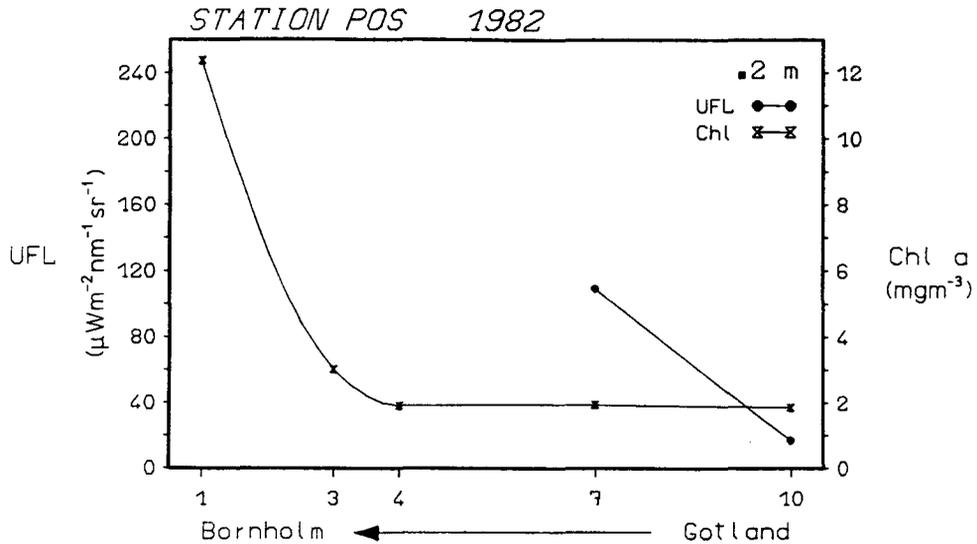


Abb. 45: Fortsetzung

Die BOSEX-Dauerstation

Abb. 46 stellt die Verteilung des Phytoplanktonkohlenstoffs (PPC) in der Wassersäule dar, der sich vom 11.-17. Mai auf der BOSEX-Dauerstation entwickelt hat. Zu Beginn der Dauerstation beträgt die höchste Biomasse über 60 mg m^{-3} und besteht überwiegend aus Nanoflagellaten; die oben schon erwähnten Diatomeen und M. rubrum sind von zweitrangiger Bedeutung. Der Chlorophyllgehalt beträgt zu dieser Zeit weniger als 2 mg m^{-3} (Peinert 1985). Bis zum Ende der Dauerstation verlagert sich die 30 mg m^{-3} PPC-Isolinie von ca. 20 m nach oben auf 10 m Tiefe. Eine kleine Population von Nanoflagellaten und Diatomeen bleibt weiterhin bestehen, während die Biomasse von M. rubrum zunimmt. Am letzten Tag hat das Chlorophyll eine Konzentration von über 2 mg m^{-3} erreicht (Peinert 1985).

Der Protozooplanktonkohlenstoff (PZC) bleibt während dieser Zeit unter 10 mg m^{-3} .

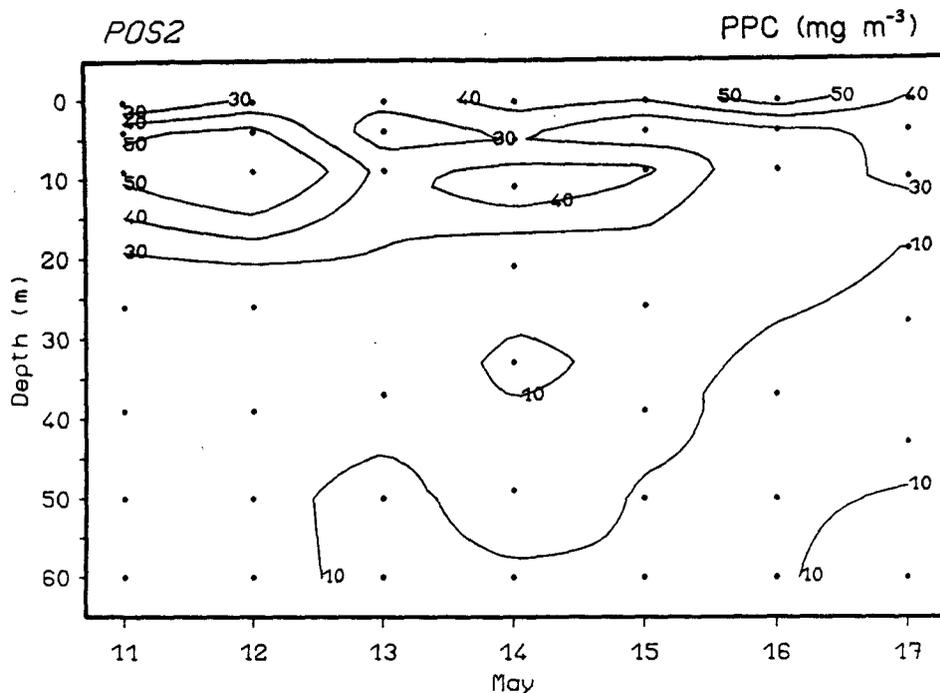


Abb. 46: Isolinien des Phytoplanktonkohlenstoffs auf der BOSEX-Dauerstation in der mittleren Ostsee 1982.

Der Verlauf der Fluoreszenz (UFL) und der Chlorophyll-Konzentration für die Zeit der Dauerstation ist in Abb. 47 dargestellt. In dieser Zeit steigt die Chlorophyllkonzentration ein wenig an, bleibt aber unter 3 mg m^{-3} . Die Fluoreszenz zeigt allerdings in allen Tiefen einen unterschiedlichen Verlauf, der meist nicht mit dem des Chlorophylls einhergeht. In +1 m hat das UFL-Signal am 13. und 16. Mai seine höchste Strahldichte von fast $80 \text{ } \mu\text{W m}^{-2} \text{ nm}^{-1} \text{ sr}^{-1}$, während es diese gleiche Zunahme in 0,2 m am 14. Mai zeigt. Auch in 1 m Tiefe ist die Zunahme ähnlich wie in +1 m. Der Verlauf des UFL-Signals in 2 und 4 m entspricht, mit Ausnahme der entgegengesetzten Entwicklung in 4 m am letzten Tag, am ehesten dem Verlauf des Chlorophylls in dieser Untersuchungsperiode.

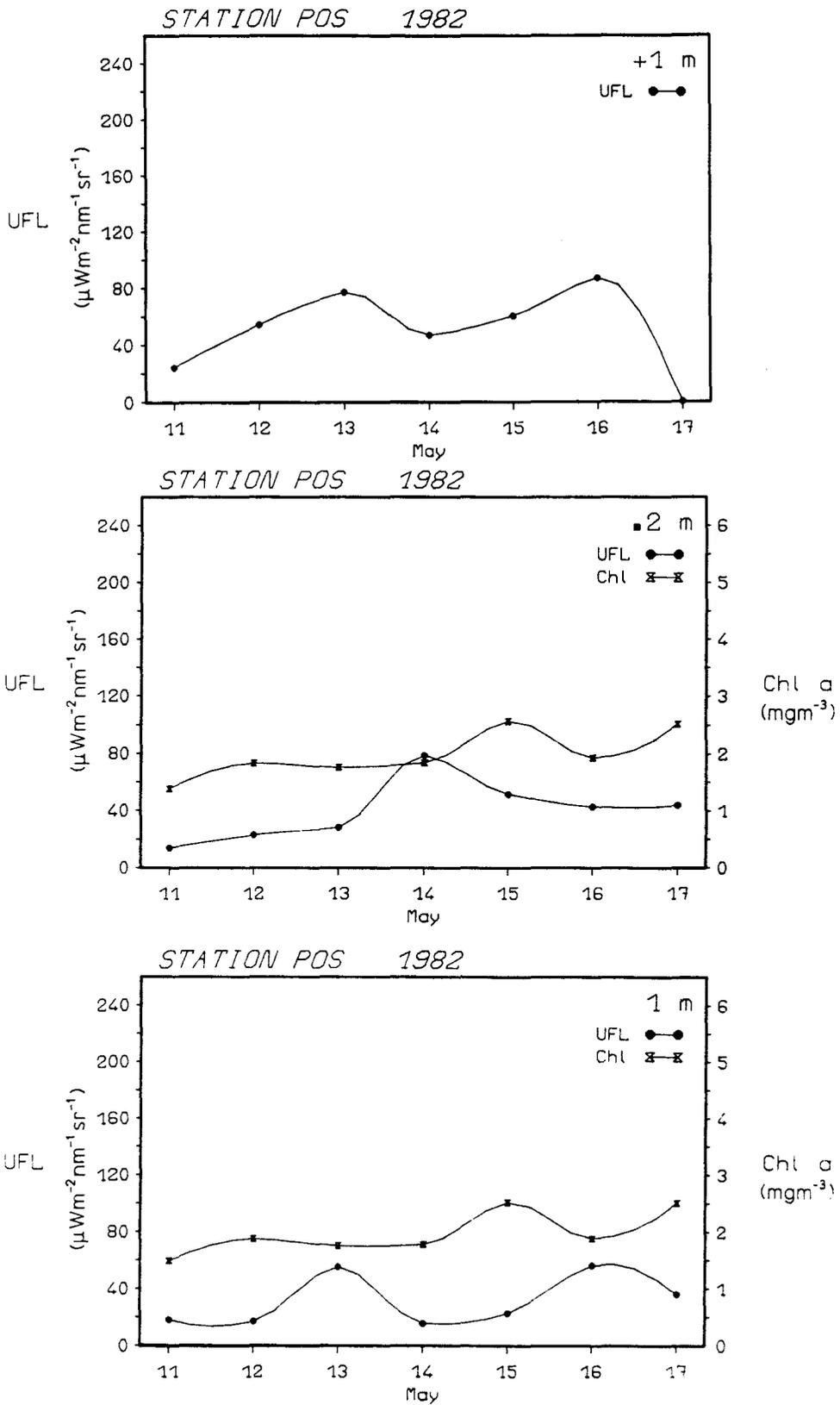


Abb. 47: Verlauf von UFL-Signal (+1, 0,2, 1, 2, 4 m) und Chlorophyllkonzentration (0,2, 1, 2, 4 m) auf der BOSEX-Dauerstation in der mittleren Ostsee 1982.
Fortsetz. nächste Seite.

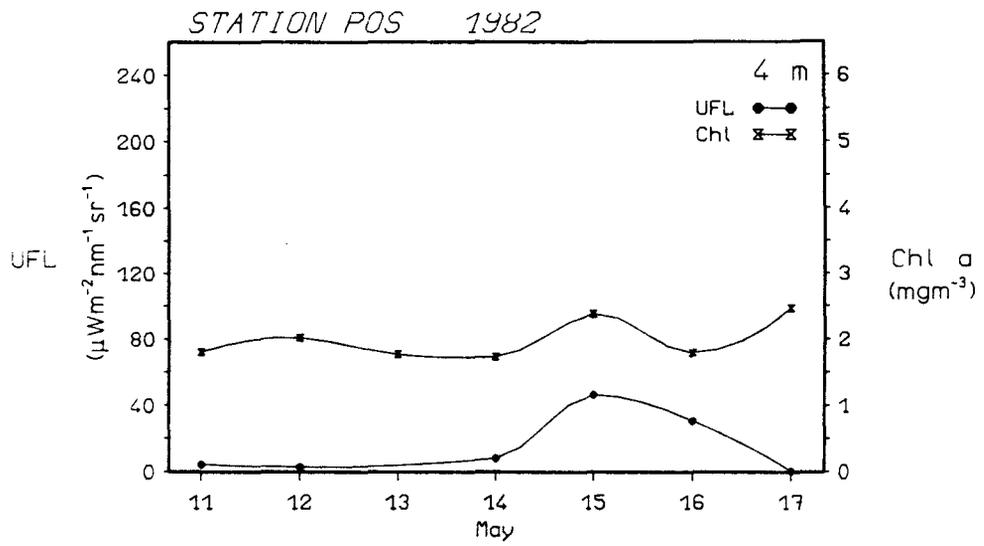
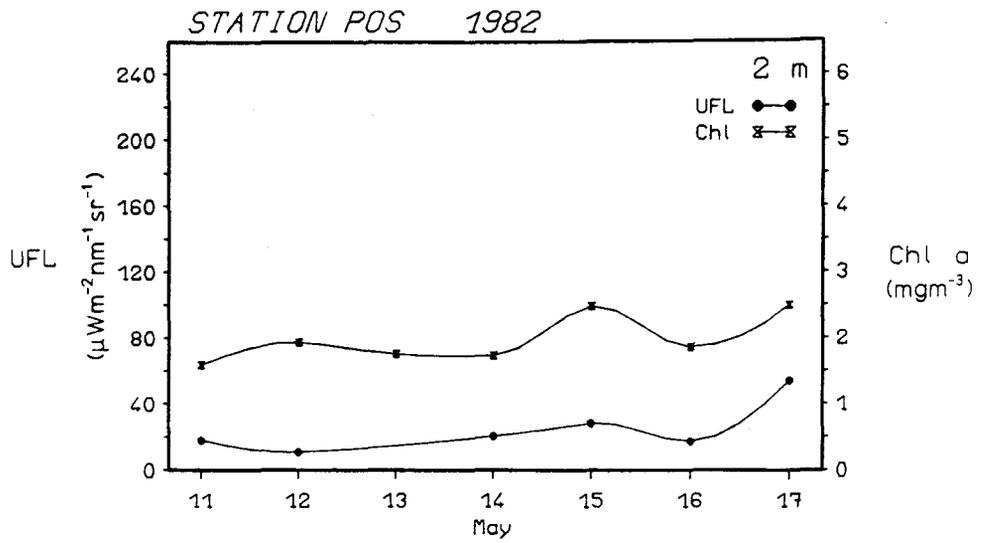


Abb. 47: Fortsetzung

4.4. Korrelation zwischen Fluoreszenz und Chlorophyll

Ein Ziel dieser Arbeit beinhaltet die Suche nach Anhaltspunkten für eine kausale Beziehung zwischen den Fluoreszenzsignalen und Chlorophyllkonzentrationen. Die Betrachtung der zeitlichen Entwicklung dieser beiden Meßgrößen in den vorangegangenen Abschnitten deutete jedoch bereits an, daß die Fluoreszenz weitgehend unabhängig vom Chlorophyllgehalt zu variieren scheint. Um die Möglichkeit eines direkten Bezuges zwischen den beiden Parametern näher zu untersuchen, wurden die Daten bei jeweils gleichen Wassertiefen miteinander korreliert. Die Resultate sind der Vollständigkeit halber in Anhang A5., gesondert nach Regionen und Tiefen, dargestellt. Abbildungen mit weniger als drei Datenpaaren wurden jedoch nicht erstellt. Da mehrfach eine zu geringe Anzahl von UFL-Registrierungen aus einem Meßgebiet vorlag und, wie man sich leicht überzeugen kann, insgesamt eine große Streuung der Datenpaare auftritt, wurde auf rigorose statistische Tests (z.B. Bestimmung von Korrelationskoeffizienten und Signifikanzanalysen) verzichtet. Es zeigt sich bis auf wenige Ausnahmen, bei denen die Meßwerte anscheinend relativ gut miteinander korreliert sind, daß eine große Variabilität der UFL-Signale bei gleichbleibenden Chlorophyllkonzentrationen vorhanden ist. In Kapitel 6 wird gezeigt, daß ein Hauptgrund für die geringe Korrelation darauf zurückzuführen ist, daß das Fluoreszenzsignal aus einem bestimmten optischen Volumen stammt und einen über dieses Volumen integrierten Meßwert darstellt. Zuvor sollen jedoch im folgenden Kapitel eine Reihe von Faktoren herausgestellt werden, die die beobachtete Variabilität des Fluoreszenzsignals generell verursacht haben können.

KAPITEL 5

Diskussion der Meßergebnisse

Im ersten Abschnitt der nun folgenden Diskussion werden die im Pelagial ablaufenden Ereignisse erörtert. Der darauffolgende Abschnitt, in dem die Variabilität der Fluoreszenz innerhalb eines Tages diskutiert wird, beginnt mit einem Überblick von Ergebnissen aus der Literatur, in der etliche zellinterne Mechanismen, mit denen Phytoplankton auf Lichtfluktuationen reagieren kann, beschrieben sind. Daraufhin werden die verschiedenen physikalischen Prozesse, die die Einstrahlung innerhalb eines Tages verändern und Schwankungen in der Fluoreszenz zur Folge haben können, den vorliegenden Fluoreszenzmessungen gegenübergestellt. Zum Abschluß werden solche Faktoren hervorgehoben, die Veränderungen in der Fluoreszenz über einen längeren Zeitraum als jeweils einen Tag hervorgebracht haben können.

5.1. Die Entwicklung im Pelagial

Untersuchungen in der westlichen Ostsee gehen bis 1882 zurück, als Victor Hensen Phytoplankton aus Netzfängen in der Kieler Bucht unter dem Mikroskop analysierte. In den hundert Jahren seit dieser ersten wissenschaftlichen Erkundung sind eine Vielzahl von Arbeiten erstellt worden, die uns Aufschluß über biologische, chemische und physikalische Aspekte des Pelagials geliefert haben. Ausführliche Darstellungen sind bei Lenz (1974) und Smetacek (1985 a) nachzulesen.

Diese Untersuchungen haben gezeigt, daß die Ereignisse im Pelagial trotz großer jährlicher Variabilität ein sich jährlich wiederholendes saisonales Muster aufweisen. Smetacek et al. (1984), Smetacek (1985 a) und von Bodungen (1986) stellen die folgenden charakteristischen Phasen heraus:

1. eine Winterphase, die durch eine geringe Phytoplankton- und Zooplanktonbiomasse gekennzeichnet ist;
2. eine Frühjahrsphase, in der durch die saisonale Zunahme des Lichts ein schnelles Algenwachstum zu einer Blüte mit hoher Biomasse und Verbrauch der im Winter akkumulierten Nährsalze führt;
3. eine Spätfrühjahrsphase, in der das erste Zooplanktonmaximum auftritt;
4. eine Sommerphase, in der sich mehrere Phytoplanktonblüten und Zooplanktonvermehrungen abspielen und
5. eine Herbstphase, die durch ein oder zwei Phytoplanktonblüten charakterisiert ist.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Messungen innerhalb der als Herbst-, Winter-, Frühjahrs-, und Spätfrühjahrsphasen bezeichneten Zeiträume durchgeführt. Da in meiner Untersuchung über die Entwicklung des Pelagials keine erheblichen Abweichungen von dem oben genannten Schema eintraten, kann hier auf eine erneute Diskussion verzichtet werden.

Zwischen der Kieler Bucht und der Kieler Förde existieren trotz vieler grundsätzlicher Übereinstimmungen gewisse regionale Unterschiede. Die Bedeutung der Hydrographie für die unterschiedliche Entwicklung in der Phytoplanktonpopulation der Kieler Förde im Vergleich zur Kieler Bucht hat Stienen (1986) ausführlich untersucht. Meine Ergebnisse, die im selben Zeitraum gewonnen worden sind, lassen nahezu die gleiche pelagische Entwicklung, wie von Stienen vorgefunden, erkennen, so daß hier eine nähere Betrachtung in diesem Zusammenhang nicht notwendig ist.

Das pelagische System in der mittleren Ostsee befand sich im Mai 1982 in einer Phase, die von Peinert (1985) als Übergang zwischen Frühjahr und Sommer bezeichnet wurde. In einer solchen Phase mit günstigem Lichtklima in der flachen Oberflächenschicht und hoher Nährsalzkonzentration unterhalb dieser Schicht wird die Entwicklung und Verbreitung eines motilen, relativ schnell-schwimmenden Organismus, wie z.B. des photoautotrophen Ciliaten Mesodinium rubrum, begünstigt. Da diese Organismen durch Vertikalwanderung Nährsalze in der Tiefe aufnehmen und sie in der Oberflächenschicht in Biomasse umsetzen können, hat das Vorkommen dieser Ciliaten eine große Bedeutung als "biologischer Transportweg", um die durch die Frühjahrssedimentation entstandenen Verluste an essentiellen Elementen aus der Oberflächenschicht teilweise wieder auszugleichen.

In diesem Zusammenhang soll auch die Größenverteilung von Mesodinium in der Wassersäule diskutiert werden. Sowohl zu Beginn als auch am Ende dieser Untersuchung gehört die überwiegende Mehrzahl der Zellen und Biomasse in 50 bzw. 60 m Tiefe der 37 µm Größenfraktion an. Über Entwicklungsgeschichte und Teilungsraten von Mesodinium ist bisher so gut wie nichts bekannt, außer daß dieser Organismus sich durch Fission teilt (Lindholm 1985). Mesodinium ist schon öfters unterhalb von 30 m Wassertiefe gefunden worden (Lindholm 1985), aber eine Erklärung dafür fehlt bisher. Das Vorkommen gerade dieser Größenklasse unterhalb der euphotischen Schicht kann hypothetisch gesehen mit ihrem Teilungszyklus zusammenhängen. Dies würde

bedeuten, daß sich Zellen mit überwiegend dieser Größe teilen, und zwar in tieferen Schichten der Wassersäule, wo ein hohes Reservoir an Nährsalzen zur Verfügung steht. Zusammen mit einem eventuell geringeren Vorkommen von Freßfeinden in diesen Tiefen könnte das erfolgreiche Auftreten von Mesodinium durch diese Überlebensstrategie erklärt werden. Diese Hypothese bedarf allerdings der Überprüfung durch detaillierte Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie und Vertikalverteilung dieser Organismen.

Die übrigen Abschnitte der Diskussion werden der Phytoplanktonfluoreszenz gewidmet.

5.2. Die Variabilität der Fluoreszenz im Tagesverlauf

Bei Literaturrecherchen zur Phytoplanktonfluoreszenz fiel mir auf, daß sich bisher nur wenige Untersuchungen mit der sonnenlichtangeregten Fluoreszenz befaßt haben. Die meisten Untersuchungen beruhen auf Messungen der durch Kunstlicht angeregten Fluoreszenz mit einem Turner Fluorometer oder einer Fluoreszenzsonde (z.B. Variosens oder EOS). Bei der Diskussion der hier verwendeten passiven Methode sollen veröffentlichte Resultate aus der aktiven Fluorometrie zu Vergleichen herangezogen werden. Es soll dabei jedoch nicht außer acht gelassen werden, daß zwischen den beiden Methoden Unterschiede bestehen, die möglicherweise zu unterschiedlichen Ergebnissen führen können.

Die Fluoreszenzmessungen über den Zeitraum von einem Tag ließen keinen eindeutigen Tagesgang erkennen. Untersuchungen des Verlaufs des Verhältnisses von Fluoreszenz zu Chlorophyll innerhalb eines Tages haben ergeben, daß dieser Quotient um das 3-fache (Stienen 1981, Uehlinger 1985) bzw. 3,6-fache (Rabbani 1984) schwankt. Diese Messungen sind mit Methoden der aktiven Fluorometrie gewonnen worden, und obwohl sie die emittierte Fluoreszenz aus einem kleinen, jedoch konstanten Volumen von Meerwasser registrieren, sind die Schwankungen dennoch verhältnismäßig hoch. Infolgedessen wäre zu erwarten, daß Messungen der emittierten Fluoreszenz, die auf der Registrierung der Rückstrahlung im Meer basieren und daher nicht aus einem kleinen Volumen stammen, eine wesentlich größere Schwankung des Verhältnisses von Fluoreszenz zu Chlorophyll aufweisen. Dies ist jedoch nicht der Fall, denn die Strahldichtemessungen der Fluoreszenz zeigen, daß innerhalb eines Tages maximale Schwankungen um das 4,8-fache auftraten. Wenn man Extremwerte

vernachlässigt (ca. 17% aller Werte), dann schwankt das Verhältnis von Fluoreszenz zu Chlorophyll um maximal das 3-fache, bei zwei Dritteln der verbliebenen Werte nur um maximal das 2-fache. Somit liegen die hier erhaltenen Schwankungen in etwa der gleichen Höhe wie die von Stienen (1981), Rabbani (1984) und Uehlinger (1985) gefundenen.

Es stellt sich nun die Frage nach möglichen Faktoren, die eine Wirkung auf die Fluoreszenzemission ausüben und folglich die beobachtete Fluoreszenzvariabilität verursacht haben können. In der nun folgenden Diskussion werden solche Faktoren, die dafür in Frage kommen, getrennt betrachtet, obwohl es sich wahrscheinlich meistens um multifaktorielle Einwirkungen handelt. Ein solcher Faktor, der sowohl eine unmittelbare Bedeutung für die Emission von Fluoreszenz hat, als auch gleichzeitig Veränderungen innerhalb eines Tages zeigt, ist die Einstrahlungsstärke. Untersuchungen haben ergeben, daß Veränderungen in der Einstrahlungsstärke eine Variation der Fluoreszenz innerhalb eines Tages um das 4-fache bewirken können (Günther 1986). Damit eine übersichtliche Erörterung dieser Veränderlichkeit möglich wird, ziehe ich es im folgenden analog zur Arbeit von Falkowski (1984) vor, die Zeitskala, bei der Lichtänderungen stattfinden und sich auswirken können, als Leitfaden zu verwenden. Zuvor werden jedoch noch einige interne Mechanismen, mit denen Zellen auf kurzfristige Lichtfluktuationen reagieren und die sich möglicherweise auf die Fluoreszenzemission auswirken, vorgestellt. Da ich mich mit diesen Aspekten nicht experimentell befaßt habe, wird sich dieser Abschnitt nur auf Arbeiten aus der Literatur beziehen.

5.2.1. Literaturübersicht zur Reaktion von Phytoplankton auf Einstrahlungsschwankungen

Prézelin und Boczar (im Druck) vermuten, daß Zellen auf kurzfristige Lichterhöhungen (im Sekunden- bis Minutenbereich) reagieren, indem sie absorbierte Lichtenergie von Photosystem II an Photosystem I weitergeben können. Dieser Prozeß, als "spillover" bezeichnet, hätte zur Folge, daß die Intensität der Fluoreszenzemission von Photosystem II (von wo 90% der in vivo Fluoreszenz stammt) abnehmen würde. Fluoreszenz von Photosystem I würde unter diesen Umständen jedoch nicht zunehmen, da dieses System sich in einem niedrigeren Energieniveau als Photosystem II befindet und nur sehr schwach Licht emittiert (Papageorgiou 1975, Lavorel und Etienne 1977). Die oft

beobachtete Erniedrigung der Fluoreszenz in der Meeresoberfläche erklärt Vincent (1979) als Folge dieses Prozesses.

Rabbani (1984) hat festgestellt, daß Änderungen in der Intensität des Lichts den Fluoreszenzwirkungsgrad (FWG = Fluoreszenz/Chlorophyll-a) beeinflussen und zu morphologischen und physiologischen Veränderungen in der Zelle führen. Seine Beobachtungen an Kulturen von Cricosphaera carterae, die an verschiedene Lichtintensitäten adaptiert waren, haben ergeben, daß sich die Chloroplasten mit zunehmender Erhöhung der Lichtintensität verkleinern und daß sich ihre Anzahl pro Zelle erhöht. Ferner nahm sowohl die Anzahl der Thylakoide, die Größe der Chloroplasten und Zellen und der Chlorophyllgehalt pro Zelle ab, während die Membrandicke der Thylakoide zunahm. Dagegen zeigte FWG bei Quantenflußdichten bis zu $135 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ eine lineare Zunahme, während er bei darüber liegenden Werten abnahm.

Eine Erklärung für diese Ergebnisse läßt sich aus der Arbeit von Collins et al. (1985) ableiten: sie haben an schattenadaptierten Kulturen eine Zunahme in der Konzentration an Chlorophyll pro Zelle und eine Abnahme des Zellvolumens gefunden, während es bei sonnenadaptierten Algen umgekehrt war. Dadurch ergibt sich den Autoren zufolge eine Zunahme in der Absorptionseffizienz bei schattenadaptierten Algen. Damit ist auf Grund der Reduzierung der Selbstbeschattung durch Chloroplasten eine Zunahme in der Fluoreszenz verbunden (Falkowski und Kiefer 1985). Solche Veränderungen in der Absorptionseffizienz würden die Zu- bzw. Abnahme der von Rabbani (1984) beobachteten Fluoreszenz in Abhängigkeit von der Einstrahlung erklären. Möglicherweise entspricht bei der Algenart und den Kulturbedingungen, die er gewählt hat, eine Quantenflußdichte von $135 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gerade jenem Wert, bei der entweder die Erhöhung der Selbstbeschattung durch Chloroplasten (Falkowski und Kiefer 1985) oder die Verminderung der überschüssigen Energie von PSII durch "spillover" an PSI (Prézelin und Boczar, im Druck) zu einer Minderung von FWG führen kann. Auch Rosen und Lowe (1984) und Post et al. (1985) haben eine Verringerung der Chlorophyllkonzentration pro Zelle mit zunehmender Lichtintensität festgestellt.

Änderungen in den Zellen sind ebenfalls durch die Dauer der erhöhten Lichtintensität bedingt. Innerhalb von 2 Minuten nach Erhöhung der Lichtintensität hat Rabbani (1984) an Kulturen derselben Algenart Veränderungen in der Thylakoidmembran gefunden; wurde die Dauer der erhöhten Lichtintensität auf 2-10 Minuten verlängert, so kam es auch zu Chloroplastenbewegungen. Die

Änderung vom FWG hing dagegen von der Adaptationsintensität ab: bei niedriger Adaptationsintensität hat jede höhere Einstrahlungsintensität innerhalb der ersten 30 Sekunden zu einer Zunahme in der Fluoreszenz geführt, während bei Adaptationsintensitäten von über $165 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sowohl niedrigere als auch höhere Einstrahlungsintensitäten in der Regel zu einer Abnahme der Fluoreszenz geführt haben.

Wie in Kapitel 2.2.2. beschrieben wurde, kann ein Lichtphoton nach seiner Absorption entweder in die Kette der photochemischen Prozesse gelangen oder als Fluoreszenz aus der Zelle emittiert oder als Wärme dissipiert werden. Welchen dieser Wege das absorbierte Photon letztlich einschlägt, hängt vom Zustand des Reaktionszentrums des Photosystems ab: ist das Zentrum "offen" (d.h. oxidiert), wird die Fluoreszenzemission minimal sein, doch ist es "geschlossen" (d.h. reduziert), wird die Emission maximal sein (Falkowski und Kiefer 1985). Die Anzahl der Zentren, die offen bzw. geschlossen sind, hängt ab vom Absorptionsquerschnitt, der Quantenflußdichte und der Minimalzeit, die Elektronen benötigen, um sich durch die Elektronentransport-Kette, die PSII mit PSI verbindet, zu bewegen (Falkowski et al. 1984, 1986). Wenn das Zeitintervall zwischen der Absorption einzelner Photonen geringer ist als diese Minimalzeit, dann nimmt die Wahrscheinlichkeit, daß die Lichtenergie als Fluoreszenz emittiert oder als Wärme abgegeben wird, zu (Falkowski et al. 1985). Außerdem ist der Absorptionsquerschnitt keine unabhängige Variable, sondern hängt seinerseits von der Einstrahlung, der Nährsalzzufuhr und der Zellgröße ab (Kiefer und Mitchell 1983, Dubinsky et al. 1986, Geider et al. 1986).

Post et al. (1985) haben festgestellt, daß der Absorptionsquerschnitt und die Minimalzeit für Algen, die sonnenadaptiert waren, niedriger ist als für Algen, die schattenadaptiert waren. Ferner sind diese Autoren zu dem Ergebnis gekommen, daß die Rate, mit denen physiologische Änderungen innerhalb der Zelle stattfinden, beim Wechsel von Dunkel zu Hell höher ist als beim umgekehrten Wechsel. Dies kann bedeuten, daß hohe Lichtintensitäten eine größere "Gefährdung" für Algen darstellen und sie deshalb schneller adaptieren müssen (Gallegos et al. 1983).

Obwohl man die vorgestellten Strategien der Adaption an Veränderungen im Lichtklima bereits gut kennt, kommen Richardson et al. (1983) zu dem Ergebnis, daß trotzdem kein einheitliches Bild der Phytoplanktonadaption existiert. Falkowski und Kiefer (1985) betonen, daß bei hoher Einstrahlung

zwar die Fluoreszenzemission abnimmt, aber die Sauerstoffproduktion gleichbleibt. Obwohl der für diesen Effekt verantwortliche Mechanismus noch unbekannt ist, zeigt dieses Beispiel, daß das Absinken der Fluoreszenz bei steigenden Lichtintensitäten nicht eine Inhibition der Photosynthese zur Folge haben muß. Bisher wurden hohe Lichtintensitäten als Auslöser für die Photoinhibition angegeben, während neuerdings einige Autoren Photoinhibition auch unter relativ niedriger Einstrahlung beobachtet haben (Samuelsson und Richardson 1982, Platt et al. 1980, 1982). Eindeutige Erklärungen für diese Diskrepanz gibt es bisher allerdings nicht; offensichtlich sind mehrere Prozesse, die auf unterschiedlichen Zeitskalen wirksam sind, bei der Photoinhibition beteiligt (Falkowski 1984).

In der Literatur wird die Bezeichnung Photoinhibition für die Abnahme sowohl der Fluoreszenz als auch der Photosynthese unter hohen Lichtintensitäten verwendet. Um hier zwischen diesen beiden Prozessen differenzieren zu können, wird unter dem Begriff Photoinhibition weiterhin eine Abnahme der Photosynthese verstanden, während die Fluoreszenzabnahme ausdrücklich als Photoinhibition der Fluoreszenz bezeichnet wird.

Bei Felduntersuchungen können mehrere physikalische Prozesse die Absorption und Emission von Lichtphotonen über unterschiedliche Raum- und Zeitskalen beeinflussen. Hinzu kommt, daß man nicht selten eine relativ große Diversität an Phytoplanktonarten in der Wassersäule findet, die sich ihrerseits in unterschiedlichen Wachstumsphasen und physiologischen Zuständen befinden. Im folgenden Abschnitt soll versucht werden, die in dieser Arbeit gefundene tageszeitliche Variabilität der Fluoreszenz auf Fluktuationen in der Einstrahlungsstärke zurückzuführen. Weitere physikalische und biologische Faktoren sind entweder auf einer längerfristigen Zeitskala wirksam oder zeitunabhängig; sie werden daher in Abschnitt 5.3. behandelt.

5.2.2. Der Einfluß von Einstrahlungsschwankungen auf die Fluoreszenz

Sonnenstand, Wolken, Oberflächenwellen und Durchmischungsprozesse bewirken ein wechselndes Lichtklima im Meer, was Veränderungen in der Absorption und Verarbeitung des Lichts durch das Phytoplankton hervorrufen kann. Die vier genannten Ursachen und ihre Bedeutung für die Fluoreszenz werden nun der Reihe nach in Erwägung gezogen.

Sonnenstand:

Hohe Einstrahlungsstärken bei hohem Sonnenstand können eine Photoinhibition, d.h. eine Abnahme der Lichtabsorption und eine Verringerung der Primärproduktion verursachen. Beobachtungen der Photoinhibition bei in situ Messungen gibt es zwar schon seit 50 Jahren (Marshall und Orr 1928; siehe Harris 1980 b für eine Zusammenfassung), aber die Mechanismen der Photoinhibition wurden erst von Jones und Kok (1966 a,b) ermittelt. Das Auftreten eines Fluoreszenzminimums unter hohen Lichtintensitäten hat Kiefer (1973 a,b) beobachtet und als Photoinhibition der Fluoreszenz bezeichnet. In Feld- und Laboruntersuchungen hat er ein Fluoreszenzminimum während der Mittagszeit, also zur Zeit der maximalen Einstrahlung, registriert. Einstrahlungsstärken von 70-140 W m⁻² ergaben sich als untere Grenze, bei der eine Photoinhibition der Fluoreszenz eintritt. Seitdem haben mehrere Autoren eine Fluoreszenzabnahme unter hohen Lichtintensitäten beobachtet (z.B. Heaney 1978, Marra 1978, Stienen 1981, Rabbani 1984). Dieses Phänomen, bei dem Fluoreszenz im umgekehrten Verhältnis zur Einstrahlung steht, ist als Kautsky-Effekt bekannt (Kautsky und Hirsch 1931, Kautsky et al. 1932). Dieser Effekt tritt auf, nachdem Algen hohen Bestrahlungsstärken ausgesetzt worden sind, und besteht aus zwei zeitlich verschiedenen Komponenten, einer anfänglich schnellen (<1 sec) Zunahme der Fluoreszenz und einer anschließenden Abnahme auf ein konstantes Fluoreszenzniveau.

Fluoreszenzminima habe ich bei meinen Tagesgangsmessungen des öfteren zwischen 12 und 14 Uhr beobachtet (Abb. 22), obwohl nicht immer gleichzeitig auch das Tagesmaximum der Einstrahlungsstärke vorhanden war. Selbst an den letzten drei Meßtagen im März 1984, an denen die maximalen Einstrahlungsstärken weit oberhalb der oben angegebenen unteren Grenze von 70-140 W m⁻² lagen, konnte ein entsprechender Rückgang in der Fluoreszenz nicht eindeutig verzeichnet werden. Andere Faktoren können daher unter diesen Bedingungen nicht ausgeschlossen werden.

Wolken:

Wolken können die auf die Meeresoberfläche auftreffende Lichtintensität um das 10-fache verringern; die Einstrahlungsschwankungen werden direkt mit derjenigen Periode in die Tiefe transmittiert, mit der die Wolken am Himmel vorüberziehen (Dera und Gordon 1968). Kiefer (1973 b) simulierte die ent-

sprechenden Lichtveränderungen im Labor und registrierte die Auswirkung des unterschiedlichen Lichtangebots auf Diatomeenkulturen. Ihre Reaktion war folgende: bei hoher Lichtintensität trat niedrige Fluoreszenz auf und umgekehrt. Abbott et al. (1982) fanden bei ihren Untersuchungen im sehr klaren Lake Tahoe (mittlere Secchi-Tiefe 30 m) ebenfalls solche Fluoreszenzänderungen als direkte Reaktion auf kurzfristige, durch Wolken verursachte Verringerungen der Einstrahlung in Höhe von ca. 315 W m^{-2} (PAR). Rabbani (1984) fand bei kurzfristigen Lichtabnahmen von ca. 155 W m^{-2} (PAR) sowohl bei Kulturversuchen, als auch bei Feldmessungen teilweise ähnliche Reaktionen wie Abbott et al. (1982), stellte jedoch auch fest, daß der Fluoreszenzwirkungsgrad trotz Schwankungen in der Einstrahlung konstant bleiben kann.

Die oben aufgeführten Reaktionen des Phytoplanktons auf die von Wolken verursachte Reduzierung der Einstrahlung können im Prinzip auch den in der vorliegenden Untersuchung gefundenen Fluoreszenzschwankungen zugrunde gelegen haben, speziell bei den Registrierungen in der Oberfläche (0,2 m) oder über dem Meeresspiegel (+1 m). Allerdings waren dabei Einstrahlungsänderungen über den Zeitraum zwischen zwei jeweils aufeinanderfolgenden Registrierungen (eine bis mehrere Minuten), relevant. Aus Abb. 22 geht hervor, daß Änderungen in der Fluoreszenz gelegentlich positiv mit Änderungen in der Einstrahlung korrelieren, und zwar z.B. am 22.3. in 0,2 m und in 2 m. Allerdings kam es auch häufig zu konträren Variationen, so z.B. am 7.3. in +1 m zu einer Fluoreszenzabnahme bei gleichzeitiger Einstrahlungszunahme, jedoch z.B. am 7.3. in 1 m zu einer Fluoreszenzzunahme bei gleichzeitiger Einstrahlungsabnahme. Ferner wurden auch unverändert konstante Fluoreszenzwerte bei zunehmender Lichtintensität gemessen (z.B. am 7.3. in 1 m). Überdies wurde des öfteren beobachtet, daß die Fluoreszenz von einer Meßtiefe zur nächsten gegensätzlich verläuft (z.B. am 7.3. in 0,2 m eine Abnahme und in 1 m eine Zunahme des UFL-Signals). Ob diese auf den ersten Blick inkonsistent erscheinenden wechselseitigen Änderungen auf schnelle Variationen der Einstrahlung zurückgehen, war aus den Registrierungen der Einstrahlungsstärke nicht zu entnehmen, da nur jeweils über 8 Minuten gemittelte Meßwerte vorlagen. Es ist durchaus möglich, daß es in der kurzen Zeitspanne zwischen zwei UFL-Registrierungen zu Lichtveränderungen kam, die eine schnelle Anpassungsreaktion des Phytoplanktons hervorgerufen haben.

Oberflächenwellen:

Änderungen der Bestrahlungsstärke im Meer können auch durch Oberflächenwellen verursacht werden; die Zeitskala dieser Änderungen entspricht der Wellenperiode, die bei etwa 10^{-1} s liegt. Da ihr Wirkungsbereich jedoch auf die Oberfläche beschränkt ist (Dera und Gordon 1968), sind sie hier nur für die 0,2 m tiefen Registrierungen von Relevanz. Uehlinger (1985) simulierte wellenerzeugte Lichtveränderungen im Labor und stellte an Kulturen von Chlamydomonas spec. einen ausgeprägten Kautsky-Effekt fest, selbst bei Lichtfluktuationen mit einer Frequenz von 0,1 Hz. Bei natürlichem Phytoplankton aus 1 m Tiefe des Luzerner Sees konnte er jedoch bei dieser Frequenz und auch bei niedrigeren Frequenzen eine Reaktion im Fluoreszenzsignal erst nach einer Dunkelphase von 2 Stunden beobachten, und zwar eine Zunahme der Fluoreszenz bei abnehmender Bestrahlungsstärke. Dieses Ergebnis bringt zum Ausdruck, daß Algen, je länger sie an Dunkelheit adaptiert sind, eine umso intensivere Fluoreszenzreaktion auf kurzfristige Lichtschwankungen durch Oberflächenwellen zeigen können.

Inwiefern Oberflächenwellen zu den hier beobachteten Variationen in der Fluoreszenz bei geringer Wassertiefe geführt haben, kann nur abschätzend beurteilt werden. Es ist unwahrscheinlich, daß das verwendete Radiometer bei Integrationszeiten von mehreren Sekunden bis zu einigen Minuten solche Fluoreszenzänderungen auflösen konnte, die auf Grund von Oberflächenwellen mit einer Periode von 10^{-1} s auftraten. Es erscheint viel eher möglich, daß sich kurzperiodische Lichtfluktuationen innerhalb der relativ langen Integrationszeit überlagert und daher weitgehend gegenseitig ausgeglichen haben.

Durchmischung:

Meeresalgen können infolge vertikaler Austausch- und Durchmischungsprozesse ziemlich unvermittelt aus dem oberen, lichtdurchfluteten Bereich der euphotischen Zone in tiefere, relativ dunkle Wasserschichten gelangen. Der umgekehrte Vorgang ist ebenfalls möglich. Wegen der damit einhergehenden Lichtgradienten erfährt das Phytoplankton in seinem Lebensraum ein mitunter stark variierendes Lichtklima, an das es sich jedoch anpassen kann, wie aus Kulturversuchen schon seit langem bekannt ist (Falkowski 1980). Kiefer (1973 b) untersuchte die Reaktion unterschiedlich lichtadaptierter Kulturen von Skeletonema costatum auf einen plötzlichen Anstieg der Lichtintensität und

stellte fest, daß die schattenadaptierte Kultur bei Bestrahlungsstärken oberhalb von ca. 210 W m^{-2} einen Rückgang im Verhältnis Fluoreszenz:Chlorophyll zeigte, während die sonnenadaptierte Kultur eine ähnliche Abnahme erst bei ca. 660 W m^{-2} aufwies. Daraus läßt sich schließen, daß die Lichtintensität, die zur Photoinhibition der Fluoreszenz führt, offensichtlich von derjenigen Lichtintensität abhängt, an die die Algen zuvor adaptiert waren. Dies bedeutet, daß Algen, die sich in tieferen Wasserschichten aufhalten, eine Photoinhibition der Fluoreszenz bei einer wesentlich geringeren Zunahme der Einstrahlung zeigen werden als diejenigen, die sich bereits in oberflächennahen Wasserschichten befinden, wo die Einstrahlung von vornherein höher ist (Richardson et al. 1983). Wenn die Algen dann aus den tieferen Wasserschichten infolge der Durchmischung an die Oberfläche transportiert werden, können sie wegen der dort angetroffenen, für sie ungewöhnlich hohen Einstrahlung mit einer Photoinhibition der Fluoreszenz reagieren. In Anbetracht der relativ kurzen Zeit, in der Umwälzung und Durchmischung einer Wassersäule vonstatten gehen können (Denman und Gargett 1983), ist allerdings die vorherige Dauer der Adaptation an ein bestimmtes Lichtklima, relativ gesehen zur Rate der Durchmischung, entscheidend für jegliche Inhibition sowohl der Fluoreszenz als auch der Photosynthese (Lewis et al. 1984).

Es ist sehr wohl denkbar, daß Durchmischungsvorgänge während der Messungen des Tagesganges der Fluoreszenz des öfteren stattgefunden haben, denn während der Frühjahrszeit treten auf der Ostsee häufig Stürme auf (Defant 1974). Einen Hinweis darauf liefert Abb. 16, wo der Salzgehalt in den oberen 12-15 m ab dem 1. März relativ homogen verteilt ist. Es bleibt allerdings ungeklärt, ob die Durchmischungsvorgänge im Frühjahr 1984 mit einer solchen Rate eintraten, daß die beobachtete Häufigkeit einer Abnahme der Fluoreszenz an der Oberfläche überwiegend durch eine Photoadaptation in der Tiefe zustande gekommen ist.

Zusammenfassend läßt sich konstatieren, daß die Schwankungen der Fluoreszenz im Tagesverlauf nicht immer unmittelbar mit Einstrahlungsänderungen einhergingen. Folglich kann die beobachtete Fluktuation des Fluoreszenzsignals durch mehrere der aufgeführten physikalischen Prozesse verursacht worden sein, deren Wirkungen sich überlagern und den Umständen entsprechend gegenseitig verstärkt oder aufgehoben haben mögen. Daher ist es nicht möglich, aus dem vorhandenen Datensatz die Wirkung jedes einzelnen Faktors eindeutig von denen der übrigen Faktoren zu isolieren.

5.3. Die saisonale Variabilität der Fluoreszenz

Die in Abschnitt 5.1. beschriebene saisonale Entwicklung im Pelagial kann charakteristische Variationen der Phytoplanktonfluoreszenz zur Folge haben, beispielsweise während jeweils des Auf- oder Abbaus einer Blüte. Im folgenden wird der Einfluß des physiologischen Zustands, der Zellgröße und der Artenzusammensetzung auf die Fluoreszenz diskutiert. Dabei werden anstelle einzelner Tagesgänge lediglich repräsentative Tagesmittelwerte im saisonalen Zeitablauf miteinander verglichen. Ähnlich wie bei der Betrachtung der physikalischen Faktoren wird sich herausstellen, daß keiner der biologischen Faktoren mit abschließender Gewißheit als der alleinige Verursacher der beobachteten Fluoreszenzvariabilität interpretiert werden kann.

Physiologischer Zustand:

Phytoplankter verbrauchen während ihrer Wachstumsphase Nährsalze. Im Anschluß an ihre Vermehrung, also nach dem Aufbau von Biomasse, verfallen sie infolge einer Verarmung der Nährsalze meist in einen schlechten physiologischen Zustand. Es gibt allerdings widersprüchliche Angaben hinsichtlich des Einflusses von Nährsalzmangel auf die Fluoreszenz. Mehrere Autoren haben bei geringer Nährsalzkonzentration eine um das 3- bis 10-fache erhöhte Fluoreszenz gefunden (Kiefer 1973 b, Loftus und Seliger 1975, Sakshaug und Holm-Hansen 1977, Samuelsson et al. 1978, Rabbani 1984, Droop 1985), während andere Autoren dies nicht beobachtet haben (Cullen und Renger 1979, Setser et al. 1982). Wie lassen sich diese gegenteiligen Befunde erklären?

Cullen und Renger (1979) registrierten an einer Station bei niedrigem Nährsalzgehalt eine geringe Fluoreszenz in den obersten 10 bzw. 20 m Wassertiefe. Aus der Tatsache, daß trotz der niedrigen Nährsalzkonzentration keine erhöhte Fluoreszenz auftrat, folgern die Autoren, daß die Oberflächenpopulation keine Anzeichen von Stress zeigte und vermutlich ein ausreichender Zufluß von Nährsalzen in die Oberflächenschicht vorhanden war. Setser et al. (1982) bekräftigen, daß ihre Ergebnisse denen von Kiefer (1973 b) nicht widersprechen, sondern daß statt des alleinigen Effektes des Nährsalzmilieus bei ihren Beobachtungen artenspezifische Fluoreszenzreaktionen ausschlaggebend waren. Allerdings gaben sie keine Auskunft über die Zusammensetzung der Phytoplanktonpopulation.

Insofern deuten die Beobachtungen einer erhöhten Fluoreszenz bei nie-

driger Nährsalzkonzentration in der Tat auf einen ursächlichen Zusammenhang hin. Obwohl eine Reihe von Arbeiten (Samuelsson und Öquist 1977, Slovacsek und Hannan 1977, Samuelsson et al. 1978, Kiefer et al. 1979, Prézelin und Matlick 1983, Smith 1983, Günther 1984) dem physiologischen Zustand der Algen große Bedeutung einräumt, scheint es noch keine einhelligen Ansichten in bezug auf die verantwortlichen Mechanismen der Fluoreszenzänderung zu geben.

Die Frühjahrsblüte in der Kieler Bucht zeigte in den Jahren 1983 und 1984 die von vielen Untersuchungen her bekannte Entwicklung, nämlich daß die weitgehende Erschöpfung des Reservoirs an Nährsalzen das Ende der Blüte einleitet (von Bodungen 1975). Nachdem die aufgebaute Biomasse sedimentiert ist, befindet sich in beiden Jahren nur noch eine geringe Konzentration an Nährsalzen in der Wassersäule (Weisse 1985). Die Fluoreszenz zeigt nach der Frühjahrsblüte Ende März 1983 in +1 und 0,2 m Tiefe eine Zunahme (Abb. 10). Diese Beobachtung stimmt mit den weiter oben aufgeführten Literaturangaben überein. Dagegen nimmt die Fluoreszenz Ende März 1983 in 1 m Wassertiefe, sowie Ende März 1984 in allen Wassertiefen ab (Abb. 23). Es ist fraglich, ob in diesem Fall eine Photoinhibition der Fluoreszenz stattgefunden und somit den Nährsalzeffekt überlagert haben kann.

Im Gegensatz dazu kommen in der Kieler Förde während des ganzen Jahres hohe Nährsalzkonzentrationen vor (Stienen 1986), so daß man nährsalzlimitiertes Phytoplankton eigentlich nicht erwarten sollte. Dennoch kommt es ab Mitte April bei abnehmendem Chlorophyllgehalt bei Station F in 0,2 und 1 m Tiefe zu einer deutlichen, in 2 m Tiefe zu einer schwachen Fluoreszenzzunahme (Abb. 40). Dieser Effekt könnte durchaus eine Folge des schlechten physiologischen Zustands der Algen gewesen sein.

Zellgröße:

Alpine und Cloern (1985) stellten bei Literaturrecherchen fest, daß der Quotient Fluoreszenz:Chlorophyll in natürlichen Populationen eine 10-fache Variation zeigen kann, die auf biotische und abiotische Einflüsse zurückgeführt wurde. Sie untersuchten daraufhin die Veränderung dieses Quotienten in Abhängigkeit von der Zellgröße, wobei sie ursprünglich vermuteten, daß kleinere Zellen wegen ihrer höheren Photosynthese verglichen mit größeren Zellen einen geringeren Quotienten aufweisen würden. Sie kamen jedoch zu dem Schluß, daß das Verhältnis Fluoreszenz:Chlorophyll beim Ultraplankton

(<5 µm) doppelt so hoch wie beim Nanoplankton (5-22 µm) und 4-mal so hoch wie beim Netzplankton (>22 µm) ist. Eine mögliche Erklärung für diesen Befund könnte in der Absorptionsfähigkeit der Zellen in Abhängigkeit von der Zellgröße liegen. Einen Hinweis hierfür liefert Kirk (1975, 1976): Als Ergebnis von theoretischen Berechnungen der Lichtabsorption in Abhängigkeit von der Zellgröße fand er, daß kleinere Zellen auf Grund ihres größeren Absorptionquerschnitts ("absorption cross section") Licht wesentlich effizienter aufnehmen können als größere. Das würde insbesondere bedeuten, daß kleine Zellen wegen ihrer größeren Absorptionsfähigkeit eine höhere Fluoreszenz relativ zu größeren Zellen emittieren können. Diese Hypothese kann hier allerdings nicht weiter überprüft werden.

Artenzusammensetzung:

Die Artenzusammensetzung einer Phytoplanktonpopulation ist in der Literatur häufig als einer der wichtigsten Faktoren für Unterschiede in der Fluoreszenz charakterisiert worden. Strickland (1968) untersuchte die Abhängigkeit der Fluoreszenz von der Phytoplanktonart an Hand verschiedener Spezies, die unter identischen Bedingungen gehalten worden waren und sich alle in der gleichen Wachstumsphase befanden. Er kam zu dem Ergebnis, daß es einen 5-fachen Unterschied im Verhältnis von Fluoreszenz zu Pigmentgehalt zwischen zwei nah verwandten Gattungen, Coscinodiscus und Thalassiosira, gibt. Es wäre zwar wünschenswert, die Resultate von Laboruntersuchungen analog auf die natürlichen Gegebenheiten übertragen zu können, weil die Artenzusammensetzung auch bei Felduntersuchungen von Bedeutung für die Fluoreszenz ist (z.B. Flemer 1969). Da jedoch bei Untersuchungen an Laborkulturen Arten nur unter kontrollierten Bedingungen und isoliert betrachtet werden, ist es nicht gänzlich unproblematisch, von den Resultaten direkt auf in situ Verhältnisse zu schließen, zumal offenbar nur wenige Arbeiten, die sich mit Feldmessungen befassen, die aktuelle Artenzusammensetzung angeben. Dennoch scheint eine gewisse Tendenz dahingehend vorhanden zu sein, daß man öfter eine unbekanntere Artenzusammensetzung anführt als Erklärung für Fluoreszenzvariationen oder für Ergebnisse, die im Widerspruch zu denen anderer Autoren stehen.

Der Quotient Fluoreszenz:Chlorophyll ist laut Yentsch (1980) bei Diatomeen am höchsten und bei Dinoflagellaten und Grünalgen geringer. Stienen (1981) kommt jedoch zu einem anderen Ergebnis: Er beobachtete den niedrig-

sten Quotienten während einer Diatomeenblüte und einen bis zu 300% höheren Quotienten während einer Dominanz von Nano- oder Dinoflagellaten von 30 µm-Größe.

