

2802

Berichte

aus dem

Institut für Meereskunde

an der

Christian - Albrechts - Universität · Kiel

Nr. 273

Vertikalverteilung und produktionsbiologische Bedeutung  
des Mesozooplanktons  
im Bornholm - Becken (Südliche Ostsee)

von

Karl Dahmen



1995

DOI: 10.3289/IFM-BER-273

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von:

Institut für Meereskunde

Abt. Planktologie

Düsternbrooker Weg 20

24105 Kiel

ISSN 0341-8561

Diese Arbeit wurde von der Mathematisch - Naturwissenschaftlichen  
Fakultät der Universität Kiel als Dissertation angenommen.

## **Danksagung**

Die vorliegende Arbeit war nur möglich mit der Unterstützung zahlreicher Personen, von denen hier einige namentlich genannt seien.

Meinem Doktorvater, Prof. Dr. J. Lenz, danke ich für den Arbeitsplatz, die Betreuung der Arbeit und für die Durchsicht des Manuskriptes.

Ein ganz besonderer Dank gebührt meinen Eltern, die mir über den moralischen Beistand hinaus während der Anfertigung der Dissertation bereitwillig 2½ Jahre lang finanziell unter die Arme griffen. Dies war für mich die stärkste Motivation bei der Anfertigung der Arbeit und ermöglichte mir ferner die Fertigstellung derselben in einer halbwegs übersichtlichen Frist.

Einen besonderen Dank möchte ich ebenfalls an Annegret Stuhr richten, deren Verzicht auf die Hälfte ihrer Stelle mir die Finanzierung weiterer 11 Monate ermöglichte.

Für die allgemeine fachliche Betreuung bedanke ich mich bei Dr. Gerald Schneider und Gerda Behrends, für die Einweisung in die Bestimmung bei Thomas Schwartzer und für diverse fachliche Diskussionen bei Dr. M. Madhupratap,

bei Dr. Fritz Köster, Dr. Kai Wieland und Peter Grønkjær für die Zusammenarbeit,

bei der Baltic Marine Environment Protection Commission (HELCOM) für die Bereitstellung unveröffentlichten Datenmaterials aus dem Baltic Marine Monitoring Programme (BMP), namentlich bei den Herren Dr. G. Breuel, Dr. W. Kaiser und Dr. N. Wasmund aus dem Institut für Ostseeforschung Warnemünde, bei Frau M. Wolska - Pys aus dem Institut für Umweltschutz Gdansk, bei Frau L. Tuominen - Roto von der Helsinki - Kommission und bei Frau S. Wilhelms aus dem BSH Hamburg,

für die Bereitstellung der Satellitenaufnahmen bei Herrn Dr. U. Horstmann und für die Bestimmung des Phytoplanktons in den eigenen Proben bei Frau R. Hansen.

Dank gebührt nicht zuletzt der Besatzung des FS „Alkor“ für ihre Einsatzbereitschaft und Kooperation und den Teilnehmern der Expeditionen, hier besonders auch Rudolf Lühje, für die Mithilfe bei der Gewinnung und Abfüllung der Proben.

Des weiteren richte ich meinen Dank an all die hier nicht namentlich erwähnten Mitglieder der Abt. Marine Planktologie und die Nachbarn in der Hohenbergstr. 2, die mir in dieser Zeit mit Rat und Tat beiseite standen.

Summary: Vertical distribution and significance of production of the mesozooplankton in the Bornholm Basin (Southern Baltic Proper)

1. The goal of the present work was mainly to investigate the seasonal vertical distribution of the meso- and multicellular microzooplankton and to clarify the extent to which the dynamics of the zooplankton populations are determined by the food supply through primary production ("bottom-up control") or the predation by tertiary producers ("top-down control").

2. Accordingly, horizontal tows for zooplankton were conducted using a mesh size of 47 $\mu$ m in October 1988, July 1991 and April 1992 in the Bornholm Basin. Data on phyto- and zooplankton abundance from the Baltic Monitoring Program from the Bornholm Basin for the years 1988-1992 were included to set the daily records in the respective temporal frame and to examine them with regard to their applicability for other years.

3. The catchability of the BIOMOC (335 $\mu$ m) and his inserts (47 $\mu$ m) for the meso- and microzooplankton was tested. In doing so at a towing speed of 3kn only the inserts proved to catch animals of this magnitude in a quantitative way.

4. The vertical distribution of copepod stages and of *Fritillaria borealis* was determined more by temperature than by salinity. The hydrographic stratification in form of the halocline had a stronger effect, although it was not always avoided by the zooplankton and obviously presented no obstacle to the animals moving between deep and shallow water water. Even if the upper part of the water column was mixed, a preference of certain depths was often observed which was independent of the

position of the chlorophyll maximum. Marked depth-dependent gradients could be recognized in the species composition of the investigated zooplankton (cf. July).

5. There was only a partially ontogenetic vertical migration of copepods. Nauplii tended to rise while copepodites were more attracted to depth. Seasonal regularities in the vertical distribution of *Acartia* and *Temora* occurred. The mean depths of stay were lowest in July because of the stratification of the water column and in October they were greatest. Where inter-sex differences in depth preferences occurred, e.g. in *Temora* and *Acartia*, the females always preferred greater depths than the males.

6. No close correlation could be observed between the vertical distribution of copepod stages and chlorophyll concentration. Due to lack of data the vertical distribution of copepodites and nauplii could be compared with the medusae profile only for October and with that of fish larvae only for July. Although in October the maximum in medusae abundance occurred at a different depth to that of the copepodites and the nauplii, a significant correlation could be found between copepodites and the vertical distribution of medusae. The depth corresponding to the maximum nauplii abundance and that of the maximum of the copepodites each coincided with a depth at which fish larvae were maximally abundant. Nevertheless there were no significant correlations between the vertical distribution of the nauplii and the copepodites on the one hand and the fish larvae on the other hand.

7. The contribution of the nauplii to the biomass and production of the copepods was low in general, but may excel the biomass and production

of the copepodites in April within the genera. The productivity (P/B) of the nauplii is likewise lower than that of the copepodites. The productivity, depending on the method used to determine production, was dependent on the copepod species, the life stage, and because of the temperature variability with depth on the vertical distribution.

8. The average potential annual production calculated with the data of the Baltic Monitoring Program amounted to 22,1-35,3g C\*m<sup>-2</sup>\* y<sup>-1</sup> for the meso- and multicellular microzooplankton according to the applied method for the determination of the production of copepods. These values are higher, if the reduced catchability of the WP 2 - net is taken into consideration.

9. In principal, the net haul with a towing speed of 3kn proved to be unsuitable for the determination of the abundance of copepod eggs because eggs are likely damaged. The eggs found were not concentrated in a certain depth range. The specific density of the eggs is therefore likely to play a minor role in this respect. A reliable estimation of the egg mortality was not possible. However, estimates amounted to 100% of the egg production and 30% of the maximum egg abundance. The lowest egg mortalities were determined to occur in April.

10. The further development of the zooplankton stock over the course of the year, as evidenced from the BMP - data, was predictable for April and July by the proportions occurring with regard to the trophic levels on the sampling days. Regarding the food supply derived from the primary production, the situation in April is essentially better for the zooplankton than in July. The decline of the stock in July could not alone be attributed to the food supply limiting production and the predation pressure which was low.

## List of figures

- Abb. 2.1.1.1.: Investigation area - Bornholm Basin in the southern Baltic Proper.
- Abb. 2.1.1.2.: Nets, in the opening of which the 47 $\mu$ m inserts were hung in the middle.
- Abb. 2.4.1.1.: Sampling.
- Abb. 3.1.1.1.: CTD-, density- and oxygen profiles at the respective stations in the Bornholm Basin. The average temperature was calculated from the BMP data (see also Abb. 3.3.1.1.).
- Abb. 3.1.1.2.: Satellite images of the surface temperature of the Bornholm Sea, above on 4.10., below on 22.10.1988. The cross in the image below marks the Bornholm Island. Lighter shading shows lower temperatures. On 4.10.1988 wind-induced upwelling of cold intermediate water in the Hanö Bight can be seen.
- Abb. 3.1.2.1.1.a: Vertical distribution in the abundance of the stages of *Pseudocalanus minutus* in April 1992. N = naupliar, C = copepodite stage. The depths designated on the ordinate indicate the sampled depths except for the 90m depth. The abscissa doesn't begin with 0m<sup>-3</sup>, but with an abundance corresponding to 20 counted copepods. Beneath this level specifications of the abundance cannot be considered quantitative. The scaling of the abscissa depends on the number of combined stages and on the maximum abundance ever found in the respective species in one depth for one stage or comparable groups of stages respectively. The width of bars is supposed to be 1% of the

ordinate section equivalent to a depth difference of 5m, since the diameter of the opening of the 47 $\mu$ m insert of 4cm covers nearly 1% of a 5m deep section of the water column, i.e. the width of the bar is, as far as possible, true to scale.

Abb.3.1.2.1.1.1.b: Vertical distribution in the abundance of the stages of *Pseudocalanus minutus* in July 1991.

Abb.3.1.2.1.1.1.c: Vertical distribution in the abundance of the stages of *Pseudocalanus minutus* in October 1988.

Abb. 3.1.2.1.1.2.: Average depths in relation to ontogenesis and the seasons. The lines indicate significant changes of the average depth during the ontogenesis and the arrows those occurring seasonally. In the last case at least two differ, if there are three average depths. The question marks indicate differences close to the 5% significance limit, where the 5% level once is exceeded and once not depending on the sex of the older stages taken for the multiple comparison. Sometimes stages were combined to ensure a minimum level of the underlying counting values.

Abb. 3.1.2.1.2.1.a: Vertical distribution in the abundance of *Acartia* stages in April 1992.

Abb. 3.1.2.1.2.1.b: Vertical distribution in the abundance of *Acartia* stages in July 1991. The different stages are shown above, below the CVI stage is subdivided.

Abb. 3.1.2.1.2.1.c: Vertical distribution in the abundance of *Acartia* stages in October 1988.

Abb. 3.1.2.1.3.1.a: Vertical distribution in the abundance of the stages of *Temora longicornis* in April 1992.

- Abb. 3.1.2.1.3.1.b: Vertical distribution in the abundance of the stages of *Temora longicornis* in July 1991.
- Abb. 3.1.2.1.3.1.c: Vertical distribution in the abundance of the stages of *Temora longicornis* in October 1988.
- Abb. 3.1.2.1.4.1.: Vertical distribution in the abundance of the stages of *Centropages hamatus* in April 1992, July 1991 and October 1988. In the case of the eggs, the width of bars is not true to scale with respect to the width of the net opening.
- Abb. 3.1.2.1.5.1.: Vertical distribution in the abundance of the stages of *Oithona similis* in October 1988.
- Abb. 3.1.2.1.6.1.: Vertical distribution of the eggs of *Acartia/ Temora*.
- Abb. 3.1.2.1.7.1.: Vertical distribution of the abundances of the nauplii and the CI-VI stages of all species.
- Abb. 3.1.2.1.7.2.: Vertical distribution of the larvae of cod and sprat.
- Abb. 3.1.2.1.8.1.: Vertical distribution of *Fritillaria borealis*.
- Abb. 3.1.2.1.9.1.: Vertical distribution of cladocerans.
- Abb. 3.1.2.1.10.1.: Composition of the abundance in relation to the depth. P = *Pseudocalanus minutus*, A = *Acartia* sp., T = *Temora longicornis*, C = *Centropages hamatus*, O = *Oithona similis*, Clad = cladocerans, F = *Fritillaria borealis*. For percentages see appendix Tab. E.
- Abb. 3.1.2.1.10.2.: Composition regarding the abundance and the biomass, related to the whole water column. E = *Evadne nordmanni*, B = *Bosmina coregoni*, Biv = *Bivalvia*, for remaining abbreviations see Abb. 3.1.2.1.10.1.. For percentages see appendix Tab. E.
- Abb. 3.1.2.1.10.3.: Share of the males in the respective stage. CIV-VI = copepodite stages. Al = *Acartia longiremis*, Ab = *Acartia bifilosa*.