Bei den Messungen der vorliegenden Arbeit beträgt der Mittelwert des Quotienten UFL/Chl in 0,2 m Wassertiefe bei einer Dominanz von Diatomeen 11, bei Nanoflagellaten 12. Bei einer Dominanz von Dinoflagellaten beträgt er für Ceratien 8, für Prorocentrum minimum 2. Allerdings erhält man Schwankungen des Verhältnisses um das 10-fache bei einer Dominanz von Diatomeen, um das 8-fache bei Nanoflagellaten und um das 2-fache bei Dinoflagellaten sowohl für Ceratien als auch für P. minimum. In Anbetracht dieser Variabilität und der konträren Beobachtungen von Yentsch (1980) und Stienen (1981) erscheint es meines Erachtens wenig zweckmäßig, das Verhältnis von Fluoreszenz zu Chlorophyll nach Phytoplanktongruppen oder Größenklassen einzuteilen. Dafür müßten vielmehr Einflüsse wie Wachstumsphase, Photoadaptation oder physiologischer Zustand der Algen mitberücksichtigt werden, obwohl Angaben über diese Parameter bei Feldmessungen ziemlich schwierig zu erhalten sein dürften. Es soll hier keineswegs bezweifelt werden, daß die Fluoreszenz von Phytoplankton größen- oder artenspezifisch ist; allerdings soll darauf aufmerksam gemacht werden, daß auf Grund der natürlichen Variation der Zellgröße und der Pigmentzusammensetzung einer Phytoplanktonpopulation auch die insgesamt resultierende (größen- und artenspezifische) Fluoreszenz einer gewissen Schwankungsbreite unterliegen kann. Hinzu kommt noch, daß die Absorption der Fluoreszenzstrahlung bei den bisherigen Betrachtungen außer acht gelassen worden ist. Sie spielt jedoch eine maßgebliche Rolle bei der Interpretation von Strahldichte-Registrierungen. Wir wenden uns daher im nächsten Kapitel einer Bestimmung der in situ Fluoreszenzemission zu.

KAPITEL 6

Meeresoptisches Modell zur Analyse der Fluoreszenz

Im vorangegangenen Kapitel wurden mehrere biotische und abiotische Faktoren herausgestellt, die die beobachtete Variabilität der Fluoreszenz im Prinzip beeinflussen haben können. Es war jedoch nicht ohne weiteres möglich, aus dem unmittelbaren Vergleich zwischen UFL-Signal und Chlorophyllgehalt diejenigen Faktoren abzuleiten, die bei einem jeweiligen Typus von Fluoreszenzvariation die ausschlaggebende Rolle gespielt haben. Der Versuch, eine direkte Beziehung zwischen den beiden Parametern bei der jeweils gleichen Wassertiefe herzustellen, hat bis auf wenige Ausnahmen lediglich eine sehr geringe Korrelation ergeben. Eine verbesserte Korrelation kann man hingegen nur dann erreichen, wenn die meeresoptischen Vorgänge, wie in Kapitel 2 beschrieben, in die weitere Auswertung der Daten einbezogen werden. In diesem Kapitel wird nun ein Verfahren entwickelt, das den Effekt einer nach optischen Gesetzen gewichteten Chlorophyll-Verteilung auf das registrierte Signal berücksichtigt.

6.1. Grundlagen des Verfahrens

Zunächst sei an dieser Stelle noch einmal auf die in Anhang A2. zusammengestellten strahlenphysikalischen Begriffsdefinitionen hingewiesen. Diese Definitionen bilden die Grundlage, auf der das folgende Prinzip des optischen Volumens basiert: Die aufsteigende Fluoreszenz-Strahldichte, die ein Radiometer in einer beliebigen Tiefe registriert, stammt aus einem bestimmten Volumen von unterhalb der Sonde, wobei die Größe dieses Volumens bestimmt wird vom Raumwinkel des Instruments, der vorhandenen Stärke der anregenden Einstrahlung und der Attenuation der Fluoreszenzstrahlung, die von den Algen emittiert wird. Die Attenuation einer Strahlung durch Absorption und Streuung im Meer folgt generell dem Gesetz von Lambert-Beer:

$$E(z_2) = E(z_1) \exp(-K_T(\lambda) \cdot \Delta z) \quad (2)$$

Dabei sind $E(z_1)$ und $E(z_2)$ die Bestrahlungsstärken in den Tiefen z_1 und z_2 , $K_T(\lambda)$ ist der gesamte spektrale Attenuationskoeffizient, der von der Wellenlänge λ abhängt, und Δz ist die Differenz zwischen z_1 und z_2 . Der gesam-

te spektrale Attenuationskoeffizient besteht entsprechend den einzelnen attenuierenden Bestandteilen, nämlich einerseits dem Meerwasser an sich und andererseits den im Meerwasser vorhandenen Substanzen, aus mehreren Komponenten. Nähere Angaben hierzu werden im übernächsten Abschnitt gemacht; für die unten folgende Abschätzung des optischen Volumens wird unter Vernachlässigung der Wirkung aller übrigen Substanzen ein Wert von $0,475 \text{ m}^{-1}$ für pures Meerwasser bei 685 nm Wellenlänge (Morel und Prieur 1977) verwendet. Zuvor betrachten wir jedoch den Einfluß der Attenuation auf die ins Meer einfallende und aus dem Meer aufsteigende Strahlung etwas näher.

Abb. 48 a zeigt schematisch den Verlauf der Einstrahlungsstärke E_d ("downward irradiance") mit der Tiefe gemäß dem Lambert-Beer-Gesetz. Man sieht, daß E_d recht schnell abnimmt, wobei das Zusammenwirken zwischen dem

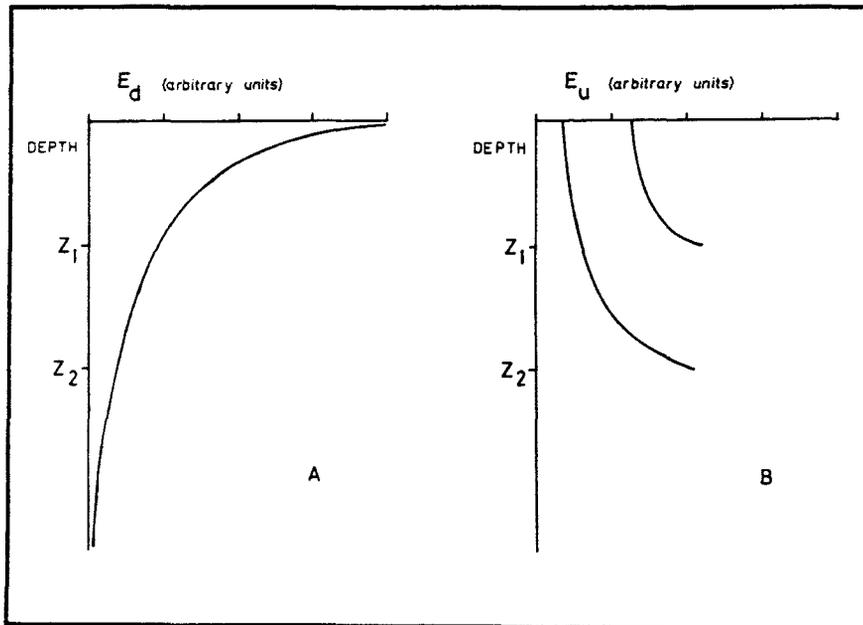


Abb. 48: (A) Schematischer Verlauf der Einstrahlungsstärke (E_d) mit der Tiefe; (B) Schematischer Verlauf der Rückstrahlungsstärke (E_u) an die Oberfläche bei gleicher Ausgangsintensität in den beiden Tiefen z_1 und z_2 .

Attenuationskoeffizienten und der Tiefe z_1 oder z_2 , über die die Strahlung attenuiert wird, die dort eintreffende Einstrahlungsstärke kontrolliert. Dementsprechend erfährt auch die nach oben gerichtete Rückstrahlungsstärke E_u ("upward irradiance") eine exponentielle Abnahme. Wenn man - wie in Abb. 48 b gezeigt - annimmt, daß in zwei unterschiedlichen Tiefen der gleiche Ausgangswert von E_u vorhanden ist, wenn ferner die bestrahlte Fläche konstant ist und die Attenuation durch geometrische Aufweitung vernachlässigt wird, so wird auf Grund des längeren Aufstiegsweges zur Wasseroberfläche dort ein geringerer Wert für E_u aus der Tiefe z_2 als aus der Tiefe z_1 empfangen. Daß sowohl die eingestrahlte als auch die aufsteigende Strahlung der Attenuation unterliegt, hat weitreichende Konsequenzen für die Bewertung der Fluoreszenz von Phytoplankton, wie später noch im Detail dargestellt wird.

Man nehme nun an, daß das Phytoplankton in einem Meßgebiet gleichmäßig mit der Tiefe verteilt ist. Setzt man den o.g. Wert für K_T in Gleichung 2 ein, erhält man für das optische Volumen eine Kugel mit einem Radius von maximal 5 m, aus der etwa 90% der registrierten Fluoreszenzstrahlung entstammt (Topliss und Platt 1986). Obwohl hierbei die Meßcharakteristik (d.h. der Öffnungswinkel) des Radiometers nicht berücksichtigt ist, verdeutlicht diese Abschätzung, daß die Fluoreszenzstrahlung nicht nur von unmittelbar unterhalb der Sonde stammt, sondern daß auch Fluoreszenzstrahlung aus etwas größerer Tiefe zum registrierten Signal beiträgt. Aus diesem Grund müßte man das UFL-Signal mit einem optisch effektiven Chlorophyllgehalt korrelieren, der bei wachsender Entfernung vom Radiometer je nach Absorptionskoeffizient mit der Tiefe exponentiell abnehmend gewichtet ist. Ein Modellansatz, der dieses Prinzip in die weitere Auswertung der vorliegenden UFL-Daten einbezieht, wird im nächsten Abschnitt entwickelt.

Als Grundlage für die Entwicklung des Modells haben mir die Arbeiten von Gower (1980) und Topliss und Platt (1986) gedient, die ich deshalb zunächst erläutern möchte. Gower registrierte die sonnenlichtangeregte Fluoreszenz-Strahldichte in ca. 3 m Höhe über dem Meeresspiegel und bezog das Meßsignal auf eine von 0 bis 10 m Wassertiefe integrierte Chlorophyllverteilung. Er ging bei seinen Berechnungen davon aus, daß sowohl die Einstrahlung, mit der das Chlorophyll in einer bestimmten Tiefe angeregt wird, als auch die aus dieser Tiefe aufsteigende emittierte Fluoreszenz, die zur Oberfläche gelangt, durch Attenuation verringert wird. Das so gewonnene optisch gewichtete Chlorophyll zeigte eine lineare Korrelation mit dem

registrierten Fluoreszenzsignal. Gower fand dennoch eine gewisse Streuung seiner Daten um die Regressionsgerade, was er auf Änderungen in der Fluoreszenzeffizienz zurückführte. Diese Effizienz gibt das Verhältnis von emittierter Fluoreszenz zu absorbiertem Anregungslicht an (Gordon 1979 a, Yentsch und Phinney 1981). Literaturwerte für diesen Quotienten in situ schwanken zwischen 0,84% und 10,08% (Carder und Steward 1985).

Ein weiterer Modellansatz wurde von Topliss und Platt (1986) vorgelegt. Sie registrierten die spektrale Bestrahlungsstärke der Lichteinstrahlung und der Fluoreszenz unter Wasser in mehreren diskreten Tiefen bis zu 80 m. Ihr Verfahren, das ihnen die Bestimmung der in situ Fluoreszenzeffizienz ermöglichte, beruht auf den vereinfachenden Annahmen, daß das Chlorophyll homogen mit der Tiefe verteilt sei, ferner daß die Effizienz nur wenig mit der Tiefe variere und der Strahlungsfluß in allen Richtungen gleich groß sei. Mit diesen Voraussetzungen berechneten sie die Effizienz, indem sie die Attenuationskoeffizienten für Einstrahlung und Rückstrahlung über die Tiefe integrierten und anschließend mit dem Quotienten der gemessenen Bestrahlungsstärken von Fluoreszenz zu Einstrahlung multiplizierten. Ihre Ergebnisse sollen später mit den in der vorliegenden Arbeit erzielten Resultaten qualitativ verglichen werden.

6.2. Entwicklung des numerischen Modellansatzes

Mit dem im folgenden dargestellten Modellansatz wird ein numerisches Verfahren vorgelegt, welches erlaubt, meeresoptische Grundlagen mit dem zuvor gewonnenen Datensatz zu kombinieren. Hierfür stehen sowohl Messungen der Einstrahlungsstärke und der gesamten Attenuation, als auch UFL-Strahldichte-Registrierungen und Chlorophyllbestimmungen aus mehreren diskreten Wassertiefen zur Verfügung. Der Modellansatz hat zum Ziel, den optisch effektiven Chlorophyllgehalt sowie den Wirkungsfaktor, mit dem die Fluoreszenz vom Chlorophyll emittiert wird, auf der Basis des Lambert-Beer-Gesetzes zu bestimmen. Dabei wird nach einer Korrektur für die Attenuation derjenige Fluoreszenzanteil aus der Differenz von jeweils zwei untereinander liegenden UFL-Registrierungen berechnet, der in dem dazwischen liegenden Tiefenbereich emittiert wird.

Dieses Prinzip wird in Abb. 49 schematisch erläutert: Nehmen wir an, ein Radiometer habe in der Tiefe z_1 das Fluoreszenzsignal $UFL(z_1)$ (a) registriert und befinde sich nun in der Tiefe z , die über der ersteren Position

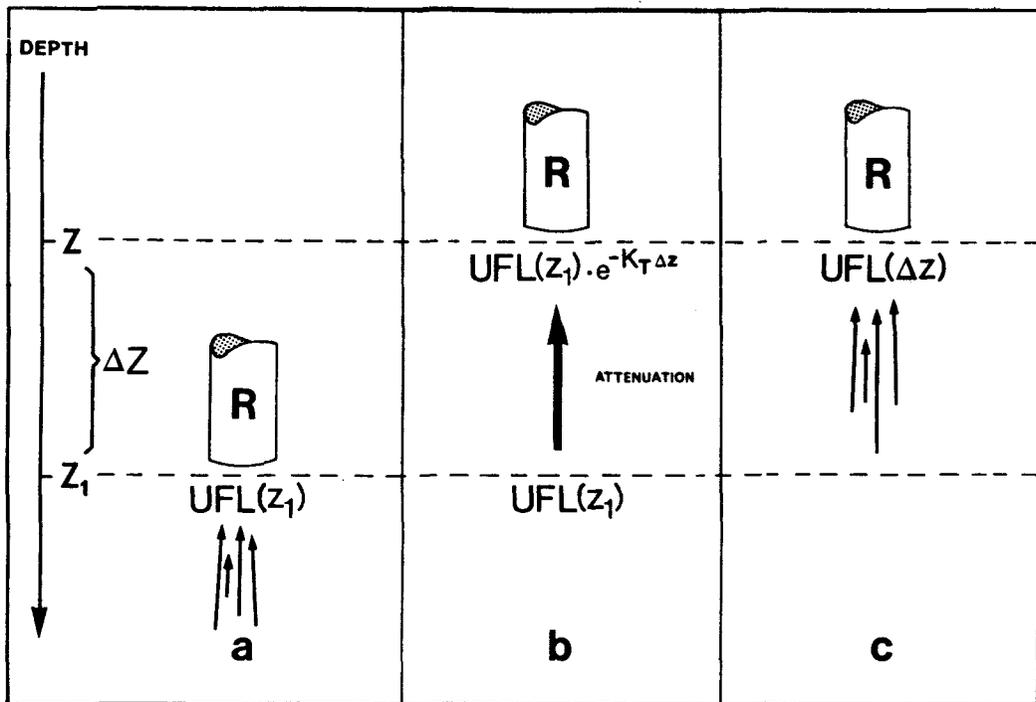


Abb. 49: Schematische Darstellung des Prinzips der Zerlegung von Strahldichtemessungen in zwei additive Komponenten. Das in Tiefe z erfaßte Gesamtsignal besteht zum einen aus dem zuvor in Tiefe z_1 registrierten (a) und über die Distanz Δz attenuierten (b) Anteil und zum anderen aus dem innerhalb dieser Distanz erzeugten Anteil (c). R = Radiometer.

liege (b). Dort empfangt es das Signal $UFL(z)$. Dieses Signal wird aus zwei verschiedenen Tiefenbereichen stammen, nämlich zum einen Teil aus Tiefen unterhalb von z_1 (b), zum anderen Teil aus dem Zwischenbereich $\Delta z = z_1 - z$ (c). Diesen beiden Bereichen entsprechend setzt sich das Signal $UFL(z)$ aus zwei Komponenten zusammen, nämlich zum einen aus dem über die Distanz Δz attenuierten Betrag, der dem zuvor als $UFL(z_1)$ registrierten Signal entspricht, und zum anderen aus dem innerhalb dieser Strecke emittierten Anteil $UFL(\Delta z)$. Unter der Annahme der optischen Isotropie, d.h. daß keine räumliche Fokussierung der Strahlung auftritt, ein einmal abgestrahlter Raumwinkel also entlang der Ausbreitungsrichtung konstant bleibt, verhalten sich die einzelnen Anteile der Strahldichte additiv. Folglich kann man die beiden Komponenten des Gesamtsignals aufsummieren:

$$UFL(z) = UFL(z_1) \cdot \exp(-K_T(\lambda) \cdot \Delta z) + UFL(\Delta z) \quad (3)$$

wobei $K_T(\lambda)$ von hier an verkürzt als K_T geschrieben wird, da nur der Wert des spektralen Attenuationskoeffizienten bei der UFL-Wellenlänge von 685 nm gemeint ist. Der erste Term auf der rechten Seite stellt die entsprechend Gleichung 2 attenuierte Komponente dar. Betrachten wir nun die zweite Komponente $UFL(\Delta z)$. Dazu wird die Strecke Δz in infinitesimal viele Schichten unterteilt, wobei in einer dieser dünnen Schichten, die sich in einer beliebigen Tiefe z' befindet, die Fluoreszenz-Strahldichte $UFL(z')$ von den dort vorhandenen Algen emittiert werde. Entsprechend der von Yentsch und Phinney (1981) beschriebenen Grundlage wird nun folgender Zusammenhang postuliert: Die Strahldichte der erzeugten Fluoreszenz hänge vom Wirkungsfaktor m ab, mit der die bis zu dieser Tiefe eindringende Einstrahlung der Stärke $E_d(z')$ die in der Schicht homogen verteilte Chlorophyllkonzentration $Chl(z')$ zur Emission von Fluoreszenz anregt. Dem in der relevanten Literatur häufig beschrittenen Weg folgend kann man die aufgeführten Parameter in erster Näherung linear kombinieren:

$$UFL(z') = m \cdot Chl(z') \cdot E_d(z') \quad (4)$$

Die empirischen Voraussetzungen, auf denen diese Gleichung beruht, werden nun im einzelnen erläutert.

In dem hier vorgenommenen Ansatz wird von der Hypothese ausgegangen, daß zwischen Chlorophyll und Fluoreszenz eine lineare Beziehung existiert. Diese Annahme basiert auf der gleichen Grundlage, mit der vor über zwanzig Jahren das Verfahren der aktiven Fluorometrie zur Bestimmung von Chlorophyll entwickelt wurde (Yentsch und Menzel 1963, Holm-Hansen et al. 1965, Lorenzen 1966). Seit dieser Entwicklung haben allerdings einige Autoren Hinweise darauf gefunden, daß die Annahme der Linearität nicht uneingeschränkt gültig ist (Loftus und Seliger 1975, Slovacek und Hannan 1977, Owens et al. 1980, Falkowski und Kiefer 1985). Dasselbe könnte auch für Registrierungen der sonnenlichtangeregten Fluoreszenz zutreffen, da die Ungenauigkeit bei der Korrelation zwischen Chlorophyllkonzentration und Fluoreszenz immerhin einen Faktor von etwa 2 ausmacht (Gower et al. 1984, Lin et al. 1984). Die Fluktuationen sowohl in der Absorption als auch in der Emission von Lichtphotonen sind zeitlich schnellere Reaktionen auf Umweltänderungen als der Auf- oder

Abbau von Chlorophyll in den Zellen. Demnach müssen Schwankungen in der Fluoreszenz nicht unbedingt auf entsprechende Schwankungen im Chlorophyllgehalt zurückzuführen sein. Vielmehr können Abweichungen von der linearen Beziehung durch relativ schnell eintretende Variationen der Algenphysiologie verursacht werden (Kishino et al. 1984 a,b), die wiederum die Effizienz, mit der Algen fluoreszieren nachhaltig beeinflussen können. Trotz dieser möglichen Abweichungen wird in dem hier entwickelten Ansatz zunächst von einer approximativ linearen Beziehung zwischen Chlorophyll und Fluoreszenz ausgegangen; auf eventuell vorhandene Nichtlinearitäten soll am Schluß noch einmal eingegangen werden.

Die Erzeugung von Fluoreszenz erfolgt mit einer bestimmten Effizienz, mit der das Chlorophyll die absorbierte Einstrahlung als Fluoreszenz emittiert. Diese Effizienz wird in der Literatur häufig als "fluorescence efficiency" (z.B. Gordon 1979 a), manchmal auch als "fluorescence yield" (z.B. Kiefer 1973 b) bezeichnet. In dieser Arbeit benutze ich stattdessen absichtlich die Bezeichnung "Wirkungsfaktor", um der begrifflichen Identifizierung dieses Parameters mit den übrigen, in der Literatur verwendeten Effizienzgrößen vorzubeugen. Dies geschieht, um einen quantitativen Vergleich mit den von anderen Autoren abgeleiteten Effizienzwerten zu vermeiden, da deren Ergebnisse bei jeweils verschiedenen Voraussetzungen und Bedingungen gelten. Ein direkter zahlenmäßiger Vergleich mit Literaturangaben wäre vor allem deswegen irreführend, weil die Effizienzwerte je nach theoretischem Ansatz und praktischer Meßmethode mit unterschiedlichen Einheiten versehen worden sind. Nichtsdestoweniger soll, wie bereits angekündigt, ein rein qualitativer Vergleich mit veröffentlichten Resultaten hinsichtlich relativer Variabilitäten versucht werden. Dabei gilt jedoch die Einschränkung, daß der Wirkungsfaktor innerhalb des Tiefenbereichs Δz als konstant angenommen wird.

Von der in der Tiefe z' vorhandenen gesamten Einstrahlungsstärke E_d wird in dem hier vorgenommenen Ansatz nur der vom Phytoplankton verwertbare Spektralbereich der sichtbaren Wellenlängen (400-700 nm Wellenlänge), genannt PAR ("Photosynthetic Active Radiation"), betrachtet. Es wurde nach Parsons et al. (1984) angenommen, daß PAR 50% der gemessenen Globalstrahlung beträgt. Um diese Daten mit dem Lambert-Beer-Gesetz in PAR-Werte bei verschiedenen Tiefen umzurechnen, wurde der dazu benötigte mittlere Attenuationskoeffizient K mit Hilfe der Messungen der Secchi-Tiefe approximiert (Kirk 1983) und nach der Formel K gleich 1,7 dividiert durch die Secchi-Tiefe berechnet (Pickard und Emery 1982). Da diese Bestimmung von K in etwa

dem grünen Spektralbereich entspricht, in dem das Meerwasser die größte Durchlässigkeit aufweist, handelt es sich bei PAR um Schätzwerte der oberen Grenze der Einstrahlungsstärke.

Kehren wir nun zurück zu der Entwicklung des meeresoptischen Modells. Um die Komponente $UFL(\Delta z)$ zu erhalten, werden die einzelnen Beiträge $UFL(z')$ aus den infinitesimal vielen Schichten, in die der Tiefenbereich zwischen z und z_1 unterteilt worden ist, aufsummiert. Diese Summation schreibt man in der Form einer Integralgleichung:

$$UFL(\Delta z) = \int_{z_1}^z UFL(z') dz' \quad (5)$$

Setzt man die Gleichung 4 mit $E_d = PAR$ in die Integration ein, erhält man:

$$UFL(\Delta z) = m \cdot \int_{z_1}^z Chl(z') \cdot \exp(-K_T \cdot z') \cdot PAR(z') dz' \quad (6)$$

Diese Gleichung enthält unter dem Integral einen Term, der das "optisch effektive" Chlorophyll, abgekürzt CLEFF ("Chlorophyll Effektiv"), angibt. Darunter wird hier derjenige Teil der gesamten fluoreszierenden Chlorophyllkonzentration im Tiefenbereich zwischen z und z_1 verstanden, der zu dem in Tiefe z registrierten UFL-Signal beiträgt. Kürzt man $PAR(z')$ durch Division aus dem Integral heraus, kann man den Wert von CLEFF berechnen aus der Gleichung:

$$CLEFF = \int_{z_1}^z Chl(z') \cdot \exp(-K_T \cdot z') dz' \quad (7)$$

Setzt man nun Gleichung 6 in Gleichung 3 ein, erhält man wie folgt die gesamte Gleichung für den numerischen Modellansatz:

$$UFL(z) = UFL(z_1) \cdot \exp(-K_T \cdot \Delta z) + m \cdot \int_{z_1}^z Chl(z') \cdot \exp(-K_T \cdot z') \cdot PAR(z') dz' \quad (8)$$

Die Lösung dieser Gleichung ergibt den Wert des Wirkungsfaktors m . Er wird im folgenden mit COEFF ("Coefficient of Optical Efficiency") bezeichnet, da er eine optische Wirksamkeit angibt, mit der Fluoreszenz pro Einheit von Chlorophyllkonzentration, Fläche und Raumwinkel emittiert wird. COEFF wird in den im übernächsten Abschnitt erläuterten Abbildungen allerdings als einheitslose Größe ("arbitrary units") dargestellt. Durch Umstellen von Gleichung 8 leitet sich die folgende Gleichung für COEFF her:

$$\text{COEFF} = \left[\text{UFL}(z) - (\text{UFL}(z_1) \cdot \exp(-K_T \cdot \Delta z)) \right] / \int_{z_1}^z \text{Chl}(z') \cdot \exp(-K_T \cdot z') \cdot \text{PAR}(z') dz' \quad (9)$$

Diese Gleichung kann nun mit einer numerischen Methode integriert werden. Dazu wurde ein FORTRAN-Programm geschrieben, in dem die Integration in diskreten Schritten vorgenommen wird. Die beiden Tiefen z und z_1 sind durch die Meßtiefen festgelegt, in denen das UFL-Signal mit dem Radiometer registriert wurde. Die Schrittweite der Integration (d.h. die numerische Einteilung des Integrationsbereichs von z_1 bis z in eine bestimmte Anzahl dünner Schichten) wird durch die Entnahme von Wasserproben zur Bestimmung der Chlorophyllkonzentration vorgegeben, wobei folgender Grundgedanke für die Einteilung ausschlaggebend ist: Im allgemeinen bezieht man die Chlorophyllkonzentration auf einen Kubikmeter mit der Annahme, daß die Konzentration innerhalb dieses Volumens homogen verteilt sei, obwohl die Wassermenge zur Analyse der Konzentration natürlich nur ein kleines Aliquot aus diesem Volumen ist. Bei der numerischen Integration wurden die gemessenen Chlorophyllkonzentrationen halbiert und jeweils auf einen oberen bzw. unteren halben Kubikmeter bezogen, wobei die Chl-Werte jeweils die Mitte dieser halben Kubikmetervolumina repräsentieren sollen. Die Probe z.B., die dicht unter der Oberfläche entnommen wurde, bezieht sich somit nicht auf den obersten Kubikmeter Wasser, sondern auf die Mitte des obersten halben Kubikmeters, also auf 0,25 m Tiefe, und die Mitte des nächsten halben Kubikmeters, also auf 0,75 m Tiefe. Die nächste Wasserprobe aus 2 m Tiefe entspricht folglich der Konzentration in 1,75 m und 2,25 m Tiefe usw., wobei fehlende Zwischenwerte (z.B. in 1,25 m) linear interpoliert wurden. Dieser Einteilung entsprechend wurde eine Integrationsschrittweite von 0,5 m gewählt.

Die Registrierungen des UFL-Signals wurden bis maximal 4 m Wassertiefe durchgeführt. Bei den Berechnungen wurde angenommen, daß die unterste Tiefe,

von der noch eine meßbare Fluoreszenzrückstrahlung aufsteigt und so zu dem bei 4 m registrierten Signal beitragen kann, bei 6 m liegt. Um diese Annahme zu überprüfen, wurden ergänzende Berechnungen nach Gleichung 8 vorgenommen, wobei entsprechend hohe und niedrige Werte von Chl und COEFF verwendet wurden, um aus dem in 4 m Tiefe registrierten Signal einen theoretischen UFL-Wert für 6 m zu berechnen. Anschließend wurde das Ergebnis in Gleichung 3 eingesetzt, um den attenuierten Anteil der aus 6 m stammenden Fluoreszenz in 4 m Tiefe zu berechnen. Dieser Anteil am UFL-Signal in 4 m war sehr gering (generell unter $2 \mu\text{W m}^{-2} \text{ nm}^{-1} \text{ sr}^{-1}$), so daß davon ausgegangen werden kann, daß in 4 m Tiefe keine nennenswerte Fluoreszenz aus Tiefen von mehr als 6 m registriert worden ist. Demzufolge wurde der UFL-Wert bei $z_1 = 6$ m Tiefe auf Null gesetzt und die Integration über die Wassersäule schrittweise von unten nach oben durchgeführt. Im nächsten Abschnitt wird auf die Wahl adäquater Werte für K_T eingegangen, und dann anschließend werden die Ergebnisse der Berechnungen vorgestellt und interpretiert.

6.3. Wahl des gesamten Attenuationskoeffizienten

Für die Berechnung von CLEFF und COEFF wird der gesamte Attenuationskoeffizient K_T bei der Fluoreszenzwellenlänge von 685 nm benötigt. Die Genauigkeit, mit der die beiden Parameter bestimmt werden können, hängt von einer möglichst präzisen Kenntnis der K_T -Werte ab. Derzeit lassen sich bei der Wahl der betreffenden K_T -Werte jedoch einige intrinsische Ungenauigkeiten und vereinfachende Approximationen nicht umgehen, die sich allerdings noch in vertretbaren Grenzen halten. Grundsätzlich wird angenommen, daß die Absorption wesentlich größer als die Streuung ist, so daß alle folgenden Attenuationskoeffizienten durch die entsprechenden Absorptionskoeffizienten approximiert werden können. Demnach wird K_T bei 685 nm in Anlehnung an Smith und Baker (1978 a,b) mit folgender Formel als Funktion der Tiefe z berechnet

$$K_T(z) = K_W + k_c \cdot \text{Chl}(z) \quad (10)$$

K_W , der Attenuationskoeffizient für pures Meerwasser, ist relativ gut bekannt und beträgt bei 685 nm laut Morel und Prieur (1977) mit $0,475 \text{ m}^{-1}$. Der spezifische Attenuationskoeffizient k_c für Chlorophyll und chlorophyllartige Pigmente (d.h. Phaeopigmente) (Einheit: $\text{m}^{-1}(\text{mg Pigment m}^{-3})^{-1}$) hängt vom Chlorophyllgehalt Chl ab. Der Attenuationskoeffizient für sonstige orga-

nische Partikel ist in Gleichung 10 nicht gesondert aufgeführt, denn bei 685 nm kovariiert er mit der Chlorophyllkonzentration (Smith und Baker 1978 b, Prieur und Sathyendranath 1981). Daher werden die Koeffizienten für Chlorophyll und andere organische Substanzen zur Vereinfachung gemeinsam betrachtet, so daß k_c hier, in Abweichung von Smith und Baker (1978 a,b), den gesamten spezifischen Attenuationskoeffizienten für chlorophyllartige und kovariierende Pigmente darstellt.

Eine Angabe des "korrekten" Wertes für k_c ist nicht ohne weiteres möglich. Er hängt von einer ganzen Reihe von Bedingungen und Parametern ab, die beim Phytoplankton auftreten können, nämlich zunächst einmal von der jeweils vorhandenen Spezies, außerdem von Größe, Form und physiologischem Zustand der einzelnen Zellen, ferner vom Pigmentgehalt pro Zelle, der Zusammensetzung der Pigmente und schließlich von der Absorptionseffizienz ("package effect") (Kirk 1983, Bricaud et al. 1983, Morel und Bricaud 1981 a,b). Dazu kommt noch, daß Messungen von k_c mit unterschiedlichen Methoden durchgeführt werden; Maske und Haardt (unveröff. Manuskript) haben an ein und denselben Wasserproben je nach Meßmethode unterschiedliche Werte des Koeffizienten erhalten. Darüberhinaus liefern Messungen in situ größtenteils andere k_c -Werte als an Kulturen.

Angesichts dieser prinzipiellen Unsicherheiten wurde hier folgendermaßen verfahren: aus einer Literaturdurchsicht wurden sämtliche Arbeiten ausgesucht, die explizite Angaben (in einer Tabelle oder Graphik) zur Wellenlängenabhängigkeit von k_c enthalten, so daß der Wert für 685 nm eindeutig abgelesen werden konnte. Eine Liste mit insgesamt 12 verschiedenen k_c -Werten ist in Tabelle 1 zusammengestellt. Daraus ergibt sich ein Mittelwert von $0,031 \pm 0,021 \text{ m}^{-1} (\text{mg Chl m}^{-3})^{-1}$. Die hohe Standardabweichung ist auf die zuvor erwähnten Ursachen zurückzuführen. Da genauere Daten nicht zur Verfügung standen, wurde als erste Annäherung an die tatsächlichen Verhältnisse der o.g. Mittelwert für k_c bei den Berechnungen verwendet.

6.4. Interpretation der Modellrechnungen

Es werden nun die Resultate der Berechnungen vorgestellt, und zwar beginnend mit dem optisch effektiven Chlorophyllgehalt CLEFF. Er wird in den folgenden Abbildungen in Prozent vom tatsächlich gemessenen Chlorophyllgehalt angegeben. Der Quotient von CLEFF zu Chl gibt also den Anteil am "wahren" Chlorophyllgehalt im Tiefenbereich zwischen zwei Fluoreszenzregistrie-

TABELLE 1: Literaturangaben für den spezifischen Attenuationskoeffizienten k_c bei 685 nm Wellenlänge pro Einheit Chlorophyllkonzentration

Morel und Prieur (1977)	0,060	Kishino et al. (1985)	0,028
Smith und Baker (1978 a)	0,016	"	0,053
" (1978 b)	0,030	"	0,039
Gower und Borstad (1981)	0,055	Maske und Haardt	0,011
Bricaud et al. (1983)	0,007	(unveröff. Manuskript)	0,002
Kishino et al. (1985)	0,055	"	0,015

Einheit: $m^{-1}(mg \text{ Chlorophyll } m^{-3})^{-1}$

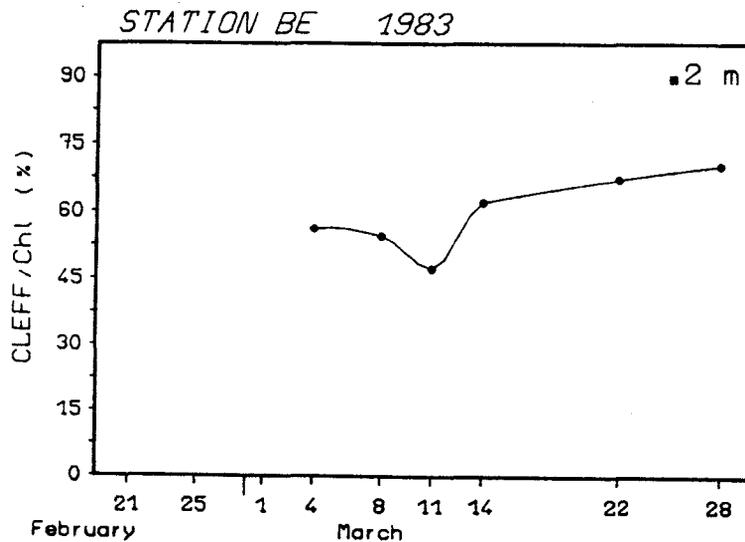


Abb. 50: Verlauf von CLEFF/Chl in 0,2 m in der Kieler Bucht im Frühjahr 1983.

rungen an, der vom Radiometer effektiv erfaßt werden konnte (normiertes CLEFF). Die Abb. 50-57 zeigen den zeitlichen Verlauf von CLEFF in den einzelnen Meßregionen. In einigen Fällen lagen zu bestimmten Jahreszeiten in einzelnen Meßregionen nur sehr wenige UFL-Daten vor, so daß auf gesonderte Abbildungen dieser CLEFF-Werte verzichtet werden kann.

Es ist zu erkennen, daß der Anteil von CLEFF am Chlorophyll über die betrachteten Untersuchungszeiträume unterschiedlich hoch ist und sowohl zeitliche als auch regionale Variationen aufweist. In der Kieler Bucht kommt es im Frühjahr 1983 (Abb. 50) zur Zeit des Blütenmaximums in 0,2 m Wassertiefe zu einem Minimum von CLEFF; danach steigt der Anteil von CLEFF am Chlorophyll an und übersteigt den Anteil der Vorblütenzeit. Dagegen nimmt CLEFF in der Kieler Bucht im Frühjahr 1984 (Abb. 51) bis Untersuchungsende in allen Wassertiefen leicht ab; auf Grund fehlender UFL-Registrierungen während des Blütenmaximums konnte ein ähnliches Minimum wie im Vorjahr allerdings nicht bestätigt werden. In der Kieler Förde bleibt CLEFF im Herbst 1983 (Abb. 52 und 53) bei Station K in allen Wassertiefen (Abb. 52) und bei Station F in 1 m Wassertiefe (Abb. 53) fast unverändert, während er Ende Oktober in 0,2 m bei Station F ein Minimum aufweist, obwohl zu dieser Zeit kein Blütenmaximum existiert. Hingegen kommt es im Frühjahr 1984 auch in der Kieler Förde (Abb. 54-56) bei allen drei Stationen zur Zeit des Blütenmaximums zu einem Minimum von CLEFF, während sowohl vor als auch nach der Frühjahrsblüte Maxima auftreten. Innerhalb der Meßzeit an der Dauerstation in der mittleren Ostsee (Abb. 57) bleibt der Quotient in 0,2 und 1 m Tiefe fast konstant, während er in 2 und 4 m Wassertiefe am vorletzten Tag ein Maximum aufweist.

Ein Überblick aller Ergebnisse der Berechnungen von CLEFF für alle Tiefen ist in Abb. 58 dargestellt. Insgesamt ist ein deutlicher Trend zu erkennen: der Anteil von CLEFF am Chl nimmt mit zunehmender Chlorophyllkonzentration ab. Zu diesen Zeiten liegt der Anteil zwischen 37 und 55% des tatsächlichen Chlorophyllgehalts. Bei niedrigem Chlorophyllgehalt hingegen schwankt der Wert zwischen 50 und ungefähr 100%, wobei die höchsten Prozentwerte aus 2 und 4 m Wassertiefe stammen. Die Ursache für diese prozentual höheren CLEFF-Werte ist auf die Wahl der Integrationstiefen zurückzuführen: da die Registrierungen des UFL-Signals bei 0,2, 1, 2 und 4 m Wassertiefe vorgenommen wurden, beruhen die Werte bei 2 und 4 m auf einer Integrationsdistanz von 2 m, während die 0,2 und 1 m Werte auf einer Integrationsdistanz von 1 m beruhen. Würde man die Werte aus 2 und 4 m ebenfalls auf eine

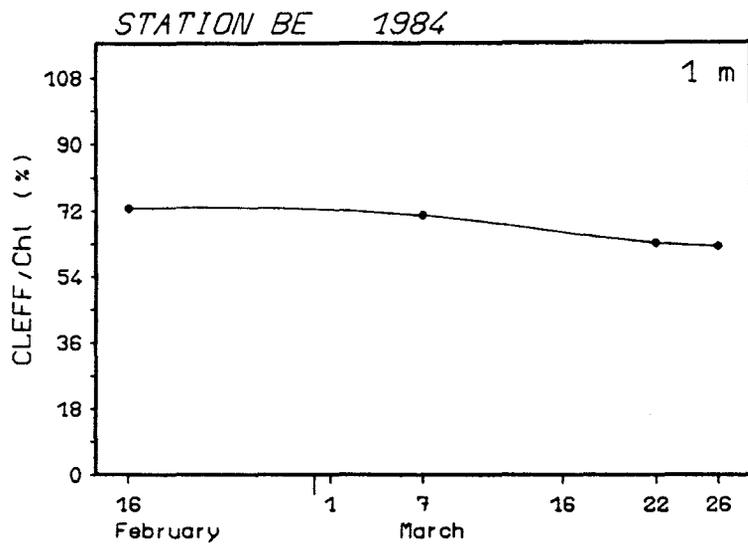
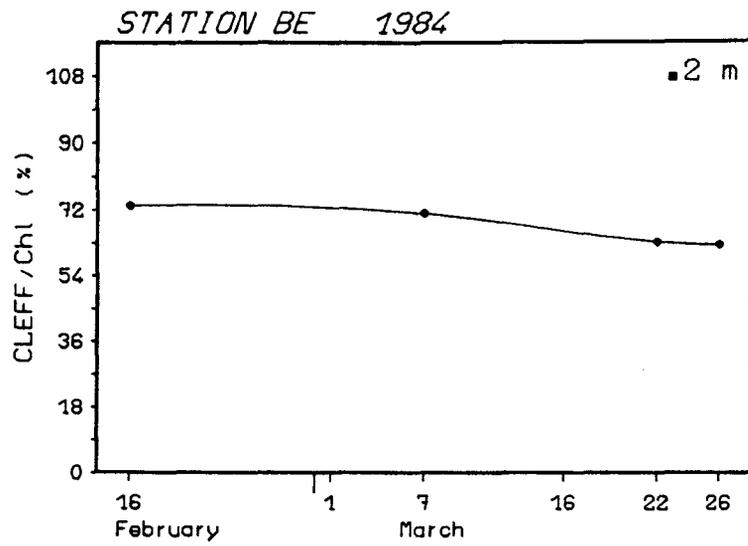


Abb. 51: Verlauf von CLEFF/Chl in 0,2, 1, 2 und 4 m in der Kieler Bucht im Frühjahr 1984.
Fortsetz. nächste Seite.

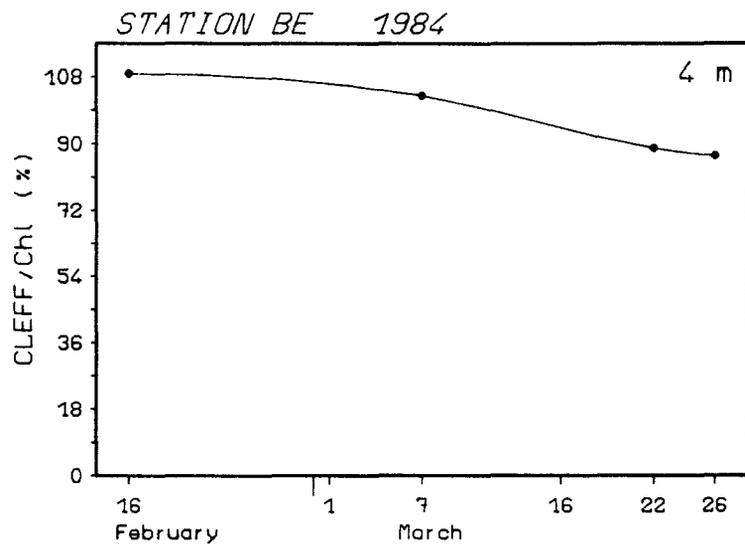
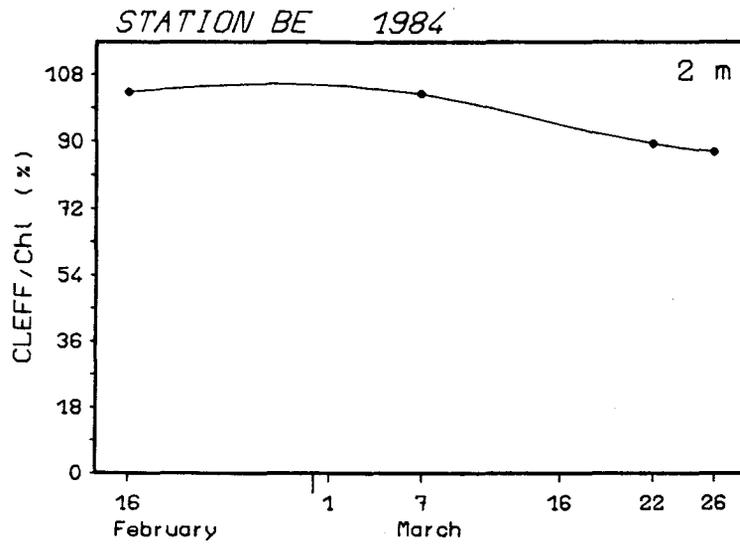


Abb. 51: Fortsetzung

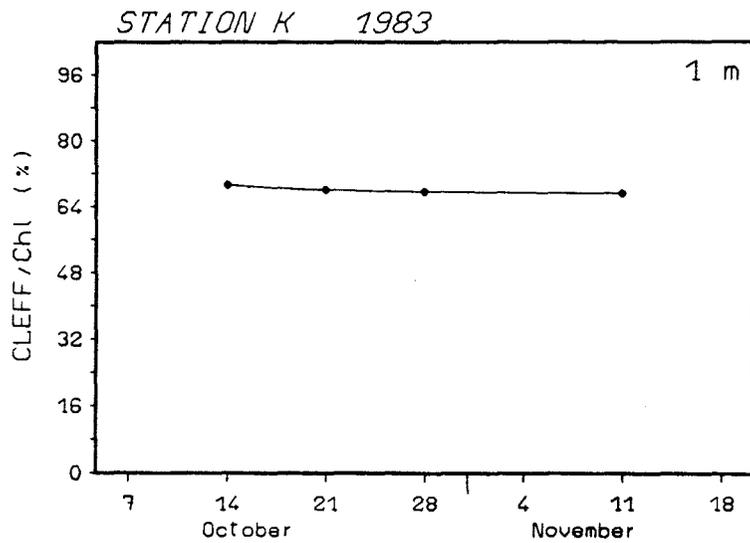
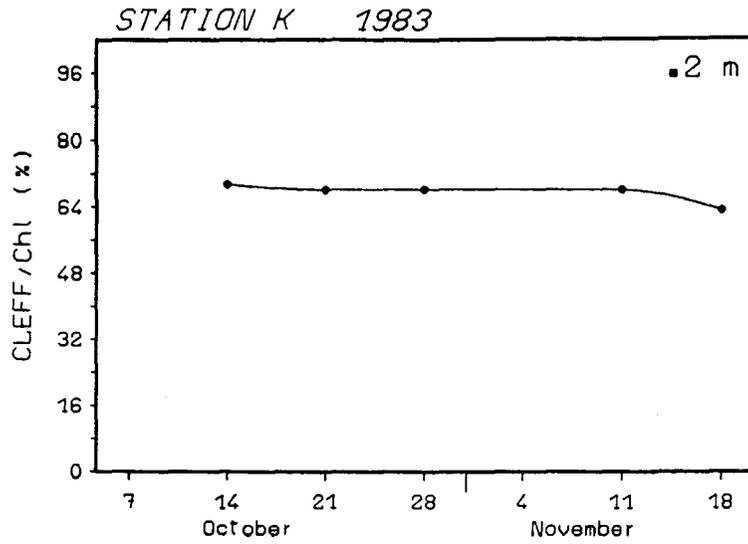


Abb. 52: Verlauf von CLEFF/Chl in 0,2 und 1 m bei Station K in der Kieler Förde im Herbst 1983.

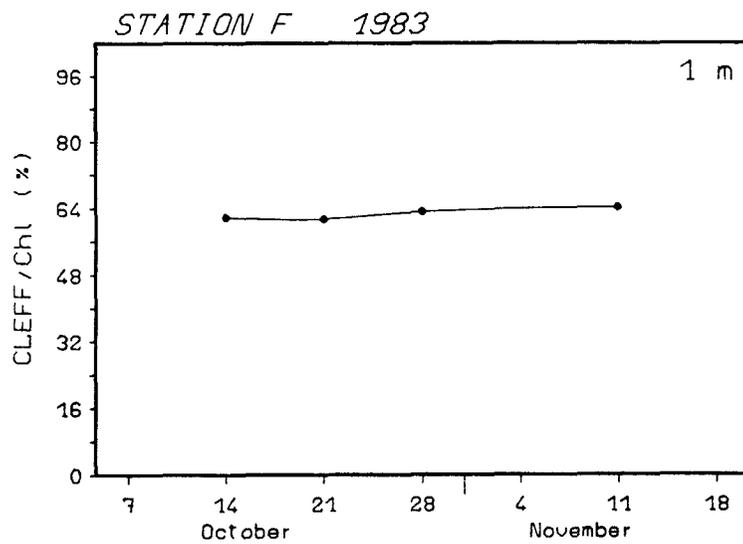
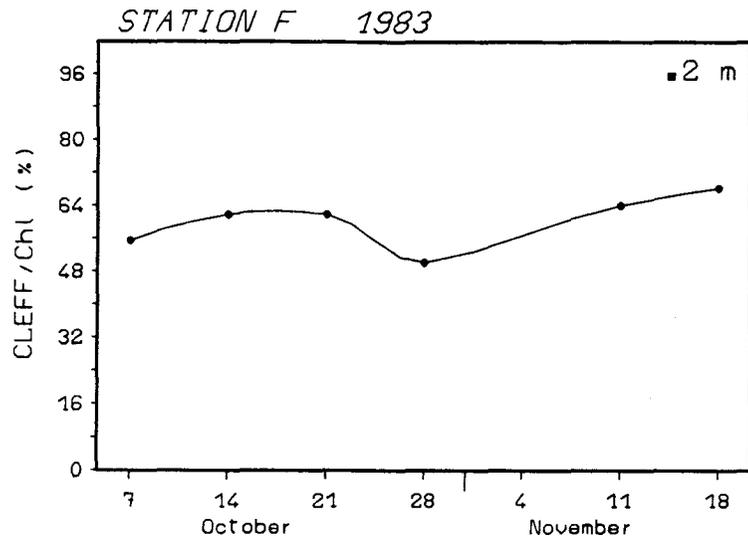


Abb. 53: Verlauf von CLEFF/Chl in 0,2 und 1 m bei Station F in der Kieler Förde im Herbst 1983.

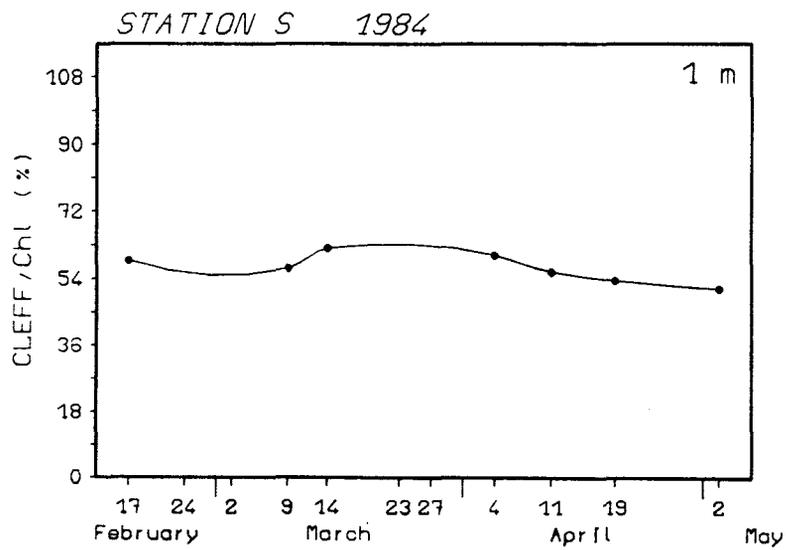
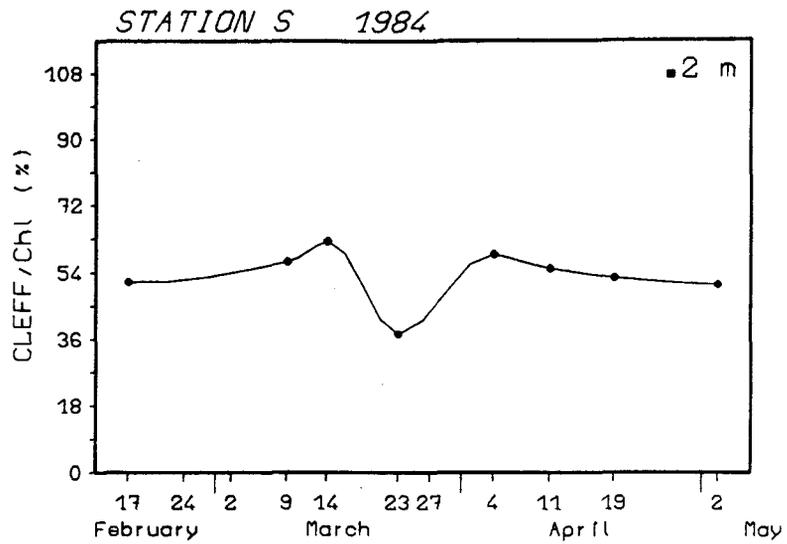


Abb. 54: Verlauf von CLEFF/Chl in 0,2 und 1 m bei Station S in der Kieler Förde im Frühjahr 1984.

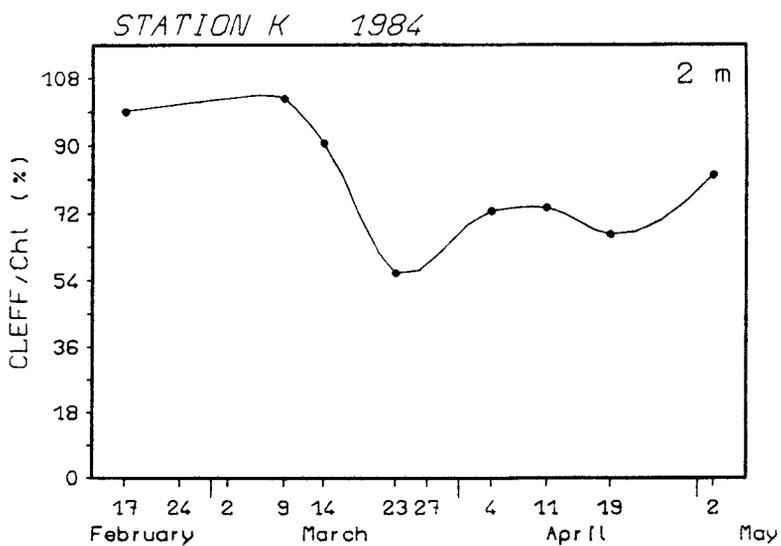
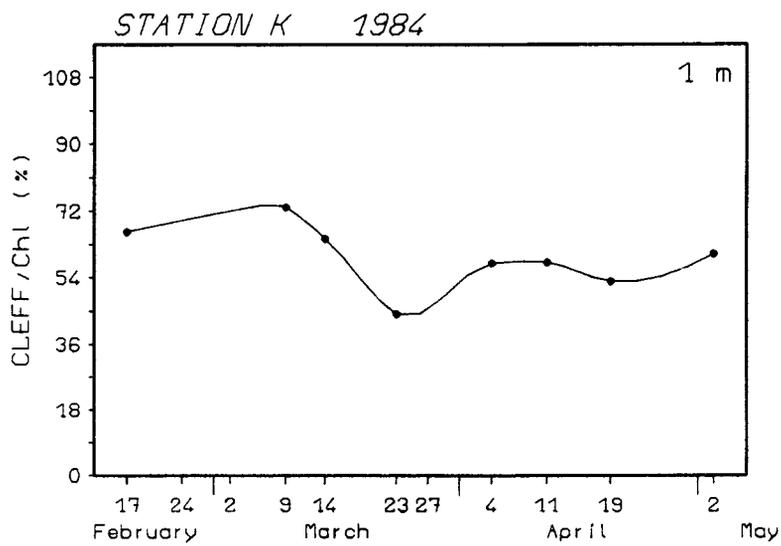
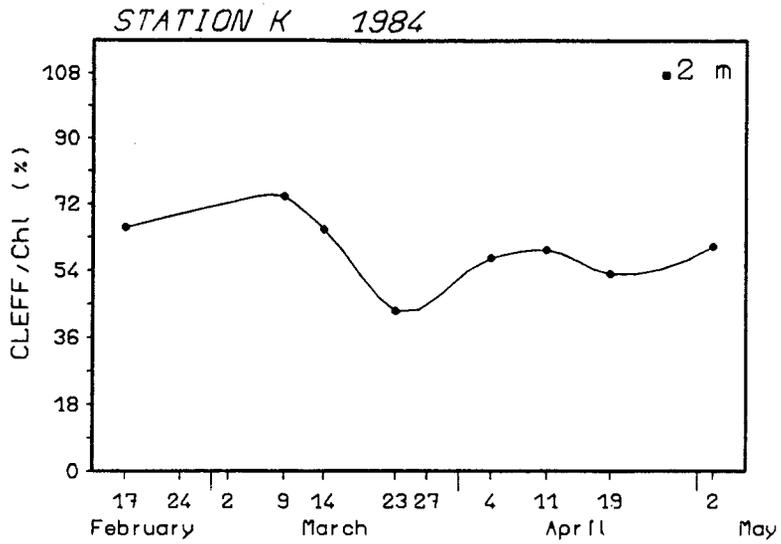


Abb. 55: Verlauf von CLEFF/Chl in 0,2, 1 und 2 m bei Station K in der Kieler Förde im Frühjahr 1984.

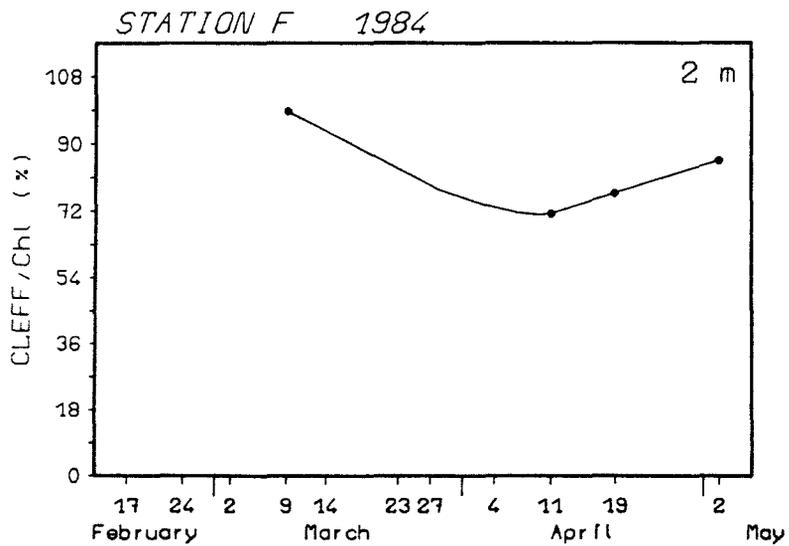
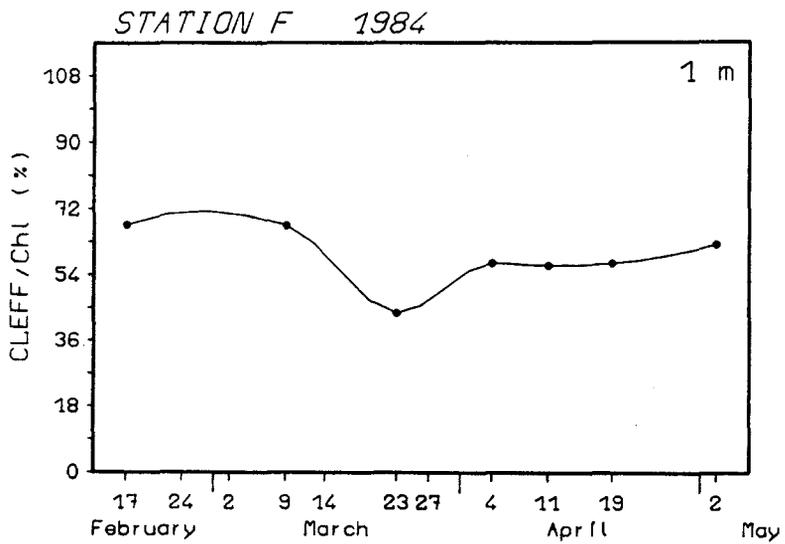
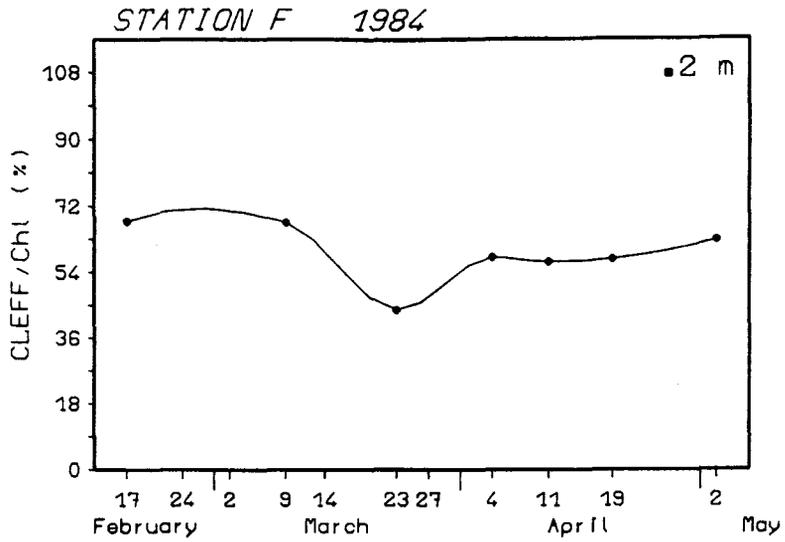


Abb. 56: Verlauf von CLEFF/Chl in 0,2, 1 und 2 m bei Station F in der Kieler Förde im Frühjahr 1984.

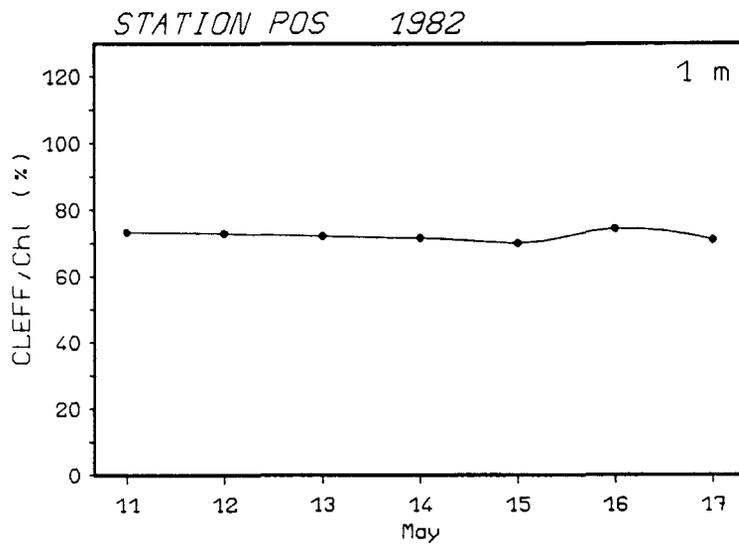
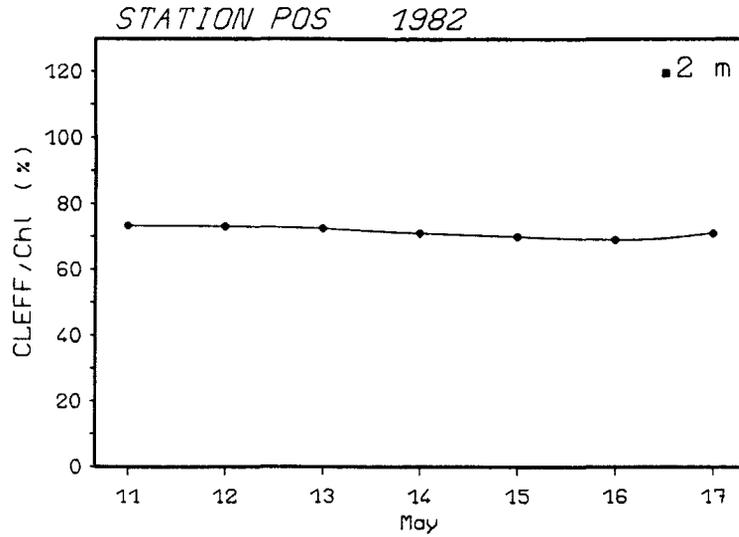


Abb. 57: Verlauf von CLEFF/Chl in 0,2, 1, 2 und 4 m auf der BOSEX-Dauerstation in der mittleren Ostsee 1982. Fortsetz. nächste Seite.

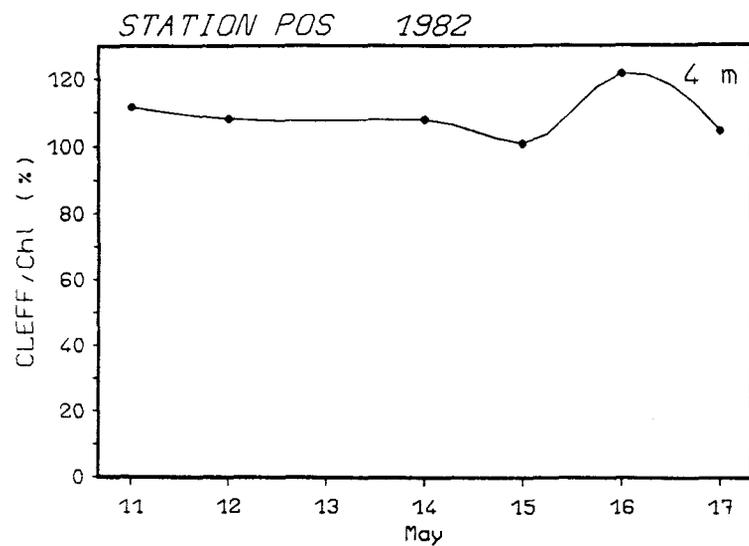
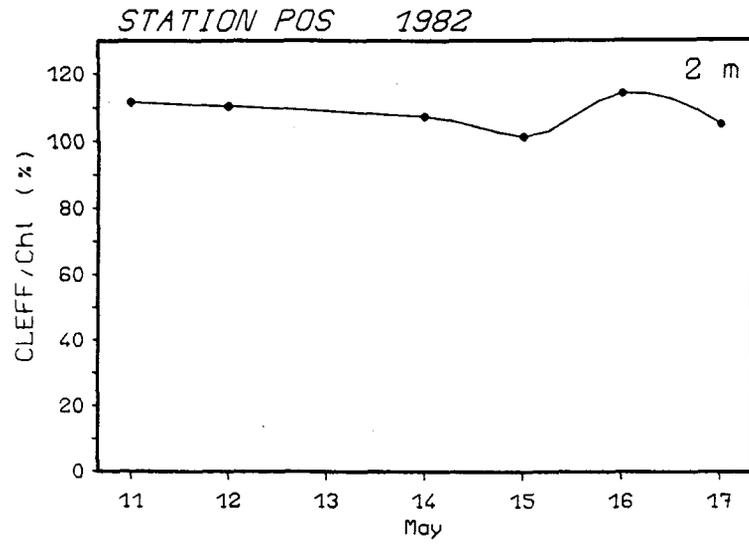


Abb. 57: Fortsetzung

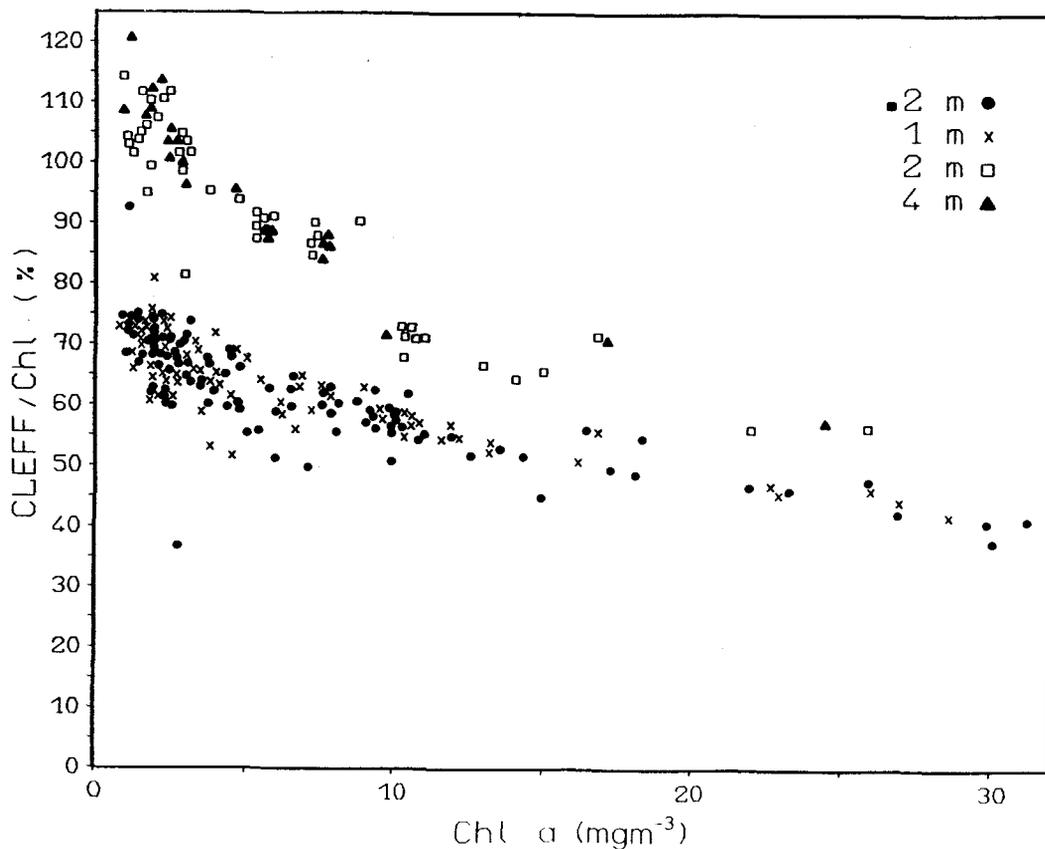


Abb. 58: Darstellung aller berechneten CLEFF/Chl-Werte ($n = 346$) aufgetragen gegen die Chlorophyllkonzentration in 0,2, 1, 2 und 4 m für alle Meßgebiete.

Distanz von 1 m beziehen, dann läge CLEFF etwa im selben Bereich wie die Werte aus 0,2 und 1 m Tiefe. Für die Abbildungen wurde diese Umrechnung allerdings nicht vorgenommen, um nicht eine zu unübersichtliche Datenhäufung entstehen zu lassen.

Wie lassen sich die berechneten Veränderungen von CLEFF in Abhängigkeit von der Chlorophyllkonzentration erklären? Der prozentual ausgedrückte CLEFF-Wert ist ein Maß für denjenigen Anteil an der tatsächlich vorhandenen Fluoreszenzemission, der vom Radiometer als Fluoreszenzsignal empfangen werden konnte. Die Ergebnisse zeigen, daß bei hohem Chlorophyllgehalt ein prozentual geringerer Anteil an dieser Konzentration zum registrierten UFL-Signal beiträgt als bei niedrigem Chlorophyllgehalt. Der Grund für diese

Abnahme liegt darin, daß die Attenuation mit zunehmender Partikelkonzentration ansteigt. Wenn eine hohe Chlorophyllkonzentration in der Wassersäule vorhanden ist, tritt auch eine höhere Partikelkonzentration auf, so daß die emittierte Fluoreszenzstrahlung demnach stärker attenuiert wird. Während eines Blütenmaximums wird das registrierte Fluoreszenzsignal also von einem relativ geringeren Anteil des vorhandenen Chlorophyllgehalts stammen als vor oder nach der Blüte. Da auf Grund der Attenuation nur ein wirksamer Teil der tatsächlichen Chlorophyllkonzentration ein UFL-Signal bewirkt, ist es nicht ohne weiteres möglich, eine eindeutige Korrelation zwischen dem UFL-Signal und der Chlorophyllkonzentration zu erhalten, wenn man das UFL-Signal direkt auf die beobachtete Konzentration bezieht. Dieses Prinzip erklärt, warum bei der in Kapitel 4.4. durchgeführten Korrelation zwischen dem UFL-Signal und der gesamten Chlorophyllkonzentration überwiegend nur eine geringe Beziehung gefunden werden konnte.

Als nächstes wurde der Wert des Wirkungsfaktors COEFF für alle Registrierungen unter Wasser, nicht jedoch für die Registrierungen über Wasser berechnet. Der Grund für den Fortfall der +1 m Daten wird in der folgenden Betrachtung des Überwassersignals und seines Bezuges zur Oberflächenfluoreszenz erläutert. Wenn die Rückstrahlung die Grenzfläche Wasser-Luft passiert, wird sie wegen der unterschiedlichen Brechungsindizes nach dem Snelliusschen Gesetz so gebrochen, daß der Winkel zum Lot vergrößert wird. Das bedeutet, daß sich der Raumwinkel beim Übergang zur Luft verändert und folglich die aufsteigende Strahldichte um etwa 55% (Kirk 1983) reduziert wird. Unter Berücksichtigung der internen Reflexion erhielt Austin (1980) einen Faktor von 0,544, mit dem man die Überwasser-Strahldichte ($L_{(+)}$) auf die Strahldichte knapp unterhalb der Wasseroberfläche ($L_{(0)}$) beziehen kann:

$$L_{(+)} = 0,544 \cdot L_{(0)} \quad (11)$$

Wenn man nun diese Berechnung für die in 0,2 m Tiefe registrierten UFL-Daten durchführt, so erhält man die theoretischen Werte für Überwassermessungen und kann sie mit den UFL-Daten aus +1 m Höhe vergleichen. Die erwartete Übereinstimmung zwischen den umgerechneten und den gemessenen Überwasserwerten wurde aber in nur ca. 10% der Fälle gefunden; etwa 65% bzw. 25% der umgerechneten Werte sind höher bzw. niedriger als die tatsächlich aus +1 m über der Wasseroberfläche registrierten UFL-Signale. Die Meßanordnung, mit

der die Radiometerregistrierungen vorgenommen wurden, kann eine Erklärung für diese Diskrepanz liefern. Um den Einfluß von "glitter" (siehe Kapitel 2.1.) auf die Messungen über Wasser so gering wie möglich zu halten, werden Radiometer oft geneigt zur Meeresoberfläche orientiert (Austin 1974). Bei dem hier verwendeten Radiometer war die Meßfläche, durch die die auftreffende Strahlung in die Sonde eintritt, allerdings lotrecht zur Wasseroberfläche ausgerichtet. Es erscheint daher plausibel, daß die Überwasserregistrierungen größtenteils von Oberflächenreflexionen beeinflusst worden sind. Daher wurde entschieden, die Fluoreszenzwerte aus +1 m Höhe nicht in die Auswertung einzubeziehen.

Es folgt nun die Interpretation des berechneten Wirkungsfaktors COEFF. In den Abb. 59-65 ist der zeitliche Verlauf von COEFF für die verschiedenen Regionen dargestellt. Ähnlich wie bei den Abbildungen von CLEFF werden auch hier von solchen Regionen Abbildungen von COEFF nicht gezeigt, in denen nur sehr wenige UFL-Registrierungen vorliegen. Obwohl es häufiger zu Schwankungen von COEFF zu kommen scheint, als es bei CLEFF der Fall ist, fällt dennoch ein deutliches Minimum von COEFF zu Zeiten hoher Chlorophyllkonzentration auf. Dies ist besonders in der Kieler Förde im Frühjahr 1984 (Abb. 59-61) offensichtlich. COEFF nimmt in der Kieler Bucht im Frühjahr 1984 (Abb. 62) in den obersten zwei Meßtiefen bis zum Ende der Untersuchung ab,

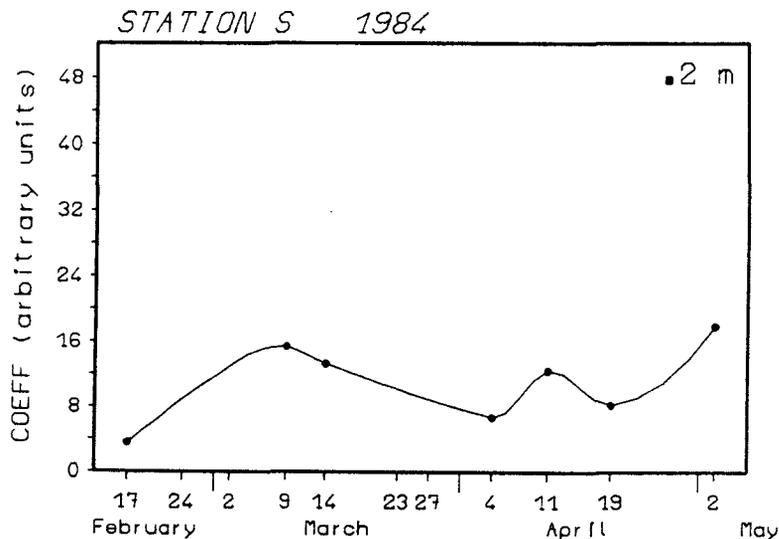


Abb. 59: Verlauf von COEFF in 0,2 m auf Station S in der Kieler Förde im Frühjahr 1984.

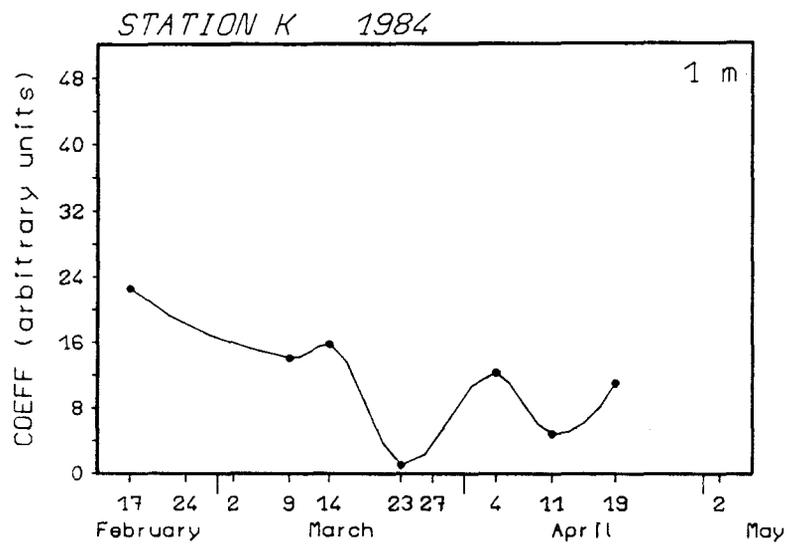
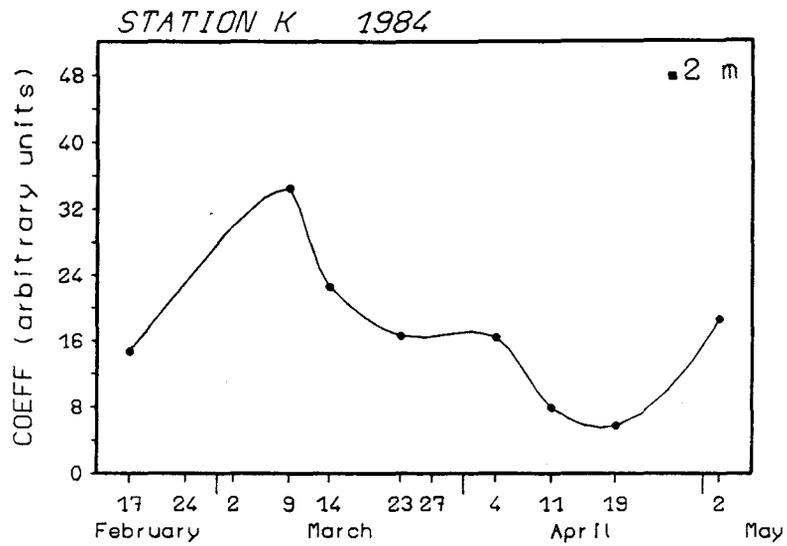


Abb. 60: Verlauf von COEFF in 0,2 und 1 m auf Station K in der Kieler Förde im Frühjahr 1984.

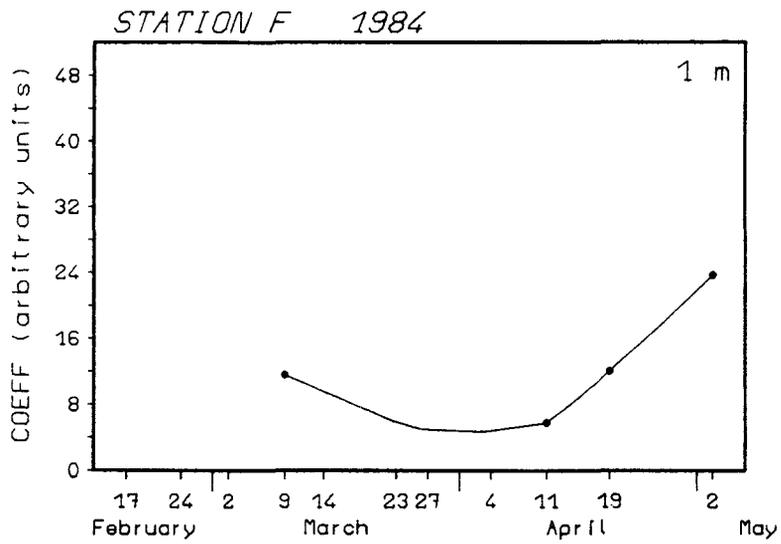
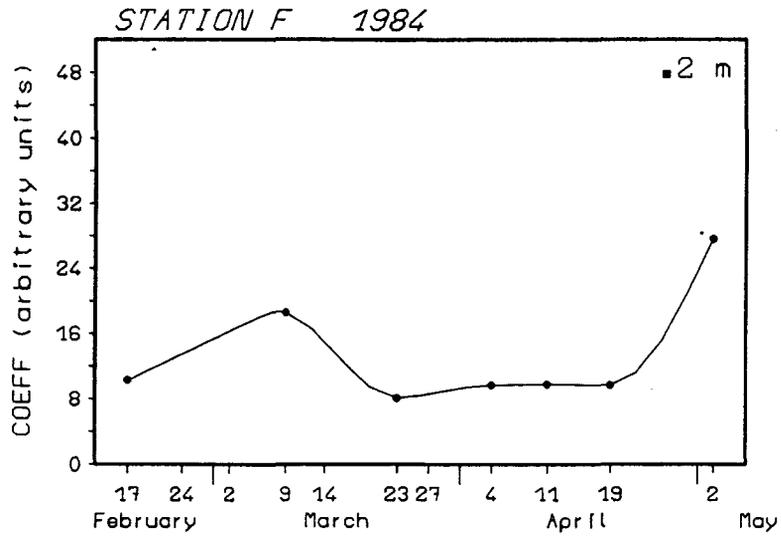


Abb. 61: Verlauf von COEFF in 0,2 und 1 m auf Station F in der Kieler Förde im Frühjahr 1984.

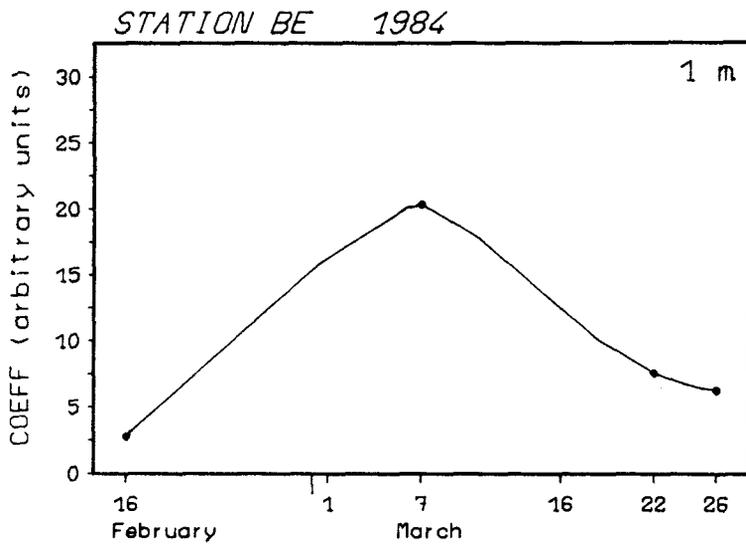
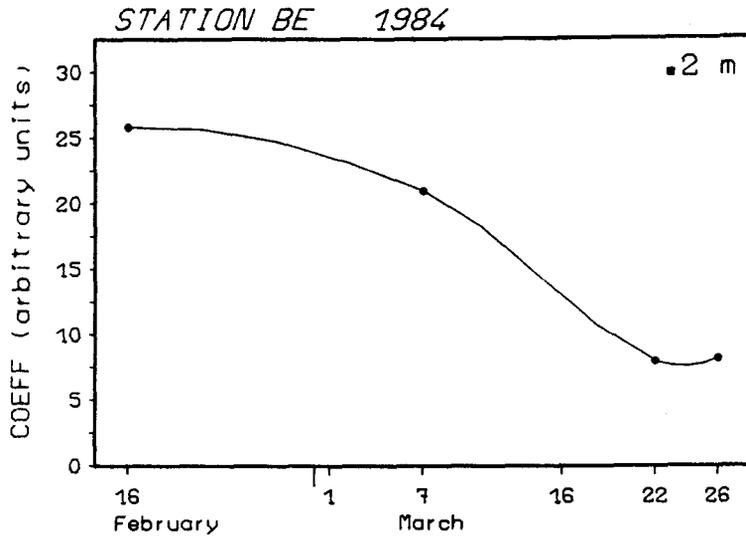


Abb. 62: Verlauf von COEFF in 0,2, 1, 2 und 4 m in der Kieler Bucht im Frühjahr 1984. Fortsetz. nächste Seite.

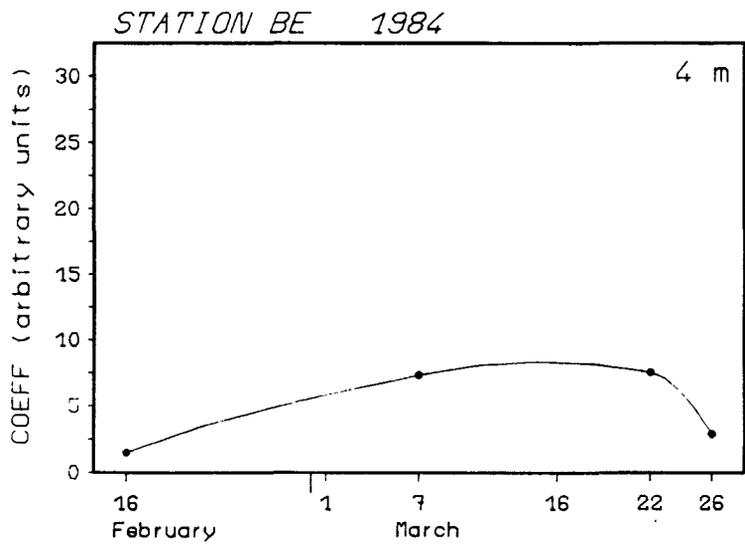
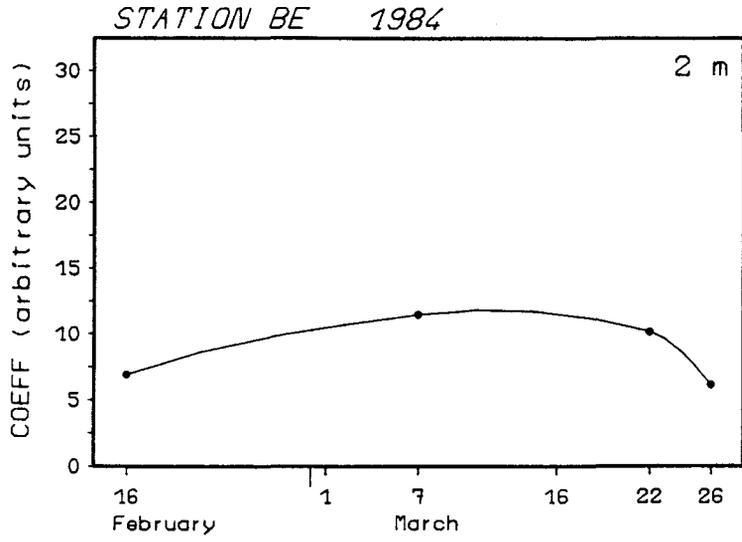


Abb. 62: Fortsetzung

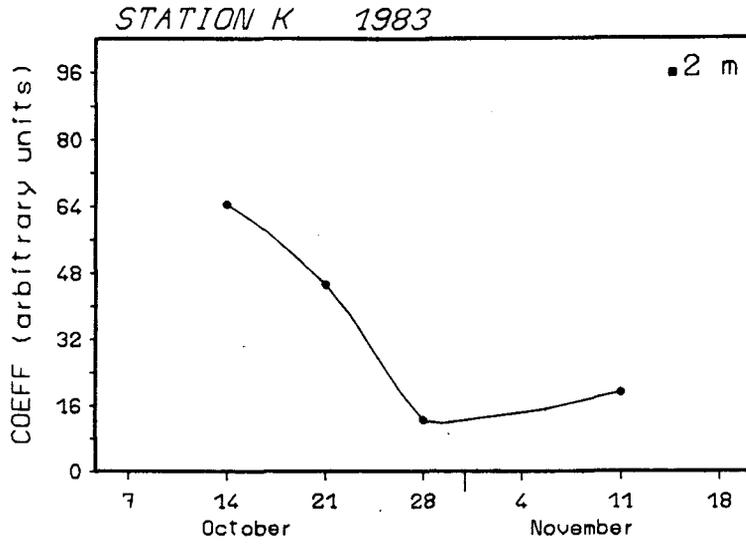


Abb. 63: Verlauf von COEFF in 0,2 m auf Station K in der Kieler Förde im Herbst 1983.

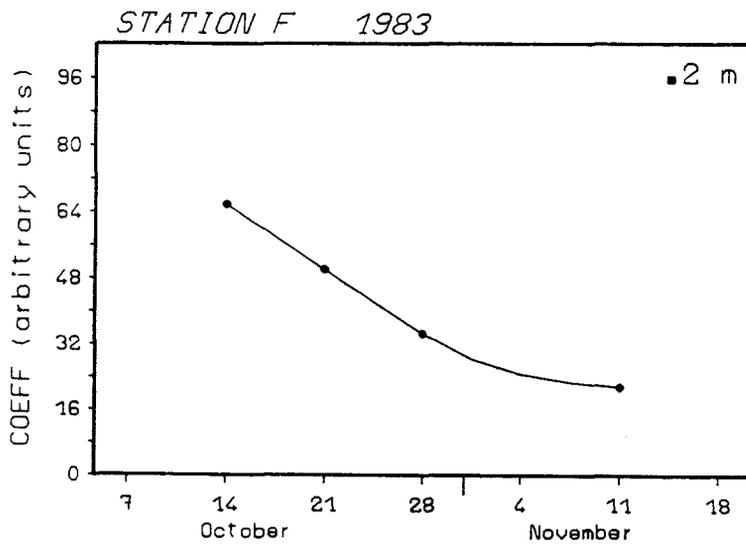


Abb. 64: Verlauf von COEFF in 0,2 m auf Station F in der Kieler Förde im Herbst 1983.

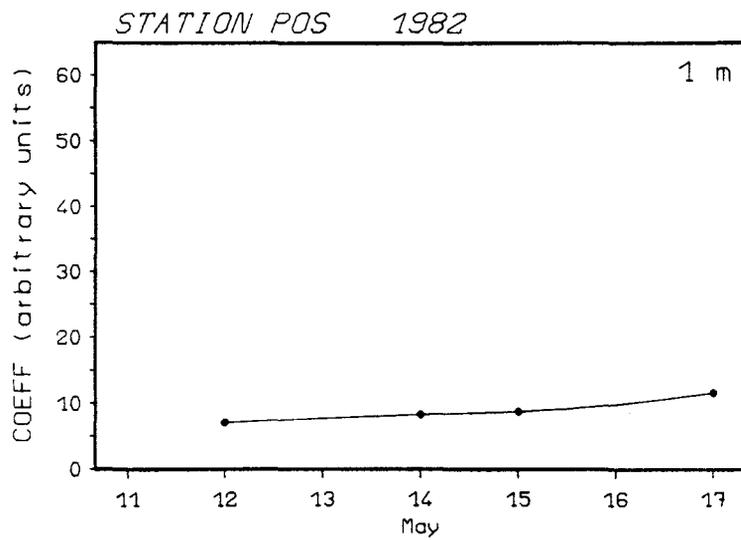
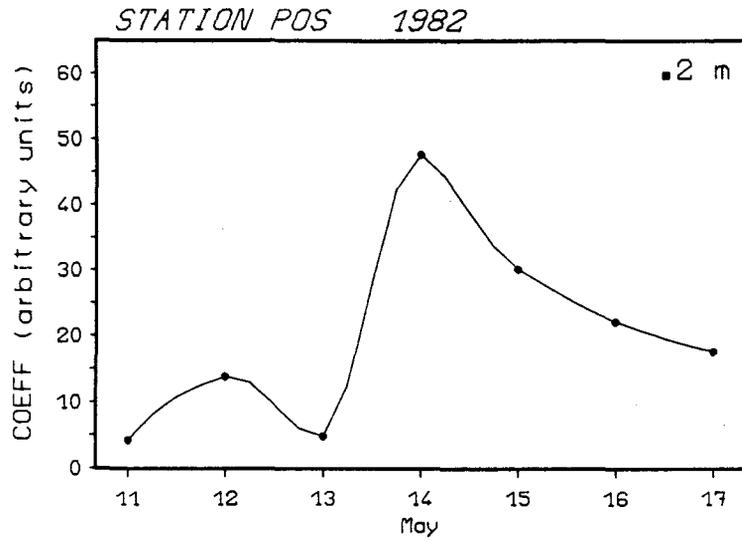


Abb. 65: Verlauf von COEFF in 0,2, 1, 2 und 4 m auf der BOSEX-Dauerstation in der mittleren Ostsee 1982. Fortsetz. nächste Seite.

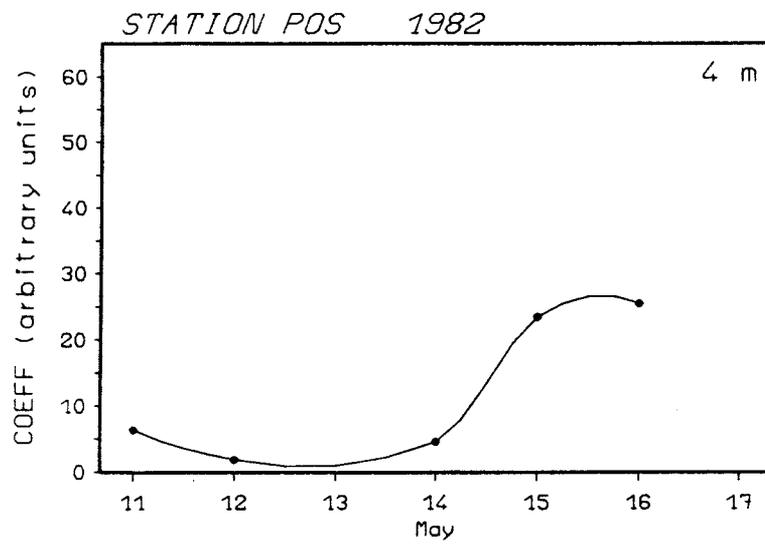
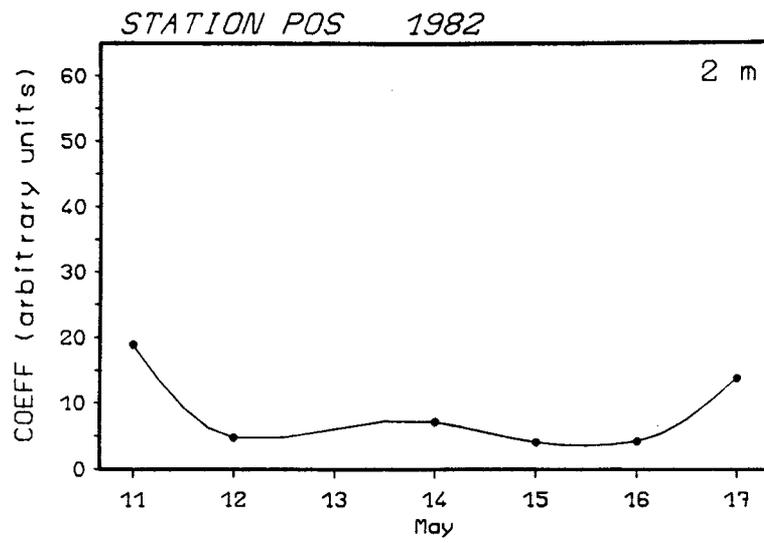


Abb. 65: Fortsetzung

während es sich in 2 und 4 m Wassertiefe nur wenig ändert. Dagegen zeigt COEFF in der Kieler Förde im Herbst 1983 (Abb. 63-64) und auf der Dauerstation in der mittleren Ostsee (Abb. 65) vor allem dicht unterhalb der Oberfläche (0,2 m) eine größere Variabilität, die nicht auf entsprechende Änderungen in der Chlorophyllkonzentration bezogen werden kann.

Ein weiteres Ergebnis der Berechnungen von COEFF betrifft die Variation innerhalb eines Tages: Unter Vernachlässigung einzelner Extremwerte (ca. 17% aller COEFF-Werte) schwankt COEFF in den verbliebenen Fällen um maximal das 2-fache. Die UFL-Signale (siehe Kapitel 5.2.) schwankten unter Vernachlässigung derselben Anzahl von Extremwerten um maximal das 3-fache. Da bei der Berechnung von COEFF Einstrahlungsänderungen bereits berücksichtigt sind, deutet der Vergleich der maximalen Schwankungsbreiten darauf hin, daß ungefähr zwei Drittel der beobachteten Variabilität der Fluoreszenz durch rapide Änderungen in der Photoadaptation oder durch Veränderungen des physiologischen Zustands der Algen verursacht sein kann. Über die einzelnen Mechanismen, die daran beteiligt sein können, lassen sich gegenwärtig allerdings noch keine konkreten Aussagen machen, so daß gezielte Untersuchungen in Zukunft notwendig sind.

Alle Ergebnisse der Berechnungen von COEFF für alle Tiefen in Abhängigkeit vom Chlorophyllgehalt sind in Abb. 66 zusammengefaßt. COEFF liegt bei allen Chlorophyllkonzentrationen durchweg auf einem niedrigen Niveau; lediglich bei einer Chlorophyllkonzentration von weniger als 5 mg m^{-3} treten eine Reihe von hohen COEFF-Werten auf, die etwa 10% aller Ergebnisse ausmachen und fast ausschließlich aus 0,2 m Tiefe stammen. Da hohe Werte von COEFF bei Konzentrationen von über 5 mg m^{-3} nicht gefunden wurden, könnte diese Beobachtung trotz der geringen Anzahl von COEFF-Werten bei hohen Konzentrationen ein Hinweis sein, daß es ab einer Chlorophyllkonzentration von etwa 5 mg m^{-3} nicht zu verstärkter Fluoreszenzemission, sondern lediglich zu mehr Photosynthese kommt. Gibt es Anzeichen, die diese Folgerung unterstützen?

Die Fluoreszenz-Emission ist nur einer der möglichen "Verarbeitungswege" von absorbierten Photonen. Es scheint daher naheliegend, eine Erklärung für die Variabilität von COEFF bei einem weiteren Verarbeitungsweg zu finden, nämlich bei den photochemischen Prozessen. Existieren Hinweise auf eine Veränderung in diesen Prozessen, die mit gleichzeitigen Änderungen in der Chlorophyllkonzentration korrespondieren? Eine detaillierte Arbeit über die Entwicklung mehrerer photochemischer und produktionsbiologischer Meßgrößen während der Zeit des Aufbaus einer Frühjahrsblüte wurde von Smith et

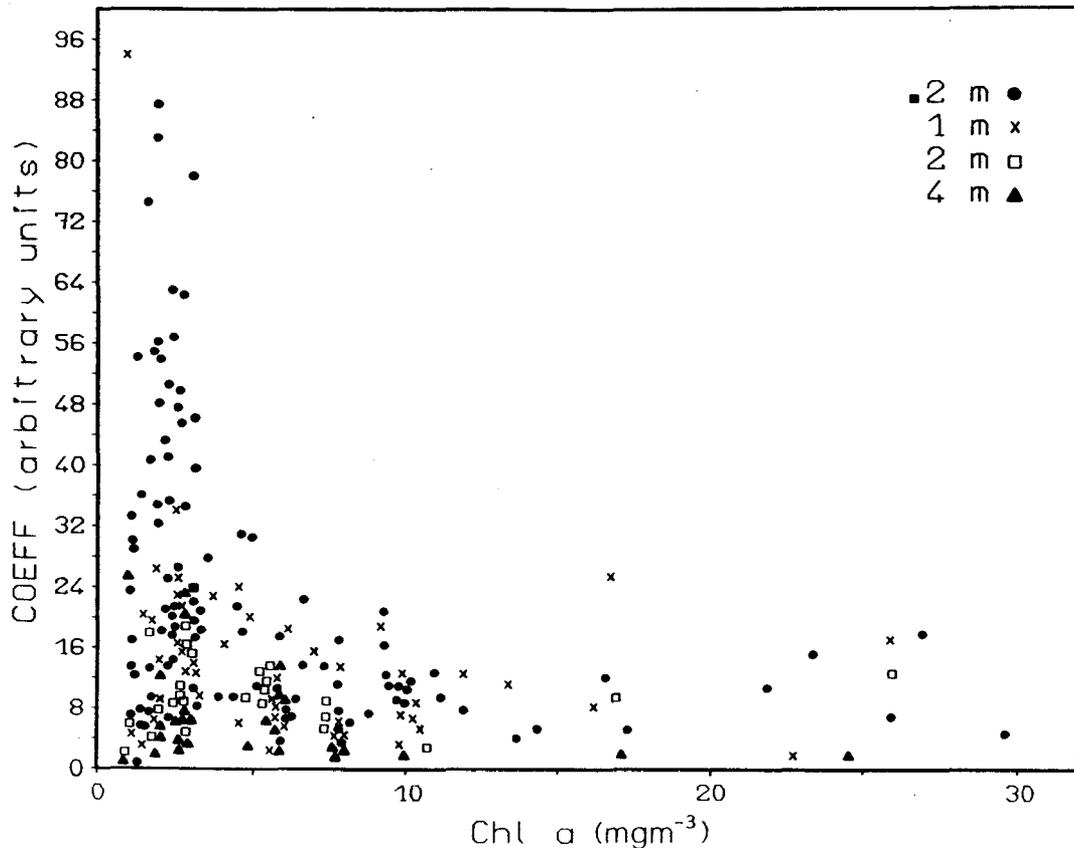


Abb. 66: Darstellung aller berechneten COEFF-Werte (n = 228) aufgetragen gegen die Chlorophyllkonzentration in 0,2, 1, 2 und 4 m für alle Meßgebiete.

al. (1983) vorgelegt. Das Resultat ihrer Arbeit war, daß innerhalb ihres Untersuchungszeitraums die Chlorophyllkonzentration, die Primärproduktion und die Produktionseffizienz ("a"), ferner sowohl die Konzentration als auch die Aktivität von Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase (RuBPC) zunahm. RuBPC ist ein Enzym, daß am ersten Schritt des Calvin-Benson-Zyklus beteiligt ist, und zwar bei der Fixierung von CO_2 (Morris 1980). Demzufolge ist bei einer hohen Produktionseffizienz auch die Konzentration und Aktivität von RuBPC hoch. Aus den Ergebnissen von Smith et al. (1983) ergibt sich, daß die Produktionseffizienz mit zunehmender Chlorophyllkonzentration ansteigt. Daraus läßt sich schließen, daß zu der Zeit, wenn viel Chlorophyll vorhanden ist, mehr Kohlenstoff pro Einheit Chlorophyll und Einstrahlungsstärke assimiliert wird als wenn weniger Chlorophyll vorhanden ist. Bringt man diese

Folgerung in Verbindung mit den Ergebnissen für COEFF, dann ergibt sich folgende Erklärung für die niedrigen Werte von COEFF: bei hoher Chlorophyllkonzentration wird mehr Kohlenstoff assimiliert, so daß die absorbierten Photonen in dieser Situation überwiegend in den Verarbeitungsweg der Photosynthese fließen und nicht so sehr in den der Fluoreszenzemission.

Die Erklärung für das niedrige Niveau von COEFF bei hohen Chlorophyllkonzentrationen bestätigt auch die Ergebnisse der schon erwähnten Modellrechnungen von Topliss und Platt (1986): diese Autoren fanden ein inverses Verhältnis zwischen der Fluoreszenzeffizienz (" η "), d.h. jener Effizienz, mit der Algen Photonen absorbieren und als Fluoreszenz emittieren, und der Produktionseffizienz (" α "). Mit anderen Worten: wenn die Produktionseffizienz hoch ist, dann ist die Fluoreszenzeffizienz niedrig, und umgekehrt. Somit läge bei hoher Chlorophyllkonzentration einerseits eine hohe Produktionseffizienz des Phytoplanktons vor, jedoch andererseits eine niedrige Fluoreszenzeffizienz bzw. ein niedriger Wert von COEFF. Es ergibt sich also bei hohen Chlorophyllkonzentrationen eine qualitative Übereinstimmung mit den Resultaten der Arbeit von Topliss und Platt (1986).

Zum gegenwärtigen Zeitpunkt können mit dem vorliegenden Datensatz keine genauen Hinweise geliefert werden dafür, ob das gemeinsame Auftreten sowohl niedriger als auch hoher Werte von COEFF bei Chlorophyllkonzentrationen von weniger als 5 mg m^{-3} auf eine größere Schwankung der physiologischen Prozesse zurückzuführen ist oder nicht. Immerhin zeigt die Produktionseffizienz, die u.a. von Zellgröße, Pigmentzusammensetzung und Lichtadaptation beeinflusst wird, im Stunden-, Tages- und Wochenbereich Variationen, die möglicherweise Reaktionen auf veränderte Umweltbedingungen darstellen (MacCaull und Platt 1977, Côté und Platt 1983, Platt und Jassby 1976, sowie die in diesen Arbeiten zitierte Literatur). Ob die Variabilität von COEFF ein Ausdruck von nichtlinearen Änderungen interner biochemischer Prozesse und bio-optischer Merkmale der Zellen ist und inwieweit ein Zusammenhang zwischen der Variabilität der Produktionseffizienz und der Variabilität von COEFF besteht, bedarf sicherlich noch ausführlicher Untersuchungen.

KAPITEL 7

Schlußbetrachtung und Ausblick

Die vorliegende Arbeit hat versucht, zwei unterschiedliche Herangehensweisen an die Erfassung der photosynthetischen Lebensprozesse des Phytoplanktons in der Ostsee miteinander zu kombinieren, nämlich Methoden der Biologischen Meereskunde und der Meeresoptik. Dabei stand auf der einen Seite die übliche Analyse von Wasserproben, auf der anderen Seite ein neuentwickeltes Auswerteverfahren von Strahldichtemessungen der sonnenlichtangeregten Phytoplanktonfluoreszenz. Während in den vorangegangenen Kapiteln 4 und 5 die gewonnenen Daten noch weitgehend unabhängig voneinander dargestellt wurden, enthielt Kapitel 6 bereits eine verbindende Bearbeitung des Datensatzes an Hand einer meeresoptischen Modellbetrachtung. In diesem Kapitel wird nun ein Resümee hinsichtlich der in der Einleitung der Arbeit genannten Zielsetzungen gezogen und abschließend werden einige mögliche Anwendungen der Satellitenfernerkundung bei der Erforschung mariner Ökosysteme vorgeschlagen.

Das erste Ziel bestand darin, der Frage nachzugehen, inwieweit die beobachtete Variabilität der sonnenlichtangeregten Fluoreszenz von Phytoplankton auf Änderungen in der Physiologie der Algen zurückgeführt werden kann. Bei der Diskussion der registrierten Fluoreszenzsignale (Kapitel 5.2. und 5.3.) wurden mehrere abiotische und biotische Faktoren hervorgehoben, die zeitliche und räumliche Schwankungen der Fluoreszenz verursacht haben können. Tabelle 2 gibt einen vereinfachenden Überblick über die verschiedenen Faktoren, die hierbei eine wesentliche Rolle gespielt haben können. Es konnte an keinem der hier untersuchten Meßtage die Variabilität ausschließlich einem bestimmten Faktor zugeordnet werden. Die Konsequenz ist, daß der Effekt einzelner Faktoren auf das Fluoreszenzsignal ohne eingehende Berücksichtigung der meeresoptischen Gesetze nicht isoliert werden kann.

Diese Überlegung leitete zur anschließenden Verfolgung des zweiten Zieles der Arbeit über: Die Betrachtung der möglichen Bedeutung der Variabilität der Phytoplanktonfluoreszenz für ein zukünftiges passives Fluoreszenz-Fernerkundungsverfahren führte zur Entwicklung eines einfachen meeresoptischen Modells (Kapitel 6). Damit konnte zum einen der optisch effektive Chlorophyllgehalt, d.h. der vom Fluoreszenzsignal infolge Attenuation erfaß-

Tabelle 2: Liste möglicher Faktoren, die die Fluoreszenz beeinflussen können.

ABIOTISCHE FAKTOREN	BIOTISCHE FAKTOREN
1. Einstrahlungsschwankungen:	1. Artenspektrum
- Sonnenstandsänderung	2. Zellgröße
- Wolken	3. Pigmentkonzentration
- Oberflächenwellen	4. Pigmentzusammensetzung
- Durchmischung	5. Absorptionsquerschnitt
2. Trübung des Meerwassers	6. Absorptionseffizienz
3. Nährsalze	7. Physiologischer Zustand

te Anteil an der tatsächlich vorhandenen Chlorophyllkonzentration berechnet werden. Dieser Anteil nahm mit zunehmender Chlorophyllverteilung ab. Zum anderen wurde der Wirkungsfaktor berechnet, mit dem Fluoreszenz pro Einheit Chlorophyll und Einstrahlungstärke emittiert wird. Bei Chlorophyllkonzentrationen von über 5 mg m^{-3} zeigte sich ein gleichmäßig niedriger Wirkungsfaktor, während er bei Konzentrationen von unter 5 mg m^{-3} in geringen Wassertiefen stark variierte. Dieses Ergebnis deutet an, daß das absorbierte Licht zu Zeiten hoher Biomasse vom Phytoplankton größtenteils photochemisch verwertet wird, während es zu Zeiten einer geringen Primärproduktion in einem weitaus höheren Maße fluoresziert werden kann.

Die Variabilität der Phytoplanktonfluoreszenz ist letzten Endes vermutlich ein von mehreren Faktoren in einer komplexen Wechselwirkung gemeinsam verursachter und beeinflusster Prozeß. Dies bedeutet, daß eine multifaktorielle Kausalität zwischen Umweltparametern und Phytoplanktonfluoreszenz besteht. Unter der Voraussetzung, daß "die Variabilität als inhärente Eigenschaft des Pelagials" (Smetacek 1985 b) angesehen wird, läßt sich eine gewisse Unvorhersagbarkeit der Phytoplanktoneigenschaften nach den Worten von Hulburt (1983) durchaus akzeptieren: "...the best way to cope with the snare of unpredictability would seem to be to accept unpredictability as a characteristic of the phytoplankton". Obwohl die Interpretation von *in situ* Registrierungen der Phytoplanktonfluoreszenz unter diesem Aspekt nicht direkt erleichtert wird, kann diese Methode in der Biologischen Meereskunde dennoch prinzipiell bei der Analyse komplexer pelagischer Ökosysteme von

Nutzen sein. Ein verbessertes meeresoptisches Modell in Verbindung mit einem anderen, erweiterten Datensatz von Strahldichtemessungen und Chlorophyllbestimmungen könnte zur Beantwortung der Fragen beitragen, ob sich die hier gefundene Variabilität des Wirkungsfaktors der Fluoreszenzemissionen bei niedrigem Chlorophyllgehalt bestätigen läßt und ob sie damit die natürliche Variabilität der Lebensprozesse des Phytoplanktons widerspiegelt.