- Abb.3.1.2.1.10.4.: Average stage exhibited by copepod species in relation to the season.
- Abb. 3.1.2.2.1.1.: Vertical distribution of the abundance and biomass of copepods over the different seasons.
- Abb. 3.1.2.2.2.1.: Composition of the biomass in relation to water depth. For abbreviations see Abb. 3.1.2.1.10.1.. For percentages see appendix Tab. E.
- Abb. 3.1.2.2.2.2.: Biomass of the nauplii and CI-VI stages of the copepod species.
- Abb. 3.1.3.1.: Vertical distribution of the chlorophyll concentration.
- Abb. 3.2.1.1.: Production of the nauplii and CI-VI stages of copepod species.
- Abb. 3.2.1.2.: Productivity of the copepods in relation to species and to life stage. N = nauplius, C = copepodite. For abbreviations of the species see Abb. 3.1.2.1.10.1..
- Abb. 3.2.1.3.: Shares of the most important species of the mesozooplankton in the production. For abbreviations of the species see Abb. 3.1.2.1.10.1..
- Abb. 3.3.1.1.: Annual course of the temperature in relation to depth, averaged over the years 1988-1992.
- Abb. 3.3.2.1.1.: Annual course of *Pseudocalanus minutus*. The crosses in the above left diagram mark abundances from my own vertical recordings.
- Abb. 3.3.2.1.2.: Annual course of *Acartia* sp. (Asp). Al = *Acartia longiremis*, Ab = *Acartia bifilosa*.
- Abb. 3.3.2.1.3.: Annual course of *Temora longicornis*.
- Abb. 3.3.2.1.4.: Annual course of *Cenropages hamatus*.
- Abb. 3.3.2.1.5.: Annual course of *Oithona similis*.
- Abb. 3.3.2.1.6.: Annual course of all copepods.

- Abb. 3.3.2.2.1.: Annual course of cladocerans and rotifers.
- Abb. 3.3.2.2.2.: Annual course of *Fritillaria borealis*, the polychaetes and the larvae of molluscs.
- Abb. 3.3.3.1.: Annual course of the biomass of the copepods and the whole mesozooplankton averaged over the years 1988-1992. The bars indicate standard deviations. The three crosses indicate the BIOMOC data.
- Abb. 3.3.3.2.: Annual course in copepod biomass and the more dominant groups of the mesozooplankton averaged over the years 1988-1992. The standard deviation of the generally higher copepod production according to HUNTLEY & LOPEZ (1992) is shown by bars, that of the copepod production according to EDMONDSON & WINBERG (1971) by dashed lines.
- Abb. 3.3.3.3.: Annual course of the average productivity of the years 1988-1992 in comparison with the temperature averaged over these years and over the water column.
- Abb. 3.3.4.1.: Annual course of the chlorophyll a content of the water column (on the left the mean with standard deviation and on the right the course of each year). Crosses in the left diagram indicate the values from my own water samples which were taken parallel to the BIOMOC hauls.
- Abb. 3.3.4.2.: Annual course of the primary production.

## List of tables

- Tab. 2.1.1.1.: Sampling stations.
- Tab. 2.1.2.1.: Water samples.
- Tab. 2.1.3.1.: Hydrographic profiles.
- Tab. 2.3.1.3.1.: Used wet weights [ $\mu\text{g}$ ] of the CI stage (afterwards multiplied with the C/NG - factor for copepods).
- Tab. 2.3.1.3.2.: Values for the constants of the BELEHRADEK equation.
- Tab. 2.3.1.3.3.: Values for a in the BELHERADEK equation with regard to embryonic development.
- Tab. 2.3.1.4.1.:  $K_1$  values.
- Tab. 2.3.2.2.1.: Used C/Chl a values determined from BMP data.
- Tab. 2.4.1.1.: Quotient of abundances determined from 47- and 335 $\mu\text{m}$  net hauls.
- Tab. 2.4.1.2.: Splitting level with the Folsom splitter and corresponding counting volumes.
- Tab. 2.4.1.3.: Quotient of the abundances received with sampler and 47 $\mu\text{m}$  insert.
- Tab. 2.4.2.1.: Results.
- Tab. 2.4.3.1.: t-test for paired comparisons.
- Tab. 3.1.2.1.1.1.: Comparison of the average depths of the sexes.
- Tab. 3.1.2.1.7.1.: Correlations by KENDALL (HOWELL 1987) between the vertical distribution of the chlorophyll and that of the copepods.
- Tab. 3.1.2.1.7.2.: Correlations by KENDALL between the vertical distribution of the sprat larvae and that of the copepods in July 1991.
- Tab. 3.1.2.1.7.3.: Correlations by KENDALL between the vertical distribution of the medusae and that of the copepods in October 1991.

- Tab. 3.1.3.1.: Composition of the phytoplankton.
- Tab. 3.2.1.1.: Average temperature of the water column.
- Tab. 3.2.1.2.: Comparison of the production values of the copepods as a whole in the water column determined with two different methods in [ $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ].
- Tab. 3.2.1.3.: Egg production and theoretical number of eggs in the water column.
- a) April 1992
  - b) July 1991
  - c) October 1988
  - d) Comparison of the theoretical egg number with that determined from net hauls [ $\text{m}^{-2}$ ]
- Tab. 3.2.1.4.: Daily mortality of copepod eggs as percentage of the theoretical egg number/ the potential egg production and as  $C_{\text{org}}$ .
- Tab. 3.2.2.1.: Sum of the biomass and production of herring and sprat from year class one upwards.
- Tab. 3.2.2.2.: Biomass and potential production of the larvae of sprat and cod.
- Tab. 3.2.3.1.: Consumption of the zooplankton.
- Tab. 3.2.3.2.: Respiration and consumption on phytoplankton by copepods and *Fritillaria* and phytoplankton supply.
- Tab. 3.2.3.3.: Consumption by fish larvae.
- Tab. 3.2.3.4.: Predation on mesozooplankton relative to mesozooplankton supply.
- Tab. 3.3.3.1.: Average annual production for the years 1988-1992.
- Tab. 4.3.1.: Daily and annual production of *P. acuspes* and *P. minutus*.
- Tab. 4.3.2.: Secondary production in the Baltic.

- Tab. 4.3.3.: Daily production [ $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ ] of the mesozooplankton in the months investigated for this study.
- Tab. 4.3.4.: Summary of the transfer efficiency between primary and secondary production.
- Tab. 4.3.5.: Daily egg mortality.



## Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung.....	1
2. Material und Methoden.....	6
2.1. Probennahme.....	6
2.1.1. Zooplankton.....	6
2.1.2. Chlorophyll.....	9
2.1.3. Hydrographie.....	9
2.2. Probenbearbeitung.....	10
2.2.1. Zooplankton.....	10
2.2.2. Chlorophyll.....	11
2.3. Auswertung.....	12
2.3.1. Zooplankton.....	12
2.3.1.1. Abundanz.....	12
2.3.1.2. Biomasse.....	13
2.3.1.3. Sekundärproduktion.....	14
2.3.1.4. Konsumption.....	19
2.3.1.5. Respiration.....	20
2.3.1.6. Statistik.....	20
2.3.1.7. Auswertung der BMP - Daten.....	23
2.3.2. Phytoplankton.....	24
2.3.2.1. Chlorophyll.....	24
2.3.2.2. Biomasse und Jahresprimärproduktion.....	25
2.3.3. Fischereiliche Daten.....	26
2.4. Ergebnisse methodischer Kontrollen.....	28
2.4.1. Fängigkeit.....	28
2.4.2. Teilterst.....	31
2.4.3. Test auf Verklumpung.....	33
3. Ergebnisse.....	35
3.1. Vertikalaufnahmen.....	35
3.1.1. Hydrographie.....	35
3.1.2. Zooplankton.....	40
3.1.2.1. Vertikalverteilung der Abundanzen.....	40

3.1.2.1.1. <i>Pseudocalanus minutus</i> .....	40
3.1.2.1.2. <i>Acartia</i> sp.....	45
3.1.2.1.3. <i>Temora longicornis</i> .....	48
3.1.2.1.4. <i>Centropages hamatus</i> .....	51
3.1.2.1.5. <i>Oithona similis</i> .....	53
3.1.2.1.6. Eier.....	53
3.1.2.1.7. Copepoden insgesamt.....	57
3.1.2.1.8. <i>Fritillaria</i> .....	65
3.1.2.1.9. Cladoceren.....	67
3.1.2.1.10. Zusammensetzung der Abundanz.....	67
3.1.2.2. Vertikalverteilung der Biomassen.....	73
3.1.2.2.1. Copepoden insgesamt.....	73
3.1.2.2.2. Zusammensetzung der Biomasse.....	75
3.1.3. Phytoplankton.....	78
3.2. Aus den Vertikalaufnahmen abgeleitete und sich auf den jeweiligen Tag beziehende Prozesse und Wechselwirkungen.....	81
3.2.1. Sekundärproduktion des Zooplanktons.....	81
3.2.2. Biomasse und Produktion der pelagischen Tertiärproduzenten.....	90
3.2.3. Konsumption.....	93
3.3. Der sich aus den BMP - Aufnahmen ergebende Jahresgang des Phyto- und Zooplanktons.....	101
3.3.1. Jahresgang der Temperatur.....	101
3.3.2. Abundanz des Zooplanktons.....	102
3.3.2.1. Copepoden.....	102
3.3.2.2. Andere Gruppen des Zooplanktons.....	110
3.3.3. Biomasse und Produktion des Zooplanktons.....	112
3.3.4. Bestand und Produktion des Phytoplanktons.....	117
4. Diskussion.....	119
4.1. Methodenkritik.....	119
4.1.1. Probennahme des Zooplanktons.....	119
4.1.2. Probenbearbeitung des Zooplanktons.....	123
4.1.3. Auswertung .....	125
4.2. Vertikalaufnahmen.....	128

4.3. Dynamik und Wechselwirkungen.....	140
5. Zusammenfassung.....	152
6. Literaturverzeichnis.....	155
7. Anhang.....	175



## 1. Einleitung

---

### 1. Einleitung

Die Ostsee ist geologisch relativ jung. Ihr ältestes Stadium, der Baltische Eisseesee, entstand ca. 12000 v. Chr. (DIETRICH & KÖSTER 1974). Das geringe Alter spiegelt sich wider in einem geringen Anteil von Endemiten, zu denen aus dem Zooplankton die Cladocere *Bosmina coregoni maritima* und die Rotatorien *Keratella quadrata platei* und *K. cochlearis recurvispina* gehören (THEEDE 1974). Das Brackwasser der Ostsee ist ein weiterer Grund für die Übersichtlichkeit der hiesigen Fauna. Neben einigen limnischen und ausgesprochenen Brackwasser - Arten finden sich hier nur noch marine Arten des euryhalinen Typs. Der brackige Charakter der Ostsee kommt durch den hohen Süßwasserzufluß zustande. Im Grunde kann die gesamte Ostsee als ein einziges riesiges Ästuar angesehen werden, und dementsprechend wird ihr Wasserhaushalt durch eine „ästuarine“ Zirkulation charakterisiert. Damit sind auch schon die vorherrschenden hydrographischen und auch ökologischen Verhältnisse vorweggenommen.