Es sei nun auf die Implikationen der hier vorgelegten Resultate für die Fernerkundung der Chlorophyllverteilung im Meer eingegangen. Für die Entwicklung eines Pigmentalgorithmus zur Auswertung von Registrierungen des Fluoreszenzsignals muß man den optisch effektiven Chlorophyllgehalt in Betracht ziehen. Eine grundsätzliche Schwierigkeit sowohl bei der Blau/Grün-Methode, als auch in Zukunft bei der Fluoreszenzmethode stellt die begrenzte Signaltiefe dar: Es handelt sich infolge der optischen Attenuation lediglich um eine relativ dünne Oberflächenschicht, die vom Sensor erfaßt werden kann. Die vertikale Struktur der Wassersäule ist demnach mit Fernerkundungsmessungen allein nicht auflösbar, obwohl sie große Bedeutung für die Dynamik pelagischer Systeme hat (Harris 1986, Mullin 1986). Platt und Herman (1983) schätzen, daß das z.B. vom CZCS empfangene Blau/Grün-Signal nur ca. 3-5% des gesamten Chlorophyllgehalts und damit etwa 6-11% der berechneten Primärproduktion in der Wassersäule entspricht. In letzter Zeit hat sich eine Reihe von Arbeiten mit der Möglichkeit befaßt, an Hand von Satellitenregistrierungen des Chlorophyllgehalts der obersten Meter auf den Chlorophyllgehalt und die Primärproduktion der gesamten Wassersäule zu schließen (Smith et al. 1982, Smith und Baker 1983, Eppley et al. 1985, Platt 1986, Topliss und Platt 1986, Feldman 1986 a, Eppley et al. in Druck). Dieser Weg scheint im Prinzip gangbar zu sein, wenn das Chlorophyll annähernd gleichmäßig über die euphotische Zone verteilt ist. Hohe Pigmentkonzentrationen in größeren Tiefen, z.B. das "deep chlorophyll maximum" (Cullen und Eppley 1981, Cullen 1982), wird man damit allerdings nicht erkunden können. Eine abschließende Beurteilung der praktischen Anwendbarkeit der passiven Fluoreszenzmethode für Satellitenbeobachtungen läßt sich derzeit noch nicht vornehmen. Es ist auch noch nicht absehbar, ob eine zukünftige Anwendung der passiven Fluoreszenzmethode eine prinzipielle Verbesserung der Zuverlässigkeit der Chlorophyll- und Primärproduktionsbestimmungen erlauben wird.

Der nicht zu unterschätzende Vorteil von Fernerkundungsverfahren besteht in der Fähigkeit, große Areale der Meeresoberfläche synoptisch erfassen

sen zu können. Die Fernerkundung bietet damit eine verhältnismäßig gute Auflösung horizontaler Chlorophyllverteilungen. Da vertikale Chlorophyllverteilungen sowohl regionale als auch jahreszeitliche Variationen aufweisen (z.B. Cullen 1982), und von Forschungsschiffen aus eine gute vertikale Auflösung erzielt werden kann, ließen sich Expeditionsfahrten vorteilhaft mit Satellitenmessungen verknüpfen. Solche kombinierten Meßstrategien ("multipatform sampling strategies"; Smith und Baker 1983) bieten einen vielversprechenden Ausblick auf zukünftige Untersuchungen, denn sie könnten zu einer mehrdimensionalen Perspektive der Verteilungsmuster und der sie bewirkenden dynamischen Wechselwirkungen im Meer führen. Diese Möglichkeit wird gegenwärtig von einer wachsenden Zahl von Studien erkundet (z.B. Harris 1980 a, Legendre und Demers 1984, Legendre et al. 1984, National Academy of Sciences 1984, Yentsch und Yentsch 1984, Smith et al. 1984, Malone und Roederer 1985, Dickey et al. 1986, Esaias et al. 1986).

Eine weitere Gelegenheit, bei der Satellitenmessungen von großem Nutzen sein können, betrifft die Planung von Meeresexpeditionen. Es wäre zu hoffen, die von Margalef (1985) mit den folgenden Worten gestellte Diagnose traditioneller Expeditionsvorbereitungen, die oft mehr auf Gutdünken und Zufall als auf genauen Informationen beruhen, mit Hilfe der Fernerkundung wenigstens teilweise entkräften zu können: "What we know about oceans and ocean life is based on the study of samples often obtained without much prior planning". So könnten Satellitenaufnahmen vor einer Expedition in ein bestimmtes Seegebiet oder auch unmittelbar während der Meßarbeiten vor Ort dazu dienen, vorab einen Überblick über vorgesehene Untersuchungsareale zu erhalten, geplante Stationsprofile in weiträumige Verteilungsmuster einzuordnen und unter Umständen kurzfristig besonders interessante Gebiete anzuordnen. Mit Hilfe dieser Optionen ließe sich die Organisation der Datengewinnung recht gut an die jeweiligen natürlichen Verhältnisse im Meer anpassen und damit die Effektivität aufwendiger und kostenintensiver Schiffsexpeditionen vielleicht sogar optimieren. Gewiß sollte angesichts der wahren Gegebenheiten an Bord jedes Forschungsschiffes, die gewöhnlich die Kunst der Improvisation zur unentbehrlichen Alltäglichkeit werden lassen, nicht von einem allzu großen Optimismus ausgegangen werden. Dennoch läßt sich abschließend feststellen, daß eine zukünftige Integration der Fernerkundung in erweiterte Meßstrategien, die variable Raum-Zeitskalen umfassen können, zu einem besseren Verständnis der Prozesse im Ökosystem Meer beitragen wird.

KAPITEL 8

Literatur

- Abbott, M.R., P.J. Richerson und T.M. Powell (1982): In situ response of phytoplankton fluorescence to rapid variations in light. *Limnol. Oceanogr.* 27: 218-225.
- Abbott, M.R. und P.M. Zion (1985): Satellite observations of phytoplankton variability during an upwelling event. *Cont. Shelf Res.* 4: 661-680.
- Alpine, A.E. und J.E. Cloern (1985): Differences in in vivo fluorescence yield between three phytoplankton size classes. *J. Plank. Res.* 7: 381-390.
- Amann, V. und R. Doerffer (1983): Aerial survey of the temporal and spatial distribution of phytoplankton during FLEX 76. In: North Sea Dynamics, J. Sündermann und W. Lenz (Eds.). Springer-Verlag, Berlin, 517-529.
- Arnone, R.A. und P.E. La Violette (1986): Satellite definition of the bio-optical and thermal variation of coastal eddies associated with the African Current. *J. Geophys. Res.* 91: 2351-2364.
- Austin, R.W. (1980): Gulf of Mexico, ocean-colour surface truth measurements. *Bound.-Layer. Met.* 18: 269-285.
- Arvesen, J.C., J.P. Millard und E.C. Weaver (1973): Remote sensing of chlorophyll and temperature in marine and fresh waters. *Astro. Acta* 18: 229-239.
- Balch, W.M. und F.T. Haxo (1984): Spectral properties of Noctiluca miliaris Suriray, a heterotrophic dinoflagellate. *J. Plank. Res.* 6: 515-525.
- Barrett, E.C. und L.F. Curtis (1982): Introduction to Environmental Remote Sensing. Chapman & Hall. 352 pp.
- Bodungen, B. von (1975): Der Jahresgang der Nährsalze und der Primärproduktion des Planktons in der Kieler Bucht unter Berücksichtigung der Hydrographie. Diss., Univ. Kiel, 116 pp.
- Bodungen, B. von (1986): Annual cycles of nutrients in a shallow inshore area, Kiel Bight.-Variability and trends. *Ophelia* 26: 91-107.
- Bradbury, R.H., D.G. Green und R.E. Reichelt (1986): Qualitative patterns and processes in marine ecology: a conceptual programm. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 29: 299-304.
- Bricaud, A., A. Morel und L. Prieur (1983): Optical efficiency factors of some phytoplankters. *Limnol. Oceanogr.* 28: 816-832.
- Bronstein, I.N. und K.A. Semendjajew (1970): Taschenbuch der Mathematik, 10. Auflage. Verlag Harri Deutsch, Zürich. 585 pp.
- Brown, O.B., R.H. Evans, J.W. Brown, H.R. Gordon, R.C. Smith und K.S. Baker (1985): Phytoplankton blooming off the U.S. east coast: a satellite description. *Science* 229: 163-167.
- Buschmann, C. und K. Grumbach (1985): Physiologie der Photosynthese. Springer-Verlag, Berlin. 245 pp.

- Campbell, J.W. und W.E. Esaias (1985): Spatial patterns in temperature and chlorophyll on Nantucket Shoals from airborne remote sensing data, May 7-9, 1981. *J. Mar. Res.* 43: 139-161.
- Campbell, J.W. und J.P. Thomas (Eds.) (1981): Chesapeake Bay Plume Study. Superflux 1980. NASA Conf. Publ. 2188, 522 pp.
- Campbell, J.W., C.S. Yentsch und W.E. Esaias (1986): Dynamics of phytoplankton patches on Nantucket Shoals: An experiment involving aircraft, ships and buoys. In: *Tidal Mixing and Plankton Dynamics*, J. Bowman, C.M. Yentsch und W.T. Peterson (Eds.). Springer-Verlag, Berlin, 140-163.
- Caraux, D. und R.W. Austin (1983): Delineation of seasonal changes of chlorophyll frontal boundaries in Mediterranean coastal waters with Nimbus-7 coastal zone color scanner data. *Rem. Sens. Environ.* 13: 239-249.
- Carder, K.L. und R.G. Steward (1985): A remote-sensing reflectance model of the red-tide dinoflagellate off west Florida. *Limnol. Oceanogr.* 30: 286-298.
- Charlson, R.J., J.E. Lovelock, M.O. Andreae und S.G. Warren (1987): Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. *Nature* 326: 655-661.
- Clark, D.K. und D.A. Kiefer (1979): Spectral reflectance of a bloom of *Gymnodinium nelsoni* in Chesapeake Bay. In: *Toxic Dinoflagellate Blooms*, D. Taylor und H. Seliger (Eds.). Elsevier North Holland Inc., 287-296.
- Clark, D.K. (1981): Phytoplankton pigment algorithms for the NIMBUS-7 CZCS. In: *Oceanography from Space*, J.F.R. Gower (Ed.). Plenum Press, 227-237.
- Clark, G.L., G.C. Ewing und C.J. Lorenzen (1970): Spectra of backscattered light from the sea obtained from aircraft as a measure of chlorophyll concentration. *Science* 167: 1119-1121.
- Collins, D.J., D.A. Kiefer, J.B. Soohoo und I.S. McDermid (1985): The role of reabsorption in the spectral distribution of phytoplankton fluorescence emission. *Deep-Sea Res.* 32: 983-1003.
- Côté, B. und T. Platt (1983): Day-to-day variations in the spring-summer photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 28: 320-344.
- Cox, C.S. (1974): Refraction and reflection of light at the sea surface. In: *Optical Aspects of Oceanography*, N.G. Jerlov und E. Steemann-Nielsen (Eds.). Academic Press, London, 51-75.
- Cullen, J.J. (1982): The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll a. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 791-803.
- Cullen, J.J. und R.W. Eppley (1981): Chlorophyll maximum layers of the Southern California Bight and possible mechanisms of their formation maintenance. *Oceanol. Acta* 4: 23-32.
- Cullen, J.J. und E.H. Renger (1979): Continuous measurement of the DCMU-induced fluorescence response of natural phytoplankton populations. *Mar. Biol.* 53: 13-20.

- Curran, P.J. (1985): Principles of Remote Sensing. Longman Group Ltd., London. 282 pp.
- Defant, F. (1974): Klima und Wetter. In: Meereskunde der Ostsee, L. Maggaard und G. Rheinheimer (Eds.). Springer-Verlag, Berlin, 19-32.
- Denman, K.L. und A.E. Gargett (1983): Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. *Limnol. Oceanogr.* 28: 801-815.
- Dera, J. und H.R. Gordon (1968): Light field fluctuations in the photic zone. *Limnol. Oceanogr.* 13: 697-699.
- Dickey, T., E. Hartwig und J. Marra (1986): The Biowatt bio-optical and physical moored measurement program. *EOS* 67: 650.
- Doerffer, R. (1979): Untersuchungen über die Verteilung oberflächennaher Substanzen im Elbe-Ästuar mit Hilfe von Fernmeßverfahren. *Arch. Hydrobiol. Supp.* 43 (2/3): 119-224.
- Droop, M.R. (1985): Fluorescence and the light/nutrient interaction in *Monochrysis*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 65: 221-237.
- Dubinsky, Z., P.G. Falkowski und K. Wyman (1986): Light harvesting and utilization by phytoplankton. *Plant Cell Physiol.* 27: 1335-1349.
- Dupouy, C., J.P. Rebert und D. Toure (1986): Nimbus-7 coastal zone color scanner pictures of phytoplankton growth on an upwelling front in Senegal. In: *Marine Interfaces Ecohydrodynamics*, J.C.J. Nihoul (Ed.). Elsevier Pub., 619-644.
- Edler, L. (1979): Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea-Phytoplankton and chlorophyll. *Baltic Mar. Biol.*, Pub. No. 5, 38 pp.
- Eppley, R.W., E. Stewart, M.R. Abbott und U. Heyman (1985): Estimating ocean primary production from satellite chlorophyll. Introduction to regional differences and statistics for the Southern California Bight. *J. Plank. Res.* 7: 57-70.
- Eppley, R.W., E. Stewart, M.R. Abbott und R.W. Owen (im Druck): Estimating ocean production from satellite-derived chlorophyll: insights from the Fastropac data set.
- Esaias, W.E. (1980): Remote sensing of oceanic phytoplankton: present capabilities and future goals. In: *Primary Productivity in the Sea*, P.G. Falkowski (Ed.). Plenum Press, 321-337.
- Esaias, W.E. (1981): Remote sensing in biological oceanography. *Oceanus* 24: 32-38.
- Esaias, W.E., G.C. Feldman, C.R. McClain und J.A. Elrod (1986): Monthly satellite-derived phytoplankton pigment distribution for the North Atlantic Ocean basin. *EOS* 67: 835-837.
- Estees, R. (1985): Remote sensing fundamentals. In: *The Surveillant Science: Remote Sensing of the Environment*, R.K. Holz (Ed.). Wiley & Sons, 12-27.
- Ewing, G.C. (Ed.) (1965): *Oceanography from space*. Ref. No. 65-10. Woods Hole Oceanographic Institution, Mass. 469 pp.

- Falkowski, P.G. (1980): Light-shade adaptations in marine phytoplankton. In: Primary Productivity in the Sea, P.G. Falkowski (Ed.). Plenum Press, 99-119.
- Falkowski, P.G. (1984): Physiological responses of phytoplankton to natural light regimes. *J. Plank. Res.* 6: 295-307.
- Falkowski, P.G., Z. Dubinsky und K. Wyman (1985): Growth-irradiance relationships in phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 30: 311-321.
- Falkowski, P.G. und D.A. Kiefer (1985): Chlorophyll a fluorescence in phytoplankton: relationship to photosynthesis and biomass. *J. Plank. Res.* 7: 715-731.
- Falkowski, P.G., K. Wyman, A.C. Ley und D.C. Mauzerall (1986): Relationship of steady state photosynthesis to fluorescence in eucaryotic algae. *Biochim. Biophys. Acta* 849: 183-192.
- Falkowski, P.G., K. Wyman und D. Mauzerall (1984): Effects of continuous background irradiance on xenon-flash-induced fluorescence yields in marine microalgae. In: *Advances in Photosynthesis Research*, Vol. 1, C. Sybesma (Ed.). Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Pub., 163-166.
- Feldman, G.C. (1986 a): Variability of the productive habitat in the eastern equatorial Pacific. *EOS* 67: 106-108.
- Feldman, G.C. (1986 b): Patterns of phytoplankton production around the Galapagos Islands. In: *Tidal Mixing and Plankton Dynamics*, J. Bowman, C.M. Yentsch und W.T. Peterson (Eds.). Springer-Verlag, Berlin, 77-106.
- Feldman, G.C., D. Clark und D. Halpern (1984): Satellite color observations of the phytoplankton distribution in the eastern equatorial Pacific during the 1982-1983 El Niño. *Science* 226: 1069-1070.
- Fiedler, P.C. (1984): Satellite observations of the 1982-1983 El Niño along the U.S. Pacific coast. *Science* 224: 1251-1254.
- Flemer, D.A. (1969): Continuous measurements of in vivo chlorophyll of a dinoflagellate bloom in Chesapeake Bay. *Chesapeake Sci.* 10: 99-103.
- Gallegos, C.L., T. Platt, W.G. Harrison und B. Irwin (1983): Photosynthetic parameters of arctic marine phytoplankton: vertical variations and time scales of adaptation. *Limnol. Oceanogr.* 28: 698-708.
- Geider, R.J., T. Platt und J.A. Raven (1986): Size dependence of growth and photosynthesis in diatoms: a synthesis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 30: 93-104.
- Gordon, H.R. (1979 a): Diffuse reflectance of the ocean: the theory of its augmentation by chlorophyll a fluorescence at 685 nm. *Appl. Optics* 18: 1161-1166.
- Gordon, H.R. (1979 b): Estimation of the depth of sunlight penetration in natural waters for the remote sensing of chlorophyll a via in vivo fluorescence. *Appl. Optics* 18: 1883-1884.
- Gordon, H.R. und D.K. Clark (1980 a): Atmospheric effects in the remote sensing of phytoplankton pigments. *Bound.-Layer Met.* 18: 299-313.
- Gordon, H.R. und D.K. Clark (1980 b): Remote sensing optical properties of

- a stratified ocean: an improved interpretation. *Appl. Optics* 19: 3428-3430.
- Gordon, H.R., D.K. Clark, J.W. Brown, O.B. Brown und R.H. Evans (1982): Satellite measurement of the phytoplankton pigment concentration in the surface waters of a warm core Gulf Stream ring. *J. Mar. Res.* 40: 491-502.
- Gordon, H.R., D.K. Clark, J.W. Brown, O.B. Brown, R.H. Evans und W.W. Broenkow (1983): Phytoplankton pigment concentrations in the middle Atlantic Bight: comparison of ship determinations and CZCS estimates. *Appl. Optics* 22: 20-36.
- Gordon, H.R., D.K. Clark, J.L. Mueller und W.A. Hovis (1980): Phytoplankton pigments from the Nimbus-7 coastal zone color scanner: comparisons with surface measurements. *Science* 210: 63-67.
- Gordon, H.R. und W.R. McCluney (1975): Estimation of the depth of sunlight penetration in the sea for remote sensing. *Appl. Optics* 14: 413-416.
- Gordon, H.R. und A. Morel (1983): Remote Assessment of Ocean Color for Interpretation of Satellite Visible Imagery. A Review. Springer-Verlag, New York. 114 pp.
- Govindjee und G. Papageorgiou (1971): Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: fluorescence transients. In: *Photophysiology*, A.C. Giese (Ed.). Academic Press, Vol. VI: 1-46.
- Govindjee, G. Papageorgiou und E. Rabinowitch (1973): Chlorophyll fluorescence and photosynthesis. In: *Practical Fluorescence, Theory, Methods and Techniques*, G.C. Guilbault (Ed.). Marcel Dekker Inc., New York, 543-575.
- Gower, J.F.R. (1980): Observations of in situ fluorescence of chlorophyll-a in Saanich Inlet. *Bound.-Layer Met.* 18: 235-245.
- Gower, J.F.R. (1984): Water colour imaging from space. In: *Remote Sensing of Shelf Sea Hydrodynamics*, J.C.J. Nihoul (Ed.). Elsevier Science Pub., 1-24.
- Gower, J.F.R. und G. Borstad (1981): Use of the in vivo fluorescence line at 685 nm for remote sensing surveys of surface chlorophyll a. In: *Oceanography from Space*, J.F.R. Gower (Ed.). Plenum Press, 329-338.
- Gower, J.F.R., S. Lin und G. Borstad (1984): The information content of different optical spectral ranges for remote chlorophyll estimation in coastal waters. *Int. J. Rem. Sens.* 5: 349-364.
- Grew, G.W. (1973): Signature analysis of reflectance spectra of phytoplankton and sediment in inland waters. In: *Remote Sensing of Earth Resources*, F. Shahrokhi (Ed.). Vol. 2: 1147-1172.
- Günther, K.P. (1984): Vorläufiger Schlußbericht zum Forschungsvorhaben "Fernerkundung von Gewässeroberflächen": Abhängigkeit der Chlorophyll a Fluoreszenz von Umweltparametern. In: *Die Abhängigkeit der in vivo Chlorophyll a Fluoreszenz marinen Phytoplanktons von der Globalstrahlung.-Ein Beitrag zur Interpretation von Fluoreszenz-fernerkundungssignalen.- Diss., Univ. Oldenburg, 1-51.*
- Günther, K.P. (1986): A quantitative description of the chlorophyll a fluorescence reduction due to global irradiation in the surface

- layer. In: Marine Interfaces Ecohydrodynamics, J.C.J. Nihoul (Ed.). Elsevier Pub., 603-617.
- Harris, G.P. (1980 a): Temporal, and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models, and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 877-900.
- Harris, G.P. (1980 b): The measurement of photosynthesis in natural populations of phytoplankton. In: *The Physiological Ecology of Phytoplankton*, I. Morris (Ed.). Blachwell Sci. Pub., Oxford, 129-187.
- Harris, G.P. (1986): *Phytoplankton Ecology: Structure, Function and Fluctuation*. Chapman and Hall, London. 384 pp.
- Heaney, S.I. (1978): Some observations on the use of the in vivo fluorescence technique to determine chlorophyll-a in natural populations and cultures of freshwater phytoplankton. *Fresh. Biol.* 8: 115-126.
- Højerslev, N.K. (1981): Assessment of some suggested algorithms on sea color and surface chlorophyll. In: *Oceanography from Space*, J.F.R. Gower (Ed.). Plenum Press, 347-353.
- Holligan, P.M., M. Viollier, C. Dupouy und J. Aiken (1983 a): Satellite studies on the distribution of chlorophyll and dinoflagellate blooms in the western English Channel. *Cont. Shelf Res.* 2: 81-96.
- Holligan, P.M., M. Viollier, D.S. Harbour, P. Camus und M. Champagne-Philippe (1983 b): Satellite and ship studies of coccolithophore production along a continental shelf edge. *Nature* 304: 339-342.
- Holm-Hansen, O. C.J. Lorenzen, R.W. Holmes und J.D.H. Strickland (1965): Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 30: 3-15.
- Horstmann, U., K.A. Ulbricht und D. Schmidt (1978): Detection of eutrophication processes from air and space. *Proc. 12th Int. Sym. on Rem. Sens. Environ.*, 1379-1389.
- Hovis, W.A., D.K. Clark, F. Anderson, R.W. Austin, W.H. Wilson, E.T. Baker, D. Ball, H.R. Gordon, J.L. Mueller, S.Z. El-Sayed, B. Sturm, R.C. Wrigley und C.S. Yentsch (1980): Nimbus-7 coastal zone color scanner: system description and initial imagery. *Science* 210: 60-63.
- Hulburt, E.M. (1983): The capacity for change and the unpredictability of the phytoplankton of the east coast of the United States. *J. Plank. Res.* 5: 35-42.
- Jeffrey, S.W. und G.F. Humphrey (1975): New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1, c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen (BPP)*, 176.
- Jerlov, N.G. (1968): *Optical Oceanography*. Elsevier Pub. Co. 194 pp.
- Jerlov, N.G. und E. Steemann-Nielsen (Eds.) (1974): *Optical Aspects of Oceanography*. Academic Press, London. 494 pp.
- Jones, L.W. und B. Kok (1966 a): Photoinhibition of chloroplast reactions. I. Kinetics and action spectra. *Plant Physiol.* 41: 1037-1043.
- Jones, L.W. und B. Kok (1966 b): Photoinhibition of chloroplast reactions.

II. Multiple effects. *Plant Physiol.* 41: 1044-1049.

- Kautsky, H. und A. Hirsch (1931): Neue Versuche zur Kohlensäureassimilation. *Naturwissenschaften* 19: 964.
- Kautsky, H., A. Hirsch und F. Davidshoffer (1932): Energieumwandlungen an Grenzflächen. 6. Kohlensäureassimilation. *Ber. Deut. Chem. Ges.* 65: 1762-1770.
- Kiefer, D.A. (1973 a): Fluorescence properties of natural phytoplankton populations. *Mar. Biol.* 22: 263-269.
- Kiefer, D.A. (1973 b): Chlorophyll a fluorescence in marine centric diatoms: responses of chloroplasts to light and nutrient stress. *Mar. Biol.* 23: 39-46.
- Kiefer, D.A. und B.G. Mitchell (1983): A simple, steady state description of phytoplankton growth based on absorption cross section and quantum efficiency. *Limnol. Oceanogr.* 28: 770-776.
- Kiefer, D.A., R.J. Olson und W.H. Wilson (1979): Reflectance spectroscopy of marine phytoplankton. Part 1. Optical properties as related to age and growth rate. *Limnol. Oceanogr.* 24: 664-672.
- Kirk, J.T.O. (1975): A theoretical analysis of the contribution of algal cells to the attenuation of light within natural waters. II. Spherical cells. *New Phytol.* 75: 21-36.
- Kirk, J.T.O. (1976): A theoretical analysis of the contribution of algal cells to the attenuation of light within natural waters. III. Cylindrical and spheroidal cells. *New Phytol.* 77: 341-358.
- Kirk, J.T.O. (1983): *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 401 pp.
- Kishino, M., S. Sugihara und N. Okami (1984 a): Influence of fluorescence of chlorophyll a on underwater upward irradiance spectrum. *La mer* 22: 224-232.
- Kishino, M., S. Sugihara und N. Okami (1984 b): Estimation of quantum yield of chlorophyll a fluorescence from the upward irradiance spectrum in the sea. *La mer* 22: 233-240.
- Kishino, M., M. Takahashi, N. Okami und S. Ichimura (1985): Estimation of the spectral absorption coefficients of phytoplankton in the sea. *Bull. Mar. Sci.* 37: 634-642.
- Kronberg, P. (1985): *Fernerkundung der Erde: Grundlagen und Methoden des Remote Sensing in der Geologie*. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart. 394 pp.
- Larkum, A.W.D. und J. Barrett (1983): Light-harvesting processes in algae. In: *Advances in Botanical Research*, Vol. 10, H.W. Woolhouse (Ed.). Academic Press, London, 3-219.
- Lavorel, J. und A.-L. Etienne (1977): *In vivo* chlorophyll fluorescence. In: *Primary Processes of Photosynthesis*, J. Barber (Ed.), Elsevier/North-Holland, 203-268.
- Legendre, L., Y. Collos, M. Elbrächter, M.J.R. Fasham, W.W.C. Gieskes, A. Herbland, P.M. Holligan, R. Margalef, M.J. Perry, T. Platt, E.

- Sakshaug und D.F. Smith (1984): Studies on marine autotrophs: recommendations for the 1980s. In: Flows of Energy and Materials in Marine Ecosystems: Theory and Practice, M.J.R. Fasham (Ed.), Plenum Press, 629-639.
- Legendre, L. und S. Demers (1984): Towards dynamic biological oceanography and limnology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 2-19.
- Lenz, J. (1971): Zur Methode der Sestonbestimmung. *Kieler Meeresforsch.* 27: 180-193.
- Lenz, J. (1974): Untersuchung zum Nahrungsgefüge im Pelagial der Kieler Bucht. *Habil.-Schrift, Univ. Kiel*, 144 pp.
- Lewis, M.R., J.J. Cullen und T. Platt (1984): Relationships between vertical mixing and photoadaptation of phytoplankton: similarity criteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15: 141-149.
- Lin, S., G.A. Borstad und J.F.R. Gower (1984): Remote sensing of chlorophyll in the red spectral region. In: Remote Sensing of Shelf Sea Hydrodynamics, J.C.J. Nihoul (Ed.). Elsevier Science Pub., 317-386.
- Lindholm, T. (1985): Mesodinium rubrum - a unique photosynthetic ciliate. *Adv. in Aquatic Microbiology* 3: 1-48.
- Loftus, M.E. und H.H. Seliger (1975): Some limitations of the *in vivo* fluorescence technique. *Chesapeake Sci.* 16: 79-92.
- Lorenzen, C.J. (1966): A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep-Sea Res.* 13: 223-227.
- MacCaull, W.A. und T. Platt (1977): Diel variations in the photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 22: 723-731.
- Malone, T.F. und J.G. Roederer (Eds.) (1985): *Global Change*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 510 pp.
- MAREX (1982): *The Marine Resources Experiment; Report of the Ocean Color Science Working Group*, J. Walsh (Ed.). NASA. 130 pp.
- Margalef, R. (1985): From hydrodynamic processes to structure (information) and from information to process. In: *Ecosystem Theory for Biological Oceanography*, R.E. Ulanowicz, und T. Platt (Eds.). *Can. Bull. Fish. and Aquat. Sciences* No. 213, Ottawa, 200-220.
- Marra, J. (1978): Effect of short-term variation in light intensity on photosynthesis of a marine phytoplankter: a laboratory simulation study. *Mar. Biol.* 46: 191-202.
- Marshall, S.M. und A.P. Orr (1928): The photosynthesis of diatom cultures in the sea. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 15: 321-360.
- Massin, J.-M. (Ed.) (1984): *Remote Sensing for the Control of Marine Pollution*. Plenum Pres, New York. 466 pp.
- Maul, G.A. (1985): *Introduction to Satellite Oceanography*. Martinus Nijhoff Pub., Dordrecht. 606 pp.
- Maul, G.A. und H.R. Gordon (1975): On the use of the earth resources

- technology satellite (Landsat-1) in optical oceanography. *Rem. Sens. of Environ.* 4: 95-128.
- McClain, C.R., L.J. Pietrafesa und J.A. Yoder (1984): Observations of Gulf Stream-induced and wind-driven upwelling in the Georgia Bight using ocean color and infrared imagery. *J. Geophys. Res.* 89: 3705-3723.
- Morel, A. (1980): In-water and remote measurements of ocean color. *Bound.-Layer Met.* 18: 177-201.
- Morel, A. und A. Bricaud (1981 a): Theoretical results concerning the optics of phytoplankton, with special reference to remote sensing applications. In: *Oceanography from Space*, J.F.R. Gower (Ed.). Plenum Press, 313-327.
- Morel, A. und A. Bricaud (1981 b): Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton. *Deep-Sea Res.* 28: 1375-1393.
- Morel, A. und H.R. Gordon (1980): Report of the working group on water color. *Bound.-Layer Met.* 18: 343-355.
- Morel, A. und L. Prieur (1977): Analysis of variations in ocean color. *Limnol. Oceanogr.* 22: 709-722.
- Morel, A. und R.C. Smith (1982): Terminology and units in optical oceanography. *Mar. Geodesy* 5: 335-349.
- Morris, I. (1980): Paths of carbon assimilation in marine phytoplankton. In: *Primary Productivity in the Sea*, P.G. Falkowski (Ed.). Plenum Pub., 139-159.
- Mueller, J.L. (1979): Prospects for measuring phytoplankton bloom extent and patchiness using remotely sensed ocean color images: an example. In: *Toxic Dinoflagellates*, D. Taylor und H. Seliger (Eds.). Elsevier North Holland Inc., 303-308
- Mueller, J.L. und P.E. La Violette (1981): Color and temperature signatures of ocean fronts observed with the Nimbus-7 CZCS. In: *Oceanography from Space*, J.F.R. Gower (Ed.). Plenum Pub., 295-302.
- Mullin, M.M. (1986): Spatial and temporal scales and patterns. In: *Plankton Dynamics of the Southern California Bight*, R.W. Eppley (Ed.). Springer-Verlag, New York, 216-273.
- Munday, J.C., Jr. und P.L. Zubkoff (1981): Remote sensing of dinoflagellate blooms in a turbid estuary. *Photogr. Eng. Rem. Sens.* 47: 523-531.
- National Academy of Sciences (1984): *Global Ocean Flux Study: Proceedings of a Workshop*, Sept. 10-14, 1984, National Academy of Sciences, Woods Hole Ocean Center, Woods Hole, Massachusetts. National Academy Press, Washington, D.C. 360 pp.
- Neville, R.A. und J.F.R. Gower (1977): Passive remote sensing of phytoplankton via chlorophyll a fluorescence. *J. Geophys. Res.* 82: 3487-3493.
- Nöthig, E.-M. (1986): Tank experiments with natural phytoplankton: the influence of light and zooplankton grazing on pelagic system structure. *Ophelia, Suppl.* 4: 179-190.

- Öström, B. (1976): Fertilization of the Baltic by nitrogen fixation in the blue-green algae Nodularia spumigena. Rem. Sens. Environ. 4: 305-310.
- Otterman, J. (1981): Remote sensing of pollution. In: Remote Sensing in Meteorology, Oceanography and Hydrology, A.P. Cracknell (Ed.). Ellis Horwood Lim., 243-248.
- Owens, T.G., P.G. Falkowski und T.E. Whitledge (1980): Diel periodicity of chlorophyll in marine phytoplankton. Mar. Biol. 59: 71-77.
- Papageorgiou, G. (1975): Chlorophyll fluorescence: An intrinsic probe of photosynthesis. In: Bioenergetics of Photosynthesis, Govindjee (Ed.), Academic Press, 319-371.
- Parsons, T.R., M. Takahashi und B.T. Hargrave (1984): Biological Oceanographic Processes (3rd edition). Pergamon Press. 330 pp.
- Peinert, R. (1985): Saisonale und regionale Aspekte der Produktion und Sedimentation von Partikeln im Meer. Ber. SFB 313, Univ. Kiel 2, 108 pp.
- Pickard, G.L. und W.J. Emery (1982): Descriptive Physical Oceanography. An Introduction. Pergamon Press. 250 pp.
- Plass, G.N., G.W. Kattawar und J.A. Guinn, Jr. (1976): Radiance distribution over a ruffled sea: contributions from glitter, sky and ocean. Appl. Optics 15:3161-3165.
- Platt, T. (1986): Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity: algorithms for remote sensing. Deep-Sea Res. 33: 149-163.
- Platt, T., C.L. Gallegos und W.G. Harrison (1980): Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. J. Mar. Res. 38: 687-701.
- Platt, T., W.G. Harrison, B. Irwin, E.P. Horne und C.L. Gallegos (1982): Photosynthesis and photoadaptation of marine phytoplankton in the Arctic. Deep-Sea Res. 29: 1159-1170.
- Platt, T. und A.W. Herman (1983): Remote sensing of phytoplankton in the sea: surface layer chlorophyll as an estimate of water column chlorophyll and primary production. Int. J. Rem. Sensing 4: 343-351.
- Platt, T. und A.D. Jassby (1976): The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. J. Phycol. 12: 421-430.
- Post, A.F., Z. Dubinsky, K. Wyman und P.G. Falkowski (1985): Physiological responses of a marine planktonic diatom to transitions in growth irradiance. Mar. Ecol. Prog. Ser. 25: 141-149.
- Prézélin, B.B. (1981): Light reactions in photosynthesis. In: Physiological Bases of Phytoplankton Ecology, T. Platt (Ed.). Can. Bull. Fish. and Aquat. Sciences No. 210, Ottawa, 1-46.
- Prézélin, B.B. und B.A. Boczar (im Druck): Molecular bases of cell absorption and fluorescence in phytoplankton: potential applications to studies in optical oceanography. In: Progress in Phycological Research, Vol. 4, F. Round und D. Chapman (Eds.). Elsevier Science

Pub.

- Prézelin, B.B. und H.A. Matlick (1983): Nutrient-dependent low light adaptation in the dinoflagellate Gonyaulax polyedra. Mar. Biol. 74: 141-150.
- Prieur, L. und S. Sathyendranath (1981): An optical classification of coastal and oceanic waters based on the specific spectral absorption curves of phytoplankton pigments, dissolved organic matter, and other particulate materials. Limnol. Oceanogr. 26: 671-689.
- Quenzel, H. und M. Kaestner (1980): Optical properties of the atmosphere: calculated variability and application to satellite remote sensing of phytoplankton. Appl. Optics 19: 1338-1344.
- Quenzel, H. und M. Kaestner (1981): Masking effect of the atmosphere on remote sensing of chlorophyll. In: Oceanography from Space, J.F.R. Gower (Ed.). Plenum Press, 365-370.
- Rabbani, M.M. (1984): Untersuchungen zum Fluoreszenzwirkungsgrad des Phytoplanktons und der damit assoziierten morphologischen und physiologischen Adaptationsmechanismen. Diss., Univ. Kiel, 160 pp.
- Richardson, K., J. Beardall und J.A. Raven (1983): Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies. New Phytol. 93: 157-191.
- Robinson, I.S. (1983): Satellite observations of ocean colour. Phil. Trans. R. Soc. Lond. A 309: 415-432.
- Robinson, I.S. (1985): Satellite Oceanography: An Introduction for Oceanographers and Remote-Sensing Scientists. Ellis Horwood Ltd., Chichester. 455 pp.
- Rosen, B.H. und R.L. Lowe (1984): Physiological and ultrastructural responses of Cyclotella meneghiniana (Bacillariophyta) to light intensity and nutrient limitation. J. Phycol. 20: 173-183.
- Rumohr, J., E. Walger und B. Zeitzschel (Eds.) (1987): Seawater-Sediment Interactions in Coastal Waters. An Interdisciplinary Approach. Springer-Verlag, Berlin. 338 pp.
- Sakshaug, E. und O. Holm-Hansen (1977): Chemical composition of Skeletonema costatum (Grev.) Cleve and Pavlova (Monochrysis) Lutheri (Droop) Green as a function of nitrate-, phosphate-, and iron-limited growth. J. exp. mar. Biol. Ecol. 29: 1-34.
- Saltzman, B. (1985): Satellite Oceanic Remote Sensing. Adv. in Geophysics 27. Academic Press, London. 511 pp.
- Samuelsson, G. und G. Öquist (1977): A method for studying photosynthetic capacities of unicellular algae based on in vivo chlorophyll fluorescence. Physiol. Plant. 40: 315-319.
- Samuelsson, G., G. Öquist und P. Halldal (1978): The variable chl a fluorescence as a measure of photosynthetic capacity in algae. Mitt. Internat. Verein. Limnol. 21: 207-215.
- Samuelsson, G. und K. Richardson (1982): Photoinhibition at low quantum flux densities in a marine dinoflagellate. Mar. Biol. 70: 21-26.

- Sathyendranath, S. und A. Morel (1983): Light emerging from the sea-interpretation and uses in remote sensing. In: Remote Sensing Applications in Marine Science and Technology, A.P. Cracknell (Ed.). Reidel Pub. Co., 323-357.
- Schanda, E. (1986): Physical Fundamentals of Remote Sensing. Springer-Verlag, Berlin. 187 pp.
- Schlüssel, P. und H. Grassl (1984): Transmission of the oceanic chlorophyll fluorescence to the top of the atmosphere. Dt. hydrogr. Z. 37: 57-69.
- Setser, P.J., N.L. Guinasso, Jr. und D.R. Schink (1982): Daily patterns of fluorescence in vivo in the central equatorial Pacific. J. Mar. Res. 40: 453-471.
- Shannon, L.V. (Ed.) (1985): South African Ocean Colour and Upwelling Experiment. Sea Fisheries Research Institute, Cape Town. 270 pp.
- Shannon, L.V., S.A. Mostert, N.M. Walters und F.P. Anderson (1983): Chlorophyll concentrations in the southern Benguela current region as determined by satellite (Nimbus-7 coastal zone color scanner). J. Plank. Res. 5: 565-583.
- Sieburth, J.McN., V. Smetacek und J. Lenz (1978): Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. Limnol. Oceanogr. 23: 1256-1263.
- Slovacek, R.E. und P.J. Hannan (1977): In vivo fluorescence determinations of phytoplankton chlorophyll a. Limnol. Oceanogr. 22: 919-925.
- Smetacek, V. (1975): Die Sukzession des Phytoplanktons in der westlichen Kieler Bucht. Diss., Univ. Kiel, 151 pp.
- Smetacek, V. (1985 a): The annual cycle of Kiel Bight plankton: a long-term analysis. Estuaries 8: 145-157.
- Smetacek, V. (1985 b): Die Struktur mariner pelagischer Systeme. Ansätze zu einer Synthese von physiko-chemischen und biologischen Betrachtungsweisen. Habil.-Schrift, Univ. Kiel, 92 pp.
- Smetacek, V., B.v. Bodungen, B. Knoppers, R. Peinert, F. Pollehne, P. Stegmann und B. Zeitzschel (1984): Seasonal stages characterising the annual cycle of an inshore pelagic system. Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer 183: 126-135.
- Smith, J.C., T. Platt und W.G. Harrison (1983): Photoadaptation of carboxylating enzymes and photosynthesis during a spring bloom. Prog. Oceanogr. 12: 425-459.
- Smith, R.C. und K.S. Baker (1978 a): The bio-optical state of ocean waters and remote sensing. Limnol. Oceanogr. 23: 247-259.
- Smith, R.C. und K.S. Baker (1978 b): Optical classification of natural waters. Limnol. Oceanogr. 23: 260-267.
- Smith, R.C. und K.S. Baker (1982): Oceanic chlorophyll concentrations as determined by satellite (Nimbus-7 coastal zone color scanner). Mar. Biol. 66: 269-279.

- Smith, R.C. und K.S. Baker (1983): Satellites for the study of ocean primary productivity. *Adv. Space Res.* 3: 123-133.
- Smith, R.C., C.R. Booth und J.L. Star (1984): Oceanographic biooptical profiling system. *Appl. Optics* 23: 2791-2797.
- Smith, R.C., R.W. Eppley und K.S. Baker (1982): Correlation of primary production as measured aboard ship in Southern California coastal waters and as estimated from satellite chlorophyll images. *Mar. Biol.* 66: 281-288.
- Smith, R.C. und W.H. Wilson (1981): Ship and satellite bio-optical research in the California Bight. In: *Oceanography from Space*, J.F.R. Gower (Ed.). Plenum Press, 281-294.
- Smith, V.H. (1983): Light and nutrient dependence of photosynthesis by algae. *J. Phycol.* 19: 306-313.
- SooHoo, J. B., D.A. Kiefer, D.J. Collins und I.S. McDermid (1986): In vivo fluorescence excitation and absorption spectra of marine phytoplankton: I. Taxonomic characteristics and responses to photoadaptation. *J. Plank. Res.* 8: 197-214.
- Spitzer, D. und R.W.J. Dirks (1986): Chlorophyll fluorescence effects in the red part of reflectance spectra of natural waters. *Cont. Shelf Res.* 6: 385-395.
- Stegmann, P. und R. Peinert (1984): Interrelationships between herbivorous zooplankton and phytoplankton and their effect on production and sedimentation of organic matter in Kiel Bight. *Limnol.* 15: 487-495.
- Stewart, R.H. (1985): *Methods of Satellite Oceanography*. Univ. Calif. Press, Berkeley. 360 pp.
- Stienen, C. (1981): Die Anwendung von optischen in situ-Meßmethoden für produktionsbiologische Fragestellungen. Diplom, Univ. Kiel, 97 pp.
- Stienen, C. (1986): Die Phytoplanktonentwicklung in Abhängigkeit von der Nährsalzkonzentration: ein Vergleich zwischen Kieler Förde und Kieler Bucht. *Ber. Inst. Meereskd. Kiel Nr. 152*, 125 pp.
- Strathmann, R.R. (1967): Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.* 12: 411-418.
- Strickland, J.D.H. (1968): Continuous measurement of in vivo chlorophyll: a precautionary note. *Deep-Sea Res.* 15: 225-227.
- Sturm, B. (1981): The atmospheric correction of remotely sensed data and the quantitative determination of suspended matter in marine water surface layers. In: *Remote Sensing in Meteorology, Oceanography and Hydrology*, A.P. Cracknell (Ed.). Ellis Horwood Ltd., Chichester, 163-197.
- Sturm, B. (1983): Selected topics of coastal zone color scanner (CZCS) data evaluation. In: *Remote Sensing Applications in Marine Science and Technology*, A.P. Cracknell (Ed.). Reidel Pub. Co., 137-167.
- Tassan, S. (1981): The influence of wind in the remote sensing of chlorophyll in the sea. In: *Oceanography from Space*, J.F.R. Gower (Ed.). Plenum Press, 371-375.

- Topliss, B.J. (1985): Optical measurements in the Sargasso Sea. Solar stimulated chlorophyll fluorescence. *Oceanol. Acta* 8: 263-270.
- Topliss, B.J. und T. Platt (1986): Passive fluorescence and photosynthesis in the ocean: implications for remote sensing. *Deep-Sea Res.* 33: 849-864.
- Tyler, J.E. (1973): Applied radiometry. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 11: 11-25.
- Uehlinger, U. (1985): An in situ pulse light fluorometer for chlorophyll determination as a monitor for vertical and horizontal phytoplankton distribution in lakes. *J. Plank. Res.* 7: 605-615.
- Ulbricht, K.A. und U. Horstmann (1980): Remotely sensed phytoplankton development in the Baltic Sea. *Proc. 6th Ann. Conf. of Rem. Sens. Soc.*, 69-76.
- UNESCO, (1966): Determinations of photosynthetic pigments in sea water. *Monogr. Oceanogr. Method. (UNESCO)* 1, 66 pp.
- Utermöhl, H. (1931): Über das umgekehrte Mikroskop. *Intern. Ver. Theor. u. Angew. Limnol.* 5.
- Utermöhl, H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik, *Mitt. int. Ver. Limnol.* 9: 1-38.
- Vincent, W. (1979): Mechanisms of rapid photosynthetic adaptation in natural phytoplankton communities. I. Redistribution of excitation energy between photosystems I and II. *J. Phycol.* 15: 429-434.
- Viollier, M., P.Y. Deschamps und P. Lecomte (1978): Airborne remote sensing of chlorophyll content under cloudy sky as applied to the tropical waters in the Gulf of Guinea. *Rem. Sens. Environ.* 7: 235-248.
- Viollier, M., D. Tanre und P.Y. Deschamps (1980): An algorithm for remote sensing of water color from space. *Bound.-Layer. Met.* 18: 247-267.
- Weisse, T. (1985): Die Biomasse und Stoffwechselaktivität des Mikro- und Mesozooplanktons in der Ostsee. *Ber. Inst. Meereskd. Kiel Nr. 144*, 127 pp.
- Wilson, W.H. (1979): Spreading of light beams in ocean water. *Proc. Soc. Photo-Optical Instrumentation Engineers* 208. *Ocean Optics VI*, S.Q. Duntley (Ed.).
- Whitlock, C.H., W.C. Witte und E.A. Usry (1978): Penetration depth at green wavelengths in turbid waters. *Photogr. Eng. Rem. Sens.* 44: 1405-1410.
- Yentsch, C.M., P.M. Holligan, W.M. Balch und A. Tvirbutas (1986): Tidal stirring vs. stratification: microalgal dynamics with special reference to cyst-forming, toxin producing dinoflagellates. In: *Tidal Mixing and Plankton Dynamics*, J. Bowman, C.M. Yentsch und W.T. Peterson (Eds.). Springer-Verlag, Berlin, 224-252.
- Yentsch, C.M. und C.S. Yentsch (1984): Emergence of optical instrumentation for measuring biological properties. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 22: 55-98.
- Yentsch, C.S. (1980): Light attenuation and phytoplankton photosynthesis.

In: The Physiological Ecology of Phytoplankton, I. Morris (Ed.).
Blackwell Sci. Pub., Oxford, 95-127.

Yentsch, C.S. (1983): Remote sensing of biological substances. In: Remote Sensing Applications in Marine Science and Technology, A.P. Cracknell (Ed.). Reidel Pub. Co., 263-297.

Yentsch, C.S. und D.A. Phinney (1981): Nature of particulate light in the sea. In: Bioluminescence: Current Perspectives, K.H. Nealson (Ed.). Reidel Pub. Co., 82-88.

Yentsch, C.S. und D.A. Phinney (1985): Fluorescence spectral signatures for studies of marine phytoplankton. In: Mapping Strategies in Chemical Oceanography, A. Zirino (Ed.). Am. Chem. Soc., 259-274.

Yoder, J.A., L.P. Atkinson, T.N. Lee, H.H. Kim und C.R. McClain (1981): Role of Gulf Stream frontal eddies in forming phytoplankton patches on the outer southeastern shelf. *Limnol. Oceanogr.* 26: 1103-1110.

KAPITEL 9

Anhang

- A1. Liste der Akronyme
- A2. Definition einiger strahlungsphysikalischer Größen
- A3. Spektren der rückgestreuten Strahldichte
- A4. Biologische und hydrographische Daten
- A5. Korrelation zwischen Fluoreszenz und Chlorophyll

ANHANG 1

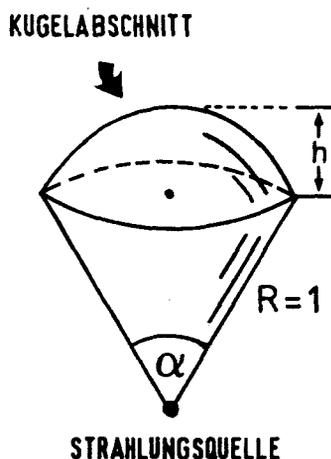
Liste der Akronyme

BE	Boknis Eck
Chl <u>a</u>	Chlorophyll- <u>a</u>
CLEFF	effektives Chlorophyll
COEFF	Fluoreszenzwirkungsfaktor
CZCS	Coastal Zone Color Scanner
E_d	Bestrahlungsstärke
F	Friedrichsort
K	Kitzeberg
KB	Kieler Bucht
KF	Kieler Förde
L_u	rückgestreute Strahldichte
MSS	Multi Spectral Scanner
PAR	Photosynthetic active radiation
POC	partikulärer organischer Kohlestoff
PON	partikulärer organischer Stickstoff
POS	Poseidon
PPC	Phytoplanktonkohlenstoff
PSI	Photosystem I
PSII	Photosystem II
PZC	Protozooplanktonkohlenstoff
S	Schwentine
TM	Thematic Mapper
UFL	Upwelling Fluorescence

ANHANG 2

Definition einiger strahlungsphysikalischer Größen

In der Ebenen Trigonometrie verwendet man das Bogenmaß, mit dem die Größe eines Zentriwinkels durch die zugehörige Bogenlänge am Einheitskreis (einem Kreis mit dem Radius $r=1$) angegeben wird. Entsprechend läßt sich in der geometrischen Strahlenoptik derjenige Bereich des Raumes, der durch die von einer Strahlungsquelle unter einem beliebigen Öffnungswinkel ausgehenden Strahlen begrenzt wird, durch den sogenannten Raumwinkel ("solid angle") ausdrücken. Als Maß für den Raumwinkel Ω dient die Oberfläche desjenigen Kugelabschnittes der Einheitskugel (einer Kugel mit dem Radius $R=1$), der von den auftreffenden Strahlen, die von der im Kugelmittelpunkt gelegenen Strahlungsquelle unter dem Öffnungswinkel α ausgehen, herausgeschnitten wird (siehe Skizze).



Nach Bronstein und Semendjajew (1970, S. 152) gilt für die Oberfläche des Kugelabschnittes die Formel:

$$\Omega = 2 \pi R h$$

wobei sich die Höhe h des Kugelabschnittes aus dem Öffnungswinkel ergibt als

$$h = R (1 - \cos \alpha / 2)$$

Durch Einsetzen erhält man für $R=1$ eine Gleichung, mit der man den Raumwinkel aus dem Öffnungswinkel berechnen kann:

$$\Omega = 2 \pi (1 - \cos \alpha/2)$$

Die Einheit des Raumwinkels ist der Steradian (abgekürzt: sr). Einem vollständigen Öffnungswinkel von 360° entspricht ein Raumwinkel von 4π sr, einem Öffnungswinkel von 120° ein Raumwinkel von π sr und einem Öffnungswinkel von $65,6^\circ$ ein Raumwinkel von 1 sr.

Eine Strahlungsquelle sende nun mit einer konstanten Leistung eine Strahlung in Form von Kugelwellen aus. Die Strahlung breite sich in einem Medium innerhalb eines bestimmten Raumwinkels aus, wobei vereinfachend die Annahmen gelten sollen, daß die Quelle eine vernachlässigbar kleine räumliche Ausdehnung habe (Punktquelle), ferner daß der Strahlungsfluß (Energiestrom; "radiant power" oder "radiant flux") innerhalb dieses Raumwinkels konstant und das Ausbreitungsmedium homogen sei.

Die Strahlstärke ("radiant intensity") I, mit der die Strahlung von der Quelle ausgesandt wird, ist definiert als Strahlungsfluß ϕ pro Raumwinkel Ω (Einheit: Leistung pro Raumwinkel, $W \text{ sr}^{-1}$):

$$I = \phi / \Omega$$

In einer bestimmten Entfernung von der Strahlungsquelle befinde sich nun die Oberfläche einer Kugel, in deren Mittelpunkt die Quelle liege. Die Bestrahlungsstärke ("irradiance") E, mit der die Kugeloberfläche A bestrahlt wird, läßt sich ausdrücken durch den Strahlungsfluß, der senkrecht auf diese Fläche trifft (Einheit: Leistung pro Fläche, $W \text{ m}^{-2}$):

$$E = \phi / A$$

Die vom Strahlungsfluß getroffene Fläche hängt quadratisch von der Entfernung d zur Strahlungsquelle ab und entspricht der Größe des Raumwinkels:

$$A = d^2 \Omega$$

Durch Einsetzen ergibt sich für die Bestrahlungsstärke die Formel:

$$E = \phi / d^2 \Omega = I / d^2$$

Die Bestrahlungsstärke ist also proportional zur Strahlstärke und nimmt mit dem Quadrat der Entfernung von der Strahlungsquelle ab.

Die eben entwickelte Gleichung gibt eine generelle Beziehung an zwischen der Strahlstärke einer unter einem Raumwinkel ausstrahlenden Quelle und der Bestrahlungsstärke bezüglich einer bestrahlten Fläche. Diese beiden Größen können ausserdem sinnvoll miteinander verbunden werden, indem die Strahldichte ("radiance") L definiert wird als Quotient von Strahlstärke zu bestrahlter Fläche (Einheit: Leistung pro Fläche pro Raumwinkel, $\text{W m}^{-2} \text{sr}^{-1}$)

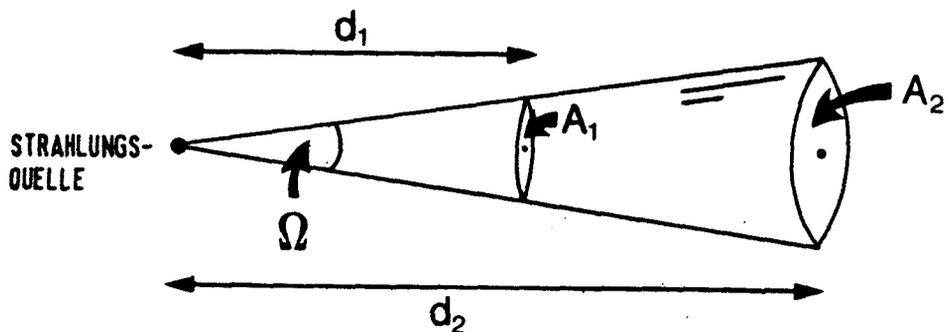
$$L = I/A$$

Die praktische Messung der Strahldichte erfolgt mit einem Radiometer innerhalb bestimmter kleiner Wellenlängenintervalle, d.h. in mehreren einzelnen Kanälen mit einer möglichst geringen Breite. Man spricht dann von einer Registrierung der spektralen Strahldichte $L(\lambda)$, wobei λ die Wellenlänge ist und L die Einheit Leistung pro Fläche pro Wellenlänge pro Raumwinkel ($\text{W m}^{-2} \text{nm}^{-1} \text{sr}^{-1}$) besitzt.

Durch Einsetzen läßt sich schließlich eine weitere Formel für die Beziehungen zwischen Bestrahlungsstärke, Strahldichte und Strahlstärke herleiten:

$$E = L \Omega = I \Omega / A$$

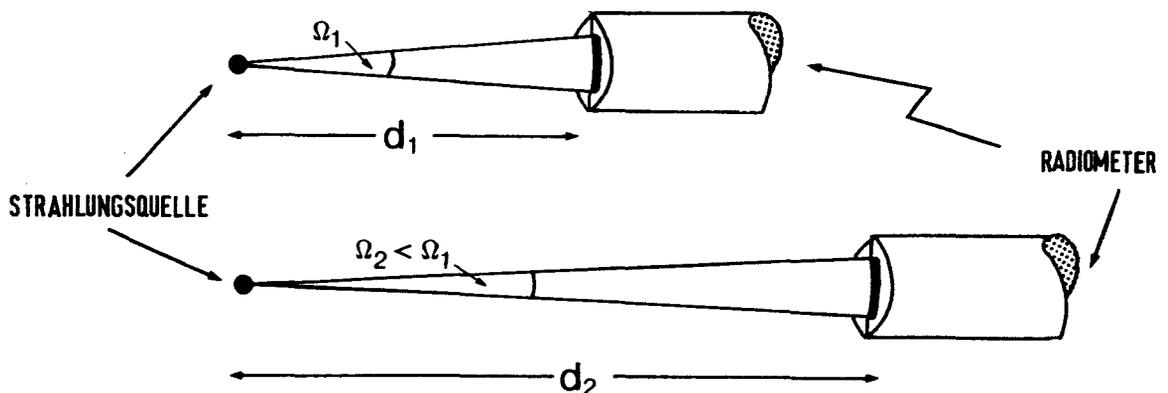
Da der Raumwinkel für einen gegebenen Öffnungswinkel konstant ist und die bestrahlte Fläche mit wachsender Entfernung von der Strahlungsquelle quadratisch zunimmt, nimmt die Bestrahlungsstärke proportional zur Größe der Fläche ab. Diese Abnahme bezeichnet man als Attenuation durch geometrische Aufweitung der Strahlen ("beam spreading"; Wilson 1979) entlang ihrer Ausbreitungsrichtung (siehe Skizze).



Dabei geht jeweils derselbe (konstante) Strahlungsfluß durch die beiden Querschnittsflächen A_1 (Entfernung d_1 von der Quelle) und A_2 (Entfernung d_2 von der Quelle), wobei die Attenuation durch Absorption und Streuung zunächst nicht berücksichtigt ist. Die beiden Bestrahlungsstärken $E_1(d_1)$ und $E_2(d_2)$ verhalten sich zueinander wie die Quadrate der zugehörigen Entfernungen:

$$E_2 = E_1 d_1^2 / d_2^2$$

Wenn z.B. die Entfernung d_2 doppelt so groß angenommen wird wie d_1 , so erhält man beim zweiten Abstand nur noch ein Viertel der Bestrahlungsstärke beim ersten Abstand. Die Strahlungsquelle werde nun mit einem Radiometer (dessen Empfangscharakteristik eine bestimmte Öffnungsfläche vorgibt) bei den beiden unterschiedlichen Positionen 1 und 2 registriert (siehe Skizze).



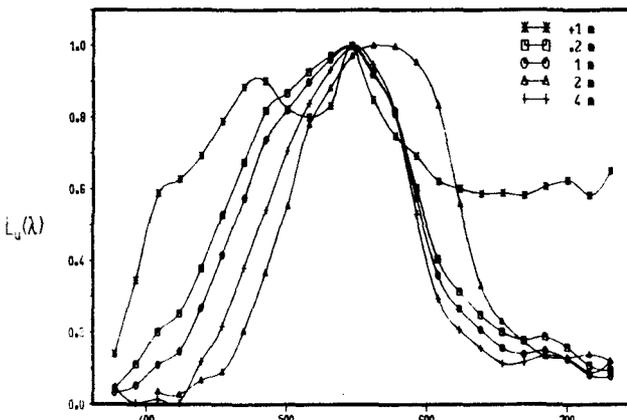
Wie Tyler (1973) gezeigt hat, verhalten sich die beiden registrierten Bestrahlungsstärken ebenfalls wie die inversen Abstandsquadrate. Mit Hilfe der weiter oben angegebenen Formeln läßt sich leicht nachvollziehen, daß dennoch an beiden Positionen dieselbe Strahldichte gemessen wird, da sich auch die Raumwinkel, unter denen das Radiometer die Quelle "sieht", proportional zum Quadrat der Entfernungen verhalten. Bezieht man nun die Attenuation durch Absorption und Streuung in diese Überlegung ein, so würde die Strahlstärke entsprechend der Distanz $\Delta d = d_2 - d_1$ vermindert werden. Folglich wäre die Strahldichte an der entfernten Position geringer als an der der Quelle näher gelegenen. Demnach stellt die Differenz zwischen zwei in unterschiedlichen Entfernungen von einer Quelle registrierten Strahldichten ein Maß für die Attenuation dar.

In dieser Zusammenfassung wurden nur die wichtigsten strahlungsphysikalischen Größen aufgeführt. Wenn die Strahlung nicht, wie hier angenommen, gleichmäßig im Raumwinkel verteilt ist, die Leistung der Strahlungsquelle variiert oder das Ausbreitungsmedium inhomogen ist, so müssen die exakten differentiellen Definitionen verwendet werden (siehe Jerlov 1968).

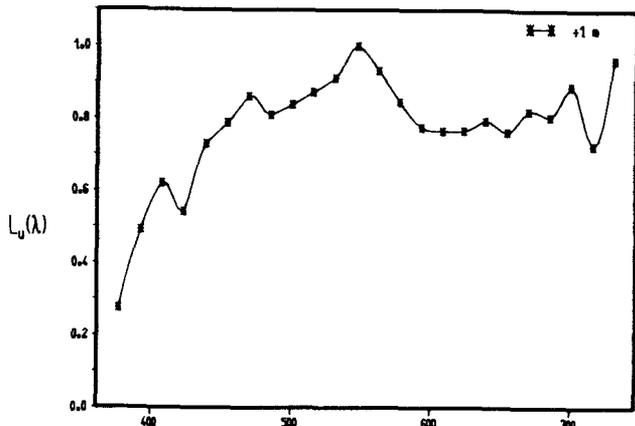
ANHANG 3

SPEKTREN DER RÜCKGESTREUTEN STRAHLDICHTE

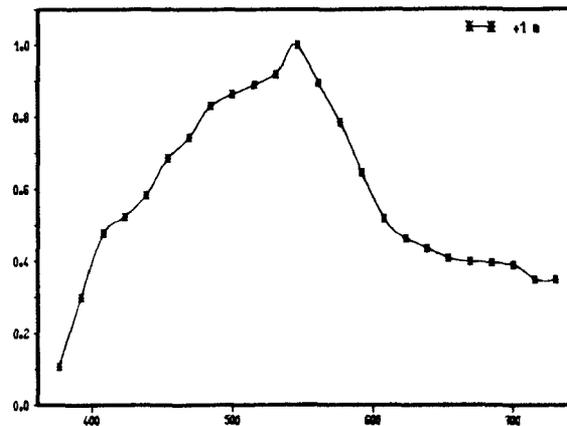
7.5.82 374



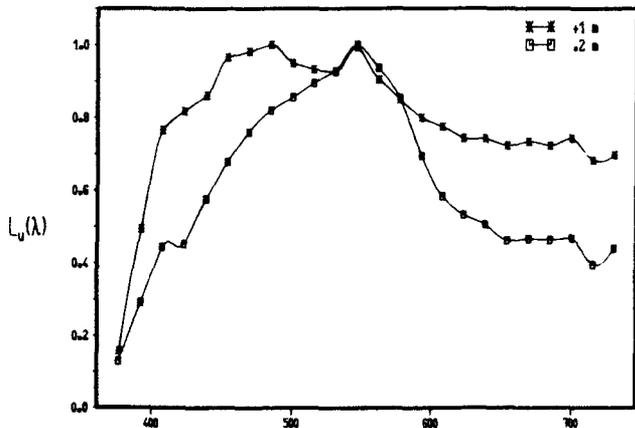
8.5.82 377



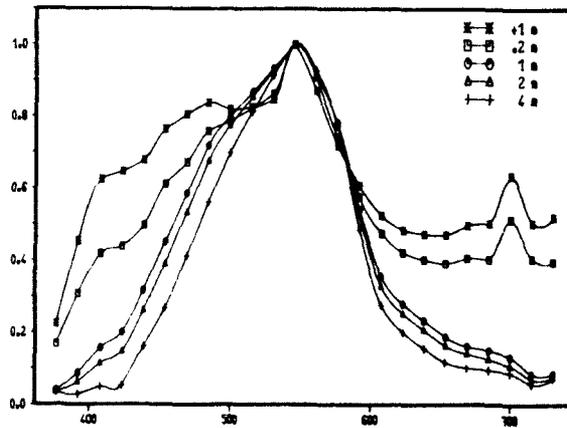
8.5.82 378



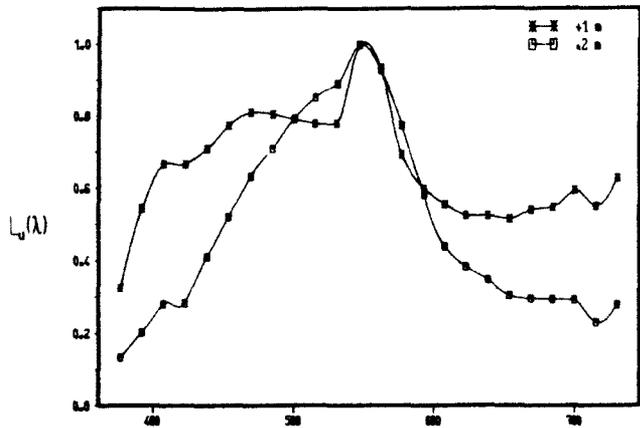
9.5.82 384



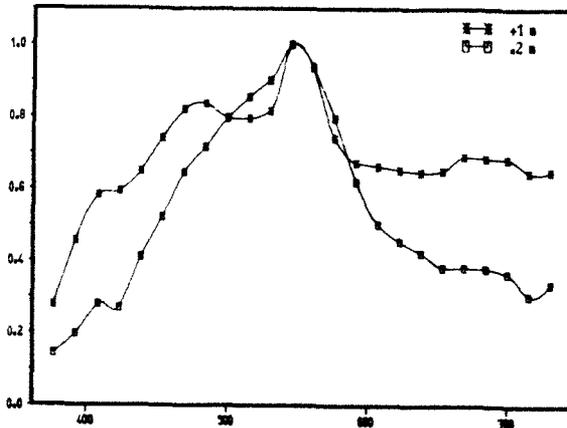
11.5.82 397A



12.5.82 398



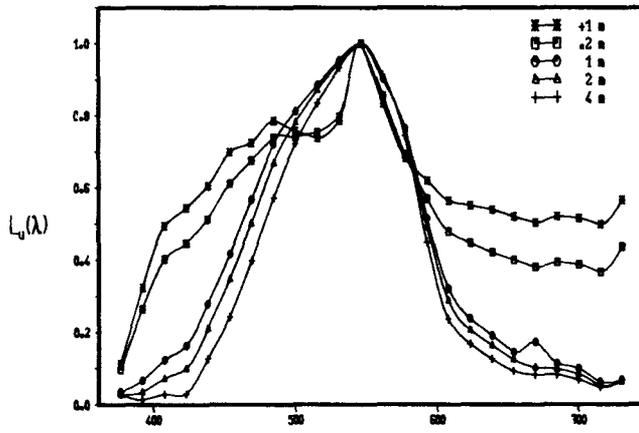
13.5.82 400



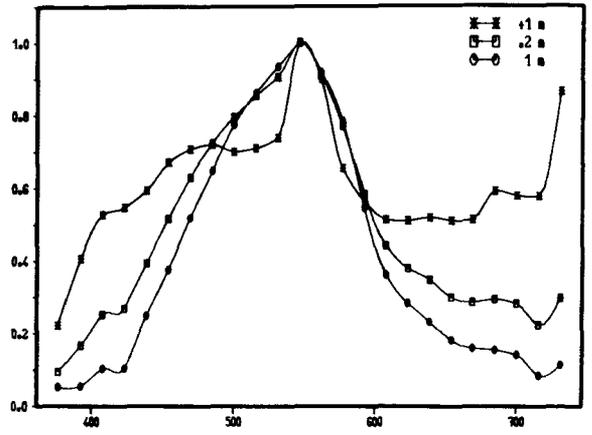
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

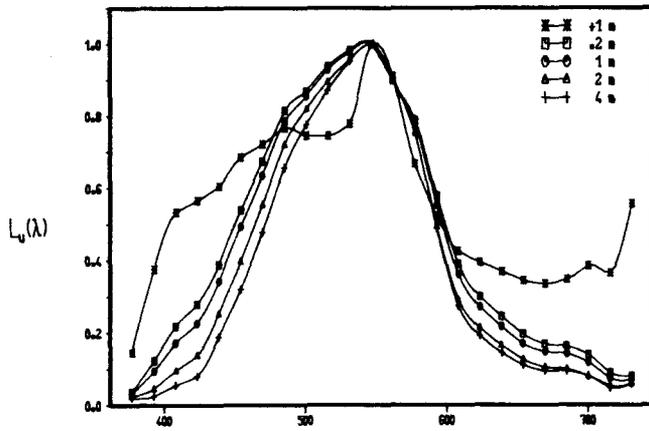
14.5.82 403



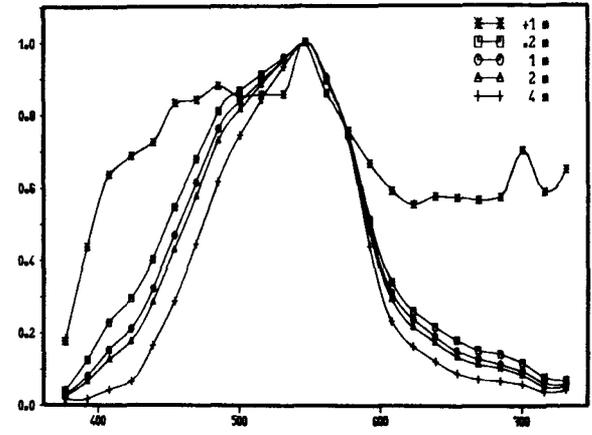
15.5.82 404



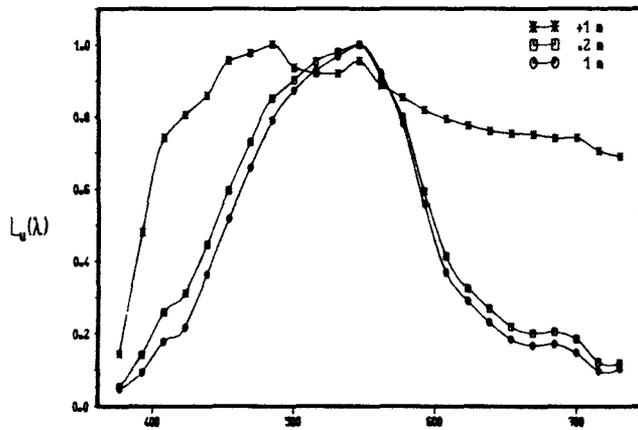
16.5.82 407



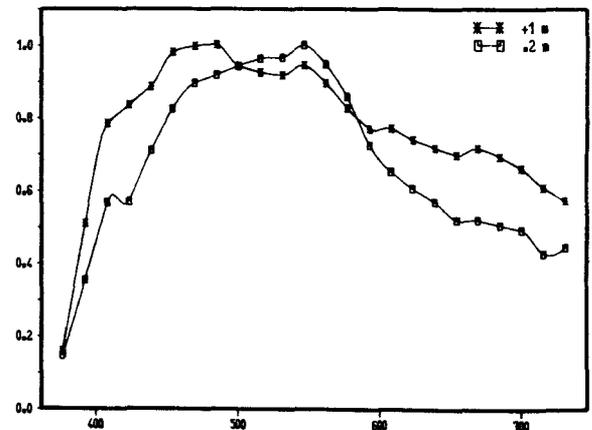
17.5.82 409



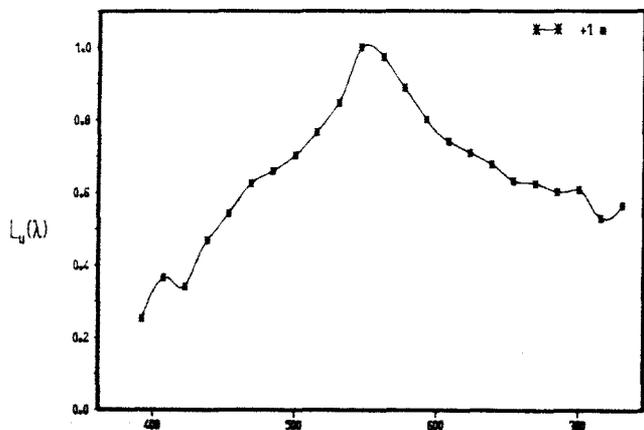
21.5.82 419



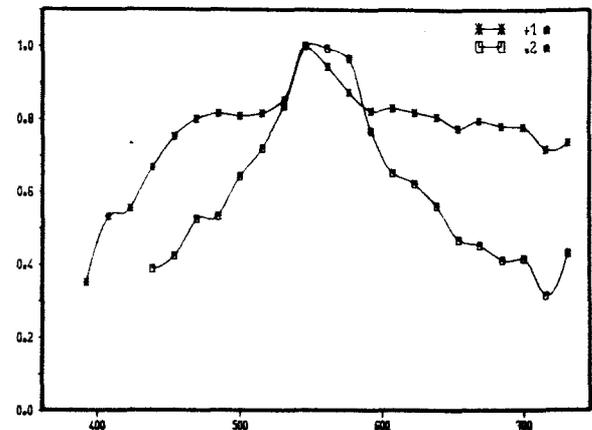
23.5.82 421



7.10.83 S2



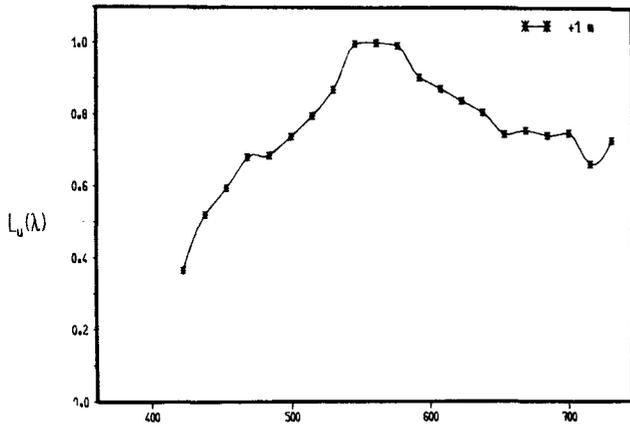
7.10.83 S3



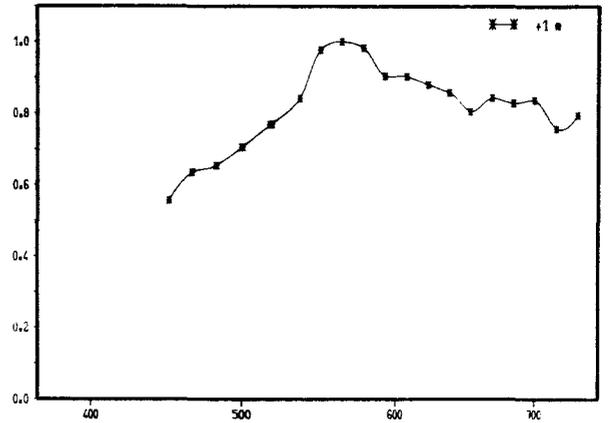
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

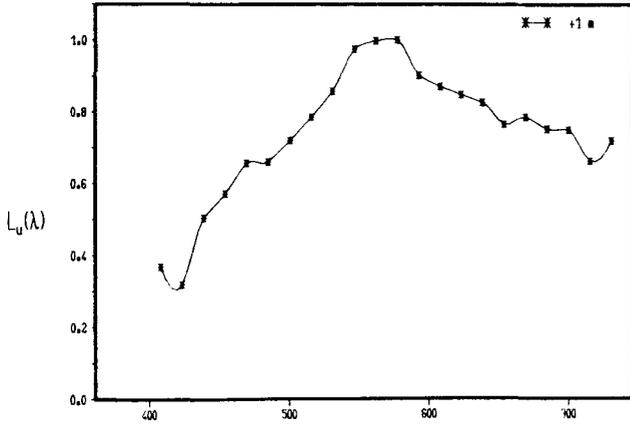
7.10.83 K1



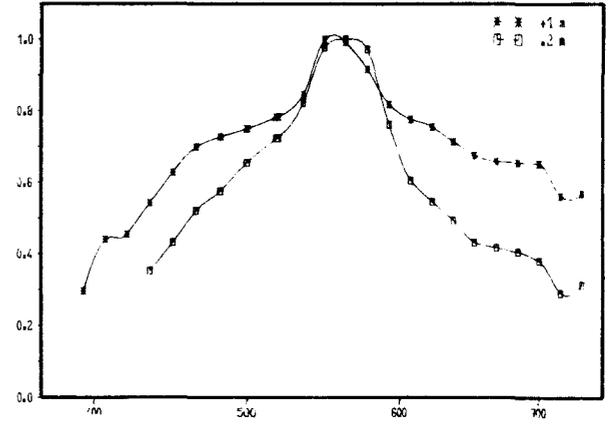
7.10.83 K2



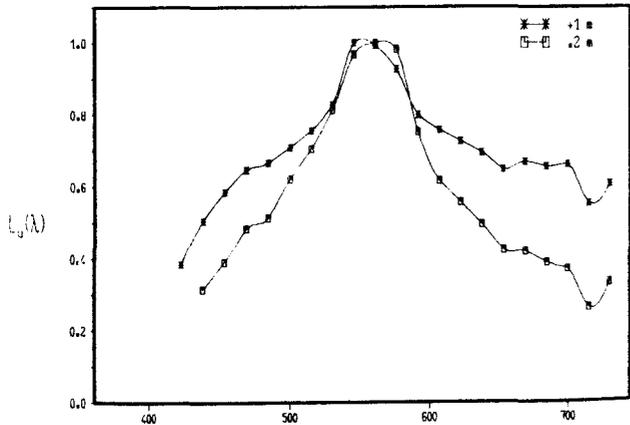
7.10.83 K3



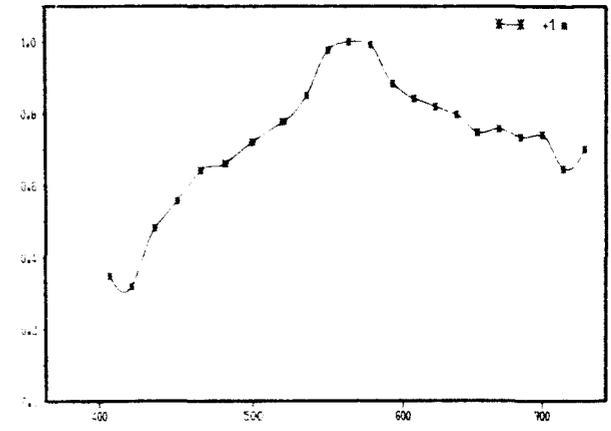
7.10.83 F1



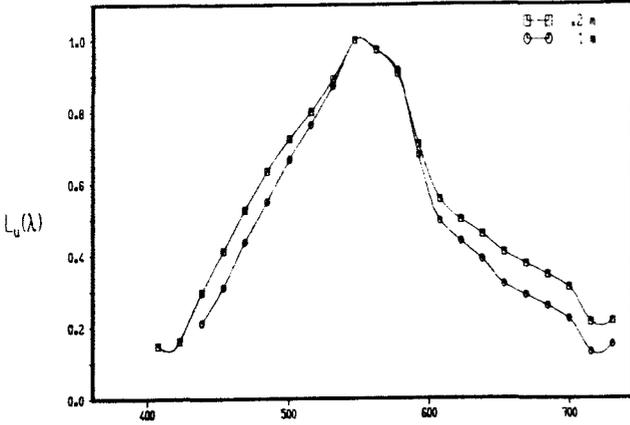
7.10.83 F2



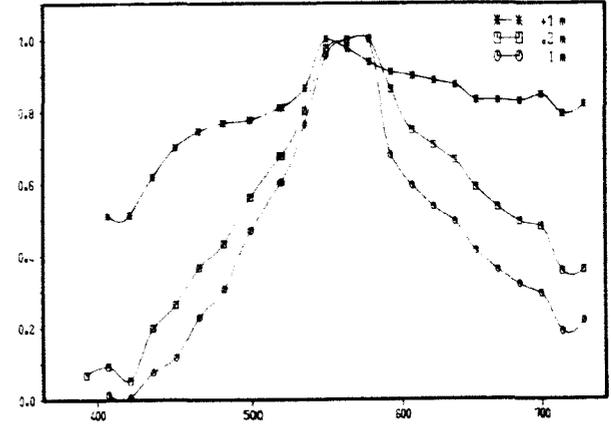
7.10.83 F3



14.10.83 S1



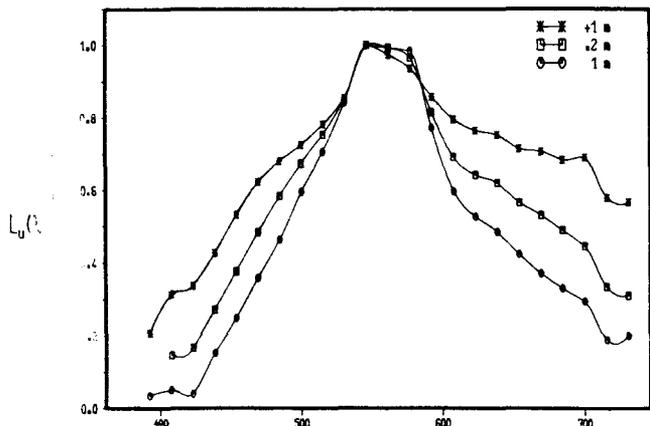
14.10.83 S2



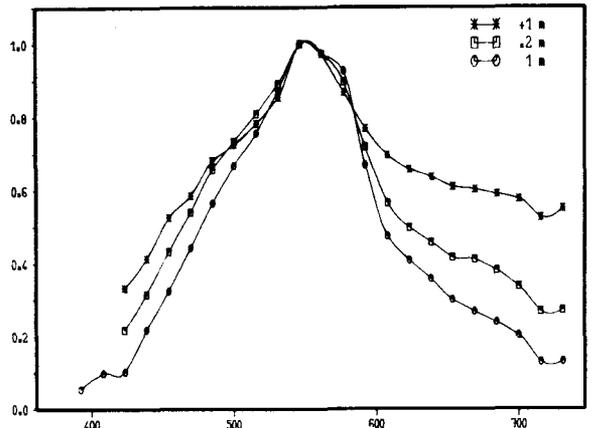
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

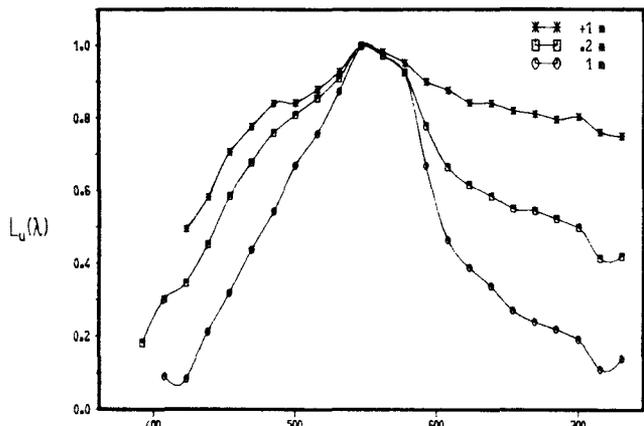
14.10.83 S3



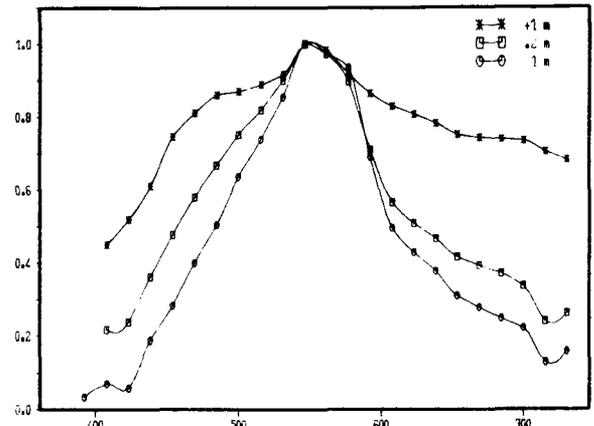
14.10.83 K1



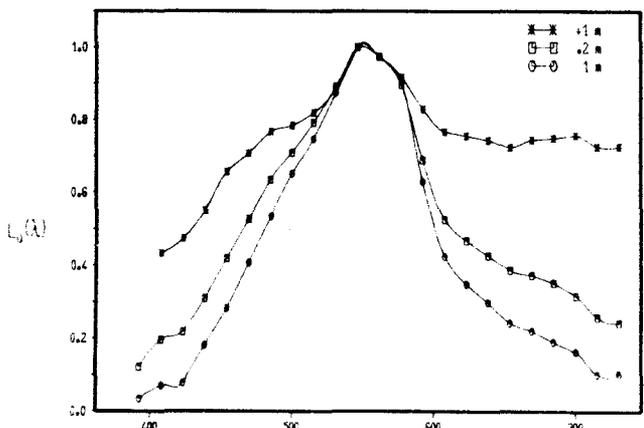
14.10.83 K2



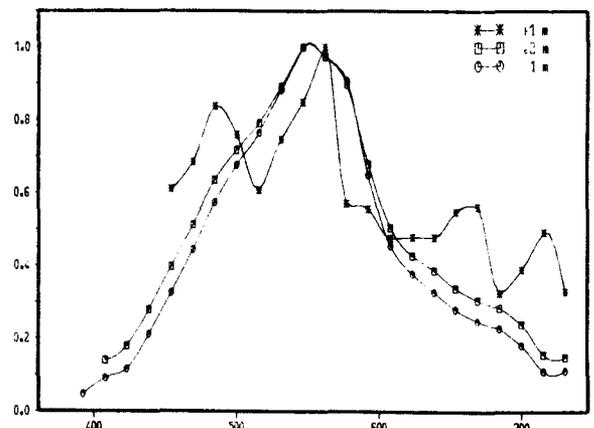
14.10.83 K3



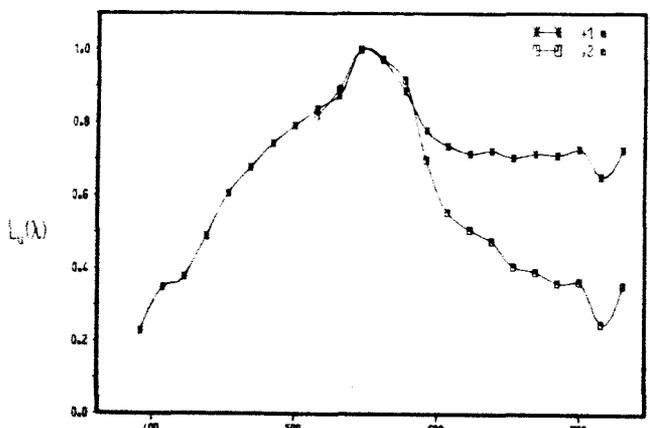
14.10.83 F1



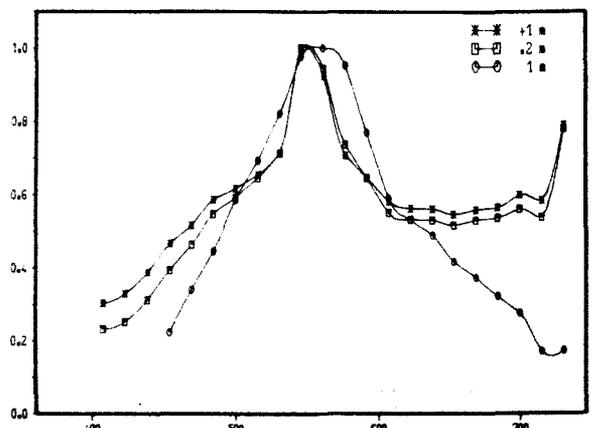
14.10.83 F2



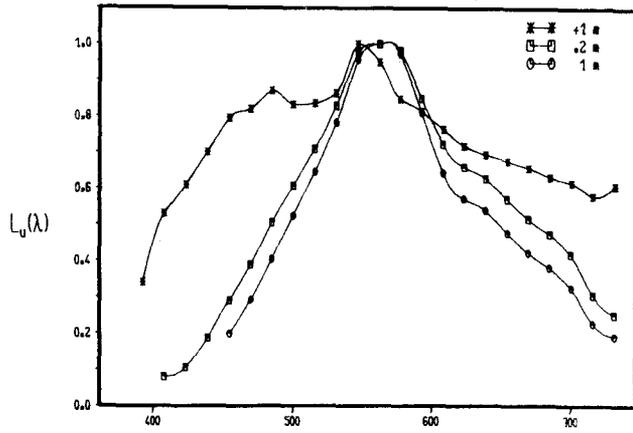
14.10.83 F3



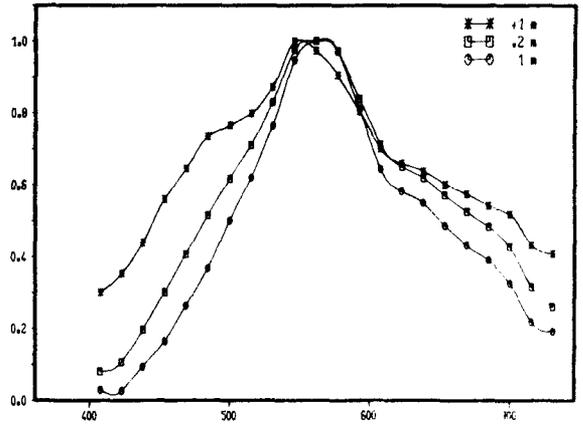
21.10.83 S1



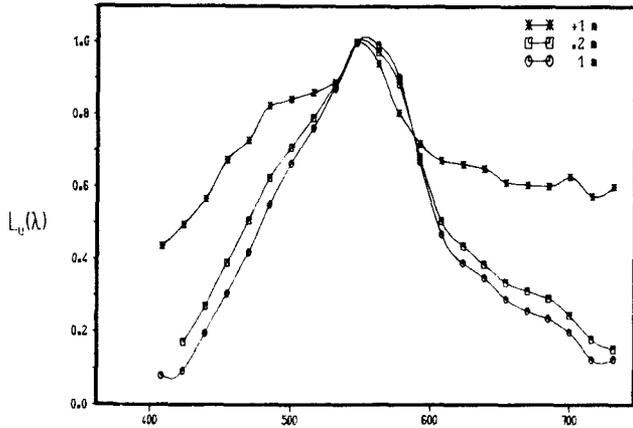
21.10.83 S2



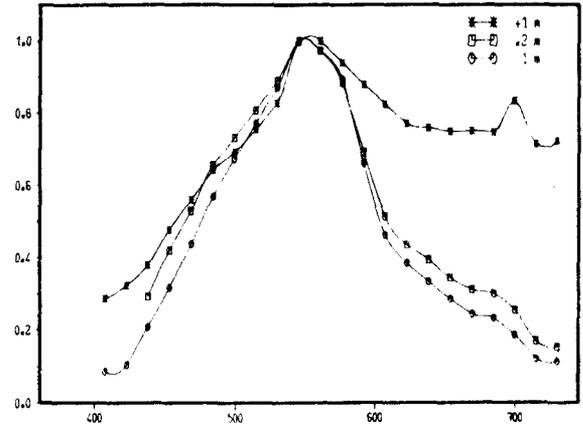
21.10.83 S3



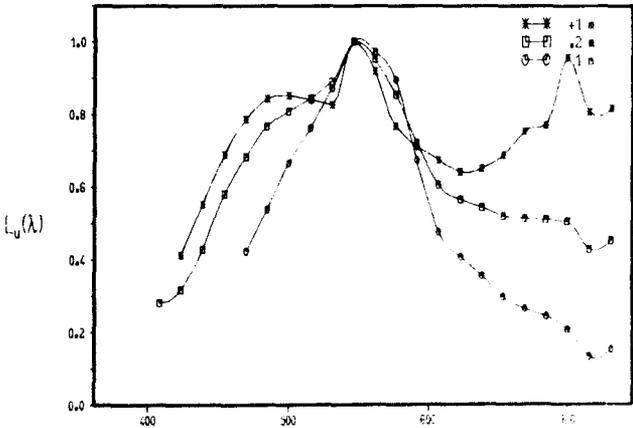
21.10.83 K1



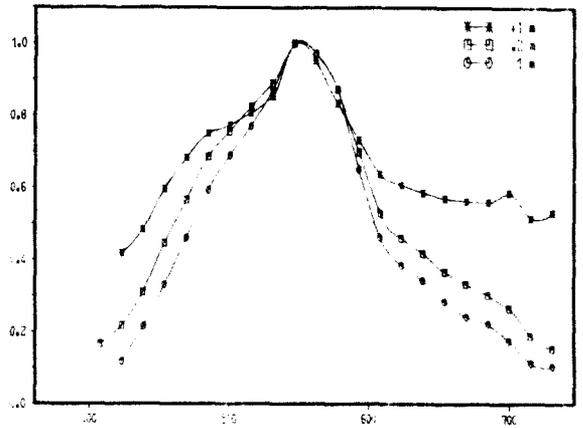
21.10.83 K2



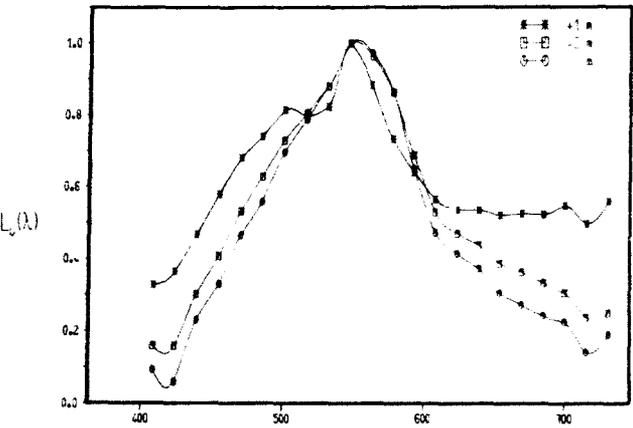
21.10.83 K3



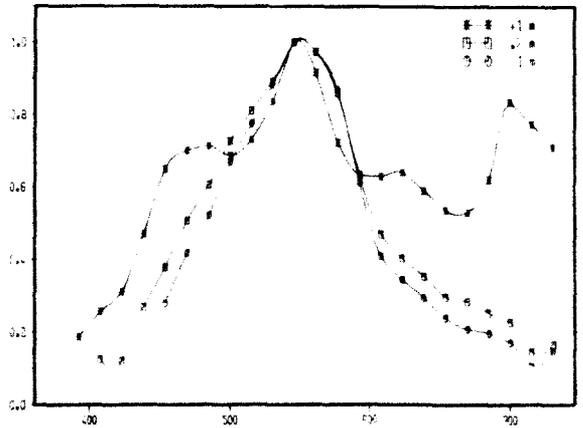
21.10.83 F1



21.10.83 F3



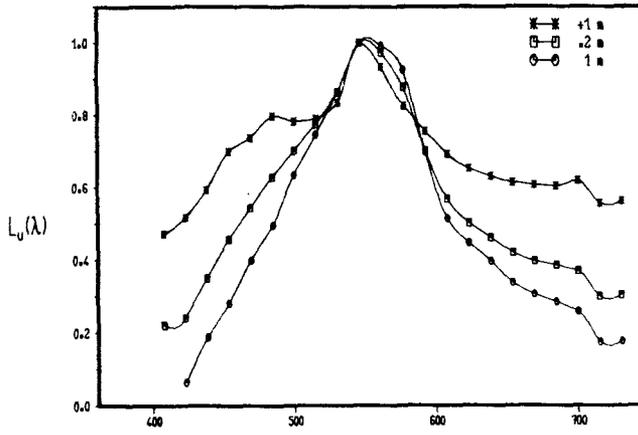
21.10.83 S1



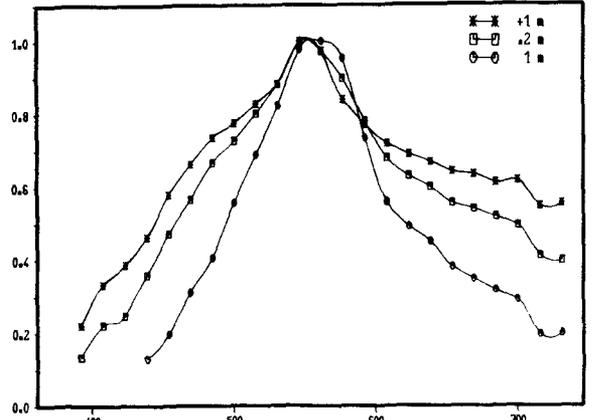
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

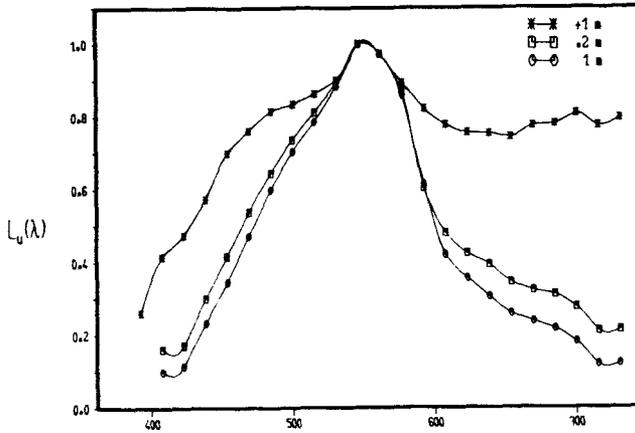
28.10.83 S2



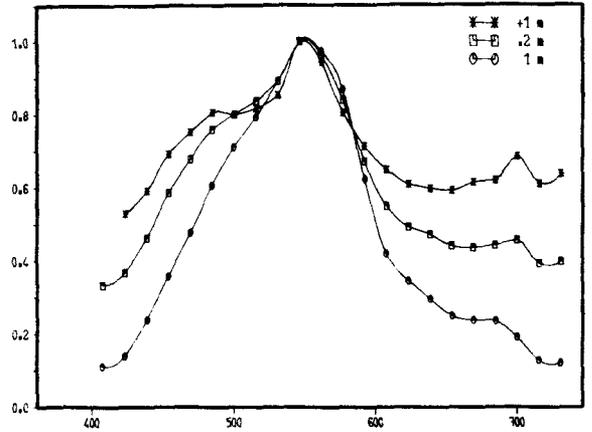
28.10.83 S3



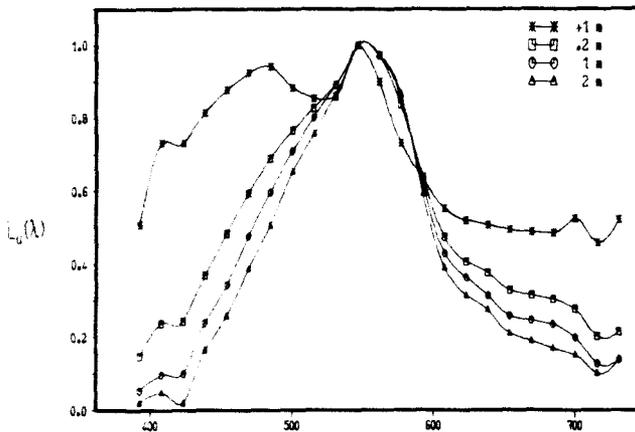
28.10.83 K1



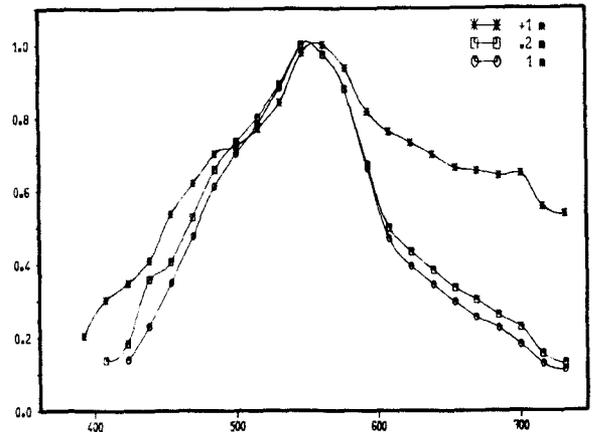
28.10.83 K2



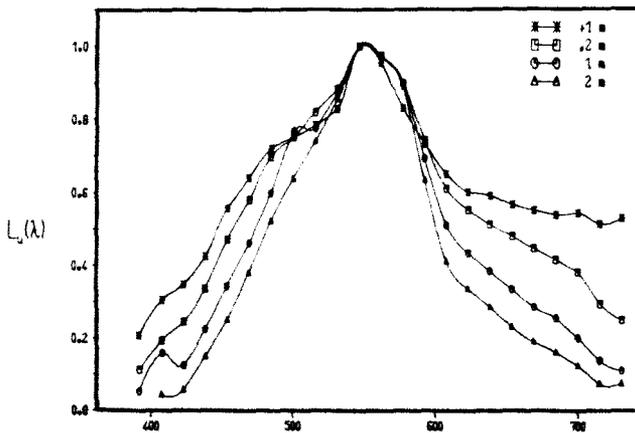
28.10.83 K3



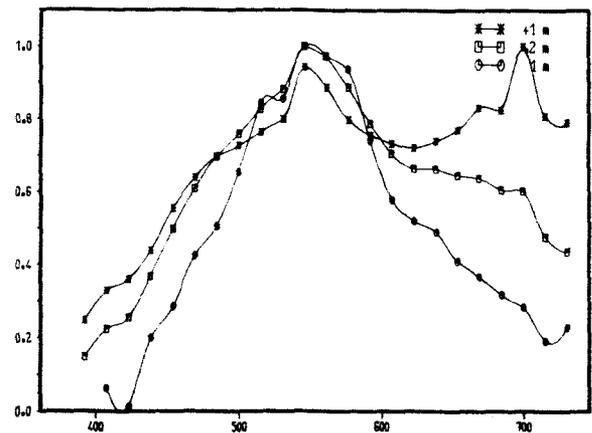
28.10.83 F1



28.10.83 F2



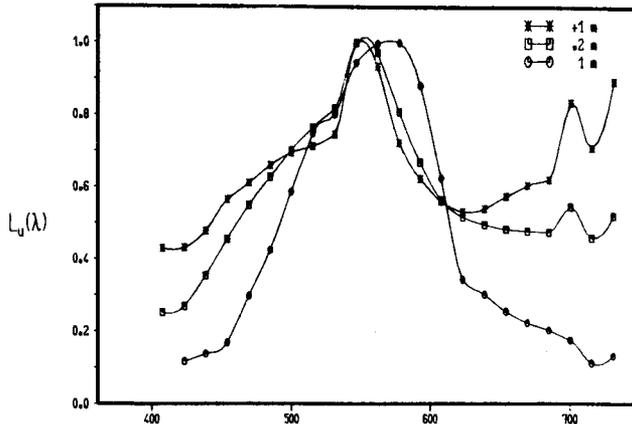
28.10.83 F3



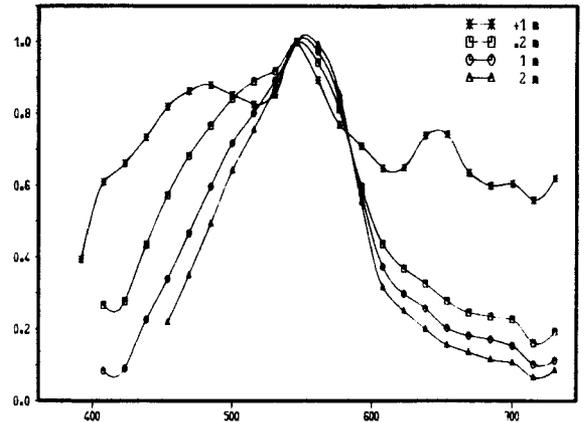
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

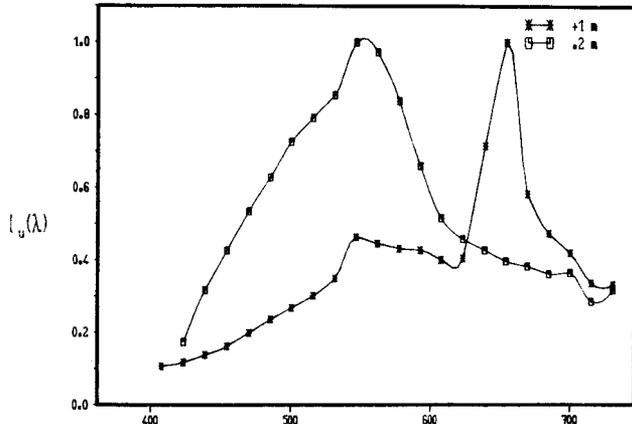
11.11.83 S1



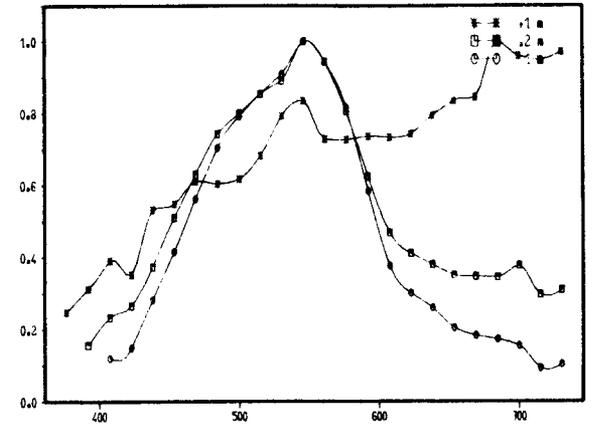
11.11.83 S2



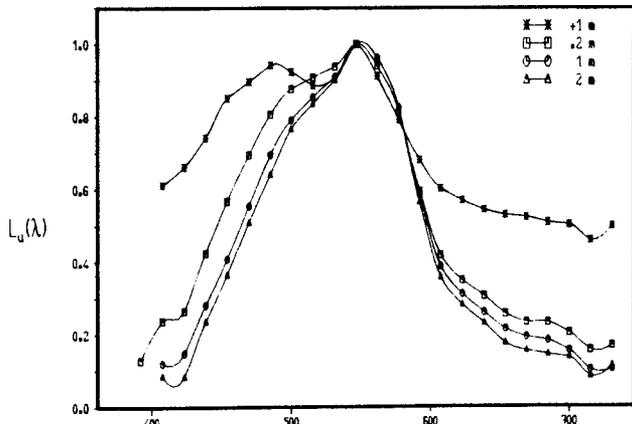
11.11.83 S3



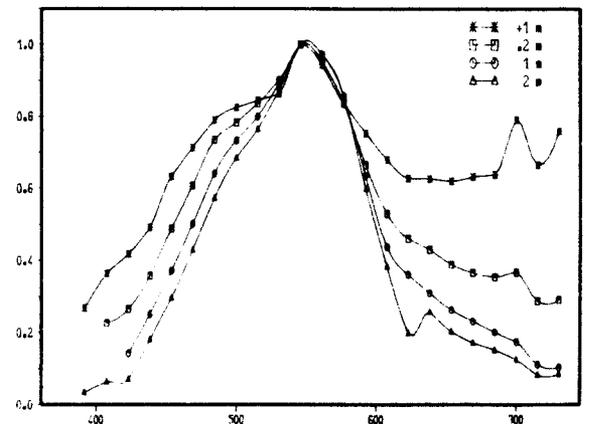
11.11.83 K1



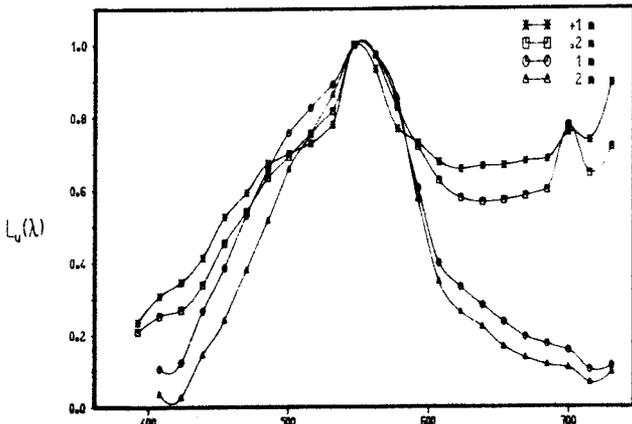
11.11.83 K2



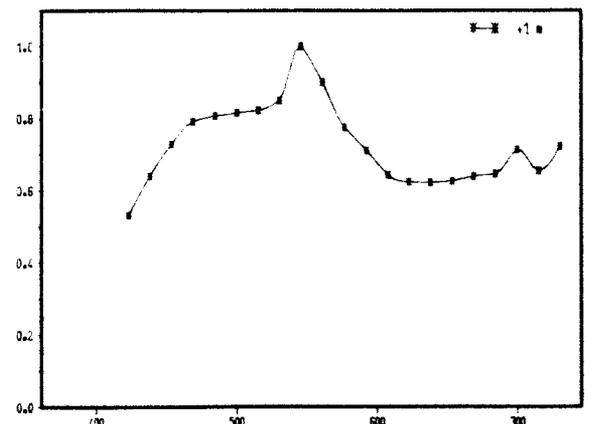
11.11.83 F1



11.11.83 F2



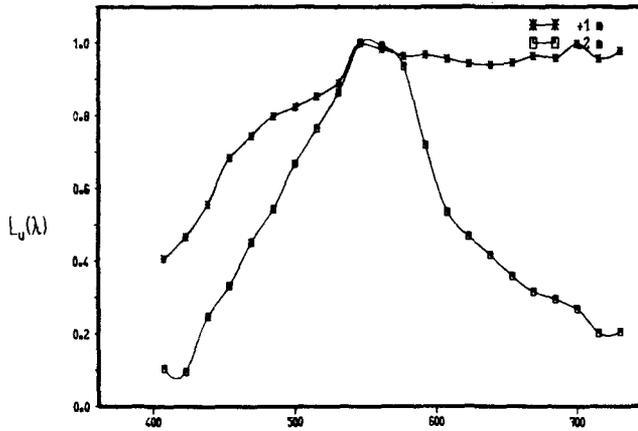
18.11.83 S1



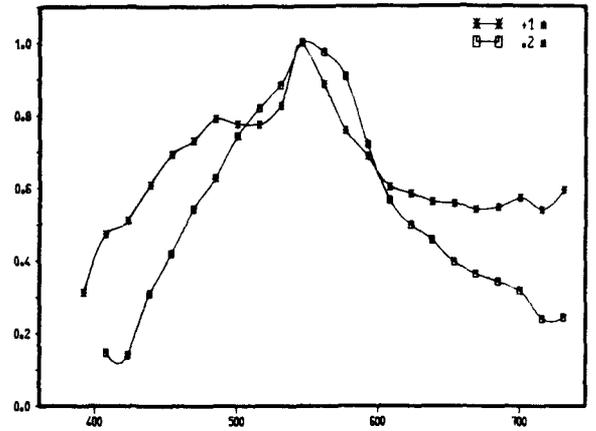
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