Die Bornholmsee (ICES - Untereinheit 25) gehört zur zentralen Ostsee oder Ostsee im engeren Sinne und innerhalb dieser zum südlichen Teil. Sie hat eine maximale Tiefe von 105m (DIETRICH & KÖSTER 1974) und eine für die Ostsee typische Vertikalschichtung. Im Benthos liegt eine *Macoma calcarata* - Gemeinschaft vor, die auch in arktischen Gewässern als Flachwassergemeinschaft auftritt, in der Ostsee jedoch nur in Resten vorhanden ist (THEEDE 1974).

Die Planktonforschung der Ostsee begann Ende des letzten Jahrhunderts mit Netzfängen. HENSEN (1893) gibt Ergebnisse für den Bereich von der Kieler Bucht bis zur Gotlandsee an und BRANDT (1898) für die Kieler Bucht. Beide beziehen sich bereits auf eine Maschenweite von 53µm. Schon HENSEN (1893) nahm eine Tiefendifferenzierung vor und machte Angaben über Copepodeneier. Seitdem wurden zahlreiche Untersuchungen dieser Art in den verschiedenen Gebieten der Ostsee durchgeführt, die sich aber meist nur auf die gesamte Wassersäule bezogen. Wenn eine Tiefeneinteilung vorgenommen wurde, richtete sich diese nach der hydrographischen Schichtung der Wassersäule, d.h. den Sprungschichten, so, wie es auch das Ostsee - Monitoring - Programm vorsieht. Die bis zu vier Tiefenbereiche umfassen meist 10-40m und variieren in ihrer Tiefe entsprechend der Hydrographie von Untersuchung zu Untersuchung, wie es bei den Monitoring - Aufnahmen ebenfalls seit 1989 der Fall ist.

Geeigneter für die Darstellung von Vertikalverteilungen waren Fänge, die sich statt auf Tiefenbereiche auf einzelne Tiefen bezogen, wozu Vertikalnetze nicht geeignet waren und stattdessen Planktonpumpen und Wasserschöpfer eingesetzt wurden. Derartige Untersuchungen fanden seit den 40er Jahren statt (HENSCHEL 1940, BRAUNS 1942, THORSON 1946). Eine solche Methodik hatte den Nachteil, daß für repräsentative Angaben aus einer Tiefe eine Reihe von Proben zu bearbeiten waren, was meistens doch nicht durchgeführt wurde, insbesondere deswegen, weil im Zusammenhang mit Vertikalstudien gerne auch auf die ganze Wassersäule bezogene Werte angegeben werden, die, wenn sie einigermaßen zuverlässig sein sollen, bereits die Bearbeitung von Proben aus einer Mindestanzahl von Tiefen voraussetzt. Insofern ist der Horizontalfang die bessere Methodik für Vertikalstudien. Sie wurde bisher einzig von ERIKSSON (1973) praktiziert, und zwar mit dem Nansennetz im Kattegat und in der Bottensee, das nach HERNROTH & ACKEFORS (1979) allerdings schlechte quantitative Eigenschaften hat.

Der Netzfang verschafft je nach Maschenweite Zugang zu einem größeren Ausschnitt des gesamten Größenspektrums des Zooplanktons (SIEBURTH et al. 1978) mit Ausnahme der Protozoen. Das Makrozooplankton ist in der Bornholmsee von nicht ganz so großer Bedeutung für den Stofffluß und auch nicht Gegenstand dieser Arbeit. Neben dem Ichthyoplankton gehören *Mysis mixta* (RUDSTAM et al. 1986, 1989, SALEMAA et al. 1986, HANSSON et al. 1990, VÄLIPAKKA 1990, SHVETSOVA et al. 1992) und *Aurelia aurita* (JANAS & WITEK 1993, SCHNEIDER 1989, SCHNEIDER & BEHRENDTS 1994) zu den nennenswerten Arten. Das Mikrozooplankton umfaßt die Rotatorien, die Copepoden - Nauplien und die vom Bestand und der Produktion her maßgeblichen, aber in dieser Untersuchung ebenfalls nicht berücksichtigten Protozoen (BOIKOVA 1984, MAMAEVA 1988, AUF DEM VENNE 1994). Der in der vorliegenden Arbeit behandelte Ausschnitt des Größenspektrums umfaßt aufgrund der Verwendung eines 47µm - Netzes im wesentlichen das Mesozooplankton und vielzellige Mikrozooplankton.

Die Bornholmsee ist für den Fischbestand der Ostsee von besonderer Bedeutung. Wegen der schlechten Sauerstoffverhältnisse im Danziger Tief und in der Stolper Rinne wurde das Bornholm - Tief nach HERRA (1988) zum einzigen Laichgrund der Sprotte (*Sprattus sprattus*). Für die östliche Population des Ostseedorsches (*Gadus morhua*) ist ebenfalls das Bornholmbecken das einzige Laichgebiet, nachdem in den anderen großen Laichgebieten, dem

## 1. Einleitung

---

Danziger Tief und Gotland - Becken, die hydrographischen Bedingungen keine erfolgreiche Reproduktion des Dorsches im Zeitraum von 1986 - 1992 erlaubten (PLIKSHS et al. 1993). Eine starke Reduktion des Aufwuchserfolges des Dorsches seit 1980 führte zu einem Rückgang des Bestandes auf 10% der ursprünglichen Größe im Zeitraum von 1983 - 1992, begleitet von einer entsprechenden Abnahme der Anlandungen im Zeitraum seit 1983 (KÖSTER 1994). Das gab Anlaß zu einer Fallstudie zur Rekrutierung des Dorsches in der zentralen Ostsee. Diese 1987 von der Abteilung Fischereibiologie des Instituts für Meereskunde aufgenommene Fallstudie beschäftigt sich mit folgenden Arbeitsschwerpunkten (KÖSTER 1994):

- 1) Fruchtbarkeit von adulten Individuen
- 2) Horizontal- und Vertikalverteilung von Eiern und Larven
- 3) Sterblichkeiten von Eiern in Relation zu den hydrographischen Bedingungen
- 4) Nahrungsökologie und Wachstum von Larven
- 5) Wegfraß von Jugendstadien durch potentielle Bruträuber

Für die Punkte 2) und 3) liegen bereits eine Reihe von Ergebnissen vor (OHL DAG, SCHNACK & WALLER 1991, WIELAND 1987, 1988, 1989a, b, 1995, WIELAND & ZUZARTE 1991). So wird die Vertikalverteilung der Sprotten- und Dorscheier nicht nur durch die Dichteschichtung des Seewassers, sondern auch durch die Temperatur und den O<sub>2</sub> - Gehalt bestimmt, welche Einfluß auf die Sterblichkeit der Eier haben. Die Punkte 2) und 4) bearbeitet GRØNKJÆR (1994, in Vorb.). An Punkt 5) arbeiteten KÖSTER et al. (1990) und KÖSTER (1992, 1994). Danach trifft zwar der geringe Rekrutierungserfolg des Dorsches mit hohen Abundanzen von Hering und Sprotte zusammen. Ein indirekter Nachweis für eine hohe räuberbedingte Sterblichkeit von Jugendstadien des Dorsches läßt sich daraus jedoch nicht ableiten.

Im Zusammenhang mit der Vertikalverteilung und Nahrungsökologie der Dorschlarven (Punkte 2) und 4)) steht die Frage nach dem Nahrungsangebot, über die die Abteilung Marine Planktologie des Instituts für Meereskunde seit 1991 mit der vorliegenden Arbeit an der Fallstudie beteiligt ist. Das Nahrungsangebot für die Dorschlarven ist ein Aspekt dieser Arbeit im Zusammenhang mit der Frage, inwieweit die Dynamik des Zooplanktons des oben erwähnten Größenbereichs vom Wegfraß der Tertiärproduzenten („top-down control“) oder

## 1. Einleitung

---

von der Primärproduktion („bottom-up control“) bestimmt wird. Die Ostsee kommt für „top-down“ - Effekte gerade wegen der dortigen geringen Diversität in Frage (STRONG 1992), und „bottom-up“ - Effekte sind für das Mesozooplankton der Ostsee schon von RENK et al. (1985) und KOSTRICHKINA et al. (1985) aufgezeigt worden. In diesem Zusammenhang ergibt eine auf die gesamte Wassersäule bezogene Erfassung von Beständen einen Rahmen, der jedoch nur bei vollständig durchmischem Wasserkörper und Gleichverteilung der Organismen Gültigkeit hat. Da dem nicht so ist, gibt das Spektrum der möglichen Verhältnisse vor Ort den Ausschlag. So sind auf  $m^2$  Meeresoberfläche bezogene Angaben weniger maßgeblich als auf  $m^3$  Volumen bezogene, d.h. die Vertikalverteilung der Organismen ist nicht nur an sich von Interesse, sondern ergibt auch erst die letztendlich gültigen Bilanzierungen über die Wassersäule. Die Aufsummierung von vor-Ort - Effekten über die ganze Wassersäule ist nur ansatzweise Ziel dieser Arbeit. Sie berücksichtigt lediglich die Temperatur als die Stoffwechselaktivität regulierenden Faktor und geht nicht auf die Wechselwirkung zwischen den trophischen Ebenen ein.

Die Untersuchung der Vertikalverteilung ist ein wichtiger Schritt hin zur Berücksichtigung der Verhältnisse, wie sie in dem Größenbereich des betrachteten Zooplanktons herrschen. Methoden mit einer höheren räumlichen Auflösung erfassen diese Verhältnisse jedoch ungleich besser, wie z.B. die kontinuierliche Aufnahme eines in situ - Fluoreszenzprofils des Chlorophylls als Maß für die Vertikalverteilung des Phytoplanktons. Ein derartiges Fluorometer wurde während der Untersuchung auch eingesetzt. Für das Zoo- und Ichthyoplankton sind entsprechende Methoden in Entwicklung. Im Bornholmbecken wurde ein mit einer Videokamera ausgerüsteter „Ichthyoplankton Recorder“ (WELSCH et al. 1991, LENZ et al. 1995) und ein auf der Verarbeitung optischer Signale beruhender OPC (Optical Plankton Counter; HERMAN 1988, 1992) getestet. Das OPC in der verwendeten Konfiguration erwies sich als für Ostsee - Copepoden wegen ihrer geringen Größe nicht geeignet (WIELAND 1992).

Im Rahmen des Ostsee - Monitoring - Programmes wird seit 1980 auch eine Station im Bornholmbecken beprobt. Die die BMP - Daten liefernden Vertikalfänge waren für die anstehenden Fragestellungen aus folgenden Gründen weit weniger geeignet:

## 1. Einleitung

---

- 1) Entsprechend den Möglichkeiten des Vertikalfanges ist die Vertikalauflösung gering. Außerdem berücksichtigt der Vertikalfang die horizontale Variabilität überhaupt nicht.
- 2) Das WP 2 - Netz mit einer Maschenweite von 100 $\mu$ m fängt Nauplien und Copepodite und Vertreter anderer taxonomischer Gruppen entsprechender Größe nicht quantitativ.
- 3) Die Copepoditstadien einer Art werden nicht einzeln erfaßt, sondern in den zwei Gruppen der CI-III - und der CIV-V - Stadien zusammengefaßt. Die Nauplien werden nicht den Copepoden - Gattungen zugeordnet. Die Beantwortung verschiedener Fragestellungen hinsichtlich der Vertikalverteilung der Copepoden ist dann nicht mehr möglich.
- 4) Die raum - zeitliche Abweichung zwischen den Zoo- und Ichthyoplankton- Fängen ist sehr groß. Die WP 2 - Fänge fanden z.T. mit mehrwöchigem Abstand zu den Ichthyoplankton - Aufnahmen statt, was in Anbetracht der Variabilität von Vertikalverteilungsmustern die Aussagekraft von Ergebnissen stark vermindern würde.

Das für diese Arbeit verwendete Netz eignete sich von seiner Maschenweite mit 47 $\mu$ m her, um neben der Vertikalverteilung des Zooplanktons und der Bilanzierung von Prozessen zwischen den trophischen Ebenen noch folgende Aspekte zu berücksichtigen:

- die Bedeutung der Nauplien je nach Copepodenart und Jahreszeit
- die Vertikalverteilung und Mortalität von Copepodeneiern

Der Gesichtspunkt der Saisonalität konnte wegen der schiffszeitbedingten sporadischen Ausfahrten nicht anhand eines einzigen Jahresganges untersucht werden, die Langjährigkeit der Studie hatte aber den Vorteil, daß zu jeder Jahreszeit geeignete Proben existierten.

## 2. Material und Methoden

## 2.1. Probennahme

## 2.1.1. Zooplankton

Die Stationen der Probennahme (21 und D) liegen im Becken der Bornholmsee wenig nördlich der polnischen Fischereizone (Abb. 2.1.1.1.).

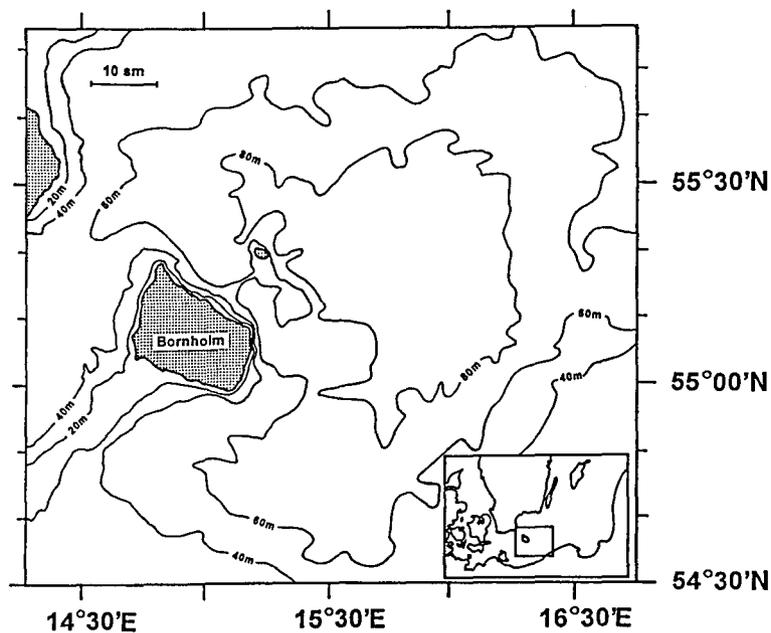


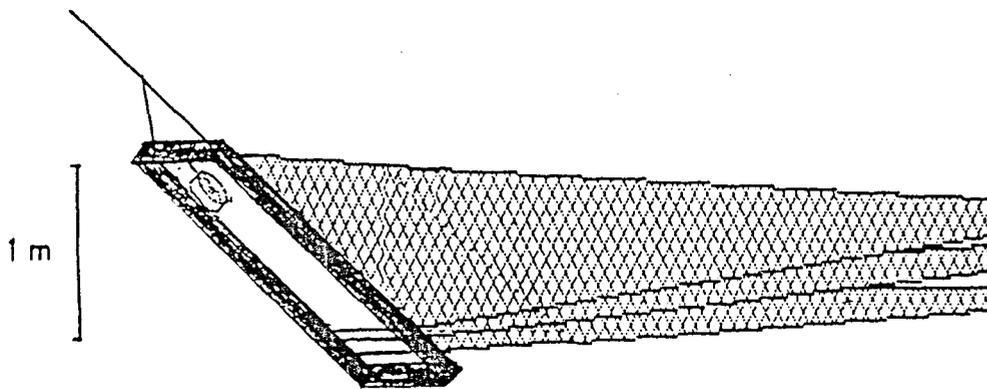
Abb. 2.1.1.1.: Untersuchungsgebiet Bornholmbecken in der zentralen südlichen Ostsee.

Tab. 2.1.1.1.: Stationen der Probennahme

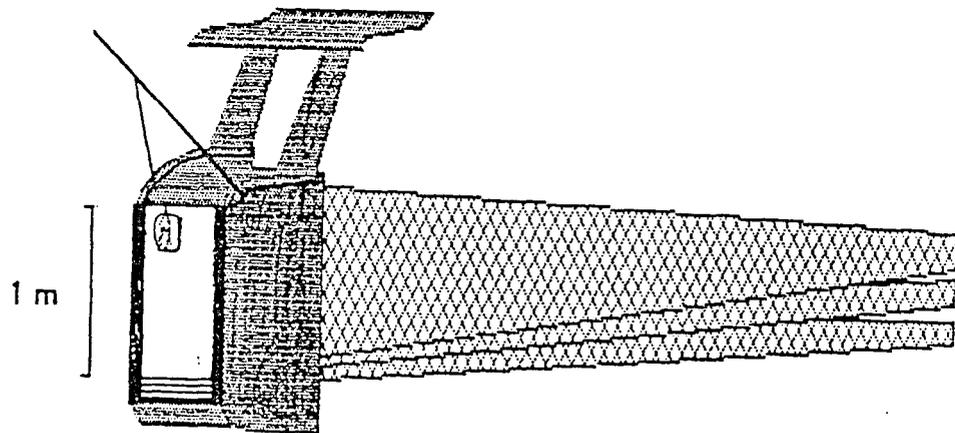
Station	Position	Tiefe	Datum	Uhrzeit	Tiefenstufen
21	55°17,5N 16°00 E	94m	13.10.1988	10.00-10.36	10,20,30,40,50, 60,70,80
Driftstation D	55°11,2N 15°56,7E	91m	13.7.1991	9.00-10.38	5,15,25,35,45, 55,75
21	s.o.	s.o.	9.4.1992	12.03-13.39	10,15,20,25,30, 35,40,50,70

Im Juli 1991 und April 1992 wurden die oberen Tiefen schwerpunktmäßig beprobt, weil die meisten Zooplankter dort ihren Verteilungsschwerpunkt haben (LÄSSIG & NIEMI 1978,

MÜLLER & ZUZARTE 1989) und sich die vertikale Variabilität größerer Biomassen stärker auf sich auf die ganze Wassersäule beziehende Schätzungen auswirkt. Die Station 21 ist Teil eines für die fischereilichen Untersuchungen vorgesehenen Stationsnetzes, das den über 60m tiefen Teil der Bornholmsee bedeckt. Es handelt sich bei den im Rahmen dieser Arbeit genommenen Proben um Horizontalfänge, die 1988 mit dem MOCNESS (WIEBE et al. 1976; BESS Inc., USA) und 1991 und 1992 mit dem BIOMOC (Elektronik: BESS Inc., USA; Rahmen und Netzwechselmechanismus: Fa. Dainat, BRD) durchgeführt wurden (Abb.



MOCNESS (1 m<sup>2</sup>, 9 Netze)



BIOMOC (1 m<sup>2</sup>, 9 Netze)

Abb. 2.1.1.2.: Netze, in deren Öffnung die 47µm - Einsätze zentral aufgehängt waren.

Der Rahmen des MOCNESS = Multiple Opening/ Closing Net and Environmental Sensing System hat beim Fang eine Neigung von 45° und bei Projektion auf die Senkrechte eine Öffnungsweite von 1m<sup>2</sup>. Das BIOMOC ist ähnlich wie das BIONESS (SAMEOTO et al. 1980) ein modifiziertes MOCNESS - System, dessen Rahmen mit einer Öffnungsweite von 1m<sup>2</sup> senkrecht im Wasser steht. Das MOCNESS und das BIOMOC werden bei einer

Schleppgeschwindigkeit von 3 kn eingesetzt und sind beide mit 9 Netzen ausgestattet. Um die gesamte Wassersäule in den o.a. Tiefenstufen abdecken zu können, wurden bei den BIOMOC-Fängen zwei unmittelbar aufeinanderfolgende Hols durchgeführt. Die Tiefen beider Hols wurden in einem Vertikalprofil der jeweiligen Tageszeit vereinigt. Der Netzwechsel erfolgte alle 3 min zwischen zwei Tiefenstufen. Die im Rahmen dieser Arbeit bearbeiteten Proben wurden nicht mit den Netzen (300 bzw. 335µm Maschenweite), sondern mit Einsätzen (47µm Maschenweite) genommen. Die Einsätze haben beim Fang, d.h. wenn das Ende des hinten offenen Netzes umgeknickt und so mit einem Gummiring festgehalten wird, eine Netzlänge von 1,42m. Die Gaze des Netzes besteht aus monofilem Polyamid. Die Einsätze beginnen mit einem Konus, dessen Durchmesser innen von 4 auf 5 cm ansteigt und der mit einer Schnur in der Mitte der Öffnung der großen Netze aufgehängt ist. In diesem Zusammenhang wird angenommen, daß das Flowmeter, bestimmt für die großen Netze, Einstromwerte angibt, die nicht ohne weiteres auf die Strömungsverhältnisse vor und in der wesentlich kleineren und anders gestalteten Öffnung des dort aufgehängten Einsatzes übertragbar sind, auch wenn mit ihnen die Filtrationsvolumina zur Ermittlung der Abundanz berechnet wurden. Dementsprechend wurde die Filtrationseffizienz rechnerisch wie folgt ermittelt:

- 1)  $Re = V * d * \beta^{-1} * \nu^{-1}$  (TRANTER 1967)
- 2)  $K \approx (1 - \beta) * \beta^{-2} * 6 * Re^{-1/3}$  (WIEGHARDT 1953)
- 3)  $F \approx (1 + 0,01 * K)^{-1} = 91,6\%$  (TRANTER 1967)

Re = Reynolds' Zahl

V = Strömungsgeschwindigkeit [cm/s], genähert durch Schleppgeschwindigkeit

d = Fadendurchmesser (0,0043cm)

$\beta$  = Porosität (27,5%)

$\nu$  = kinematische Viskosität (ca. 0,01)

K = Widerstandskoeffizient der Gaze

F = Filtrationseffizienz

Der Seitenwinkel  $\theta$  des Planktonnetzes findet in der Konstanten von 0,01 in Gleichung 3) Eingang.

Zur Beschreibung der Fängigkeitseigenschaften der 47µm - Einsätze wurde ein Vergleich mit den 335µm - Netzen und dem Niskin - Wasserschöpfer (30 l) durchgeführt (s.u.).

## 2. Material und Methoden

Der Chlorophyll - Gehalt in der Wassersäule wurde durch spektralphotometrische Messung von Wasserproben aus diskreten Tiefen und mittels in situ - Fluorometrie bestimmt. Das zweite Verfahren bedarf der Ergänzung durch das erste, weil die in situ - Fluorometrie keine absoluten Meßwerte liefert. Die Fluorometrie erfaßt das gesamte Chlorophyll, die spektralphotometrische Messung nur das Chlorophyll a. Der dadurch entstehende Unterschied zwischen beiden Profilen ist aber aufgrund des geringen Anteils der übrigen Chlorophylle vernachlässigbar.

Tab. 2.1.2.1.: Wasserproben

Station	Position	Datum	Uhrzeit	Tiefen
Driftstation	55°13,6N 16°00,4E	13.7.1991	15.30-16.30	0,5,10,15,20,25, 30,40,50,65
21	wie Zooplankton	9.4.1992	14.15-15.00	0,5,10,15,20,25, 30,40,50

Die Proben wurden mit dem Nansen - Schöpfer (8 l) genommen.