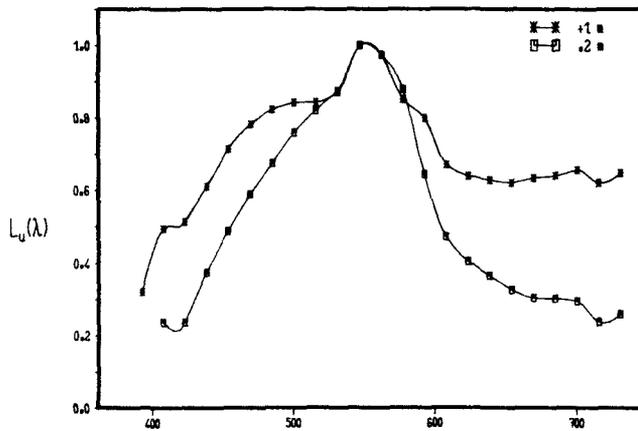
18.11.83 S2



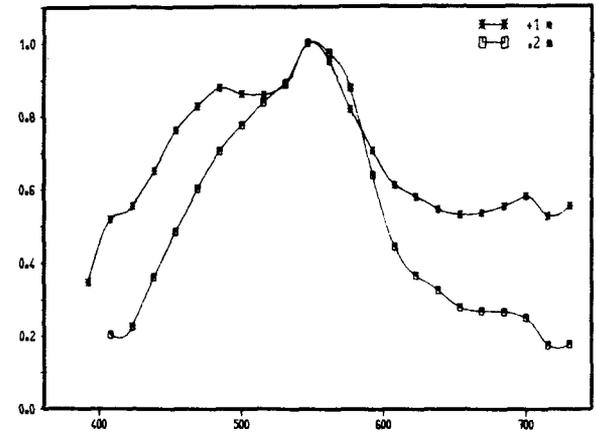
18.11.83 S3



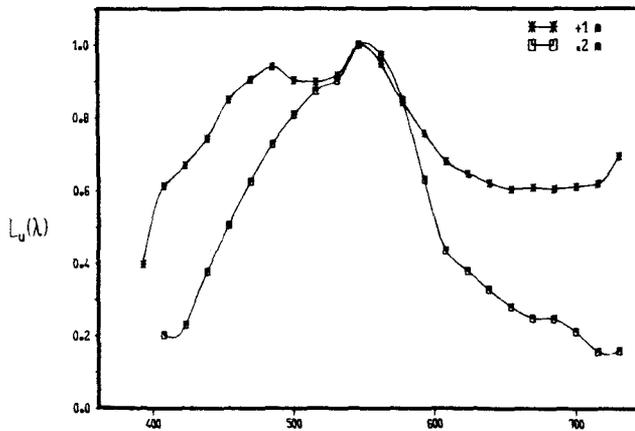
18.11.83 F1



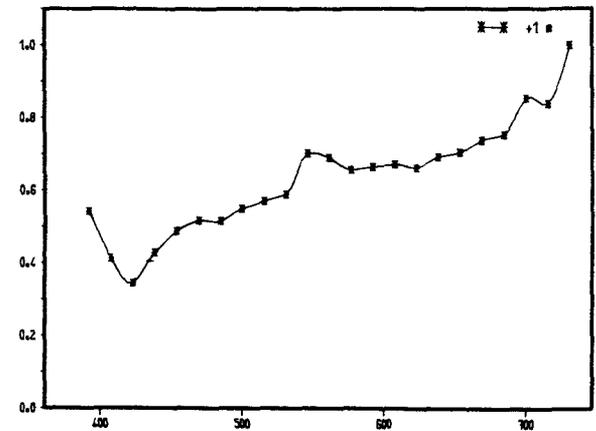
18.11.83 F2



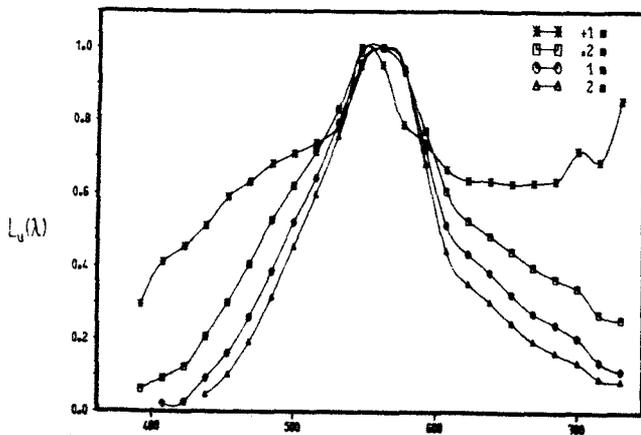
18.11.83 K2



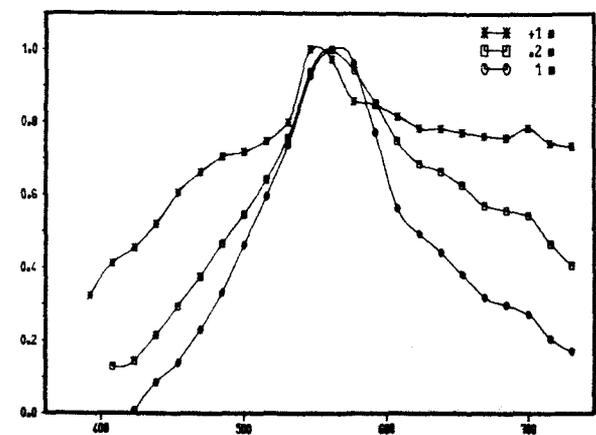
17.2.84 S1



17.2.84 S2



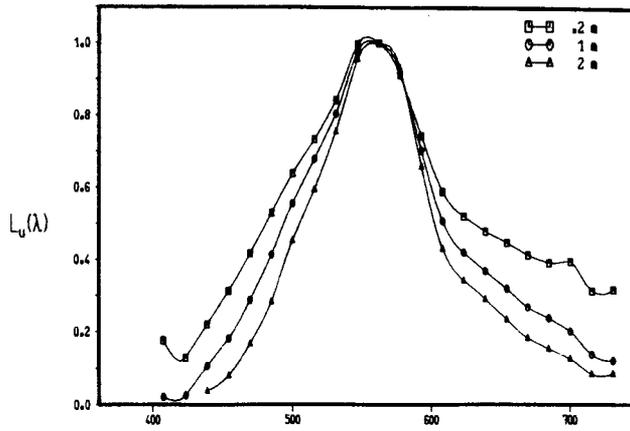
17.2.84 S3



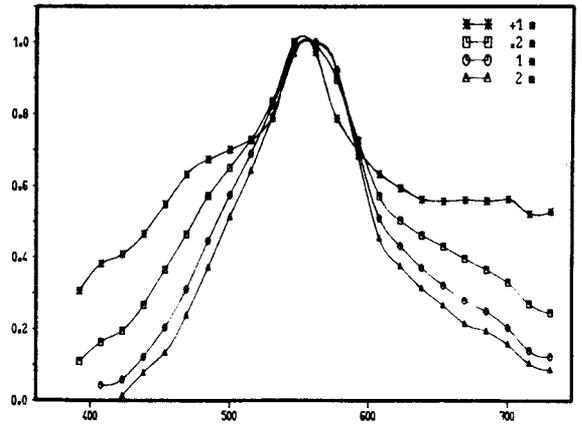
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

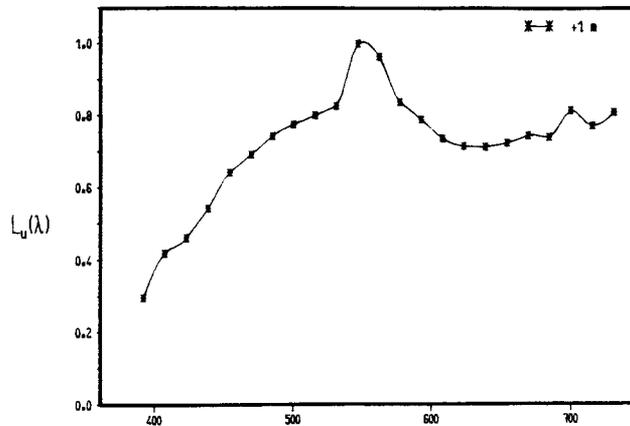
17.2.84 K1



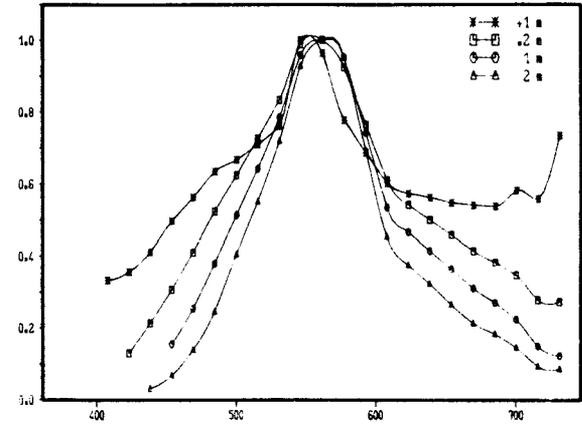
17.2.84 K2



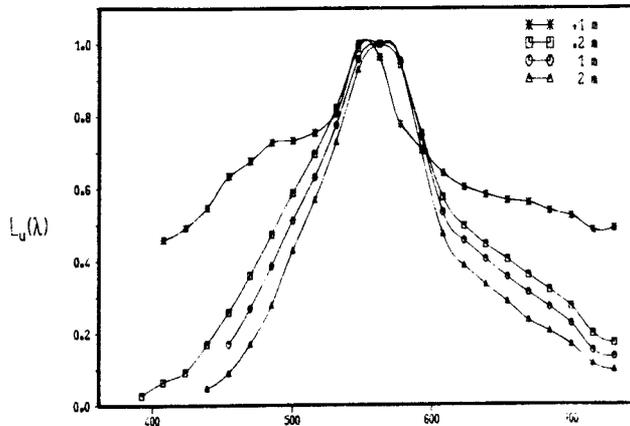
17.2.84 K3



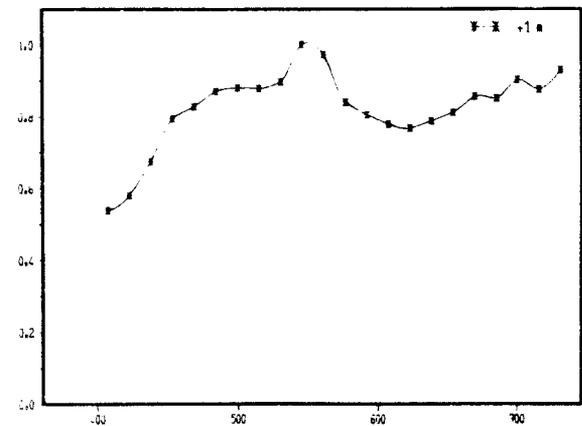
17.2.84 F1



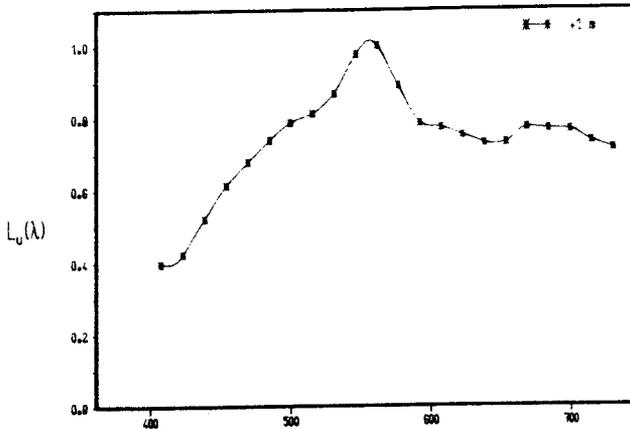
17.2.84 F2



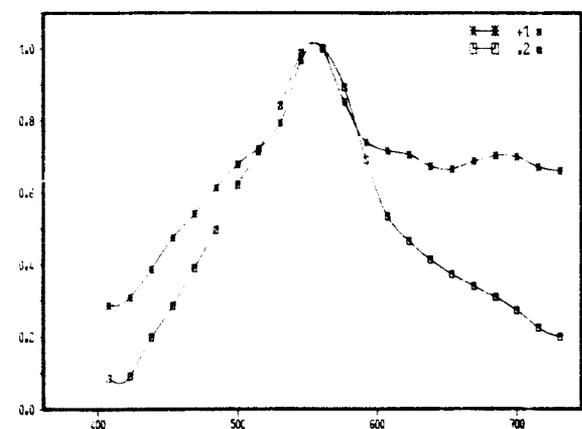
17.2.84 F3



2.3.84 S1



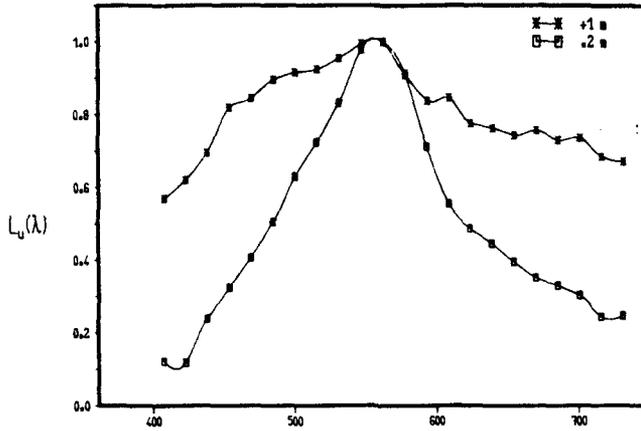
2.3.84 S2



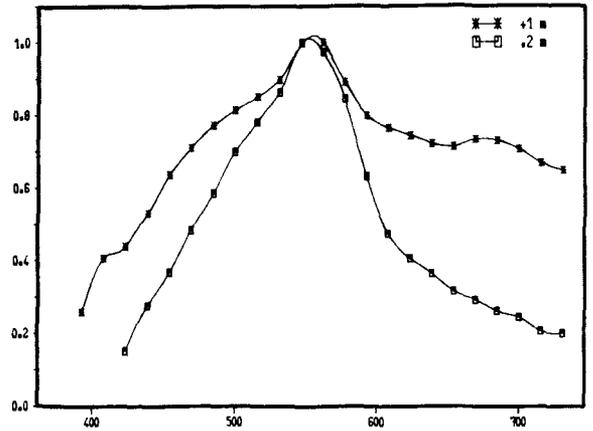
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

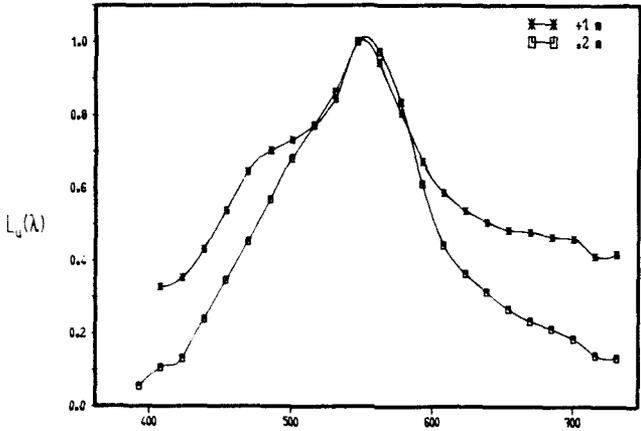
2.3.84 S3



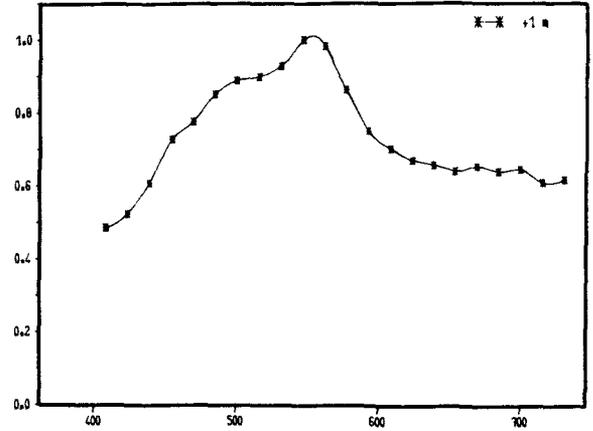
2.3.84 K1



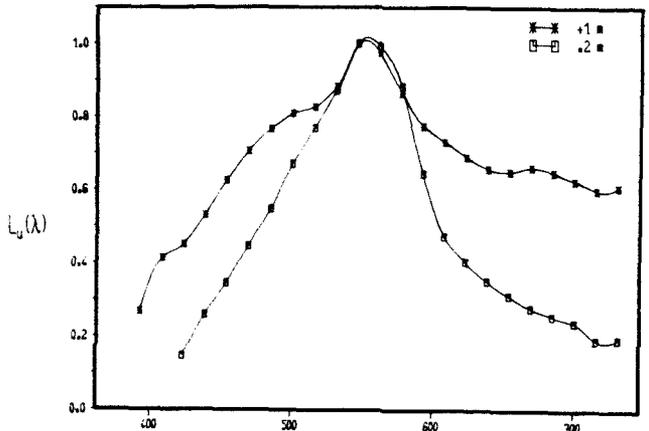
2.3.84 K2



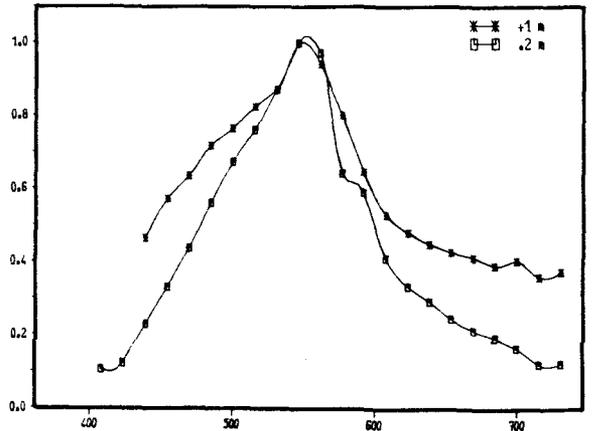
2.3.84 K3



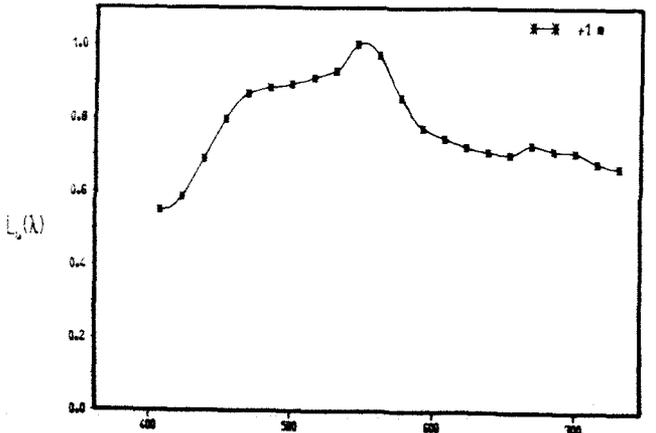
2.3.84 F1



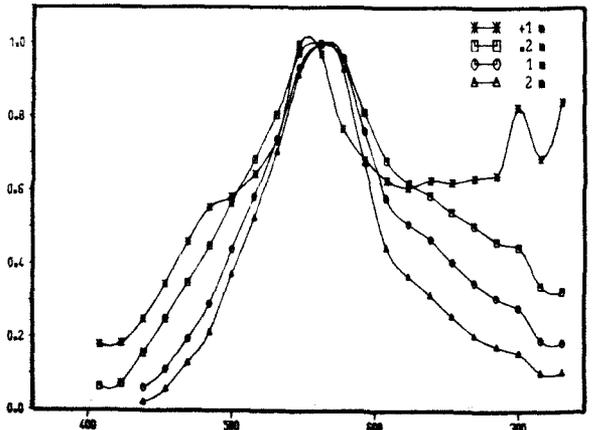
2.3.84 F2



2.3.84 F3



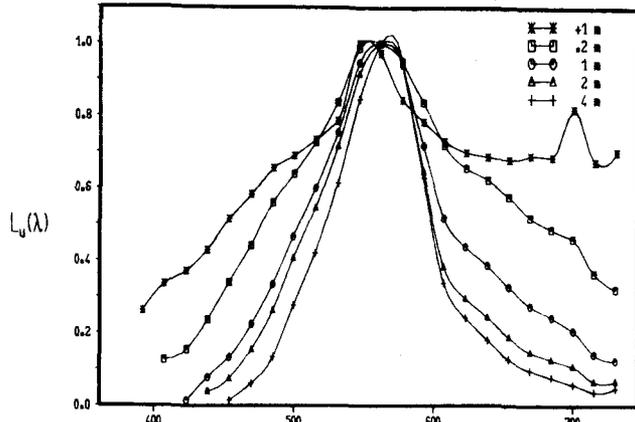
9.3.84 S1



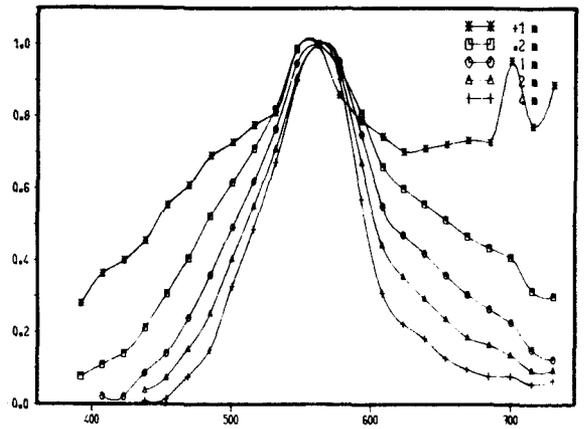
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

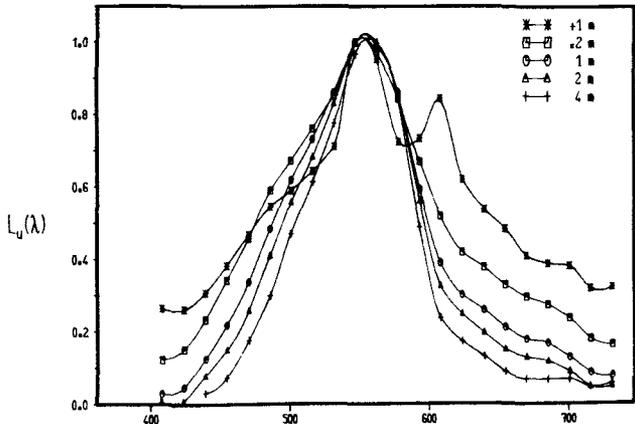
9.3.84 S2



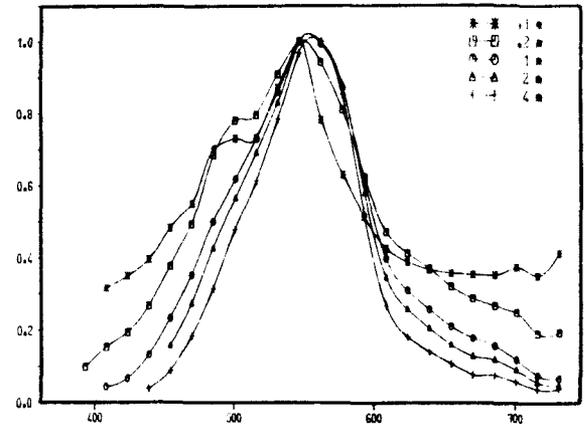
9.3.84 S3



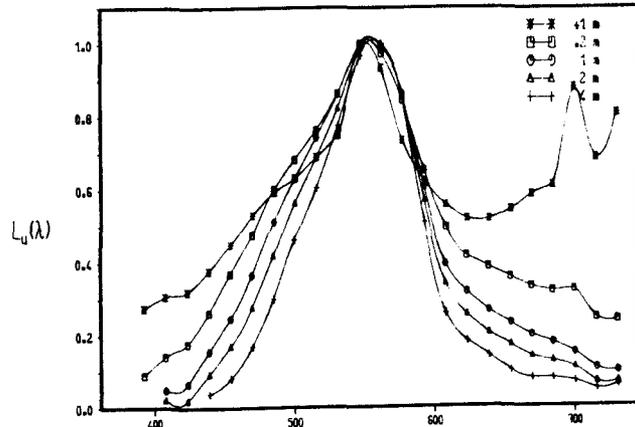
9.3.84 K1



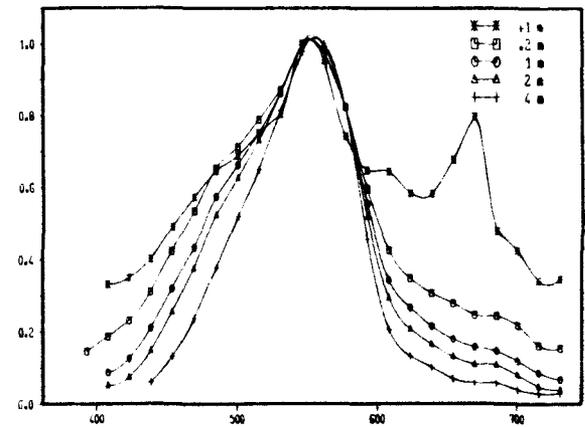
9.3.84 K2



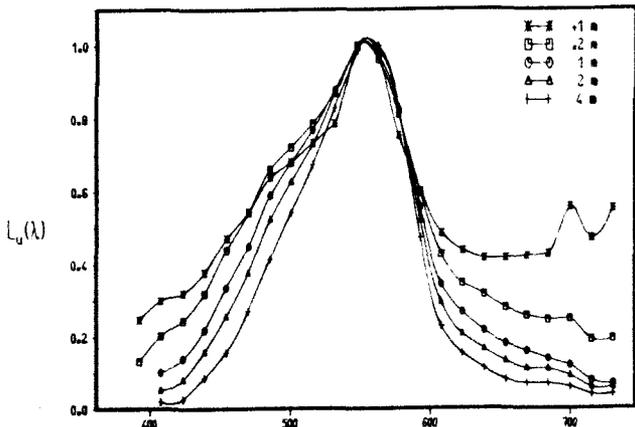
9.3.84 K3



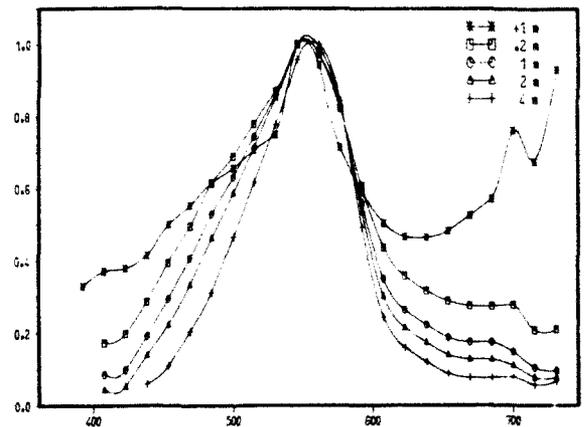
9.3.84 F1



9.3.84 F2



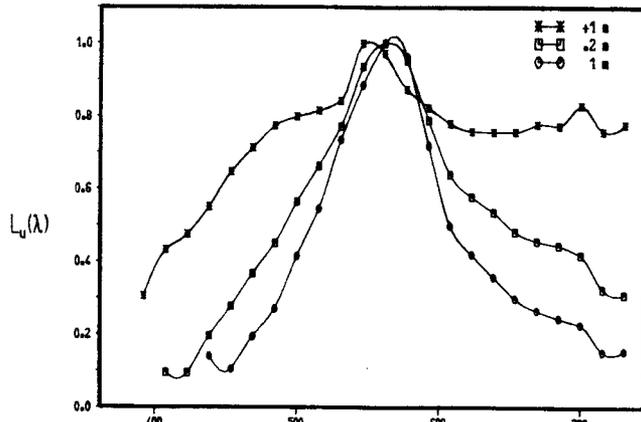
9.3.84 F3



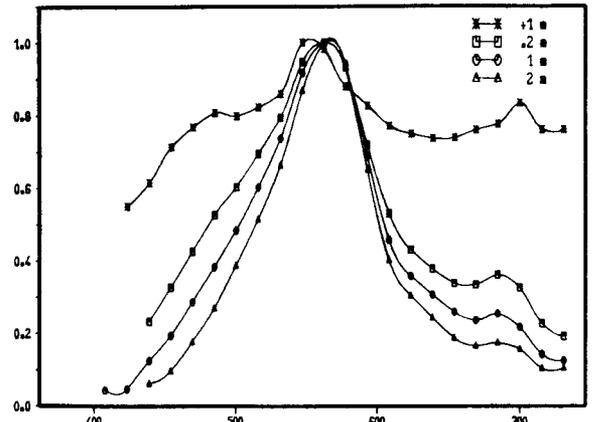
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

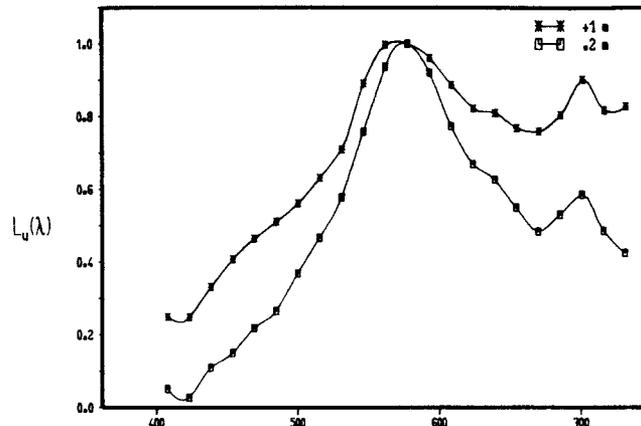
14.3.84 S1



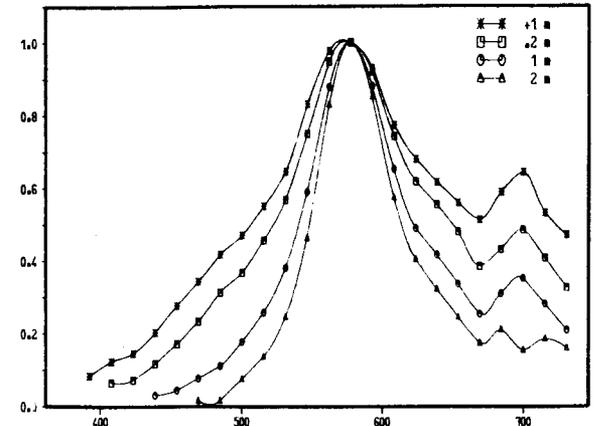
14.3.84 K1



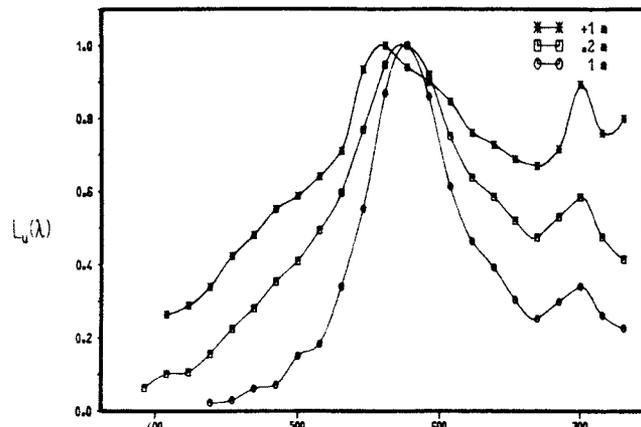
23.3.84 S1



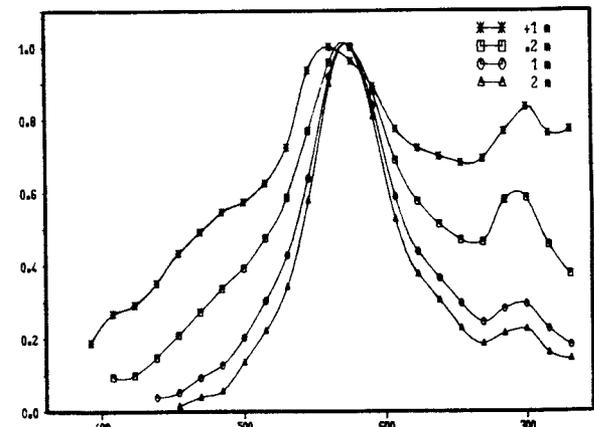
23.3.84 S2



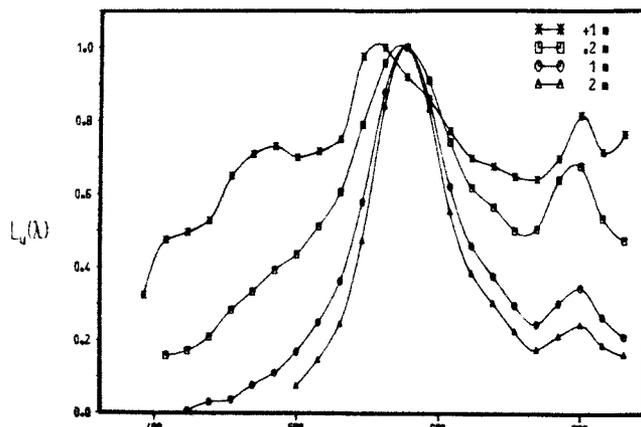
23.3.84 S3



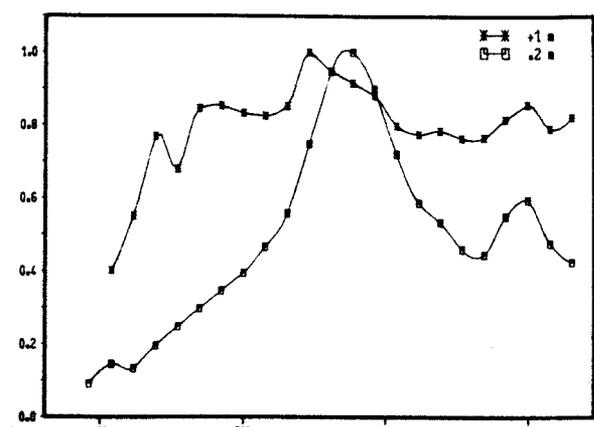
23.3.84 K1



23.3.84 K2



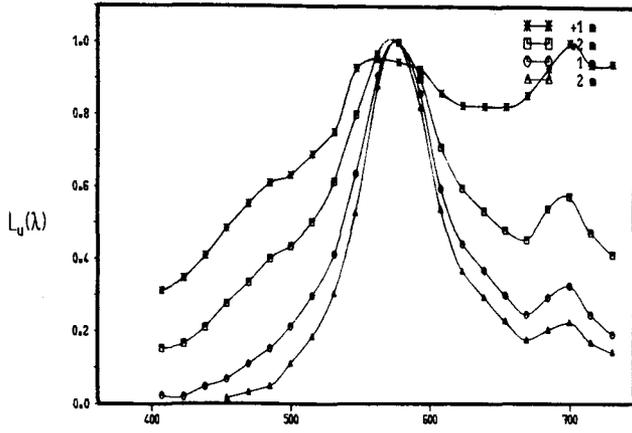
23.3.84 K3



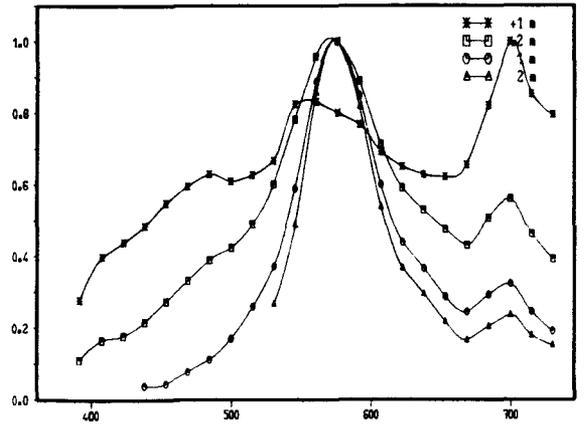
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

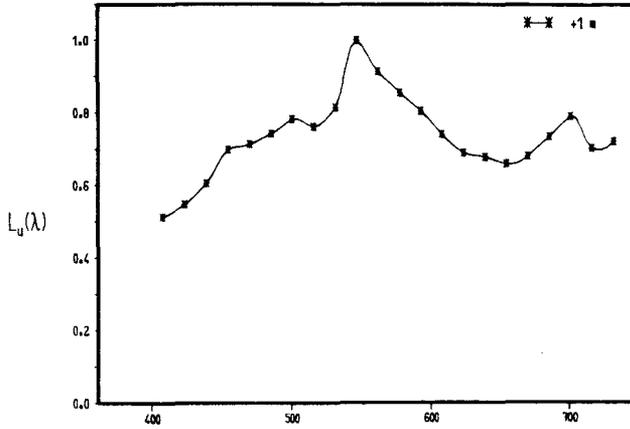
23.3.84 F1



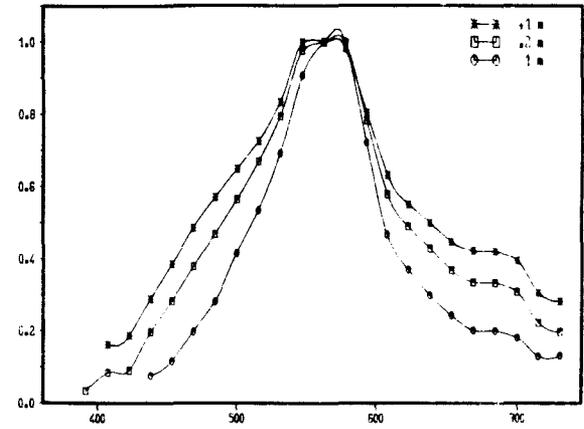
23.3.84 F2



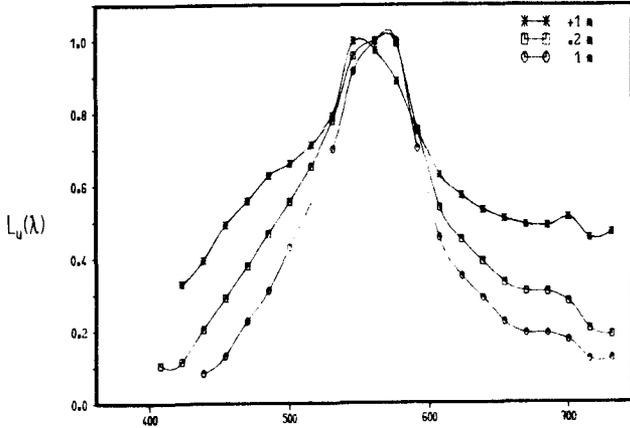
23.3.84 F3



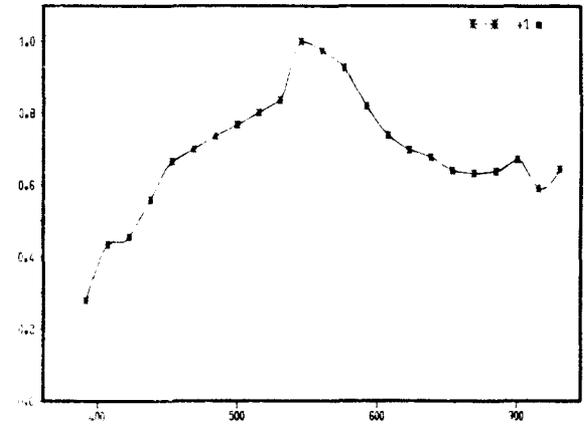
4.4.84 S2



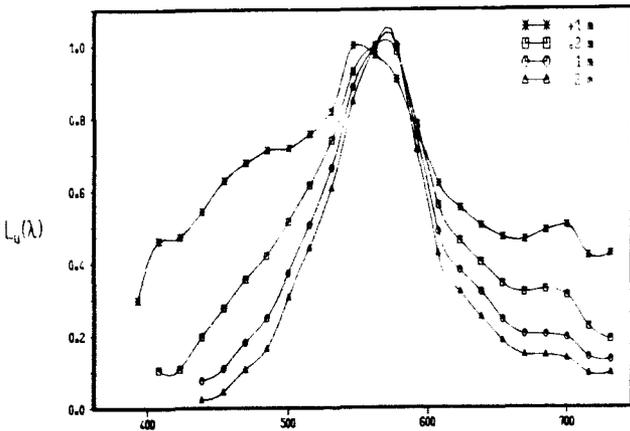
4.4.84 S3



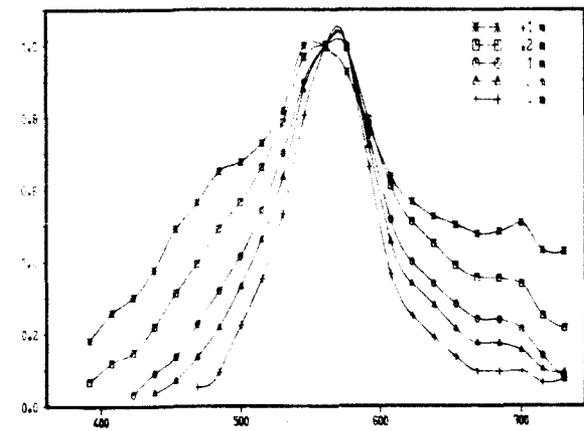
4.4.84 K1



4.4.84 K2



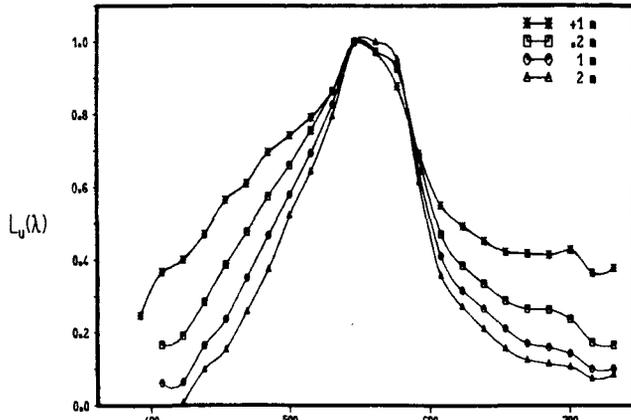
4.4.84 K3



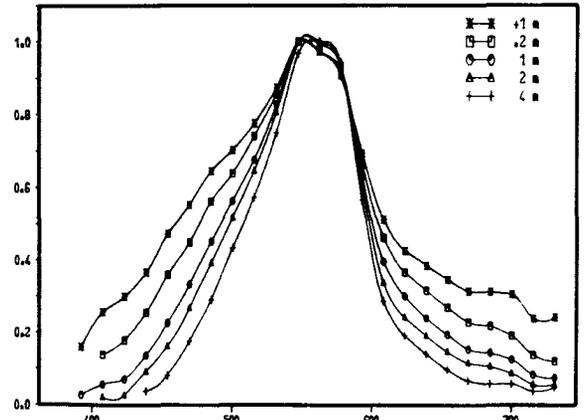
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

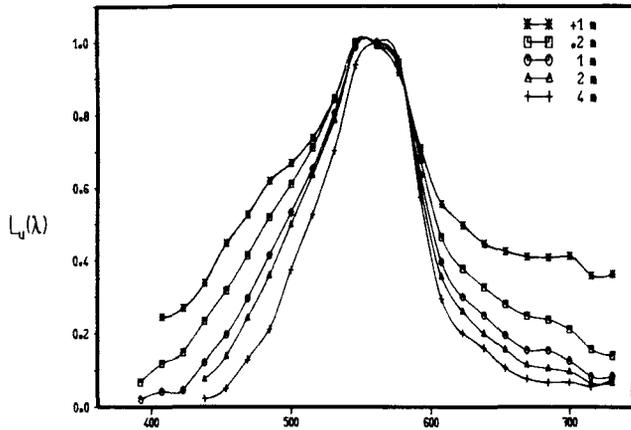
4.4.84 F1



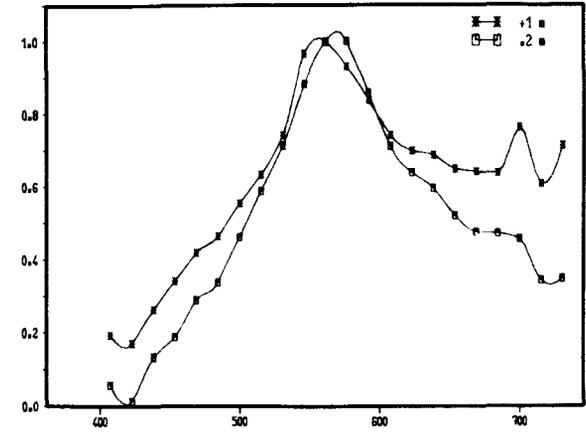
4.4.84 F2



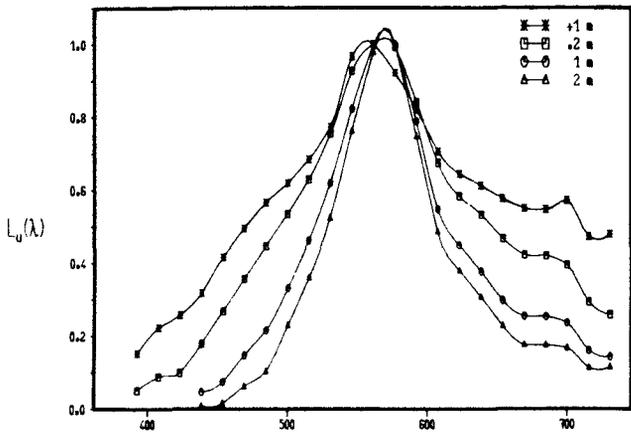
4.4.84 F3



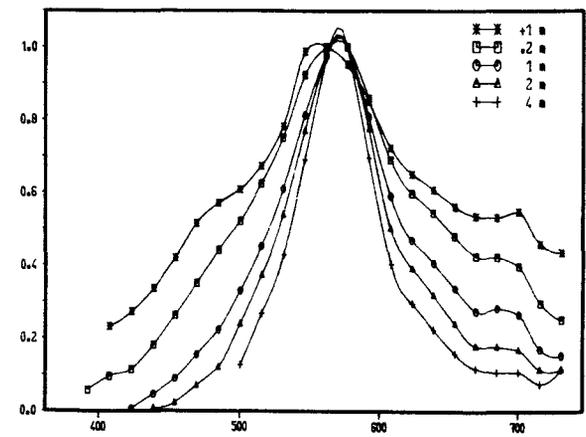
11.4.84 S1



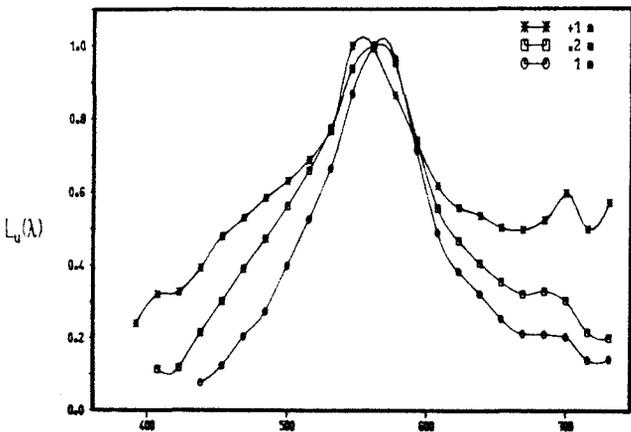
11.4.84 S2



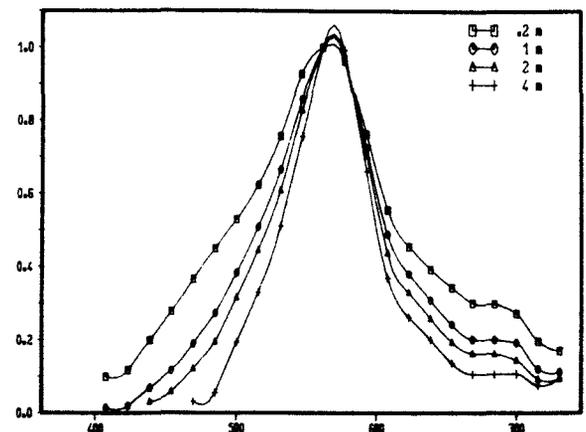
11.4.84 S3



11.4.84 K1



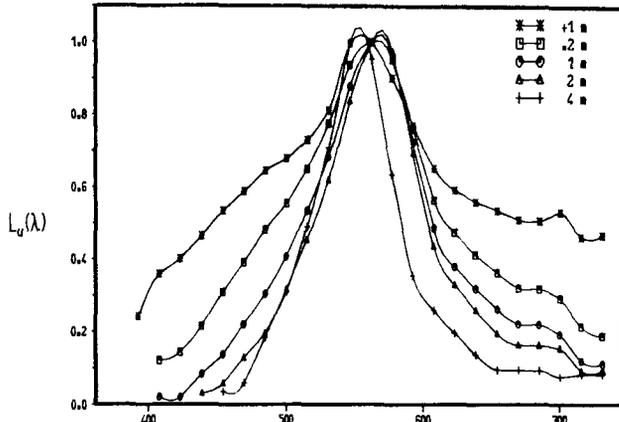
11.4.84 K2



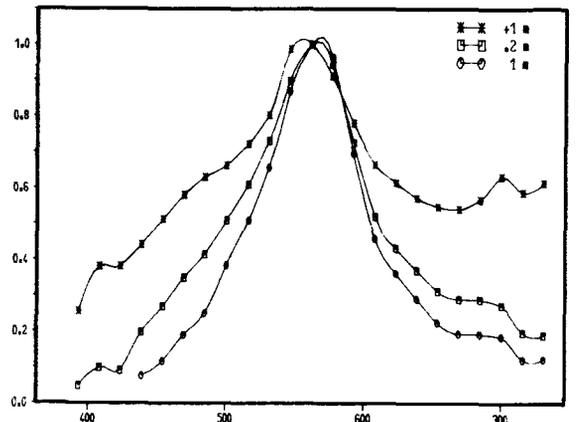
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

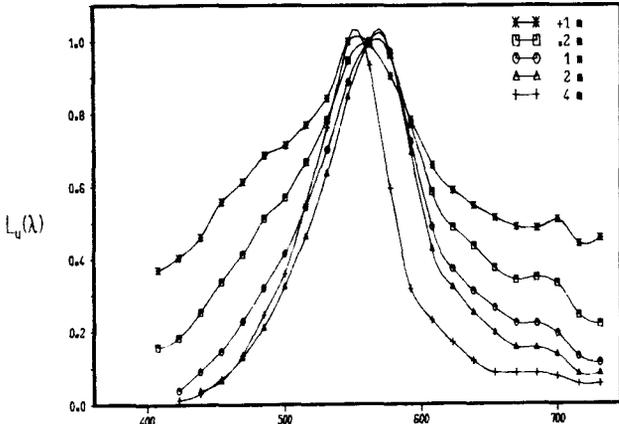
11.4.84 K3



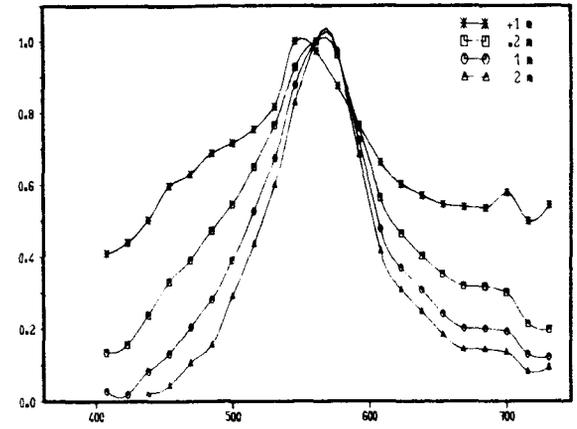
11.4.84 F1



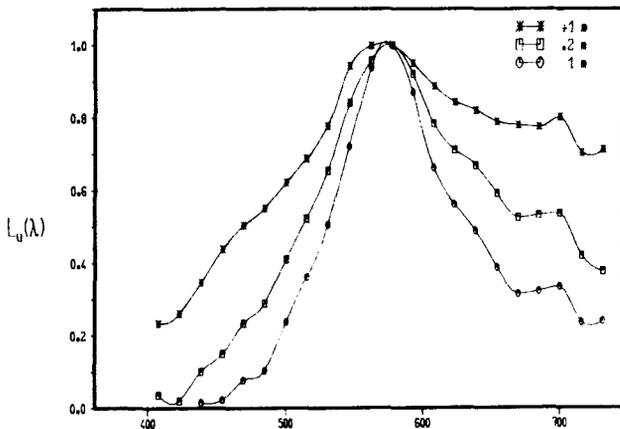
11.4.84 F2



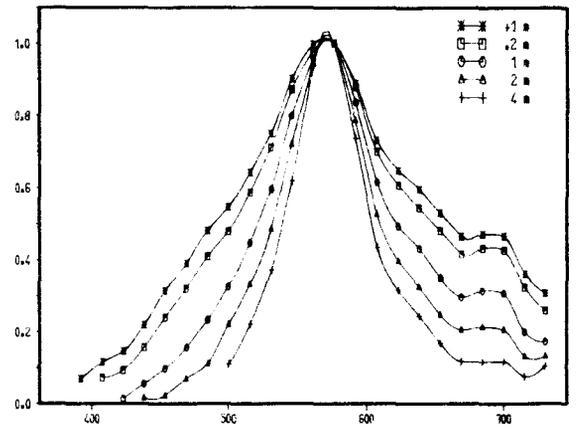
11.4.84 F3



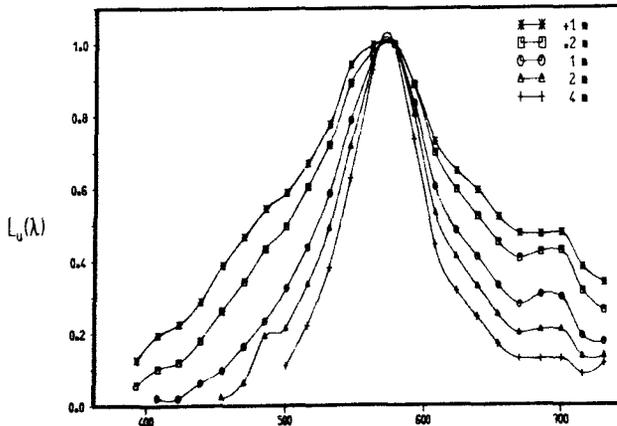
19.4.84 S1



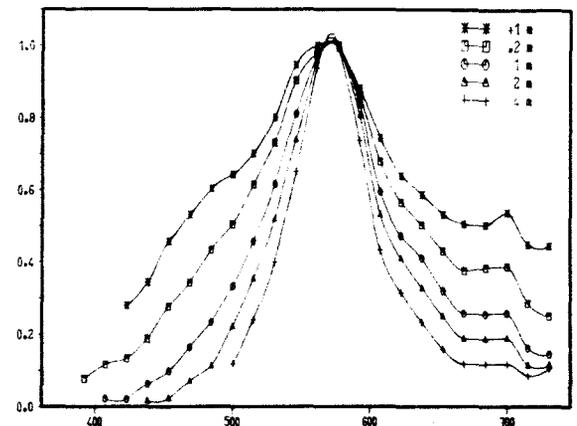
19.4.84 S2



19.4.84 S3



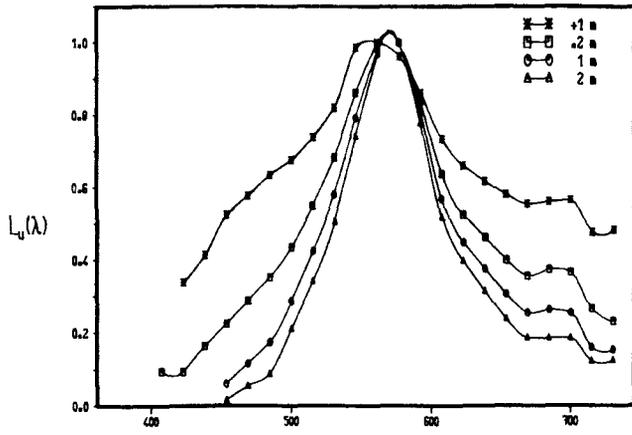
19.4.84 K2



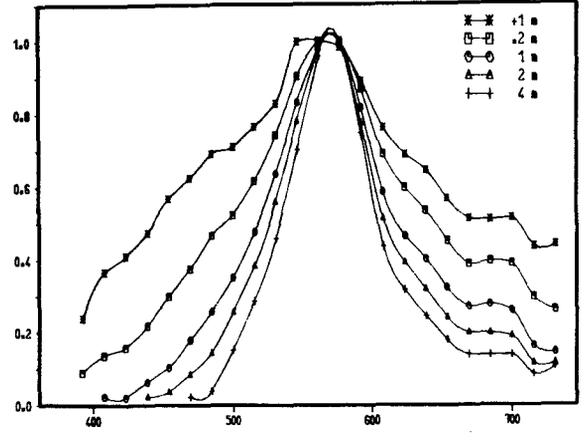
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

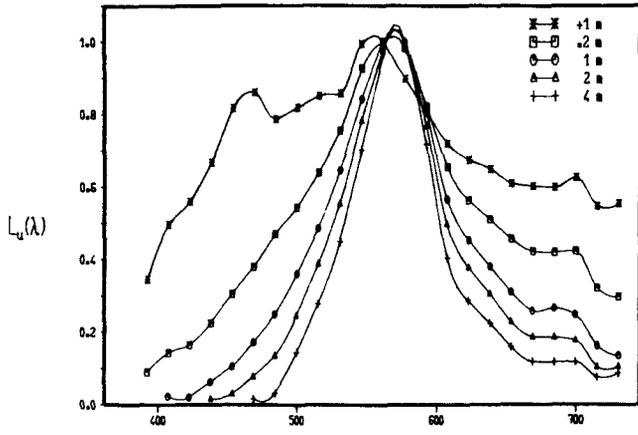
19.4.84 K1



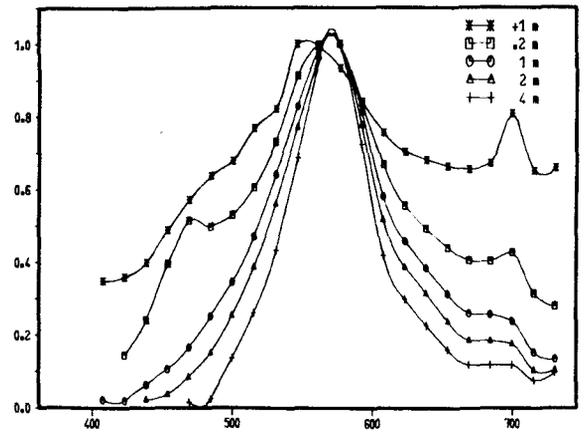
19.4.84 K3



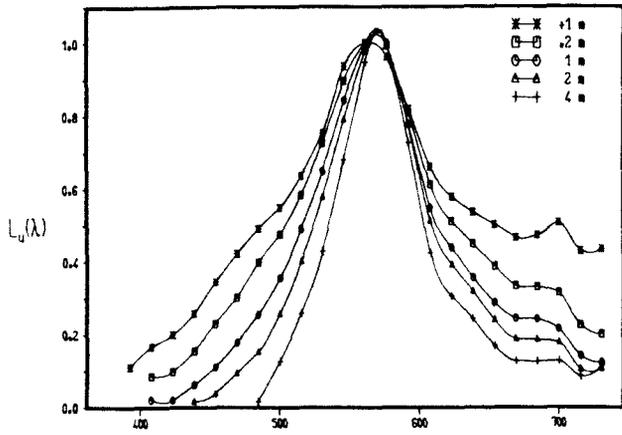
19.4.84 F1



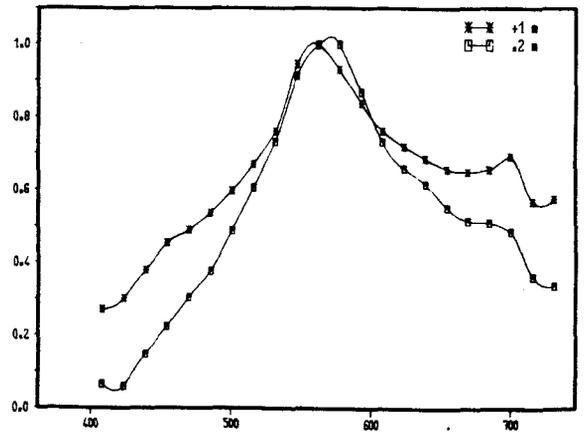
19.4.84 F2



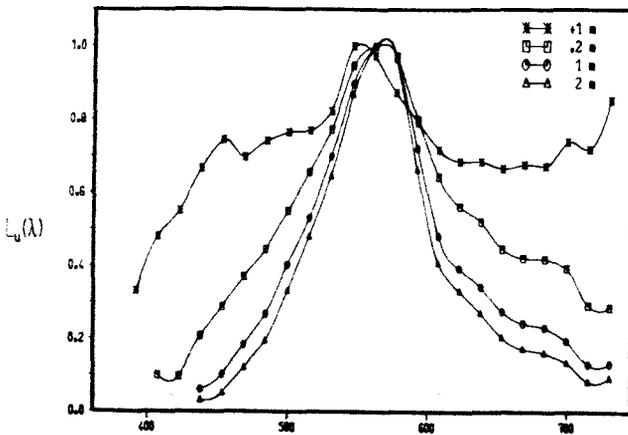
19.4.84 F3



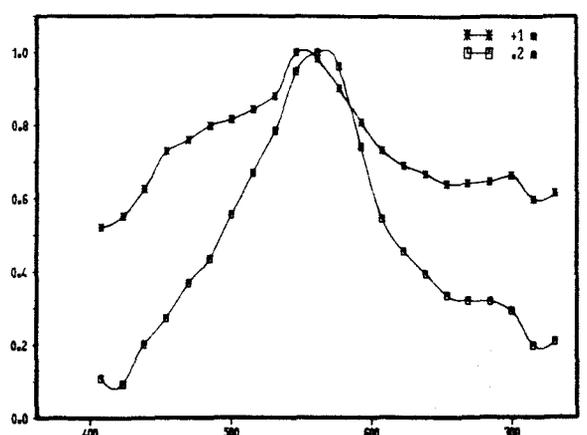
2.5.84 S1



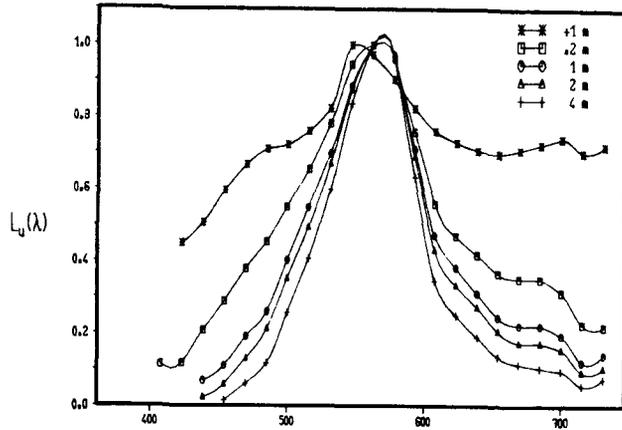
2.5.84 S2



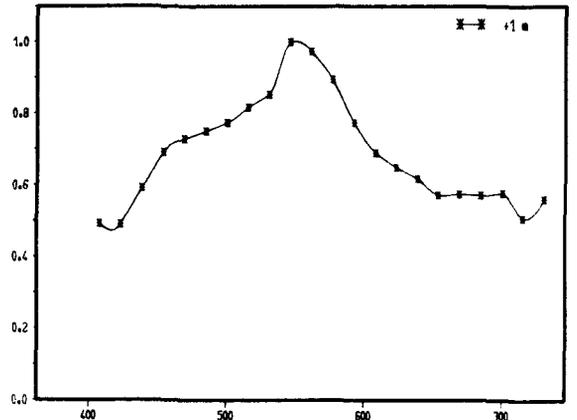
2.5.84 K1



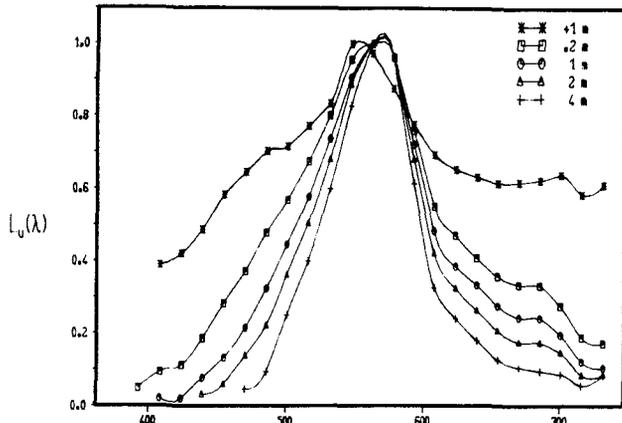
2.5.84 K2



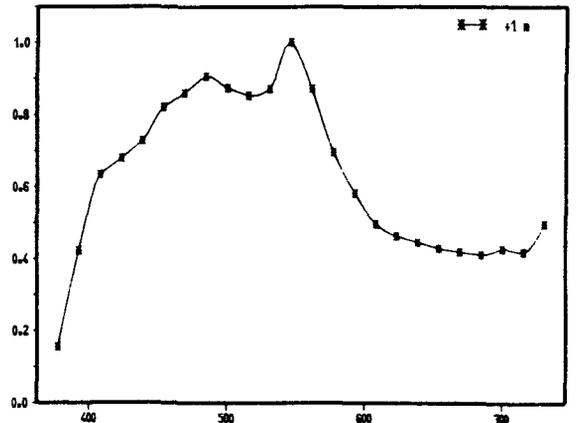
2.5.84 F1



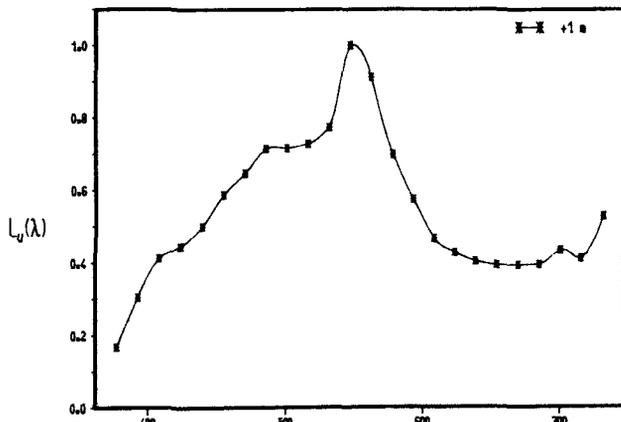
2.5.84 F2



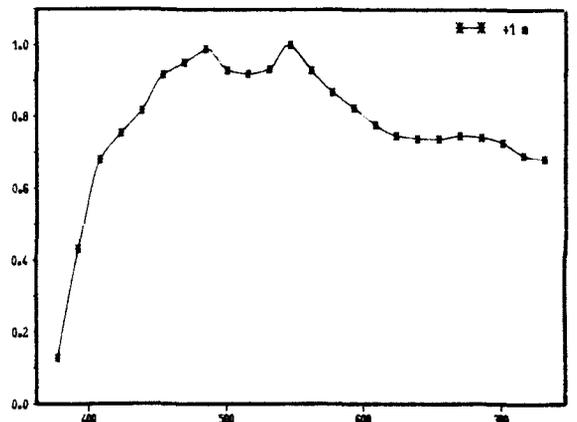
21.2.83 BE



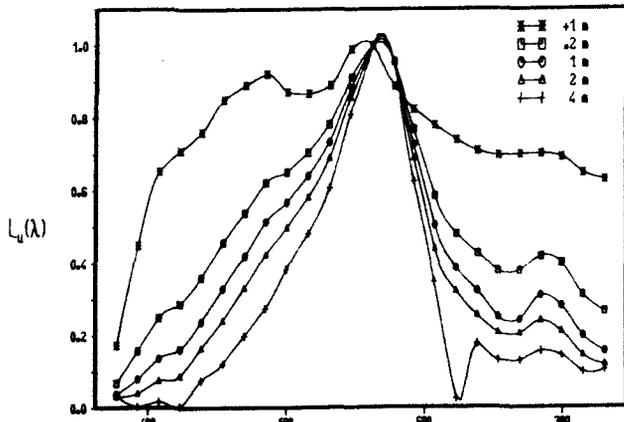
25.2.83 BE



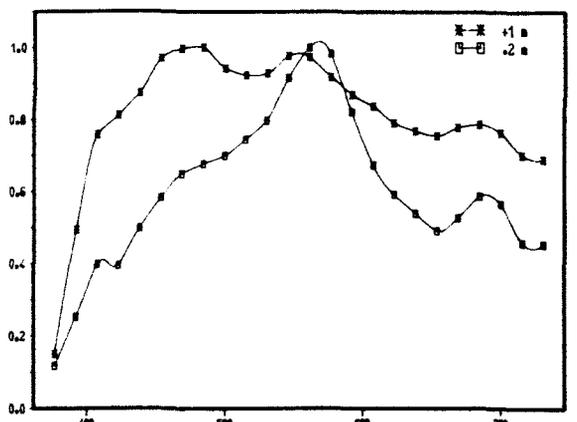
1.3.83 BE



4.3.83 BE



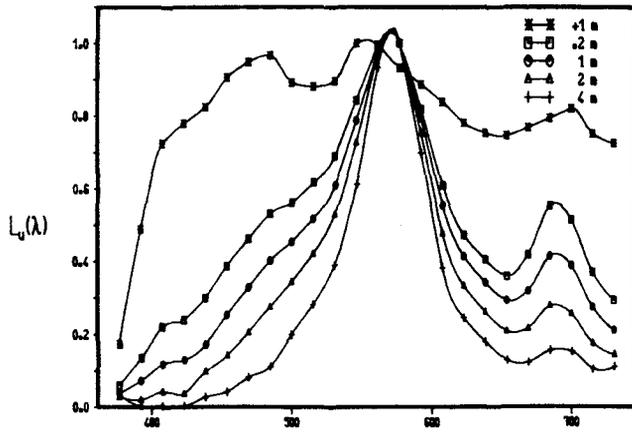
8.3.83 BE



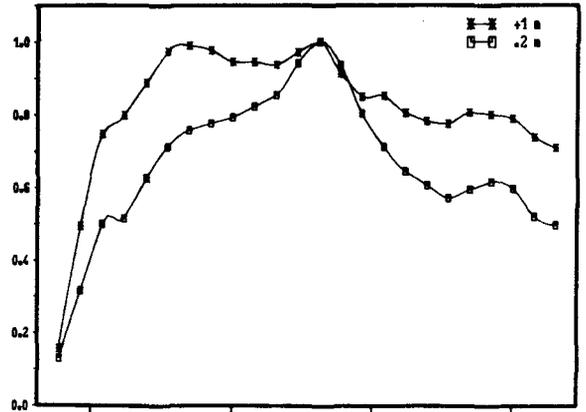
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

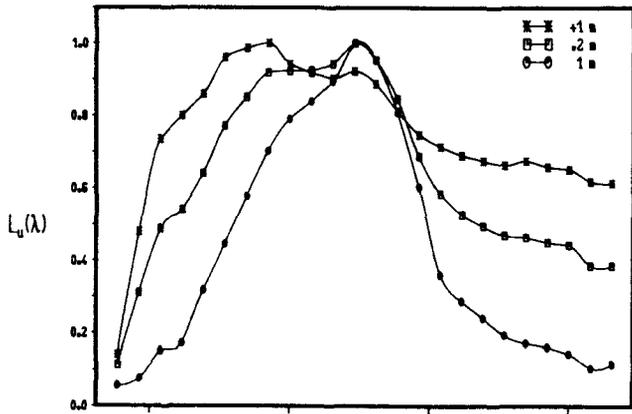
11.3.83 BE



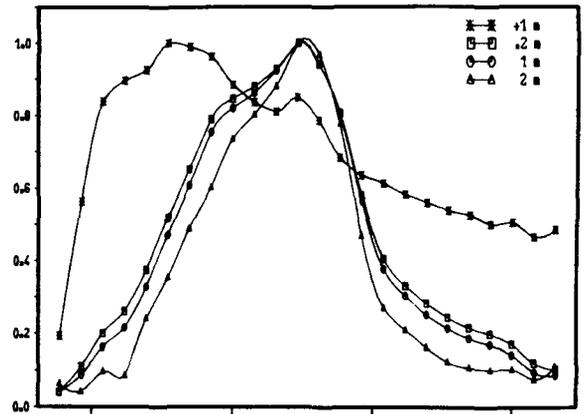
14.3.83 BE



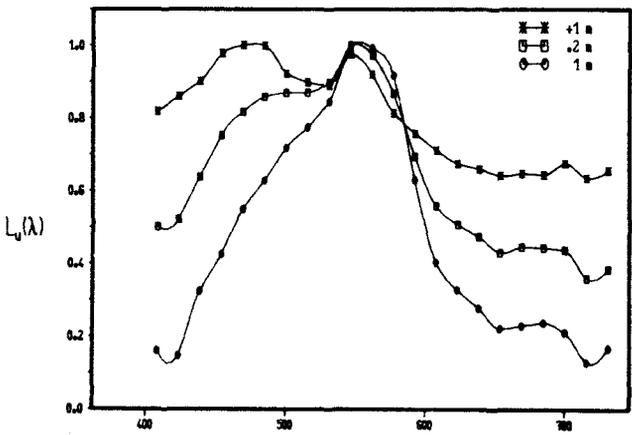
22.3.83 BE



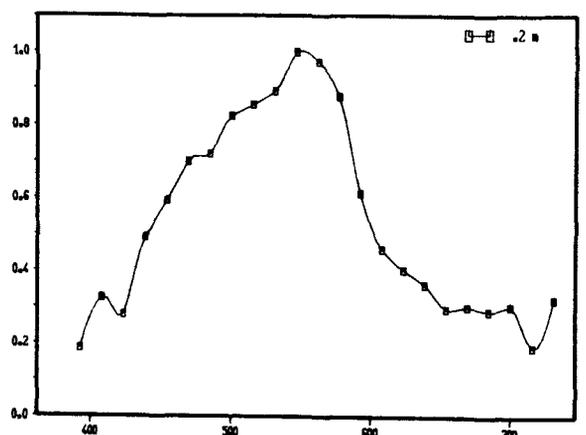
28.3.83 BE



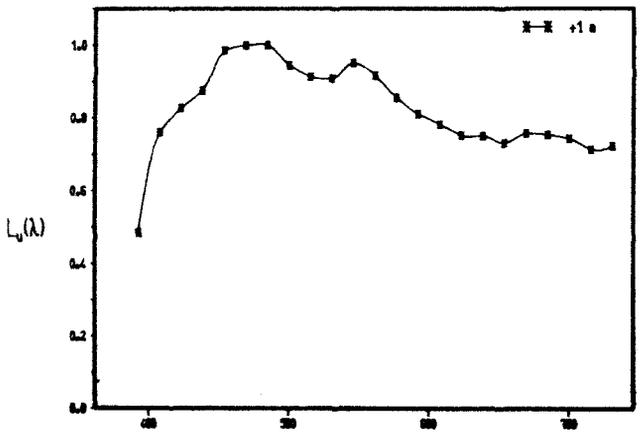
24.10.83 BE



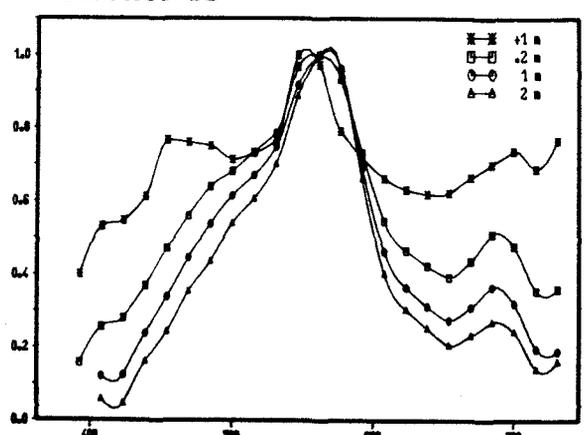
31.10.83 BE



14.11.83 BE



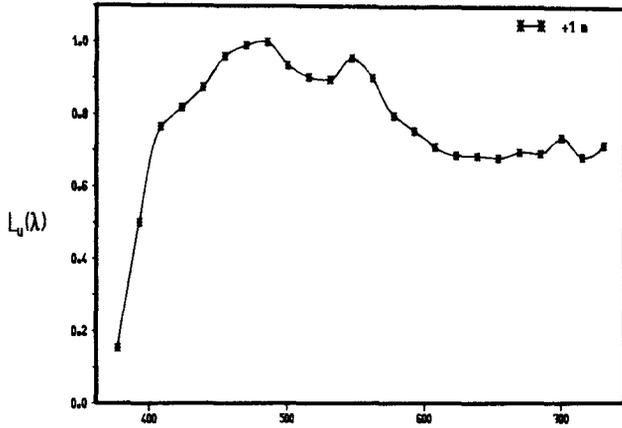
21.11.83 BE



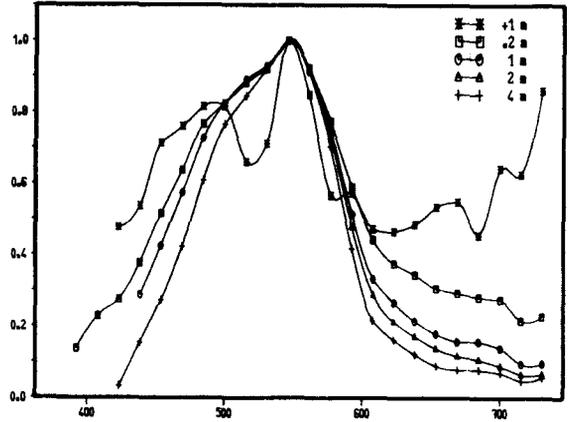
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

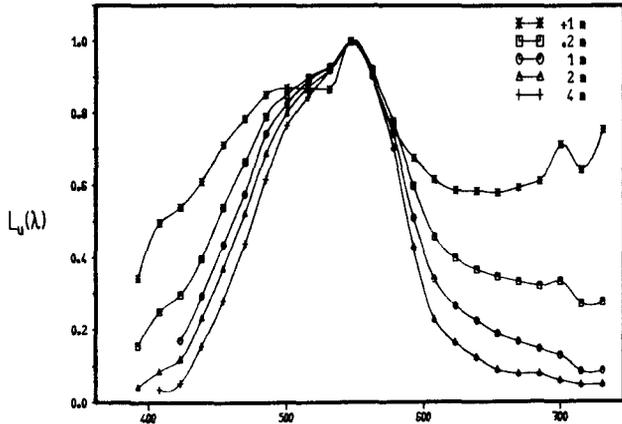
5.12.83 BE



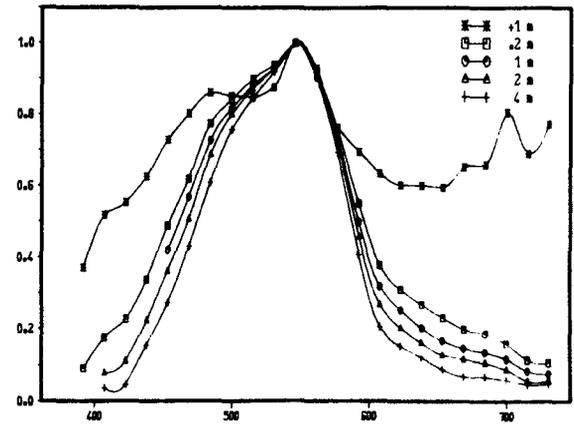
16.2.84 BE/1



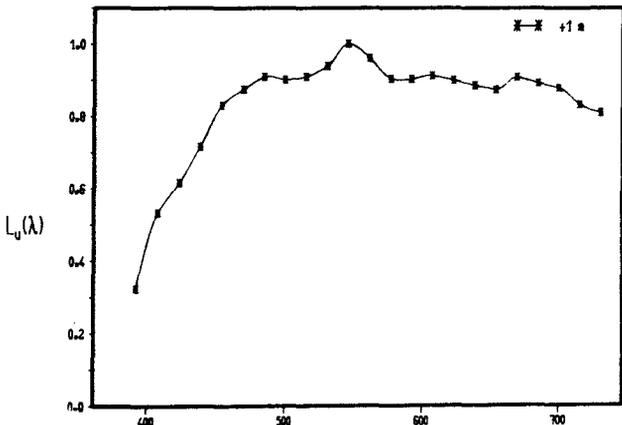
16.2.84 BE/2



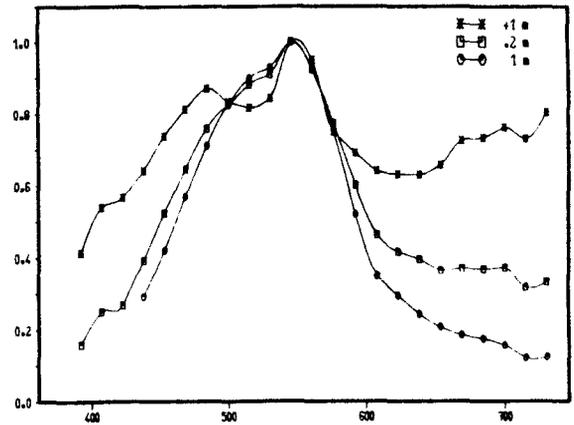
16.2.84 BE/3



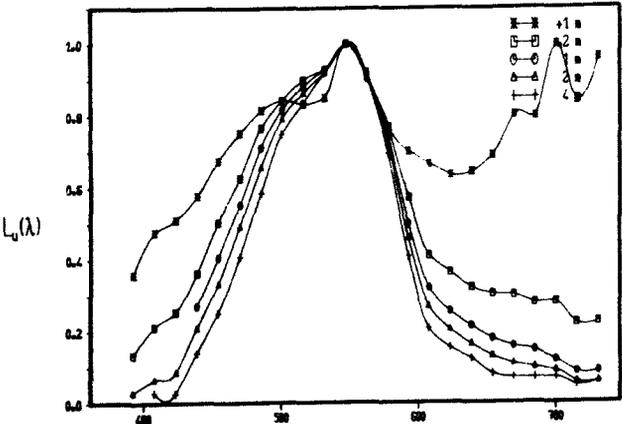
1.3.84 BE/2



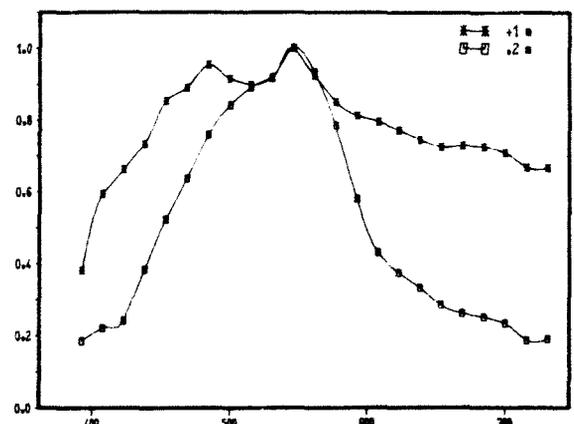
16.2.84 BE/5



16.2.84 BE/4



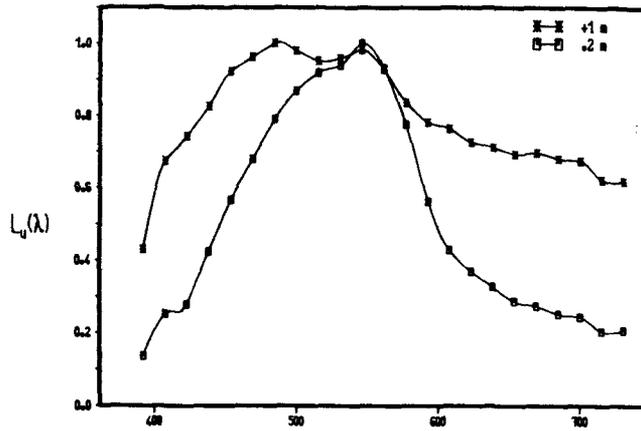
1.3.84 BE/4



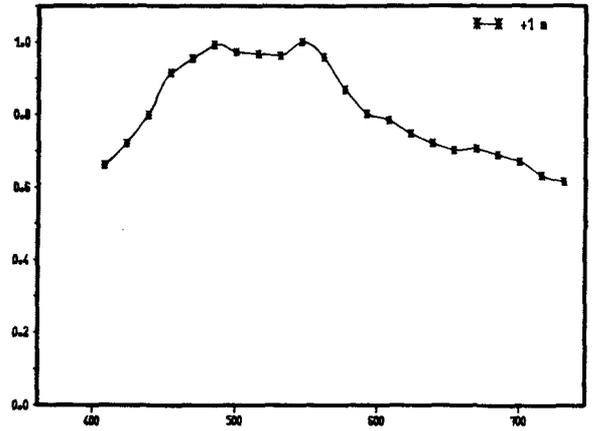
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

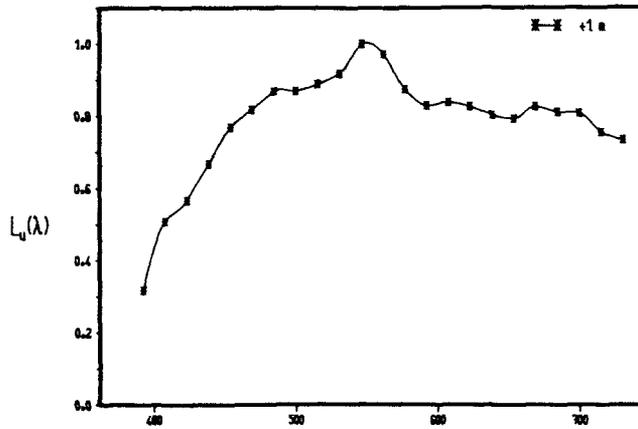
1.3.84 BE/1



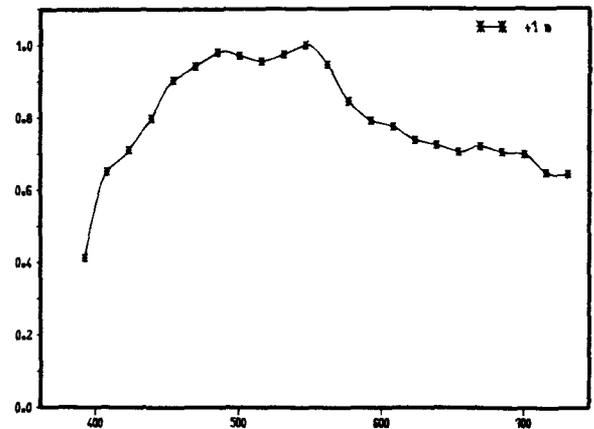
1.3.84 BE/3



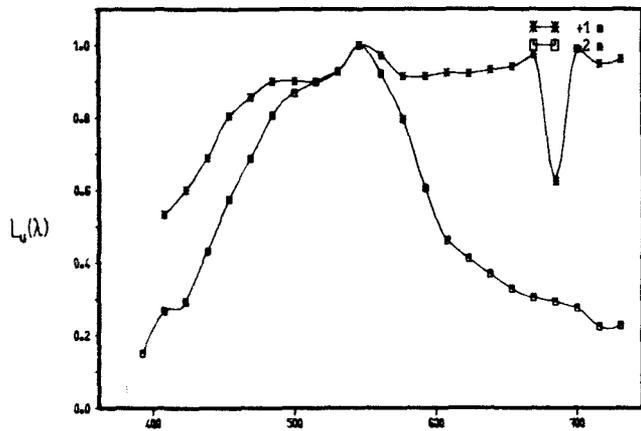
1.3.84 BE/5



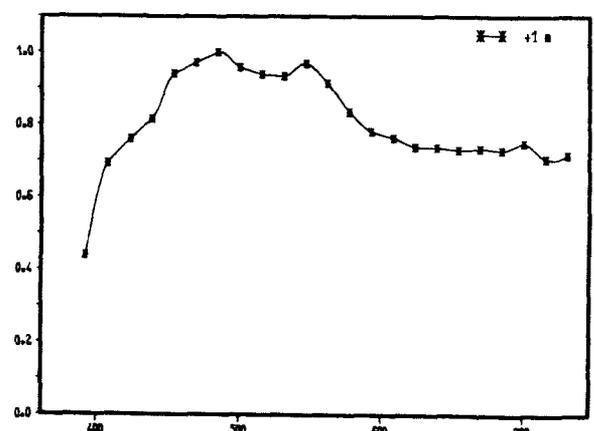
1.3.84 BE/6



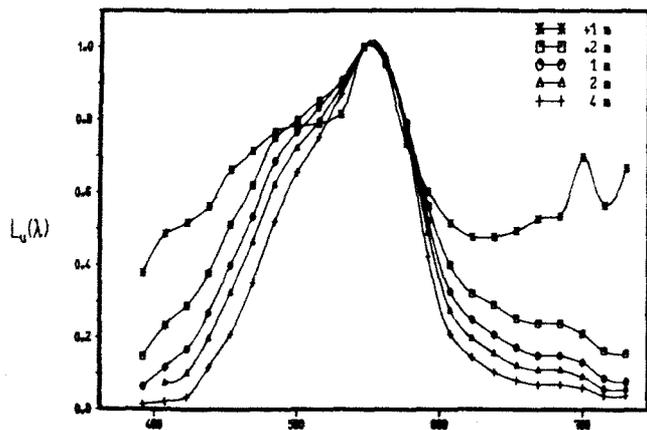
1.3.84 BE/7



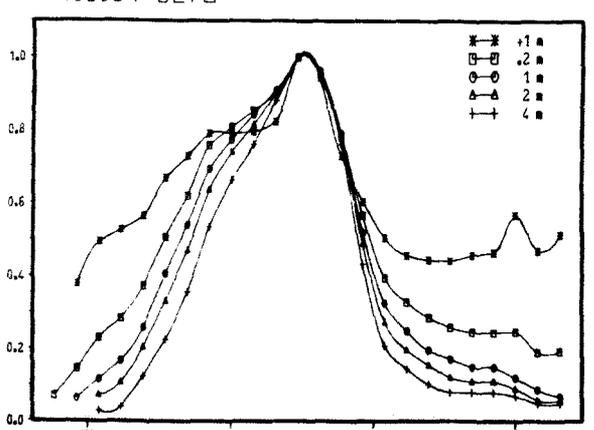
1.3.84 BE/8



7.3.84 BE/1



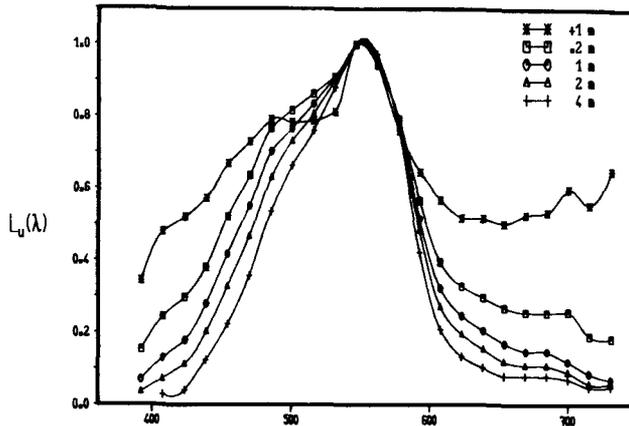
7.3.84 BE/2



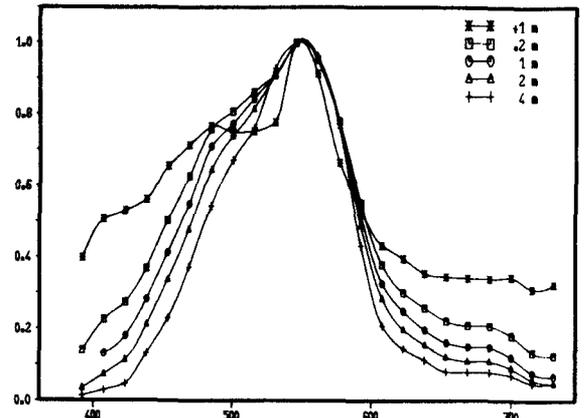
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

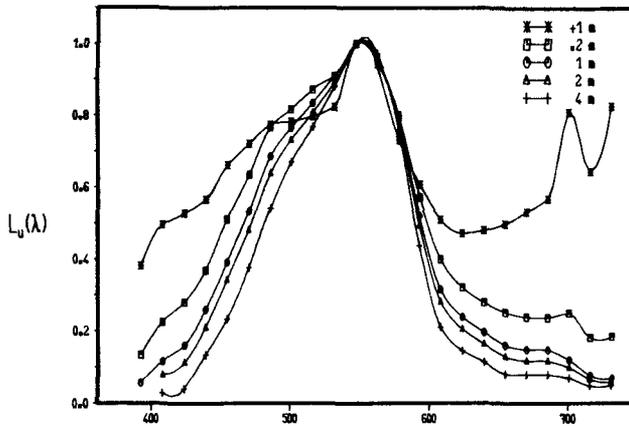
7.3.84 BE/3



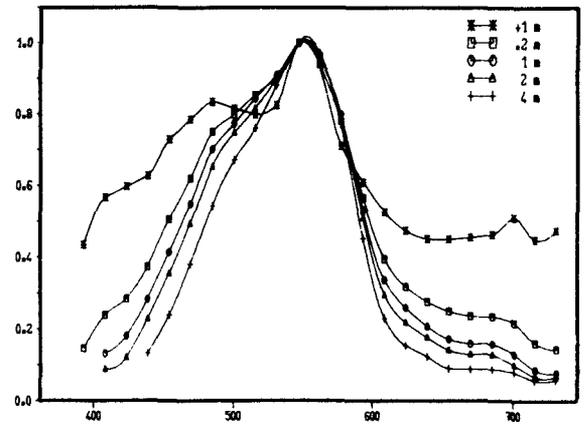
7.3.84 BE/4



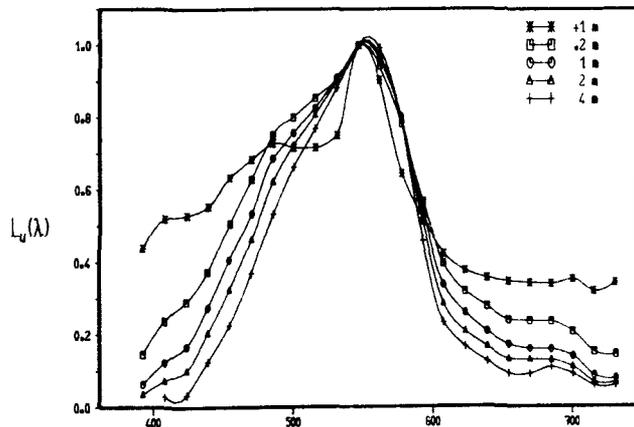
7.3.84 BE/5



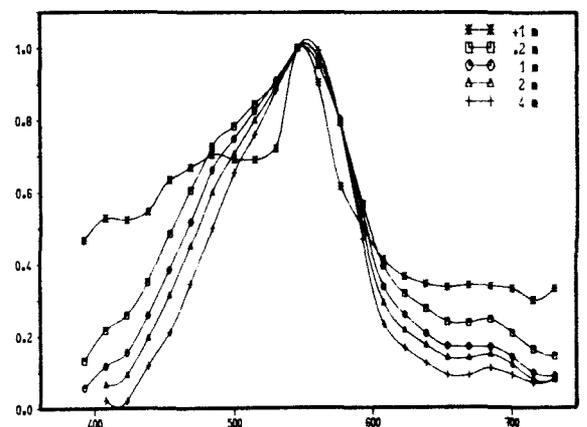
7.3.84 BE/6



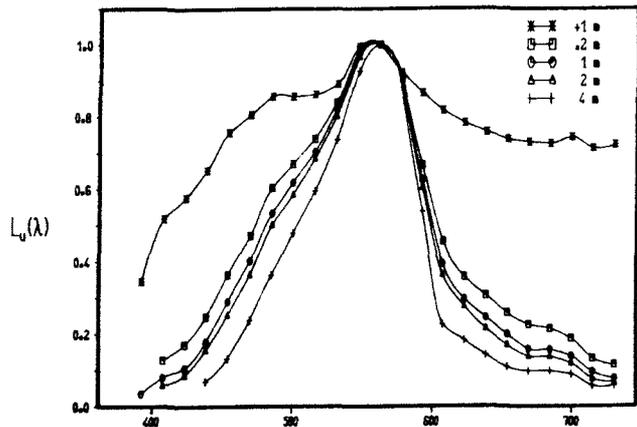
7.3.84 BE/7



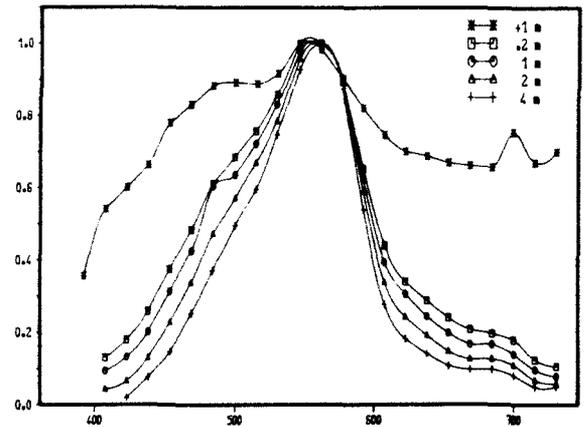
7.3.84 BE/8



22.3.84 BE/1



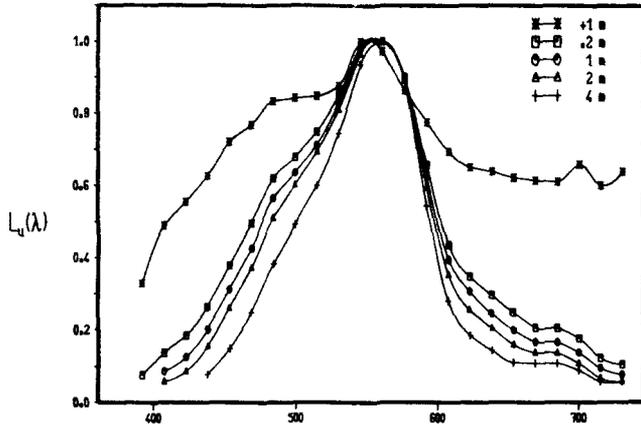
22.3.84 BE/2



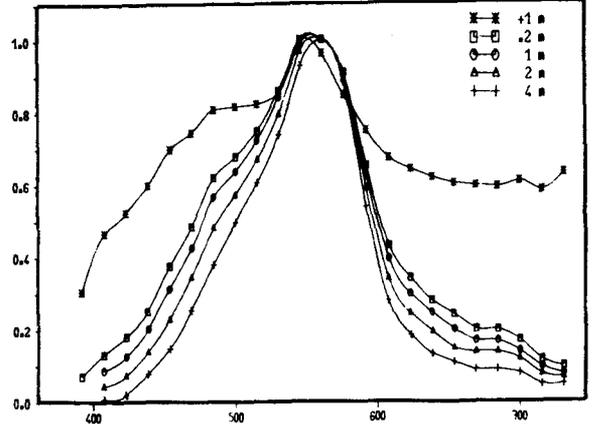
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

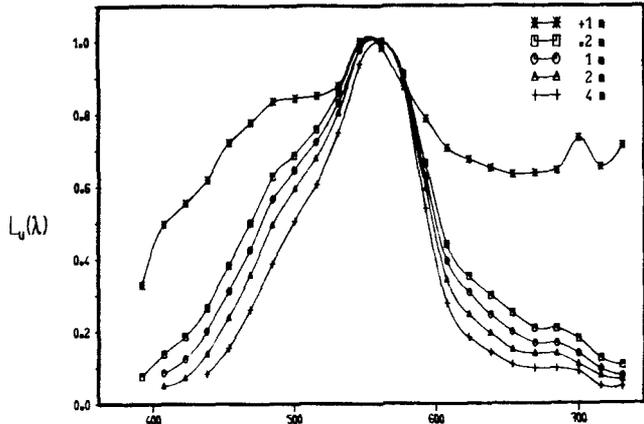
22.3.84 BE/3



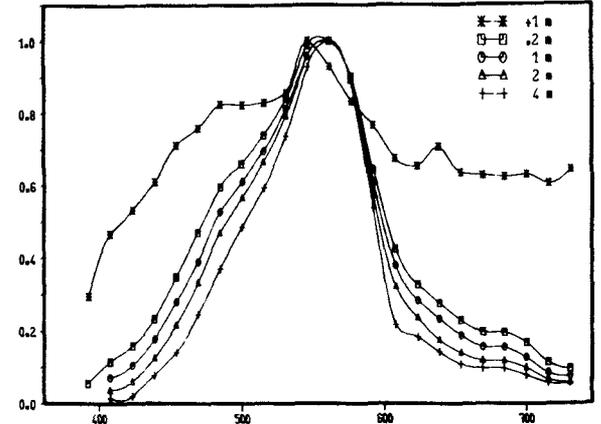
22.3.84 BE/4



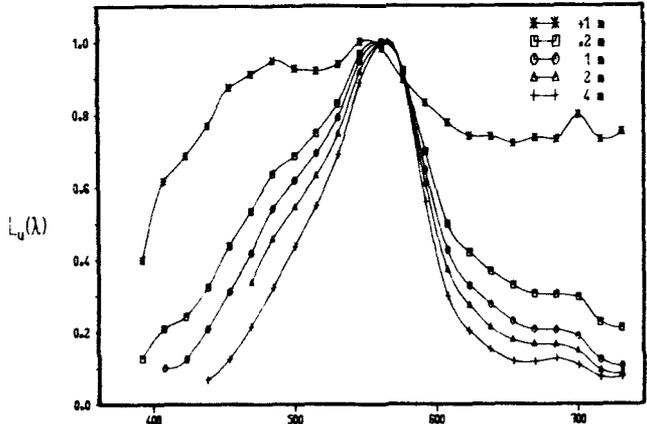
22.3.84 BE/5



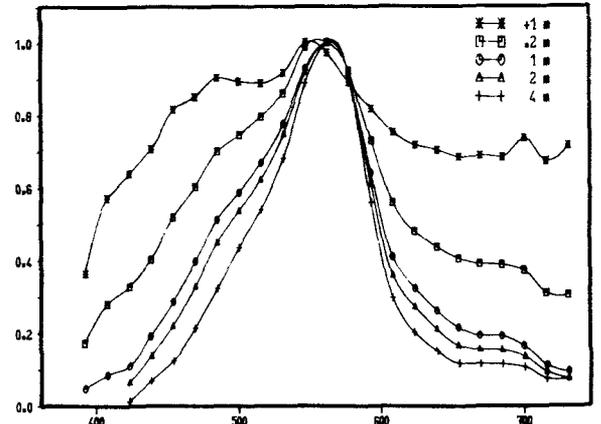
22.3.84 BE/6



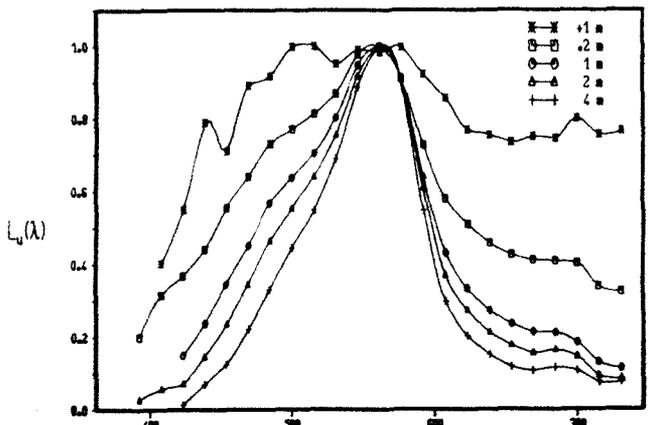
26.3.84 BE/1



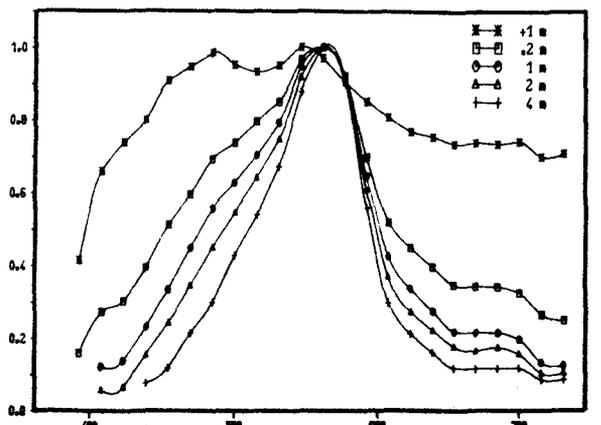
26.3.84 BE/2



26.3.84 BE/3



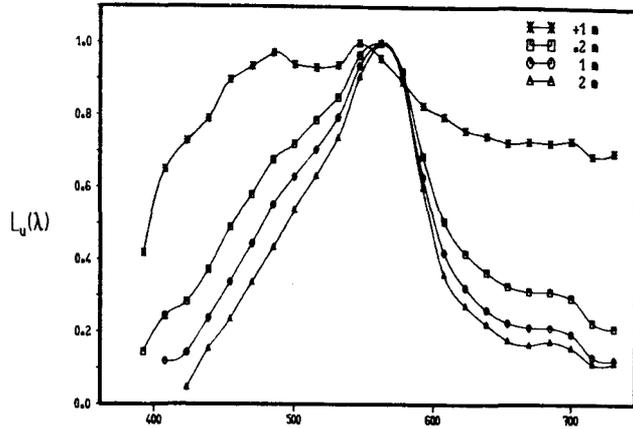
26.3.84 BE/4



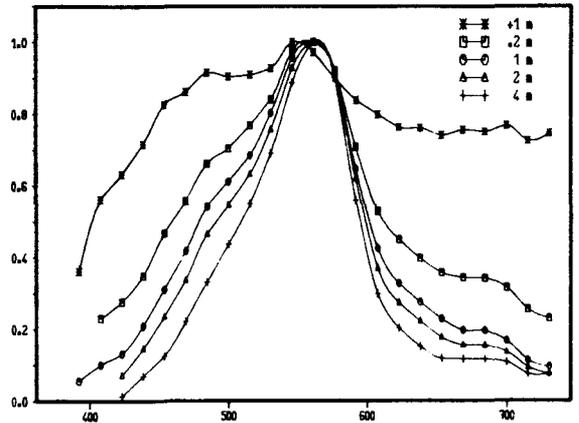
WAVELENGTH (nm)

WAVELENGTH (nm)

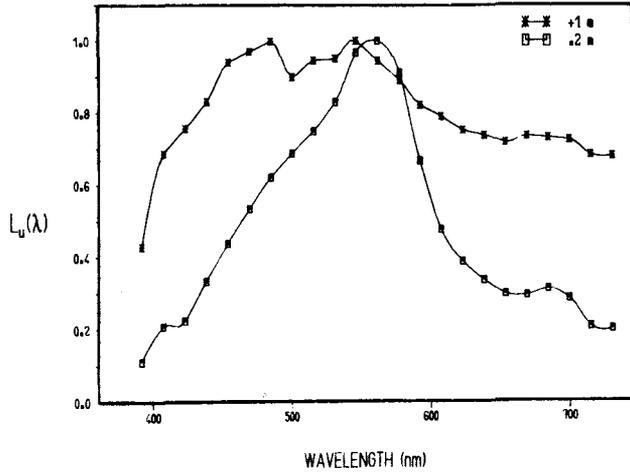
26.3.84 BE/5



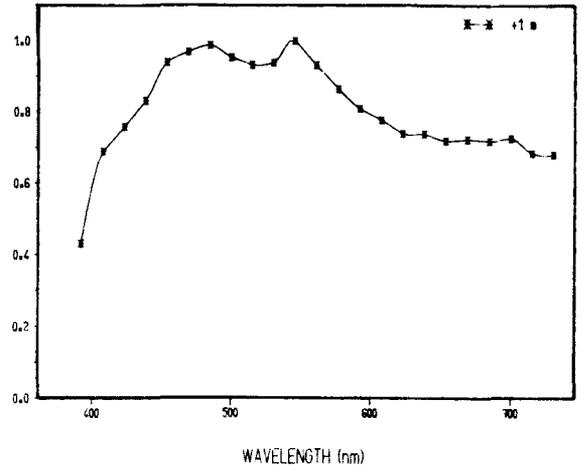
26.3.84 BE/6



26.3.84 BE/7



26.3.84 BE/8



ANHANG 4

Biologische und Hydrographische Daten

DAT	=	Datum
S	=	Station
D	=	Tiefe (m)
CHL	=	Chlorophyll (mg m^{-3})
SEST	=	Seston (g m^{-3})
PPC	=	Phytoplanktonkohlenstoff (mg m^{-3})
T	=	Temperatur ($^{\circ}\text{C}$)
SAL	=	Salzgehalt (‰)
POC	=	partikulärer organischer Kohlenstoff (mg m^{-3})
PON	=	partikulärer organischer Stickstoff (mg m^{-3})
C/N	=	Verhältnis von POC zu PON (atomar)

<u>DAT</u>	<u>S</u>	<u>D</u>	<u>CHL</u>	<u>SEST</u>	<u>PPC</u>	<u>T</u>	<u>SAL</u>
KIELER FÖRDE 1983							
71083	S	.2M	2.82	4.07	87.42	13.6	15.8
	S	2M	2.09	3.37	50.58	13.5	18.9
	S	4M	1.40	2.20	41.95	13.3	19.0
	S	6M	1.20	-	-	13.4	19.2
	S	8M	0.72	2.17	6.97	13.5	19.5
71083	K	.2M	3.19	3.37	94.41	13.5	18.6
	K	2M	2.83	2.67	101.24	13.4	18.7
	K	4M	2.83	2.23	102.33	13.5	18.7
	K	6M	2.60	-	-	13.4	18.9
	K	8M	1.79	-	-	13.4	19.2
	K	10M	0.83	-	-	13.4	19.8
	K	12M	0.70	2.58	4.20	13.3	20.3
71083	F	.2M	5.34	3.13	175.52	13.5	18.9
	F	2M	3.65	2.74	197.12	13.4	18.9
	F	4M	3.75	2.45	174.45	13.4	19.0
	F	6M	4.03	-	-	13.3	19.0
	F	8M	3.26	-	-	13.3	19.0
	F	10M	1.52	2.98	22.63	13.3	19.3
141083	S	.2M	2.86	4.09	29.69	12.7	15.6
	S	2M	2.39	3.62	23.99	12.7	19.3
	S	4M	1.23	1.89	9.96	12.7	19.4
	S	6M	1.27	-	-	12.8	19.5
	S	8M	2.68	1.68	10.86	12.8	19.5
141083	K	.2M	2.35	2.35	46.85	13.1	18.4
	K	2M	2.38	2.47	38.03	12.9	18.5
	K	4M	2.30	2.25	41.34	12.9	18.6
	K	6M	2.40	-	-	12.8	18.7
	K	8M	2.05	-	-	12.9	19.0
	K	10M	1.24	-	-	12.9	20.1
	K	12M	0.79	2.69	4.99	12.9	20.7
141083	F	.2M	2.02	2.67	36.51	13.0	18.5
	F	2M	1.99	2.45	39.18	12.8	18.5
	F	4M	2.08	1.68	45.35	12.7	18.6
	F	6M	1.98	-	-	12.7	18.6
	F	8M	2.25	-	-	12.7	18.7
	F	10M	1.44	1.19	24.40	12.7	18.1
211083	S	.2M	2.20	3.73	10.43	11.4	12.4
	S	2M	2.19	4.91	15.12	11.3	18.3
	S	4M	1.75	4.53	8.46	11.2	20.1
	S	6M	1.29	-	-	11.3	20.4
	S	8M	1.04	2.67	13.54	11.4	20.7
211083	K	.2M	2.64	2.55	30.02	11.8	18.8
	K	2M	2.49	2.91	44.94	11.8	19.0
	K	4M	2.90	2.83	43.45	11.8	19.3
	K	6M	1.94	-	-	11.7	19.6
	K	8M	1.20	-	-	11.7	20.3
	K	10M	0.98	-	-	11.7	21.6
	K	12M	1.17	2.48	10.43	11.7	21.9