Das Fluoreszenz - Profil wurde im Juli 1991 mit einem auf einen Batfish montierten BackScat-Fluorometer (Fa. Hydrobios) und im April 1992 mit einer Fluoreszenzsonde (Fa. Suarez) aufgenommen. Im Juli 1991 funktionierte die Drucksonde des Fluorometers nicht und lieferte nur relative Tiefenangaben. Diese wurden geeicht durch einen Vergleich des Temperaturprofils des Fluorometers mit dem der CTD - Sonde. Im April 1992 wurden die Daten der Fluoreszenzsonde auf einem Analog - Schreiber aufgezeichnet. Gleichzeitig wurde die dazugehörige Länge des gefierten Drahtes in die Aufzeichnung eingetragen. In einem Tiefenabstand von 2,5m wurden die relativen Werte vom Fieren und Hieven der Sonde gemittelt. Im Juli 1992 fand die Wasserprobenahme für die Chlorophyll a - Messung direkt im Anschluß an die Erstellung des Fluoreszenz - Profils statt, im April 1992 3h 30min später.

### 2.1.3. Hydrographie

Temperatur, Leitfähigkeit, Druck und O<sub>2</sub> - Konzentration wurden 1988 mit einer Neil Bown CTD - und einer Yellow Springs O<sub>2</sub> - Sonde und 1991/92 mit einer ME OTS 1500 CTD/O<sub>2</sub> - Sonde gemessen.



Tab. 2.1.3.1.: Hydrographische Profile

Station	Position	Datum	Uhrzeit
21	wie Zooplankton	13.10.1988	10.00
Driftstation	55°11,3N 15°57 E	13.7.1991	7.41
21	s.o.	9.4.1992	17.55

## 2.2 Probenbearbeitung

### 2.2.1. Zooplankton

Das Probenmaterial wurde in Borax - gepufferter 4%iger Formaldehyd - Meerwasser - Lösung fixiert und konserviert und für die Auszählung und weitere Aufbewahrung in eine Formaldehyd - freie Sortierlösung (Propylenphenoxetol : Propylenglykol : Meerwasser = 0,5:4,5:95; STEEDMAN 1976) überführt. Der Transfer der Probe vom 47 $\mu$ m - Einsatz in die Formaldehyd- und danach in die Sortierlösung geschah zuerst über einer 47 $\mu$ m - und dann über einer 20 $\mu$ m - Gaze.

Die Teilung der Proben wurde mit dem Folsom - Teiler für jede Saison einheitlich oft hintereinander durchgeführt und dabei die auszuzählende Probemenge soweit reduziert, daß durch eine Verdoppelung derselben kaum zusätzliche Stadien auf ein für quantitativ erachtetes Niveau von mindestens 20 gezählten Tieren hätten gebracht werden können. Im April betrug das mittlere Zählvolumen 8,53 l, im Juli 6,89 l und im Oktober 12,84 l. Dem liegen im April und Juli 6 und im Oktober 5 aufeinanderfolgende Teilungen zugrunde. Um der sich mit den aufeinanderfolgenden Teilungen verstärkenden Auswirkung einer möglichen Bevorzugung einer der beiden Unterproben durch den Teiler entgegenzuwirken, wurde von einer Teilung zur nächsten mal die linke, mal die rechte Unterprobe zur Weiterteilung verwendet. Die Variabilität der Anzahl der Tiere in den Unterproben eines Teilungsniveaus in Abhängigkeit von der Anzahl der vorausgegangenen Teilungen wurde getestet, außerdem das Ausmaß der die Gleichaufteilung der Proben beeinträchtigenden Verklumpung der Tiere miteinander v.a. bei Anwesenheit von fädigen Algen und Mucopolysacchariden (s.u.).

Auszählt wurde das Material in einer Bogorov - Schale unter einem Zeiss - Binokular bei 50facher Vergrößerung. Auch beschädigte Exemplare mit einem noch einigermaßen stabilen Exoskelett wurden, soweit möglich, mitgezählt. Beschädigungen und der z.T. damit einhergehende Verlust innerer Organe wurden den speziellen Fangbedingungen, bei denen ein

## 2. Material und Methoden

feinmaschiges Netz einer hohen Schleppgeschwindigkeit von 3kn ausgesetzt war, zugeschrieben. derart geringer Maschenweite und gleichzeitig einer Schleppgeschwindigkeit von 3kn dem Netzfang zugeschrieben. Ein schon im Wasser nur als solches vorhandenes Exoskelett dagegen wird nach Versuchsergebnissen von GEPTNER et al. (1990) bei 20°C schnell brüchig und daher beim Fang völlig zerstückelt.

Bei den älteren Copepodit-Stadien mußte zur Stadien- und Geschlechtsbestimmung das 5. Beinpaar präpariert werden. Für die Diagnose der Nauplien und Copepoditen - Beine wurde ein Zeiss - Mikroskop mit 160facher und in Einzelfällen 250facher Vergrößerung herangezogen.

Verwendete Bestimmungsliteratur:

Copepoden-Nauplien -- KLEIN BRETELER 1982

OBERG 1906

OGILVIE 1953

Copepodite -- FARRAN 1948a,b (*Centropages, Acartia*)

FARRAN & VERVOORT 1951 (*Pseudocalanus*)

GRANDORI 1912 (*Oithona*)

KRAEFFT 1910 (Beine der *Calanoida*)

SARS 1903

Cladoceren -- DELLA CROCE 1974

Appendicularien -- BÜCKMANN 1969

### 2.2.2. Chlorophyll

Ein Liter der Wasserprobe wurde spätestens 2h nach Probennahme durch einen Whatman GF/C- Filter bei einem Unterdruck von <0,8bar gesaugt. Die Filter wurden bis zur weiteren Verarbeitung bei -20°C aufbewahrt, d.h. die vom Juli 1991 für 11 und die vom April 1992 für 14 Monate. Die Extraktion des Chlorophylls aus den Filtern mit 10ml 96%igem Ethanol bei Raumtemperatur und Dunkelheit dauerte 24h und die anschließende Zentrifugation bei 3700U/min 20min. Die Extinktion wurde in einer 5cm - Küvette gemessen, die Juli - Proben mit einem Photometer der Fa. Shimadzu, Typ UV-120-01, und die April - Proben mit einem der Fa. Camspec, Typ M230.

Die Zusammensetzung des Netz - Phytoplanktons wurde nur halbquantitativ aus den Zooplankton - Proben ermittelt.

### 2.3. Auswertung

#### 2.3.1. Zooplankton

##### 2.3.1.1. Abundanz

Die Abundanzen wurden aus den Zählwerten wie folgt ermittelt:

$$A = 2^n * Z / F , F = \ddot{O} * E * I$$

A = Abundanz in [m<sup>-3</sup>]

n = Zahl der Teilungen

Z = Zählwert

F = Filtrationsvolumen in [m<sup>3</sup>]

Ö = Netzöffnungsfläche (1,257\*10<sup>-3</sup>m<sup>2</sup> bei Ø=4cm)

E = Flowmeter- Eichfaktor (4,81m/Impuls)

I = Zahl der Impulse pro Schleppstrecke

Es existiert für jede Tiefe ein eigenes Filtrations- und damit Zählvolumen. Den auf die Wassersäule bezogenen Werten für Abundanz, Biomasse und Produktion liegt eine lineare Interpolation fehlender Tiefen zugrunde.

Das „Mittlere Stadium“ der Copepodenpopulationen (MARIN 1987, HUNTLEY & ESCRITOR 1991) ergibt sich aus:

$$S = \frac{\sum A_i * i}{\sum A_i}$$

A<sub>i</sub> = Abundanz der Altersklasse i

i = 1-8 (Nauplius I-III = 1, NIV-VI = 2, Copepodit I = 3, CII = 4, CIII = 5, CIV = 6, CV = 7, CVI = 8)

### 2.3.1.2. Biomasse

Die Individualgewichte wurden als Naßgewichte auf der Basis von Messungen des Individualvolumens der BMB Publ. No. 10 (HERNROTH, ed. 1985) entnommen. Die individuellen Naßgewichte der Cladoceren stammen von HERNROTH (1975). Eine eigene Messung der Länge von *Bosmina* ergab anhand der BMB Publ. No. 10 für diese Gattung ein ähnliches Individualgewicht, wenn die Körperlänge von *B. coregoni* auch ein schlechter Schätzer für den C - Gehalt ist und nur 51% zu seiner Variabilität beitragen soll (KANKAALA & JOHANSSON 1986). Muschellarven wurden, obwohl sie, auf die Wassersäule bezogen, im Oktober sogar quantitativ auftraten, ihrer geringen Abundanzen wegen in Bezug auf die Biomasse nicht berücksichtigt. Demgegenüber gingen bei der Auswertung der BMP - Daten *Microsetella norvegica* (*Harpacticoida*), die Mollusken- und die Polychaetenlarven in die Biomasseberechnung mit ein. Die individuellen Naßgewichte dieser Gruppen stammen auch von HERNROTH (1975).

Das Naßgewicht wurde über das Trockengewicht in den C - Gehalt umgerechnet. Für das gesamte Zooplankton beträgt nach HEERKLOSS & VIETINGHOFF (1981) das Trockengewicht 17% des Naßgewichts, und das Trockengewicht enthält 45% C. Beide Prozentwerte wurden für Polychaeten- und Molluskenlarven in der Auswertung der BMP - Daten verwendet. Nach einer Übersicht von SCHNEIDER (1989) liegt für Mollusken der C/TG - Wert niedriger, nämlich bei 28,7%, während der Wert von HEERKLOSS & VIETINGHOFF (1981) für das Zooplankton v.a. von Copepoden bestimmt sein dürfte. Der Wert von SCHNEIDER (1989) gilt aber nach eigenen Angaben vorwiegend für holoplanktische Mollusken und weltweit, und der in dieser Arbeit verwendete Wert von 45% liegt innerhalb der von ihm angegebenen Spannweite. Für die dominanteren Copepoden, Appendicularien und Cladoceren (letztere als „andere Crustaceen“) wurden aber die jeweils eigenen C/TG - Werte von SCHNEIDER (1989), in Kombination mit dem NG/TG - Wert von HEERKLOSS & VIETINGHOFF (1981), übernommen.

Einzig für die Ermittlung der Produktivität (P/B) aus den eigenen Fängen wurde das Individualgewicht für Copepoden nicht in der gleichen Genauigkeit bezüglich der Stadienaufgliederung übernommen, wie in der BMP Publ. No. 10 vorgegeben, d.h. es gibt in diesem Fall nur ein gemittelt Individualgewicht für sämtliche Copepodit - Stadien. Der Mittelung der Individualgewichte für die CI-III - und CIV-V - Stadien liegt eine gleiche Gewichtung aller Stadien, d.h. gleiche Abundanz derselben, zugrunde. Ebenfalls wurde berücksichtigt, daß bei den jüngeren Copepoditen zwei und bei den älteren drei Stadien

zusammengefaßt sind. Der Grund für die Vereinheitlichung liegt darin, daß die P/B - Werte der Copepodite für die Berechnung der Produktion der Weibchen benutzt und, wenn es keine Copepodite und damit keine Zahlen für P und B gab, als Wachstumsraten aufgefaßt wurden (s.u.). Die so auf zweierlei Weise errechneten P/B - Werte waren nur dann identisch, wenn der für alle Copepodit - Stadien einheitlichen Produktionsberechnung eine für alle Copepodit - Stadien einheitliche Biomasse gegenübersteht.