<u>DAT</u>	<u>S</u>	<u>D</u>	<u>CHL</u>	<u>SEST</u>	<u>PPC</u>	<u>T</u>	<u>SAL</u>
211083	F	.2M	2.41	4.09	28.99	12.3	19.2
	F	2M	2.39	4.05	26.49	12.2	19.3
	F	4M	2.32	3.07	39.57	12.0	19.5
	F	6M	1.62	-	-	11.9	20.2
	F	8M	1.27	-	-	11.9	20.4
	F	10M	1.03	2.30	11.99	11.9	20.9
281083	S	.2M	2.72	3.44	23.66	11.0	15.6
	S	2M	3.93	2.59	39.81	10.8	19.5
	S	4M	2.74	2.15	27.79	10.8	20.6
	S	6M	2.04	-	-	10.8	20.8
	S	8M	1.62	2.53	4.54	10.8	20.9
281083	K	.2M	2.93	2.79	47.15	11.2	19.4
	K	2M	2.75	1.95	50.89	11.1	19.7
	K	4M	3.31	1.77	36.76	11.0	19.8
	K	6M	3.26	-	-	11.0	20.2
	K	8M	2.76	-	-	10.9	20.3
	K	10M	2.17	-	-	10.9	20.6
	K	12M	1.51	2.92	24.86	10.9	21.0
281083	F	.2M	2.33	11.23	15.06	11.4	19.7
	F	2M	2.20	7.74	39.46	11.2	19.8
	F	4M	2.11	6.02	25.98	11.1	19.9
	F	6M	1.87	-	-	11.1	20.0
	F	8M	1.94	-	-	11.0	20.0
	F	10M	2.18	3.01	24.28	10.9	20.1
41183	S	.2M	2.25	3.75	12.38	10.0	17.8
	S	2M	2.20	3.43	18.15	10.0	20.4
	S	4M	2.08	2.68	18.55	10.1	20.7
	S	6M	1.86	-	-	10.0	20.7
	S	8M	2.02	2.57	21.04	10.1	20.7
41183	K	.2M	2.70	2.30	30.56	9.1	20.3
	K	2M	3.09	2.15	22.08	9.2	20.7
	K	4M	3.12	2.29	32.61	9.3	20.8
	K	6M	3.26	-	-	9.3	20.9
	K	8M	3.01	-	-	9.3	20.9
	K	10M	2.29	-	-	9.4	21.5
	K	12M	1.99	3.87	10.50	9.4	22.0
41183	F	.2M	3.22	3.07	58.17	9.1	20.3
	F	2M	2.76	2.69	46.25	9.1	20.4
	F	4M	2.93	2.56	47.16	9.2	20.6
	F	6M	2.67	-	-	9.2	20.9
	F	8M	2.18	-	-	9.2	21.7
	F	10M	1.66	3.27	19.47	9.3	22.0
111183	S	.2M	2.45	2.46	14.90	8.2	17.2
	S	2M	2.72	1.97	26.29	8.5	20.6
	S	4M	2.66	1.95	27.85	8.8	21.2
	S	6M	2.69	-	-	8.8	21.4
	S	8M	2.07	3.31	15.52	9.0	21.6
111183	K	.2M	3.17	2.02	35.45	8.6	21.6
	K	2M	3.13	1.60	56.26	8.8	21.6
	K	4M	3.08	1.89	51.28	8.8	21.6
	K	6M	2.93	-	-	8.8	21.6
	K	8M	3.34	-	-	8.9	21.7

DAT	S	D	CHL	SEST	PPC	I	SAL
	K	10M	2.75	-	-	8.9	22.0
	K	12M	2.21	2.27	30.12	9.0	22.1
111183	F	.2M	2.91	3.79	25.72	8.1	21.9
	F	2M	2.47	3.15	43.43	8.3	21.9
	F	4M	2.87	3.01	35.68	8.4	21.9
	F	6M	3.45	-	-	8.4	21.9
	F	8M	3.15	-	-	8.5	21.9
	F	10M	3.41	3.14	36.31	8.6	21.9
181183	S	.2M	2.85	2.91	13.82	6.2	18.4
	S	2M	3.15	1.96	27.59	6.8	21.3
	S	4M	2.87	2.45	16.11	7.0	22.4
	S	6M	3.46	-	-	7.3	22.7
	S	8M	2.81	2.14	32.41	7.5	23.1
181183	K	.2M	4.12	2.27	50.92	6.4	21.9
	K	2M	3.43	1.65	45.92	6.6	21.9
	K	4M	4.09	1.96	49.49	6.6	21.9
	K	6M	4.44	-	-	6.7	22.1
	K	8M	4.32	-	-	6.9	22.3
	K	10M	2.99	-	-	7.1	23.6
181183	K	12M	3.19	3.90	31.49	7.6	24.5
	F	.2M	4.57	2.41	63.61	6.5	22.2
	F	2M	4.39	2.05	57.02	6.7	22.2
	F	4M	4.51	2.24	68.03	6.7	22.2
	F	6M	4.88	-	-	6.9	22.2
	F	8M	4.76	-	-	6.9	22.7
	F	10M	3.86	2.43	47.28	7.1	23.5

KIELER FÖRDE 1984

17	284	S	.2M	9.44	4.55	95.15	1.4	11.0
		S	2M	4.63	2.89	54.32	1.8	17.5
		S	4M	1.90	2.49	-	1.8	18.1
		S	6M	1.76	-	-	1.9	18.7
		S	8M	1.39	1.93	12.22	1.9	19.1
17	284	K	.2M	2.13	2.05	33.40	1.2	15.8
		K	2M	1.81	1.75	22.21	1.5	16.3
		K	4M	1.80	2.09	15.23	1.6	17.7
		K	6M	1.35	-	-	1.6	18.5
		K	8M	1.21	-	-	1.7	19.2
		K	10M	1.01	-	-	1.7	20.1
		K	12M	1.11	3.91	11.03	1.8	20.2
17	284	F	.2M	1.14	2.04	15.47	1.1	15.1
		F	2M	1.00	1.71	13.69	1.3	16.3
		F	4M	1.16	2.27	10.57	1.6	18.0
		F	6M	1.01	-	-	1.7	18.9
		F	8M	0.93	-	-	1.7	19.5
		F	10M	0.96	2.35	9.13	1.7	19.9
24	284	S	.2M	7.06	2.02	-	1.6	10.0
		S	2M	4.05	2.06	62.65	1.6	16.1
		S	4M	2.46	1.90	22.70	1.2	17.3
		S	6M	1.75	-	-	1.8	18.4
		S	8M	1.94	1.74	15.18	1.9	18.9

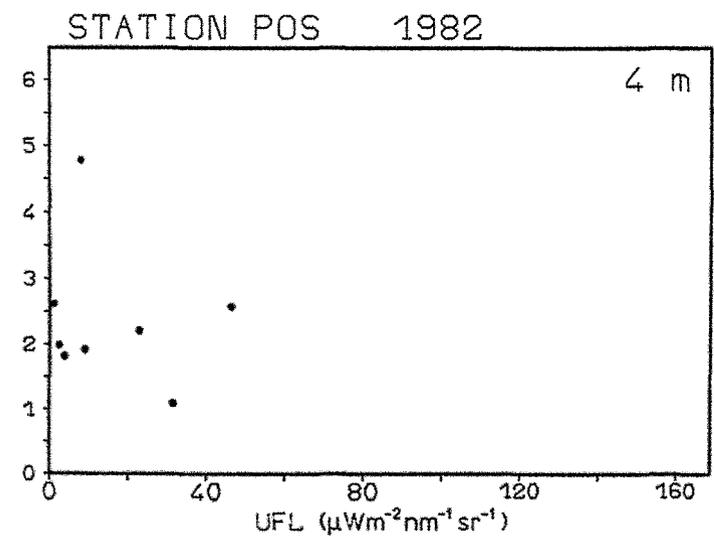
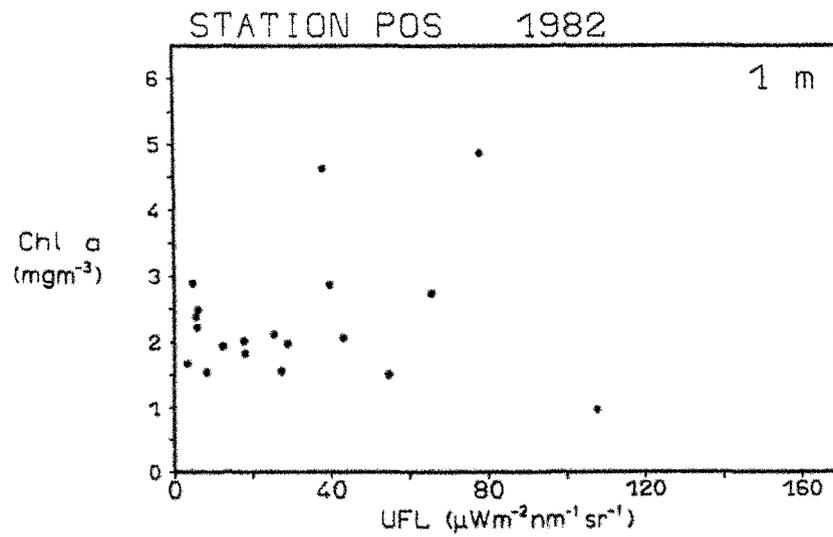
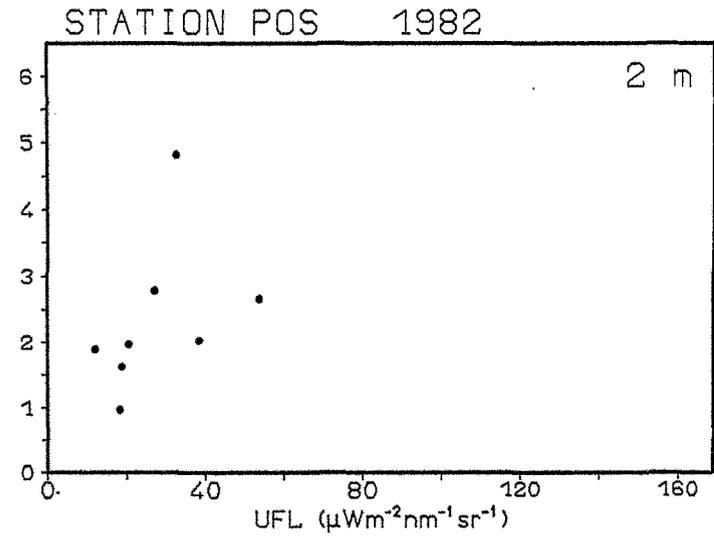
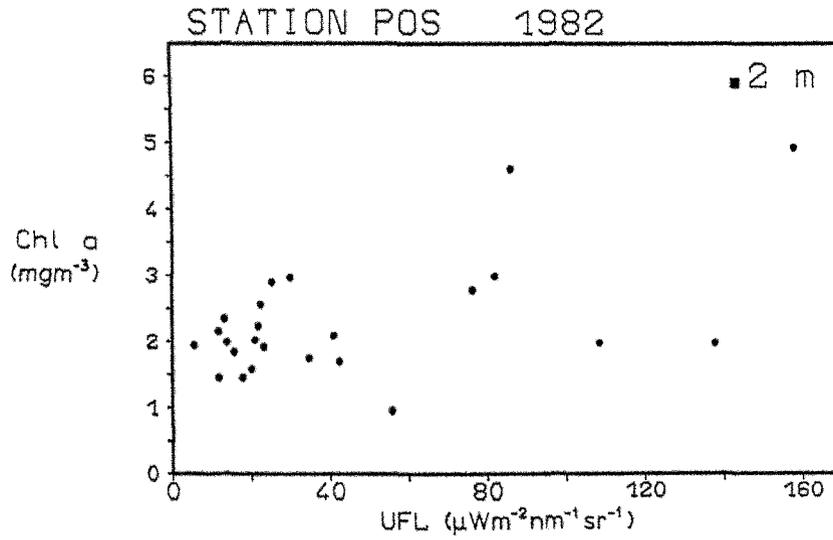
DAT	S	D	CHL	SEST	PPC	I	SAL	
24	284	K	.2M	1.03	1.94	6.95	1.4	18.5
		K	2M	0.90	2.82	-	1.4	18.5
		K	4M	0.78	2.28	10.70	1.4	18.5
		K	6M	1.07	-	-	1.3	18.7
		K	8M	0.78	-	-	1.1	18.9
		K	10M	0.71	-	-	1.0	19.0
		K	12M	0.90	3.02	9.31	1.4	19.9
24	284	F	.2M	0.70	3.78	6.56	1.0	18.9
		F	2M	0.69	2.26	7.08	1.0	18.9
		F	4M	0.66	1.98	6.30	1.0	18.9
		F	6M	0.57	-	-	1.0	18.9
		F	8M	0.69	-	-	0.9	18.9
		F	10M	0.65	2.06	4.57	0.9	19.0
2	384	S	.2M	4.27	2.74	47.68	1.9	14.2
		S	2M	2.19	1.73	34.28	0.9	17.8
		S	4M	1.43	1.47	23.27	0.9	18.1
		S	6M	0.96	-	-	1.0	18.3
		S	8M	0.76	1.29	4.40	1.5	18.3
2	384	K	.2M	1.01	1.43	11.37	1.6	17.6
		K	2M	1.06	1.42	4.42	1.5	17.4
		K	4M	1.06	1.30	8.59	1.4	17.6
		K	6M	1.01	-	-	1.4	17.9
		K	8M	0.79	-	-	1.4	18.1
		K	10M	0.75	-	-	1.1	18.7
		K	12M	0.79	1.65	8.14	1.1	18.9
2	384	F	.2M	0.61	1.47	4.88	1.9	17.1
		F	2M	0.80	1.25	8.57	1.7	17.3
		F	4M	0.82	1.52	6.16	1.6	17.3
		F	6M	0.64	-	-	1.6	17.6
		F	8M	0.87	-	-	1.3	18.4
		F	10M	0.97	1.99	8.40	1.3	18.5
9	384	S	.2M	5.00	4.19	29.92	2.4	10.3
		S	2M	2.40	2.95	21.67	2.5	16.0
		S	4M	1.52	2.13	17.08	2.3	16.4
		S	6M	1.40	-	-	2.1	16.6
		S	8M	1.07	1.23	18.02	2.0	16.8
9	384	K	.2M	1.33	1.31	26.60	2.8	15.5
		K	2M	1.64	1.81	27.84	2.3	16.4
		K	4M	1.58	1.98	34.41	2.1	16.5
		K	6M	1.76	-	-	2.0	16.6
		K	8M	1.75	-	-	2.0	16.7
		K	10M	1.64	-	-	1.9	16.8
		K	12M	1.47	2.03	28.47	1.9	16.9
9	384	F	.2M	3.21	2.14	32.61	2.5	16.1
		F	2M	3.09	2.15	21.87	2.0	16.2
		F	4M	3.14	2.16	38.57	2.0	16.2
		F	6M	3.12	-	-	1.9	16.3
		F	8M	2.97	-	-	1.9	16.3
		F	10M	2.45	1.77	43.72	1.8	16.4
14	384	S	.2M	6.63	2.82	39.45	-	-
		S	2M	6.80	3.76	55.30	-	-
		S	4M	6.19	2.30	-	-	-

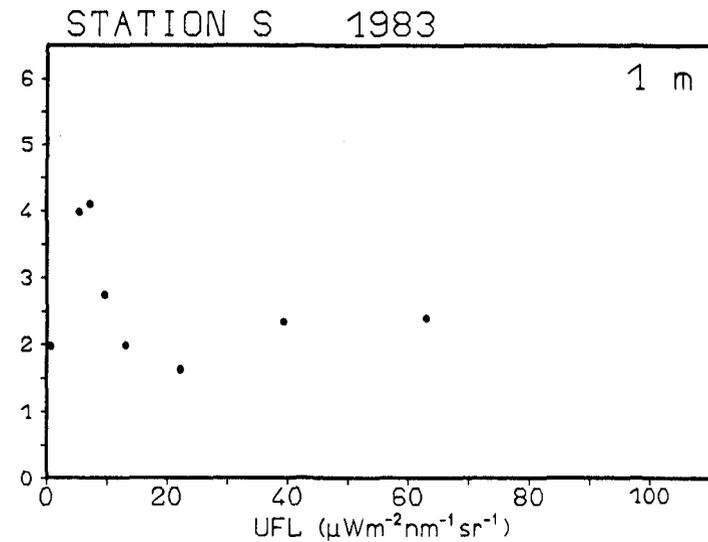
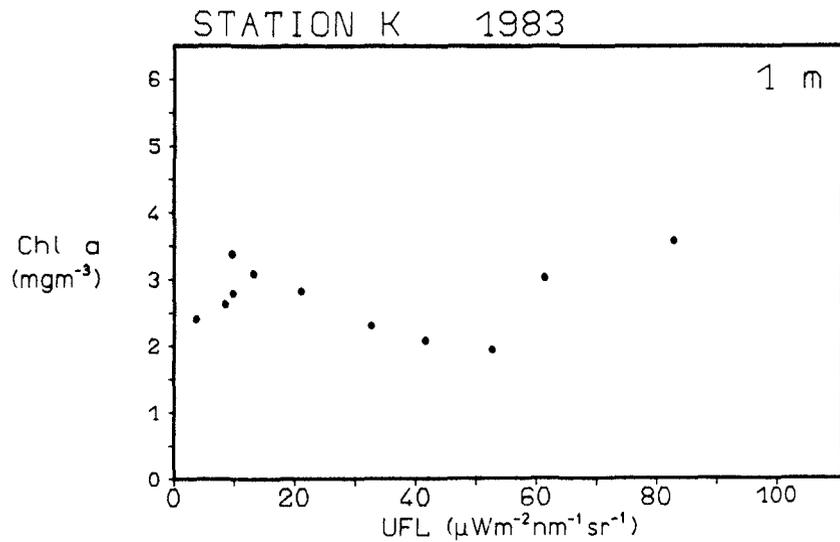
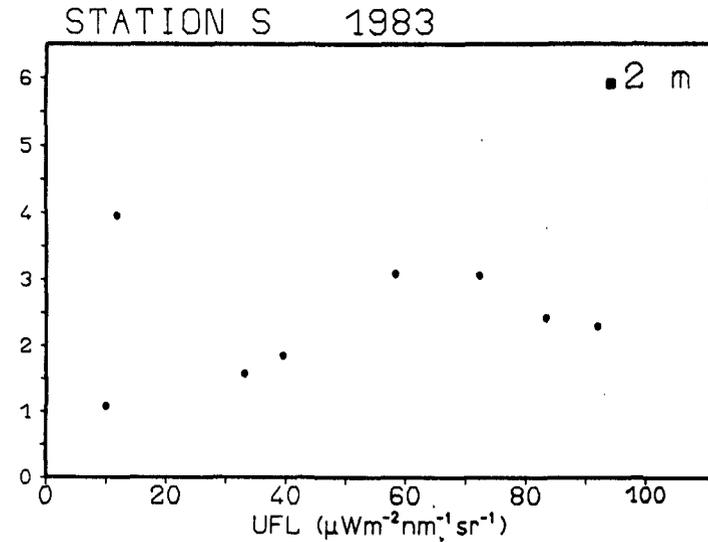
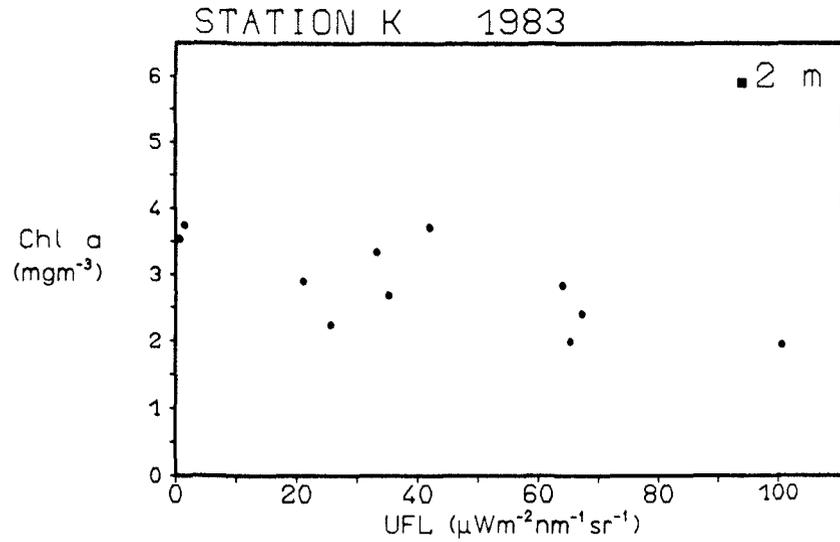
DAT	S	D	CHL	SEST	PPC	T	SAL
	S	6M	7.85	-	-	-	-
	S	8M	5.74	2.68	-	-	-
14	384	K	.2M	6.63	2.10	-	-
	K	2M	7.28	2.98	96.10	-	-
	K	4M	8.44	2.44	105.29	-	-
	K	6M	8.20	-	-	-	-
	K	8M	7.01	-	-	-	-
	K	10M	8.40	-	-	-	-
	K	12M	6.81	2.16	67.67	-	-
14	384	F	.2M	8.89	2.82	68.69	-
	F	2M	8.24	2.26	-	-	-
	F	4M	8.15	2.20	-	-	-
	F	6M	9.01	-	-	-	-
	F	8M	8.55	-	-	-	-
	F	10M	9.35	1.90	-	-	-
23	384	S	.2M	29.68	6.51	363.38	-
	S	2M	29.80	5.39	434.50	-	-
	S	4M	29.22	5.45	-	-	-
	S	6M	25.29	-	-	-	-
	S	8M	18.11	3.21	251.56	-	-
23	384	K	.2M	27.20	5.16	-	-
	K	2M	25.75	5.52	515.10	-	-
	K	4M	26.65	5.35	-	-	-
	K	6M	25.79	-	-	-	-
	K	8M	26.22	-	-	-	-
	K	10M	20.74	-	-	-	-
	K	12M	6.87	2.57	111.75	-	-
23	384	F	.2M	26.50	5.95	-	-
	F	2M	26.82	5.72	373.76	-	-
	F	4M	26.41	5.63	218.92	-	-
	F	6M	27.01	-	-	-	-
	F	8M	23.82	-	-	-	-
	F	10M	20.10	5.04	74.34	-	-
27	384	S	.2M	19.00	5.72	230.15	3.0 11.0
	S	2M	21.56	6.00	326.09	3.2 12.8	
	S	4M	22.26	4.92	327.36	3.2 13.1	
	S	6M	22.27	-	-	2.8 13.1	
	S	8M	19.48	6.00	-	2.8 13.4	
27	384	K	.2M	17.63	4.68	325.74	2.5 13.2
	K	2M	15.98	4.52	-	2.5 13.3	
	K	4M	17.59	5.28	325.74	2.5 13.5	
	K	6M	18.55	-	-	2.3 13.7	
	K	8M	17.24	-	-	2.2 13.8	
	K	10M	12.96	-	-	1.9 13.8	
	K	12M	19.16	3.84	207.54	1.9 14.2	
27	384	F	.2M	17.15	5.04	313.62	2.5 13.4
	F	2M	17.70	4.56	330.60	2.4 13.5	
	F	4M	17.47	5.00	-	2.4 13.7	
	F	6M	16.89	-	-	2.1 13.7	
	F	8M	11.46	-	-	2.0 13.8	
	F	10M	10.83	3.76	-	1.9 13.8	
4	484	S	.2M	9.91	3.43	-	3.0 12.1

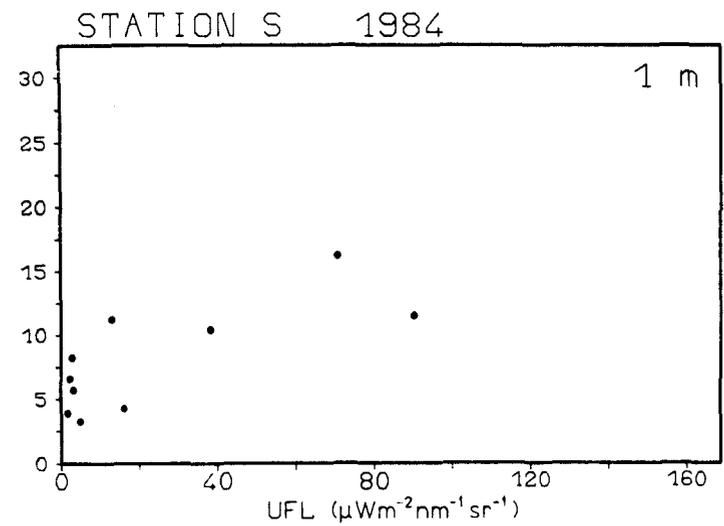
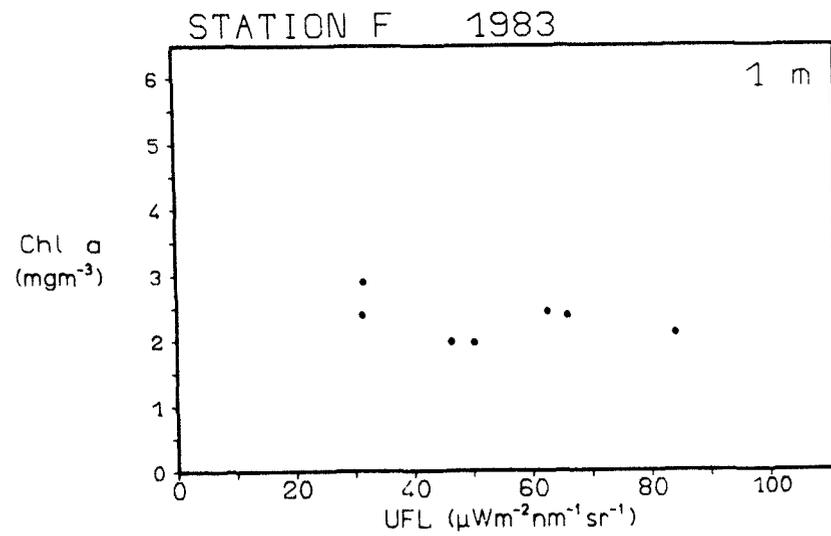
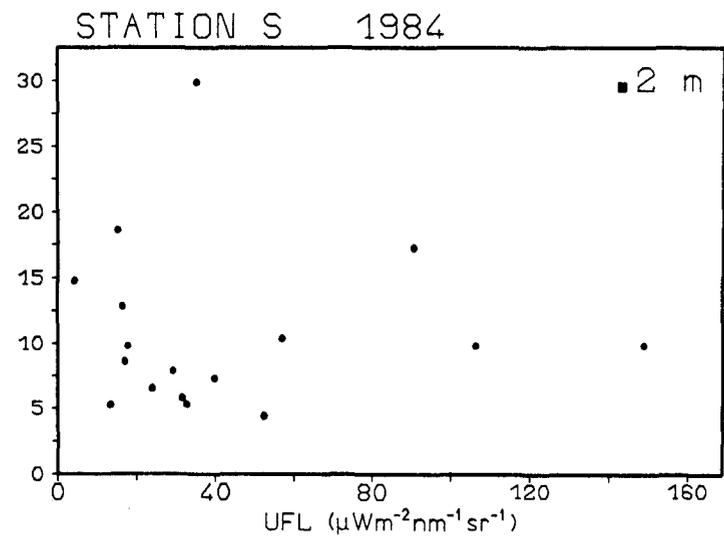
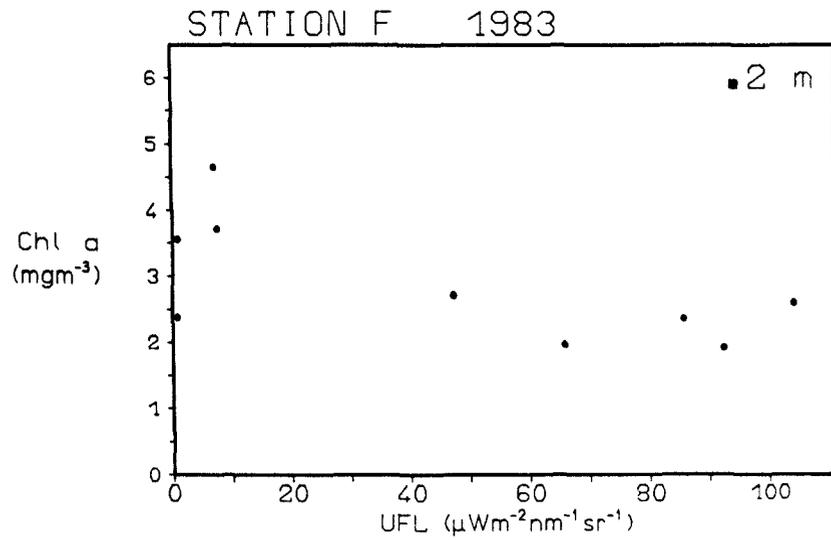
DAT	S	D	CHL	SEST	PPC	T	SAL
	S	2M	8.83	3.31	73.98	2.7	14.9
	S	4M	7.86	2.70	54.93	2.6	15.4
	S	6M	6.74	-	-	2.5	15.5
	S	8M	8.78	2.95	80.82	2.5	15.6
4	484	K	.2M	9.74	2.79	81.53	3.2 14.1
	K	2M	10.09	2.61	71.44	2.9	14.7
	K	4M	9.50	2.57	64.23	2.7	15.3
	K	6M	8.91	-	-	2.6	15.5
	K	8M	8.94	-	-	2.5	15.6
	K	10M	7.75	-	-	2.5	15.7
	K	12M	8.64	2.64	17.69	2.4	15.7
4	484	F	.2M	7.32	2.56	-	2.9 14.7
	F	2M	6.44	2.89	67.20	2.5	14.9
	F	4M	4.82	2.47	32.03	2.3	15.0
	F	6M	4.79	-	-	2.3	15.2
	F	8M	4.74	-	-	2.3	15.5
	F	10M	5.34	2.85	64.14	2.3	15.6
11	484	S	.2M	10.98	3.83	-	5.2 12.2
	S	2M	12.08	3.93	198.02	5.0	14.1
	S	4M	12.32	3.49	141.08	4.2	14.3
	S	6M	10.80	-	-	3.9	14.5
	S	8M	8.65	3.21	12.64	3.5	14.8
11	484	K	.2M	8.99	2.53	78.45	4.3 14.1
	K	2M	10.03	3.35	-	4.0	14.3
	K	4M	10.09	3.04	132.25	3.8	14.5
	K	6M	9.78	-	-	3.4	14.7
	K	8M	8.14	-	-	3.2	14.9
	K	10M	7.83	-	-	2.9	15.2
	K	12M	7.10	4.87	20.24	2.6	15.6
11	484	F	.2M	10.54	3.04	77.93	4.2 14.3
	F	2M	10.79	3.03	144.37	4.0	14.3
	F	4M	10.36	3.09	119.68	3.5	14.6
	F	6M	8.87	-	-	3.3	14.8
	F	8M	8.06	-	-	3.1	14.9
	F	10M	7.30	3.11	5.40	2.8	15.4
19	484	S	.2M	15.07	4.51	165.20	6.1 12.0
	S	2M	16.04	5.24	154.72	5.5	14.0
	S	4M	15.42	4.23	154.87	5.0	14.4
	S	6M	12.86	-	-	4.8	14.6
	S	8M	12.49	4.20	47.33	4.4	14.7
19	484	K	.2M	13.33	3.80	168.33	6.1 13.4
	K	2M	12.65	4.37	174.96	6.0	13.7
	K	4M	13.18	3.41	73.04	5.3	14.2
	K	6M	10.04	-	-	4.9	14.5
	K	8M	11.18	-	-	4.5	14.8
	K	10M	11.31	-	-	3.6	15.2
	K	12M	5.76	4.13	41.81	2.0	16.3
19	484	F	.2M	8.52	3.31	135.51	6.4 13.8
	F	2M	9.07	4.43	-	5.9	13.8
	F	4M	9.97	3.72	84.23	5.3	14.2
	F	6M	10.36	-	-	5.1	14.5
	F	8M	8.94	-	-	3.5	15.3

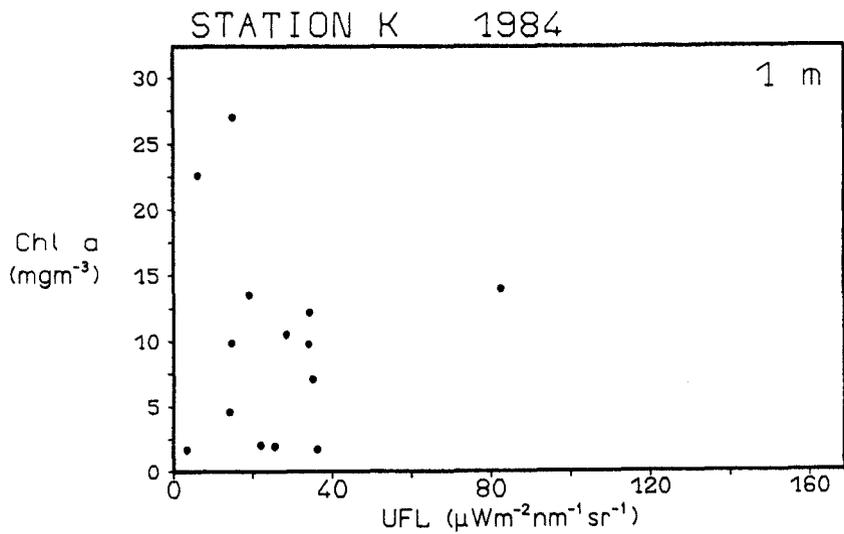
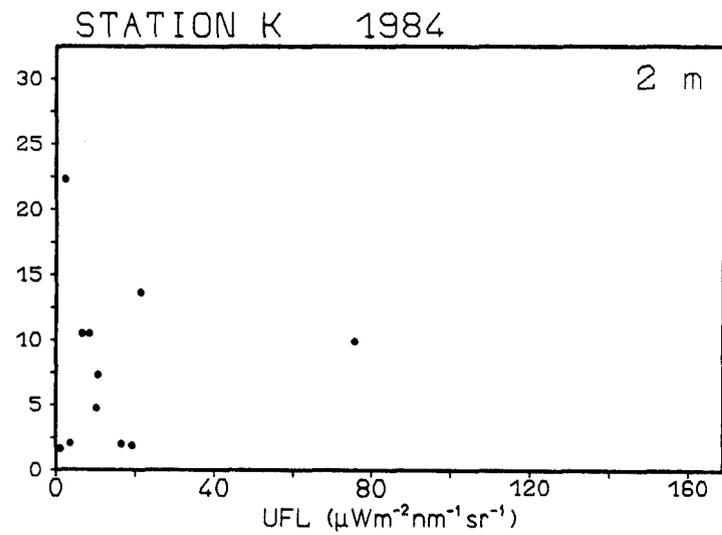
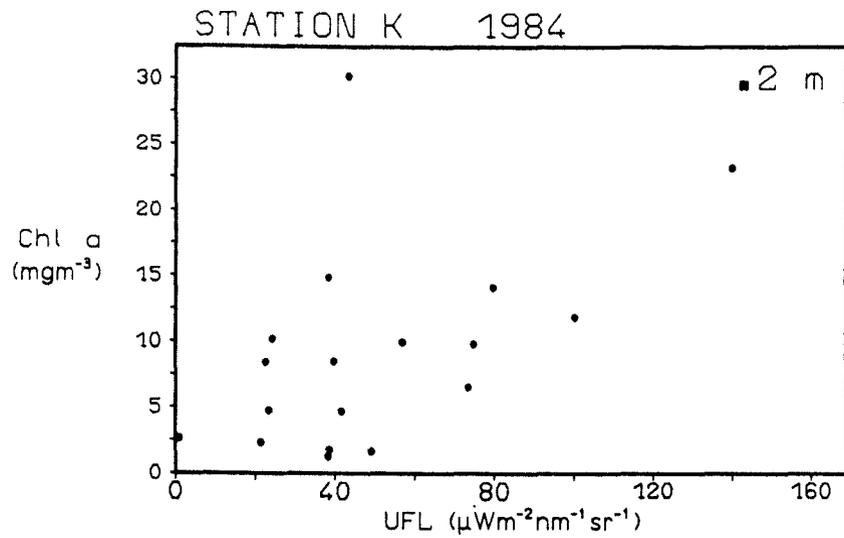
DAT	S	D	CHL	SEST	PPC	T	SAL	DAT	S	D	CHL	SEST	PPC	T	SAL	PQC	PON	C/N	
2 584	F	10M	7.33	4.47	-	2.4	16.1		BE	6M	4.39	1.85	109.96	10.0	22.0				
	S	.2M	6.56	4.36	-	8.9	9.4		BE	8M	4.43	-	89.94	10.0	22.0				
	S	2M	3.29	2.93	-	8.2	13.7		BE	10M	4.38	1.19	97.24	10.1	22.1				
	S	4M	3.36	2.92	45.75	7.9	14.0		BE	15M	2.89	0.76	28.98	10.1	23.8				
	S	6M	2.27	-	-	7.6	14.3		BE	20M	1.69	1.18	7.71	10.0	24.5				
2 584	S	8M	2.12	1.93	23.07	6.1	14.5		BE	26M	1.28	1.62	5.43	-	-				
	K	.2M	4.66	2.68	86.35	8.7	13.3	141183	BE	.2M	10.91	3.84	164.10	8.7	21.6				
	K	2M	4.54	2.24	48.76	8.6	13.3		BE	2M	10.54	2.30	204.93	8.7	21.7				
	K	4M	3.86	2.43	-	8.3	13.6		BE	4M	9.95	2.12	-	8.7	21.7				
	K	6M	2.71	-	-	7.2	14.4		BE	6M	10.21	2.53	161.02	8.7	21.7				
	K	8M	2.44	-	-	5.0	15.2		BE	8M	9.23	-	156.79	9.8	22.5				
	K	10M	4.31	-	-	2.7	16.3		BE	10M	7.38	1.93	-	10.3	23.4				
2 584	K	12M	4.76	3.49	18.48	2.2	16.4		BE	15M	2.29	1.49	31.77	10.2	24.6				
	F	.2M	3.70	2.21	58.57	8.3	13.5		BE	20M	1.85	1.14	18.21	10.1	25.6				
	F	2M	3.86	1.61	64.27	8.1	13.5		BE	26M	1.15	2.87	9.99	10.0	25.6				
	F	4M	3.67	2.37	57.41	7.9	13.7	211183	BE	.2M	9.34	2.56	255.73	7.3	22.2				
	F	6M	2.79	-	-	7.4	14.2		BE	2M	8.86	2.69	269.06	7.8	22.2				
	F	8M	3.71	-	-	4.6	15.6		BE	4M	9.81	2.68	313.46	7.8	22.2				
	F	10M	4.11	2.79	-	2.7	16.3		BE	6M	9.05	2.26	266.06	7.9	22.2				
									BE	8M	10.01	-	-	7.9	22.2				
									BE	10M	11.68	2.11	176.49	8.3	22.7				
									BE	15M	3.09	1.02	54.17	9.4	24.0				
									BE	20M	0.50	0.65	14.18	9.8	25.0				
									BE	26M	2.39	1.01	-	9.9	25.3				
									51283	BE	.2M	2.98	1.69	75.97	6.6	22.5			
									BE	2M	2.87	1.89	85.16	6.6	22.5				
									BE	4M	2.70	2.02	67.14	6.7	22.5				
									BE	6M	2.85	1.25	73.61	6.7	22.5				
									BE	8M	3.00	-	75.82	6.7	22.5				
									BE	10M	2.85	1.42	74.29	6.7	22.5				
									BE	15M	2.93	2.02	71.65	6.8	22.6				
									BE	20M	2.81	1.78	66.61	7.1	22.7				
									BE	26M	2.43	4.88	36.31	8.6	29.0				
KIELER BUCHT 1983																			
171083	BE	.2M	2.15	3.16	127.58	10.9	21.3												
	BE	2M	2.14	2.10	126.50	11.0	21.2												
	BE	4M	2.16	2.62	116.72	11.0	21.2												
	BE	6M	1.67	-	129.34	11.1	21.2												
	BE	8M	1.67	-	-	11.1	21.3												
	BE	10M	1.00	2.66	52.24	11.1	21.5												
	BE	15M	0.95	-	27.34	11.2	22.2												
	BE	20M	0.81	-	28.65	11.1	22.3												
	BE	26M	1.75	7.48	-	11.1	22.4												
241083	BE	.2M	3.05	1.72	217.43	9.9	21.6												
	BE	2M	3.22	1.88	232.27	9.8	21.5												
	BE	4M	3.73	2.60	220.72	10.0	21.7												
	BE	6M	3.65	1.88	244.86	10.0	22.0												
	BE	8M	2.93	-	192.90	10.1	22.4												
	BE	10M	1.91	2.10	126.77	10.2	22.4												
	BE	15M	0.97	3.40	34.25	10.4	22.4												
	BE	20M	0.92	1.18	10.87	10.6	23.2												
	BE	26M	1.61	3.20	10.95	11.0	23.5												
311083	BE	.2M	3.19	4.14	103.52	9.9	21.4												
	BE	2M	3.07	3.41	106.15	9.9	21.4												
	BE	4M	3.00	-	106.11	9.9	21.5												
	BE	6M	3.06	3.91	116.83	9.9	21.4												
	BE	8M	3.20	-	110.73	10.0	21.5												
	BE	10M	2.75	2.39	92.70	10.2	21.7												
	BE	15M	1.55	2.22	26.74	10.6	22.2												
	BE	20M	1.07	2.05	17.64	10.8	22.7												
	BE	26M	0.75	2.27	12.90	10.8	23.9												
71183	BE	.2M	4.41	2.26	121.96	10.2	22.0												
	BE	2M	4.27	1.16	115.35	10.1	22.0												
	BE	4M	4.32	1.36	90.69	10.0	22.0												
KIELER BUCHT 1984																			
16 284	BE	.2M	1.09	3.60	11.36	14.0	16.9	679.95	58.56	13.58									
	BE	2M	1.14	1.83	20.06	14.0	16.9	379.35	47.47	9.35									
	BE	4M	0.98	1.79	13.74	15.0	17.0	498.60	54.16	10.78									
	BE	6M	0.97	2.03	16.63	15.0	18.2	509.63	61.70	9.66									
	BE	8M	0.92	1.67	18.19	16.0	19.2	321.98	37.35	10.09									
	BE	10M	0.68	1.60	17.68	16.0	19.5	386.10	41.68	10.83									
	BE	15M	0.60	1.90	-	17.0	20.0	312.30	33.29	10.97									
	BE	20M	0.46	2.90	13.12	18.0	20.9	379.58	53.32	8.33									
	BE	26M	0.56	2.96	-	18.0	21.3	383.85	58.48	7.68									
1 384	BE	.2M	0.71	1.26	10.18	15.0	18.4	292.15	43.19	7.91									
	BE	2M	0.71	1.29	11.10	15.0	18.5	303.50	54.82	6.48									
	BE	4M	0.74	1.31	7.24	14.0	18.5	226.18	36.53	7.24									
	BE	6M	0.75	0.98	17.85	14.0	18.5	228.59	32.49	8.24									
	BE	8M	0.81	1.27	-	13.0	18.5	245.16	42.19	6.80									
	BE	10M	0.77	0.99	12.35	13.0	18.6	281.03	46.90	7.01									
	BE	15M	0.69	1.17	-	12.0	19.3	210.68	32.72	7.53									

<u>DAT</u>	<u>S</u>	<u>D</u>	<u>CHL</u>	<u>SEST</u>	<u>PPC</u>	<u>I</u>	<u>SAL</u>	<u>POC</u>	<u>PON</u>	<u>C/N</u>	
	BE	20M	0.70	2.03	14.48	12.0	19.3	325.97	63.14	6.04	
	BE	26M	0.58	1.62	-	11.0	19.7	238.35	35.55	7.84	
7	384	BE	.2M	2.51	1.30	82.24	16.0	16.3	240.12	35.22	7.98
	BE	2M	2.69	0.90	27.14	14.0	16.3	226.44	35.44	7.48	
	BE	4M	2.72	1.85	20.61	13.0	16.4	253.69	38.93	7.63	
	BE	6M	2.77	1.12	43.10	12.0	16.4	226.73	37.14	7.14	
	BE	8M	2.91	1.14	35.32	12.0	16.6	253.46	41.39	7.16	
	BE	10M	2.19	1.18	19.55	11.0	16.7	203.02	33.22	7.15	
	BE	15M	1.83	1.59	-	11.0	17.1	213.97	37.92	6.60	
	BE	20M	1.26	1.26	7.49	10.0	17.9	218.34	37.04	6.89	
	BE	26M	0.49	1.50	-	10.0	18.9	139.20	23.81	6.84	
16	384	BE	.2M	26.91	3.26	-	14.0	16.1	892.86	174.16	6.00
	BE	2M	30.12	3.92	-	14.0	16.1	1041.44	196.16	6.21	
	BE	4M	25.42	4.22	-	14.0	16.1	1147.70	234.78	5.72	
	BE	6M	28.31	4.06	-	14.0	16.1	1144.54	233.74	5.73	
	BE	8M	26.85	4.82	-	14.0	16.1	1193.70	231.96	6.03	
	BE	10M	27.86	9.60	-	14.0	16.2	2679.96	497.20	6.31	
	BE	15M	25.04	12.16	-	14.0	16.3	2594.40	499.88	6.07	
	BE	20M	5.49	16.00	-	11.0	18.1	4410.24	829.24	6.22	
	BE	26M	2.10	14.80	-	09.0	18.4	3758.84	699.56	6.28	
22	384	BE	.2M	5.79	2.44	137.26	15.0	15.1	448.33	75.51	6.97
	BE	2M	5.47	2.67	83.89	13.0	14.4	516.52	86.36	7.00	
	BE	4M	5.68	2.25	83.86	14.0	14.5	422.36	45.04	10.97	
	BE	6M	5.86	2.51	59.43	14.0	14.5	390.85	65.09	7.02	
	BE	8M	5.97	2.16	50.92	14.0	14.6	-	-	-	
	BE	10M	8.52	2.80	238.14	14.0	14.6	550.01	98.37	6.56	
	BE	15M	11.84	3.04	-	14.0	14.8	561.79	100.28	6.55	
	BE	20M	12.66	3.52	-	14.0	14.9	558.10	105.56	6.19	
	BE	26M	10.07	2.47	-	14.0	15.6	529.92	96.54	6.42	
26	384	BE	.2M	7.83	1.61	114.87	18.0	14.2	305.26	47.95	7.45
	BE	2M	7.38	2.02	-	17.0	14.2	483.63	81.73	6.93	
	BE	4M	7.57	2.12	108.09	17.0	14.2	480.34	79.36	7.08	
	BE	6M	7.75	1.95	-	17.0	14.2	517.00	87.31	6.93	
	BE	8M	7.40	2.06	114.94	16.0	14.2	477.52	80.32	6.96	
	BE	10M	7.49	1.79	66.76	16.0	14.2	425.02	71.22	6.98	
	BE	15M	7.06	1.68	123.23	15.0	14.3	633.09	120.56	6.14	
	BE	20M	6.90	1.75	-	14.0	14.5	410.26	71.31	6.73	
	BE	26M	7.45	3.16	-	14.0	15.2	550.84	98.48	6.54	

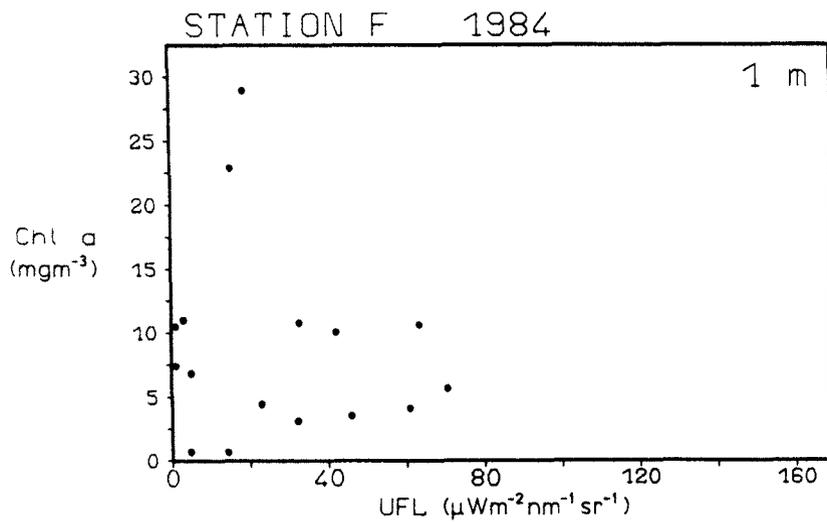
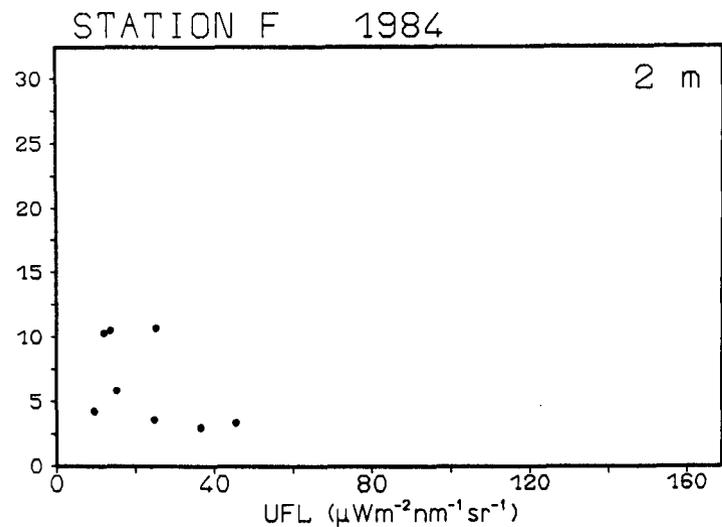
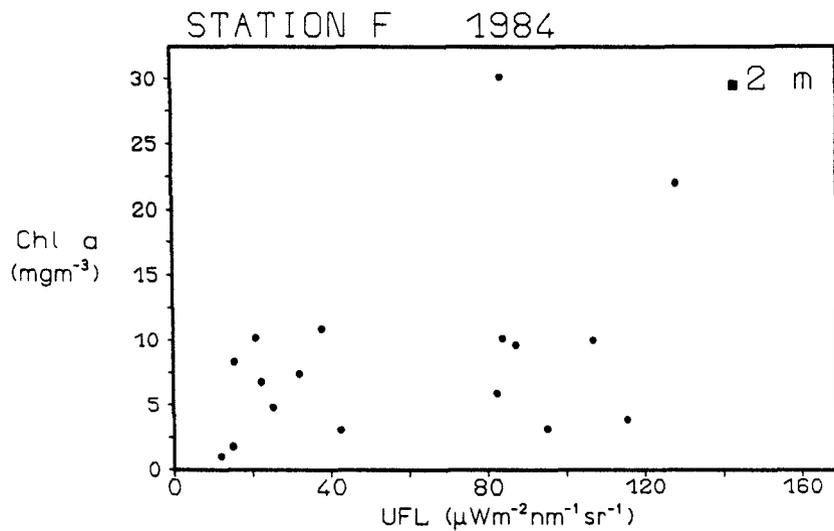


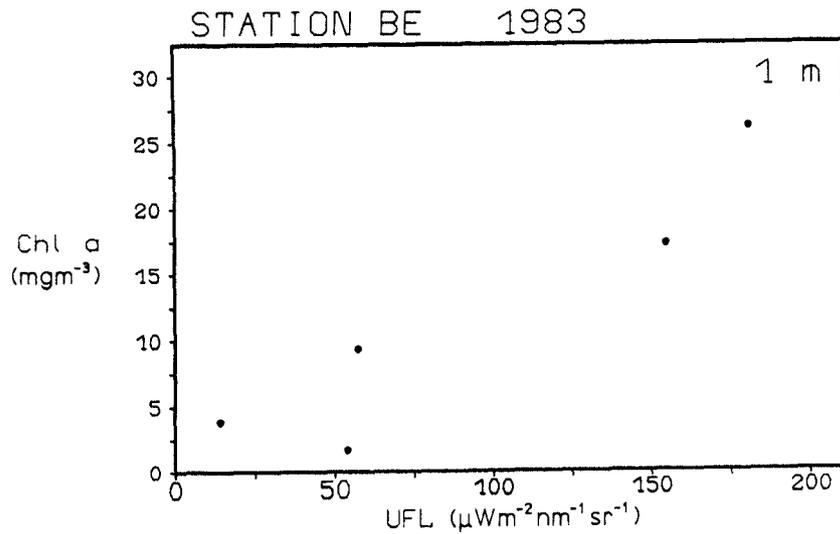
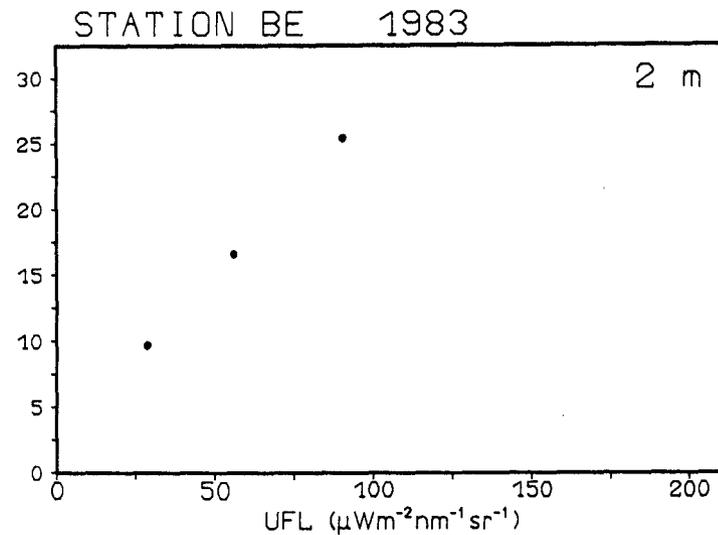
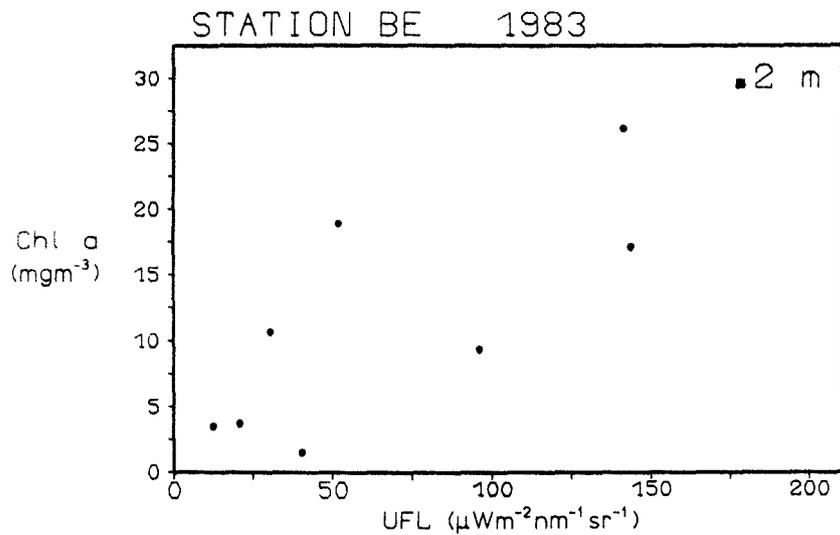






A-41





A-43