### 2.3.1.3. Sekundärproduktion

Die Produktion des Zooplanktons ist im Rahmen dieser Arbeit als potentielle Produktion aufzufassen. Sie basiert nicht auf Zeitserien der Probennahme, d.h. Bestandsveränderungen, in die neben der Produktion auch die Mortalität und Verdriftung eingeht, sondern nur auf dem Bestand selbst, dem eine Produktion prognostiziert wird. Die Zooplankton - Produktion hängt unter natürlichen Bedingungen vor allem von der Temperatur und einer ausreichenden Menge und Qualität an Nahrung ab (PAFFENHÖFER & HARRIS 1979). Die Temperatur bestimmt die Entwicklungsgeschwindigkeit bei nicht - limitierenden Nahrungskonzentrationen (GUERRERO et al. 1994). Unter der Annahme, daß in der Natur die Nahrung vielfach doch nicht der limitierende Faktor ist, kann die Produktion allein anhand der Temperatur und der Biomasse bestimmt werden (HUNTLEY & LOPEZ 1992).

Die Produktion der Copepoden wird hier nach zwei Methoden berechnet, einmal nach einem holistischen Ansatz mit der Biomasse der Copepoden insgesamt (1) und dann durch Aufsummierung von Produktionswerten einzelner Arten und deren Stadien (2).

(1) nach HUNTLEY & LOPEZ (1992):

$$P = B * g, \text{ wobei } g = 0,0445 * e^{0,111T}$$

(obere 95% - Vertrauensgrenze für  $g = 0,0477 * e^{0,116T}$ ,  
 untere ~ =  $0,0415 * e^{0,105T}$ )

P = tägliche potentielle Produktion

B = flächenbezogene Biomasse

g = gewichtsspezifische Wachstumsrate in [d<sup>-1</sup>]

(2) nach EDMONDSON & WINBERG (1971):

$$P = N_i * \Delta w_i / D_i$$

$N_i$  = Individuenzahl des Stadiums  $i$

$\Delta w_i$  = Gewichtszuwachs ~

$D_i$  = Entwicklungszeit ~ in [d]

$i = \{NI-VI, CI-V, CVIw\}$

$\Delta w_i$  ergibt sich annähernd für die Nauplien aus der Differenz zwischen dem Eigewicht und dem Gewicht des CI - Stadiums und für die Copepodite aus der Differenz zwischen dem Gewicht des CI - und des CVI - Stadiums. Die benutzten Ei - C - Gehalte (HUNTLEY & LOPEZ 1992, Tab. A1 Anhang) sind folgende [ $\mu\text{g}$ ]:

<i>Pseudocalanus</i>	<i>Acartia</i>	<i>Temora</i>	<i>Centropages</i>	<i>Oithona</i>
0,05	0,03	0,04	0,04	0,002

Das Naßgewicht des CI - Stadiums wurde aus dem Anhang der BMB - Publ. No. 10 entnommen.

Tab. 2.3.1.3.1.: Verwendete Naßgewichte [ $\mu\text{g}$ ] des CI - Stadiums (anschl. mit dem C/NG - Faktor für Copepoden multipliziert)

Gattungen	April	Juli	Oktober
<i>Pseudocalanus</i>	3,87	4,83	4,83
<i>Acartia</i>	2,25	2,25	2,25
<i>Temora</i>	3,7	3,7	2,5
<i>Centropages</i>	2,7	2,7	2,7
<i>Oithona</i>	1,25	1,25	1,25

Für das CI - Stadium von *P. minutus* stand im Anhang nur ein Wert vom Mai aus dem Kattegat zur Verfügung. Dieser wurde entsprechend dem Verhältnis der für CI-III - Stadien im vorderen Teil der BMB - Publ. No. 10 empfohlenen Naßgewichte vom Kattegat (2. Quartal) und der südlichen Ostsee (2., 3. und 4. Quartal) auf die Bornholmsee (April, Juli, Oktober) umgerechnet. Für das CI - Stadium von *Acartia bifilosa* gibt es im Anhang ein mittleres Naßgewicht von der Stolper Rinne im Juni von 1,5  $\mu\text{g}$ , aber von der Bottensee für jede Saison einen eigenen, noch dazu jeweils auf einer größeren Probe basierenden Mittelwert. Die

## 2. Material und Methoden

saisonspezifischen Verhältnisse zwischen diesen Mittelwerten und den für die CI-III - Stadien von *A. biflosa* in der Bottensee zur jeweiligen Jahreszeit empfohlenen Naßgewichten liegen dicht genug beieinander, um für das ganze Jahr ein einziges Verhältnis anzunehmen, wie auch das empfohlene Naßgewicht der CI-III - Stadien für die südliche Ostsee in allen Jahreszeiten das gleiche ist. Aus dem Verhältnis für die Bottensee und dem Naßgewicht der CI-III - Stadien für die südliche Ostsee ergibt sich ein Naßgewicht des CI - Stadiums von *A. biflosa* in der Bornholmsee von 2,5µg. Dieser Wert wird mit dem aus der Stolper Rinne gemittelt und bei einer 50%igen Beteiligung von *A. longiremis*, für die es keine eigenen CI - Gewichte gibt und deren CI-III - Stadien schwerer sind als die von *A. biflosa*, entsprechend angehoben. Naßgewichte des CI - Stadiums von *T. longicornis* gibt es im Anhang nur für Oktober - Werte. Die drei CI - Werte aus dem Danziger Becken, der Stolper Rinne und der Gotlandsee werden ohne Gewichtung gemittelt und entsprechend dem Verhältnis zu den für die südliche Ostsee empfohlenen Gewichten der CI-III - Stadien im vierten Quartal anhand der CI-III - Werte für das zweite und dritte Quartal auf April und Juli übertragen. Das Naßgewicht des CI - Stadiums von *C. hamatus* wurde direkt aus dem Anhang übernommen, weil die empfohlenen Gewichte für die CI-III - Stadien aus der Bornholm- und Gotlandsee die gleichen sind und sich das ganze Jahr über nicht ändern. Für *O. similis* wird nur ein Individualgewicht für die CI-V - Stadien überhaupt angegeben. So wurde bei den anderen vier Copepoden- Gattungen das für die CI-V - Stadien einheitliche Naßgewicht, wie es schon für die Biomasse im Zusammenhang mit den P/B - Werten aus den eigenen Fängen Anwendung fand (s.o.), ins Verhältnis zum CI - Gewicht gesetzt. Verwendet wurden dabei Werte aus dem ersten Quartal. Das über diese übrigen Gattungen gemittelte Verhältnis wurde für die Bestimmung des CI - Gewichtes von *O. similis* benutzt.

Für D gilt nach BELEHRADEK (1935, 1957):

$$D = a * (T - \alpha)^b$$

Für diese Gleichung gelten folgende Konstanten:

Tab. 2.3.1.3.2.: Werte für die Konstanten der BELEHRADEK - Gleichung

Art/ Stadium	a	$\alpha$	b	Literatur
<i>P. minutus</i> N	8187	-13,9	2,05	McLAREN et al. (1989)
~ C	23407-8187	-13,9	2,05	~
<i>A. clausi</i> N	6866	-10,49	2,05	McLAREN (1978)
~ C	14748-1442-6866	-10,49	2,05	~
<i>T. longicornis</i> N	8313	-10,4	2,05	~
~ C	16988-1346-8313	-10,4	2,05	~
<i>O. similis</i> N	6028	-5	2,05	~
~ C	11052-6028	-5	2,05	~

N = NI - CI, C = CI - CVI

Nach einer Übersicht von HUNTLEY & LOPEZ (1992) ähneln sich die Generationszeiten von *C. hamatus* und *T. longicornis*. Deswegen wurde für die Entwicklungszeit der Nauplien und Copepodite von *C. hamatus* die Generationszeit von *T. longicornis* entsprechend der ursprünglich für *Acartia* beschriebenen „isochronal rule“ (MILLER et al. 1977) aufgeteilt. Diese Regel wandte McLAREN (1978) auch zur Ermittlung seiner Konstanten bei *A.tonsa* und *O. similis* aushilfsweise an.

Für die Produktion der Weibchen wird die gleiche Produktivität (P/B) wie für die Copepodite angenommen und die Produktion der Männchen sei im Gegensatz zur ersten Methode der Produktionsberechnung gleich null (HUANG et al. 1993, bez. der Männchen auch KIØRBOE & JOHANSEN 1986). Sind in der Tiefe, für deren Temperatur jeweils die Produktion der Weibchen zu berechnen ist, keine Copepodite vorhanden, anhand derer der P/B - Wert für die Weibchen direkt ermittelt werden könnte, wird der P/B - Wert als endliche Wachstumsrate G betrachtet:

$$G = \frac{\Delta w_i}{D * w_{i*}}$$

$w_{i*}$  ist der C - Gehalt des Individuums, der für die Biomasse im Zusammenhang mit dem P/B - Wert herangezogen, bei dem also keine Unterscheidung von CI-III und CIV-V gemacht wird (Kap. 2.3.1.2.).

Die theoretische Eiproduktion erhält man über die Division der Produktion der Weibchen durch den C - Gehalt eines Eies. Wird die so ermittelte tägliche Eiproduktion multipliziert mit der Dauer der Embryonalentwicklung, die im Gegensatz zur Entwicklungszeit der Nauplien und Copepodite mit der über die Wassersäule gemittelten Temperatur berechnet wurde, so erhält man die Anzahl Eier, die theoretisch in der Wassersäule vorgefunden werden müssten. Aus der Differenz der theoretischen und gefundenen Anzahl an Eiern  $\Delta E$  läßt sich die tägliche Eimortalität M wie folgt bestimmen:

$$M = \Delta E / D$$

Die Dauer der Embryonalentwicklung wurde ebenfalls nach der Gleichung von BELEHRADEK (1935, 1957) bestimmt.  $\alpha$  behält den für jede Art eigenen Wert, b bleibt gleich 2,05. Die Werte für a sind folgende:

Tab. 2.3.1.3.3.: Werte für a in der BELEHRADEK - Gleichung hinsichtlich der Embryonalentwicklung

<i>P. minutus</i>	2338	McLAREN et al. (1989)
<i>A. clausi</i>	1442	McLAREN (1978)
<i>T. longicornis</i>	1346	~
<i>O. similis</i>	1430	~

Die Dauer der Embryonalentwicklung von *Centropages* wurde mit der Dauer eines späteren *Centropages* - Stadiums bei entsprechender Temperatur gleichgesetzt und nicht von *T. longicornis* übernommen, weil *T. longicornis* die einzige der o.a. Arten ist, bei der die Embryonalentwicklung bei gleicher Temperatur kürzer ist als ein späteres Stadium.

Die Produktivität, d.h. der P/B - Wert, steht in engem Zusammenhang mit der Temperatur. Da sich die Produktivität bestimmter Copepoden(-stadien) auf alle Individuen in der Wassersäule beziehen soll, wird zur Verdeutlichung des angesprochenen Zusammenhanges die mittlere Temperatur der Wassersäule benötigt. Sie wurde aus den Temperaturen der Probennahmetiefen berechnet. Wie die auf die Wassersäule bezogenen Abundanzen wird auch das Temperaturmittel durch lineare Interpolation fehlender Tiefen berechnet, um die unterschiedliche Gewichtung von Tiefen zu vermeiden.

Die Produktion der Cladoceren wurde allgemein nach der für *Bosmina coregoni* aufgestellten folgenden Gleichung berechnet (KANKAALA et al. 1984):

$$P/B = 0,007 * T - 0,012, \text{ wobei } r^2 = 0,77$$

Bezüglich der Produktion von Appendicularien gilt ein P/B - Wert von 0,269 für *F. pellucida* bei 13,5°C (FENAUX 1976). Eine Anpassung dieses Wertes an andere Temperaturen ist möglich über die  $Q_{10}$  - Regel (IKEDA 1985). Dem liegt die Annahme zugrunde, daß sich die Produktivität unmittelbar und allein nach der Stoffwechselgeschwindigkeit des Organismus richtet. Daraus ergibt sich für  $Q_{10} = 2$  und  $1/10 * \ln Q_{10} = 0,0693$  folgende Gleichung:

$$P = B * P/B_{13,5^{\circ}\text{C}} * e^{0,0693*(T-13,5)}$$

2.3.1.4. Konsumption

Aus der Sekundärproduktion der Copepoden wird deren Konsumption mit dem  $K_1$  - Wert berechnet:

$$K_1 = P / K$$

$K_1$  = „gross growth efficiency“

K = Konsumption

Der verwendete  $K_1$  - Wert für Copepoden ist das arithmetische Mittel aus folgenden Literaturwerten:

Tab. 2.3.1.4.1.:  $K_1$ -Werte

$K_1$	Literatur
0,25	ELMGREN (1984)
0,3	UYE et al. (1986)
0,28	abgeleitetes Mittel aus HEERKLOSS et al. (1984, 1990) <sup>1</sup>
0,12	PETERS & DOWNING (1984)
0,189	HARRIS & PAFFENHÖFER (1976b) <sup>2</sup>
0,25	LIGNELL et al. (1993)
0,33	TISELIUS (1989)
0,245	Mittelwert
0,0712	Standardabweichung

<sup>1</sup>  $AE * K_2 = K_1$  , AE = „assimilation efficiency“

$K_2$  = „net growth efficiency“

<sup>2</sup> gemittelt aus Werten von *T. longicornis* und *P. elongatus* bei Nahrungskonzentrationen von jeweils 25, 50, 100 und 200µg C/l

Für *Fritillaria* konnte kein eigener  $K_1$  - Wert gefunden werden. Aber nach BRAFIELD & LLEWELLYN (1982) haben terrestrische Poikilotherme in Freilanduntersuchungen den höchsten  $K_1$  - Wert, nämlich 0,3. Dieser wurde als Maximalwert für *Fritillaria* angenommen. Die Cladoceren entfallen bei den Betrachtungen zur Konsumption, weil sie zu den untersuchten Terminen quantitativ keine Rolle spielten.

### 2.3.1.5. Respiration

Die Respiration gibt im Gegensatz zur nach obiger Methode berechneten Konsumption in etwa den Nahrungsbedarf für den Grundumsatz ohne Wachstum an. Allgemein gilt:

$$F = E + K \text{ und } K = P' + R + U$$

F = Fraß

E = Egestion

P' = tatsächliche Produktion

R = Respiration

U = Exkretion

U ist nach OMORI & IKEDA (1984) bei den meisten aquatischen Tieren im Vergleich zu R sehr gering. R wurde folgendermaßen berechnet:

1)  $\ln R = a_0 + a_1 * \ln X_1 + a_2 * X_2$ , wobei R in [ $\mu\text{l O}_2 * \text{Ind.}^{-1} * \text{h}^{-1}$ ] (IKEDA 1985)

2)  $\mu\text{g C} = \mu\text{l O}_2 * 12/22,4 * \text{RQ}$

$a_x$  = Regressionskoeffizienten ( $a_0=0,5254$ ,  $a_1=0,8354$ ,  $a_2=0,0601$ )

$X_1$  = Individualgewicht in mg C

$X_2$  = Temperatur in °C

RQ = Respiratorischer Quotient (=0,85)

Hinsichtlich des verwendeten RQ wurde eine Nahrungszusammensetzung angenommen, in der Fette, Proteine und Kohlehydrate in etwa den gleichen Anteil haben.

### 2.3.1.6. Statistik

Die Statistik methodischer Tests wird in dem betreffenden Abschnitt behandelt (s.u.).

Die Vertikalverteilung wurde nur bei Copepoden und *Fritillaria* untersucht. Die Abundanzen der einzelnen Gattungen der Cladoceren erreichten in keiner Tiefe das quantitative Niveau, so daß auch statistische Aussagen über deren Vertikalverteilung nicht sinnvoll waren. Die Vertikalverteilungen können entweder als Profile oder komprimiert als statistische Parameter

## 2. Material und Methoden

miteinander verglichen werden. Ein statistischer Vergleich von Verteilungen als solchen ist, wenn überhaupt, erst dann notwendig, wenn mit Parametern allein keine Unterschiede gefunden werden. Verteilungstests sind nur mit Verteilungen durchführbar, die selbst das Ergebnis einer Mittelung mehrerer Verteilungen sind. Eine Mittelung von Verteilungen ist aber im Rahmen dieser Arbeit nicht angebracht.

Bei einer Verteilung ist bei nicht allzu großer Streuung die Lage des Schwerpunktes (bzw. der Schwerpunkte) von besonderem Interesse, da dieser die bevorzugte Aufenthaltstiefe angibt und dementsprechend daran auch eine Diskussion über Gründe und Ursachen ansetzen kann. Der Modus ist aus den Abbildungen ersichtlich, das arithmetische Mittel und der Median sind mit den entsprechenden Streuungsmaßen (Standardabweichung und Quartile) tabellarisch aufgelistet (s. Anhang). Das arithmetische Mittel basiert auf „normierten Zählwerten“ (s.u.) und weicht daher im Vergleich mit dem Wert aus einer auch möglichen Berechnung aus Abundanzen etwas ab. Der Median ist gegenüber Ausreißern unempfindlicher als das arithmetische Mittel, aber meist ein Vielfaches von 5, da der minimale Tiefenabstand der Probennahme 5m beträgt. Daher ist der Median, wenn ein Unterschied im Vertikalverteilungsschwerpunkt nur knapp auszumachen war, nicht geeignet, um festzustellen, welcher Schwerpunkt der tiefere ist.

Die Abundanzen nicht beprobter Tiefen wurden durch lineare Interpolation erhalten, um über die ganze Wassersäule und für alle Probennahmetermine einheitlich einen Tiefenabstand von 5m zu erhalten und so die stärkere Gewichtung geringerer Tiefen, in denen ja mehr Proben geholt wurden, zu vermeiden. Grundlage der Tests sind „normierte Zählwerte“. Die Zählvolumina einer Vertikalserie unterscheiden sich von Tiefe zu Tiefe geringfügig, da die Schleppdauer, während der das Netz in einer bestimmten Tiefe geöffnet ist, schwankt. Dementsprechend hätte die Tiefe, auf der das Zählvolumen am größten ist, bei Verwendung der eigentlichen Zählwerte das größte Gewicht. Die „normierten Zählwerte“ entstehen, indem die Abundanz mit dem mittleren Zählvolumen der Vertikalserie multipliziert wird, so daß die Tiefen ihr Gewicht allein durch die Dichte des jeweils betrachteten Copepoden - Stadiums erhalten.

Beim Vergleich zweier Vertikalverteilungsschwerpunkte wurde der Mediantest, sonst der paarweise Vergleich von Mittelwerten nach NEMENYI (LOZÁN 1992) angewendet. Es handelt sich dabei um parameterfreie Verfahren. Die sehr variablen Verteilungsmuster sollten statistisch durchweg gleich behandelt werden, um die Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu gewährleisten. Dafür wurde eine geringere Effizienz der Tests in Kauf genommen. Der

### 2.3.1.5. Respiration

Die Respiration gibt im Gegensatz zur nach obiger Methode berechneten Konsumption in etwa den Nahrungsbedarf für den Grundumsatz ohne Wachstum an. Allgemein gilt:

$$F = E + K \text{ und } K = P' + R + U$$

F = Fraß

E = Egestion

P' = tatsächliche Produktion

R = Respiration

U = Exkretion

U ist nach OMORI & IKEDA (1984) bei den meisten aquatischen Tieren im Vergleich zu R sehr gering. R wurde folgendermaßen berechnet:

1)  $\ln R = a_0 + a_1 * \ln X_1 + a_2 * X_2$ , wobei R in [ $\mu\text{l O}_2 * \text{Ind.}^{-1} * \text{h}^{-1}$ ] (IKEDA 1985)

2)  $\mu\text{g C} = \mu\text{l O}_2 * 12/22,4 * \text{RQ}$

$a_x$  = Regressionskoeffizienten ( $a_0=0,5254$ ,  $a_1=0,8354$ ,  $a_2=0,0601$ )

$X_1$  = Individualgewicht in mg C

$X_2$  = Temperatur in °C

RQ = Respiratorischer Quotient (=0,85)

Hinsichtlich des verwendeten RQ wurde eine Nahrungszusammensetzung angenommen, in der Fette, Proteine und Kohlehydrate in etwa den gleichen Anteil haben.

### 2.3.1.6. Statistik

Die Statistik methodischer Tests wird in dem betreffenden Abschnitt behandelt (s.u.).

Die Vertikalverteilung wurde nur bei Copepoden und *Fritillaria* untersucht. Die Abundanzen der einzelnen Gattungen der Cladoceren erreichten in keiner Tiefe das quantitative Niveau, so daß auch statistische Aussagen über deren Vertikalverteilung nicht sinnvoll waren. Die Vertikalverteilungen können entweder als Profile oder komprimiert als statistische Parameter

## 2. Material und Methoden

miteinander verglichen werden. Ein statistischer Vergleich von Verteilungen als solchen ist, wenn überhaupt, erst dann notwendig, wenn mit Parametern allein keine Unterschiede gefunden werden. Verteilungstests sind nur mit Verteilungen durchführbar, die selbst das Ergebnis einer Mittelung mehrerer Verteilungen sind. Eine Mittelung von Verteilungen ist aber im Rahmen dieser Arbeit nicht angebracht.

Bei einer Verteilung ist bei nicht allzu großer Streuung die Lage des Schwerpunktes (bzw. der Schwerpunkte) von besonderem Interesse, da dieser die bevorzugte Aufenthaltstiefe angibt und dementsprechend daran auch eine Diskussion über Gründe und Ursachen ansetzen kann. Der Modus ist aus den Abbildungen ersichtlich, das arithmetische Mittel und der Median sind mit den entsprechenden Streuungsmaßen (Standardabweichung und Quartile) tabellarisch aufgelistet (s. Anhang). Das arithmetische Mittel basiert auf „normierten Zählwerten“ (s.u.) und weicht daher im Vergleich mit dem Wert aus einer auch möglichen Berechnung aus Abundanzen etwas ab. Der Median ist gegenüber Ausreißern unempfindlicher als das arithmetische Mittel, aber meist ein Vielfaches von 5, da der minimale Tiefenabstand der Probennahme 5m beträgt. Daher ist der Median, wenn ein Unterschied im Vertikalverteilungsschwerpunkt nur knapp auszumachen war, nicht geeignet, um festzustellen, welcher Schwerpunkt der tiefere ist.

Die Abundanzen nicht beprobter Tiefen wurden durch lineare Interpolation erhalten, um über die ganze Wassersäule und für alle Probennahmetermine einheitlich einen Tiefenabstand von 5m zu erhalten und so die stärkere Gewichtung geringerer Tiefen, in denen ja mehr Proben geholt wurden, zu vermeiden. Grundlage der Tests sind „normierte Zählwerte“. Die Zählvolumina einer Vertikalserie unterscheiden sich von Tiefe zu Tiefe geringfügig, da die Schleppdauer, während der das Netz in einer bestimmten Tiefe geöffnet ist, schwankt. Dementsprechend hätte die Tiefe, auf der das Zählvolumen am größten ist, bei Verwendung der eigentlichen Zählwerte das größte Gewicht. Die „normierten Zählwerte“ entstehen, indem die Abundanz mit dem mittleren Zählvolumen der Vertikalserie multipliziert wird, so daß die Tiefen ihr Gewicht allein durch die Dichte des jeweils betrachteten Copepoden - Stadiums erhalten.

Beim Vergleich zweier Vertikalverteilungsschwerpunkte wurde der Mediantest, sonst der paarweise Vergleich von Mittelwerten nach NEMENYI (LOZÁN 1992) angewendet. Es handelt sich dabei um parameterfreie Verfahren. Die sehr variablen Verteilungsmuster sollten statistisch durchweg gleich behandelt werden, um die Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu gewährleisten. Dafür wurde eine geringere Effizienz der Tests in Kauf genommen. Der

Mediantest ist für den Vergleich zweier Stichproben gegenüber dem MANN-WHITNEY U - Test (LOZÁN 1992) trotz seiner noch wesentlich geringeren Effizienz bevorzugt worden zugunsten einer größeren Zuverlässigkeit der Signifikanzschranken bei nicht übereinstimmenden Verteilungsformen. Die Signifikanzen beziehen sich durchgehend auf zweiseitige Tests. Voraussetzung für den statistischen Vergleich von Vertikalverteilungsschwerpunkten ist die Tatsache, daß die einzelnen Tiere sich ihre Tiefe unabhängig voneinander aussuchen.

Der Vertikalverteilungsschwerpunkt wurde hinsichtlich der Saisonalität und bei Copepoden zusätzlich hinsichtlich der Ontogenese und des Geschlechtes untersucht. Bei der Betrachtung der Saisonalität wurden die Gattungen der Copepoden soweit, wie es die Anzahlen zuließen, in Stadien aufgegliedert. Untere Grenze hierbei waren mindestens 20 gezählte Individuen auf wenigstens einer Tiefenstufe. Aus den Detailergebnissen lassen sich dann auch Verallgemeinerungen unterschiedlichen Grades ableiten. Vom Testverfahren her mußte zwischen Stadien, die von April bis Oktober auftraten, und denen, die nur auf zwei der drei Ausfahrten nennenswert gefangen wurden, differenziert werden.

Die in der Ostsee auftretenden Copepoden sind multivoltin, d.h. es entstehen in einem Jahr mehrere Generationen. Eine Kopplung von Ontogenese und Saisonalität ist also nicht gegeben, so daß die Prüfungen auf ontogenetisch bedingte Verschiebungen des Vertikalverteilungsschwerpunktes für jede Saison extra durchzuführen waren. Das gleiche gilt für die geschlechtsspezifische Vertikalverteilung. Vom Testverfahren her mußte hier zwischen Gattungen, die mit mehr als zwei Stadien in der jeweiligen Saison nennenswert vertreten waren und solchen, die nur in zwei Stadien auftraten oder bei denen nach geschlechtsspezifischen Verteilungsunterschieden gesucht wurde, differenziert werden.

Im April 1992 und Juli 1991 konnten durch die in situ - Fluorometrie Chlorophyll - Profile aufgenommen werden, die für eine größere Anzahl von Tiefen Datenpunkte lieferten. So konnte zu diesen Terminen der Korrelationskoeffizient tau nach KENDALL (HOWELL 1987) aus der Vertikalverteilung sämtlicher Nauplien bzw. der sämtlicher Copepodite jeder Gattung und der des Chlorophylls errechnet werden. Die hierzu verwendeten Chlorophyll - Konzentrationen sind also keine direkt gewonnenen Meßgrößen, sondern geeichte Fluoreszenzwerte. Es wurden nur Tiefen einbezogen, zu denen sowohl ein Chlorophyll - als auch ein Abundanz - Wert existierte. Eine Ausnahme war die größte Probennahmetiefe für das Zooplankton, wo kein Chlorophyll - Gehalt mehr gemessen wurde. Für diese Tiefe wurde der

## 2. Material und Methoden

niedrigste der in den oberen 50 bzw. 65m gemessenen Chlorophyll - Werte herangezogen. Weitere Korrelationen wurden durchgeführt, in denen statt der Chlorophyll - Verteilung die der Sprottenlarven (im Juli 1991) und die der Medusen (im Oktober 1988) mit denen der Nauplien bzw. Copepodite aller Copepoden insgesamt verglichen wurden.

### 2.3.1.7. Auswertung der BMP - Daten

Das Datengewinnungsverfahren des Biologischen Monitoring - Programms (BMP) ist den Richtlinien der Helsinki - Kommission für dieses Programm (HELCOM 1983, 1988) zu entnehmen. Es handelt sich ausschließlich um Daten der Station BMP-K2 in der zentralen Bornholmsee aus den Jahren 1988-1992.

Die Sekundärproduktion wurde aus den BMP - Daten auf die gleiche Weise berechnet wie aus den Daten der o.a. Vertikalaufnahmen, d.h. für die Copepoden auf Gattungsniveau nach EDMONDSON & WINBERG (1971) und im Rahmen der Auswertung der Großgruppen nach HUNTLEY & LOPEZ (1992). In einem besonderen Fall war die Produktion der Rotatorien von Interesse. Die Berechnung war in diesem Fall möglich, da zu dem entsprechenden Jahr BMP - Daten aus Warnemünde zur Verfügung standen. Diese enthielten Angaben über frei in der Wassersäule vorliegende *Synchaeta* - Eier. Auch wenn sie nicht quantitativ sind, erlauben sie doch eine Mindestschätzung. Die Eientwicklungszeiten wurden nach Regressionen von HEINBOKEL et al. (1988) und die Tagesproduktion nach einer modifizierten „increment summation“ - Methode (PAULI 1991) ermittelt.

$$P = N_E * w_A * D_E^{-1}$$

$N_E$  = Anzahl der Eier in der Wassersäule

$w_A$  = Individualgewicht, nach HERNROTH (1985)

$D_E$  = Eientwicklungszeit [d]

Da die Auflösung der Temperatur mit der Tiefe feiner ist als die der Zooplankton - Dichte, werden die Daten für das Zooplankton auf die Tiefen der Temperaturmessung übertragen, um eine auf die Wassersäule bezogene Produktion zu erhalten. Die mittlere tägliche Produktion im Jahresverlauf entstand aus den Jahresgängen der Produktion der einzelnen Jahre, wobei die Temperaturen vom September aus denen von August und Oktober interpoliert wurden, weil es aus den untersuchten Jahren keine September - Daten gibt. Außerdem sind bei der Mittelung

der Jahressgänge für die Monate, in denen pro Jahr mehr als ein Probennahmetermin existiert, Durchschnittswerte gebildet worden, um eine Gewichtung der Monate zu vermeiden. Aus dem Jahressgang der Produktion wurde die Jahresproduktion unter der Annahme berechnet, daß die Produktivität von Dezember bis Februar gleich null ist. Für fehlende Monate gingen interpolierte Werte in die Jahresproduktion ein.

Bezüglich der Auswertung innerhalb der Copepoden gilt, daß die P/B - Werte nicht mehr auf eigens hierfür ermittelten Biomassen basieren, denen ein gemeinsames Individualgewicht der CI-V - Stadien zugrunde liegt, d.h. es wurde eine unterschiedliche Stadienauflösung der Copepodite für Produktion und Biomasse in Kauf genommen. Die Produktion der Nauplien ist nicht in der Produktion der einzelnen Copepodengattungen enthalten, weil in den polnischen BMP - Daten keine Trennung der Nauplien nach Gattungen vorliegt. Wegen ihrer geringen Bedeutung im Untersuchungsgebiet sind *Eurytemora affinis* und *Microsetella norvegica* (*Harpacticoida*) bei der Produktion nicht berücksichtigt worden.

Bei der Auswertung der Großgruppen des Mesozooplanktons gehen die Nauplien, *Eurytemora* und *Microsetella* über die Biomasse der Copepoden in die Produktion derselben mit ein. In der Biomasse des Mesozooplanktons sind Hydrozoen nicht enthalten, in der Produktion des Mesozooplanktons außerdem Polychaeten und Mollusken nicht.

### 2.3.2. Phytoplankton

#### 2.3.2.1. Chlorophyll

Die Berechnung der Chlorophyll a - Konzentration erfolgte nach ARVOLA (1981):

$$[\text{Chl a}] = \frac{10^3 * e * A(665k)}{83 * V * l}$$

[Chl a] = Chlorophyll a - Konzentration in [mg Chl a/m<sup>3</sup>]

e = Volumen des Äthanols (10ml)

A(650k) = Absorption bei 650nm - Absorption bei 750nm, jeweils nach Nullwert - Abgleich

l = Küvettenlänge (5cm)

V = Filtriervolumen (1 l)

83 = Absorptionskoeffizient in 96%igem Ethanol

Das Verfahren entspricht weitgehend den BMP - Richtlinien (HELCOM 1988). Die Chlorophyll a - Konzentrationen dienten auch zur Eichung der fluorometrischen Daten mittels einer linearen Regression.

Im April 1992 wurde die Secchi - Tiefe gemessen. Aus ihr erhält man näherungsweise die Tiefe der euphotischen Zone (1% - Lichttiefe) wie folgt:

$$d_{1\%} = 1/1,7 * d_s * \ln 0,01 \quad d_s = \text{Secchi - Tiefe}$$

### 2.3.2.2. Biomasse und Jahresprimärproduktion

Für die Termine der eigenen Probennahme waren auch Phytoplankton - C - Werte erwünscht. Aber nur der Wert für April 1992 wurde den BMP - Daten, die auf der Utermöhl - Technik basieren, direkt entnommen, weil er sich auf die ganze Wassersäule bezog. Für Juli 1991 und Oktober 1988 lagen BMP - Daten für die Chlorophyll a - Konzentration in einzelnen Tiefen und die Phytoplankton - Biomasse in den oberen 10m vor. Durch lineare Interpolation wurde aus den Chlorophyll - Konzentrationen der Chlorophyll - Gehalt der oberen 10m berechnet und dieser in Relation gesetzt zur Phytoplankton - Biomasse. Die so erhaltenen C/Chl a - Werte für Juli 1991 und Oktober 1988 unterschieden sich nicht wenig von den genauso kalkulierten Werten der entsprechenden Jahreszeiten von 1992. Die einzelnen C/Chl a - Relationen sind nicht gut abgesichert, weil es nur Einzel- und keine Mittelwerte sind und die Bestimmung des Chlorophyllgehalts der oberen 10m wegen der Hochrechnung diskreter Tiefen nicht sehr präzise war. Deswegen wurde die Berechnung der Phytoplankton - Biomasse für Juli und Oktober mit zwei C/Chl a - Werten durchgeführt.

Tab. 2.3.2.2.1.: Verwendete aus BMP - Daten ermittelte C/Chl a - Werte

Monat	C/Chl a
26.7.1991	94,8
12.8.1992	46,8
31.10.1988	6,3
4.11.1992	29,9

Der für die Phytoplankton - Biomasse benötigte Chlorophyllgehalt der Wassersäule wurde für Juli 1991 durch lineare Interpolation der gemessenen Chlorophyll - Konzentrationen ermittelt.

Da für Oktober 1988 keine eigenen Chlorophyll - Konzentrationen vorlagen, wurde auf BMP - Daten zurückgegriffen, die allerdings nur die oberen 30m abdeckten.

Die Jahresprimärproduktion wurde wie die Jahressekundärproduktion des Mesozooplanktons aus der täglichen Produktion der Monate und bei fehlenden Monaten aus interpolierten Werten berechnet, wobei die Produktivität von Dezember bis Februar gleich null gesetzt wurde. Verwendet wurden die im Monitoring - Programm aus in situ- Messungen gewonnenen Werte der Primärproduktion.

### 2.3.3. Fischereiliche Daten

Abundanz, Biomasse und Tertiärproduktion von Hering und Sprotte ab dem Alter von einem Jahr beziehen sich auf altersspezifische Populationsanzahlen des Teils der Bornholmsee mit einer Tiefe > 60m, bestimmt mittels VPA (Virtuelle Populationsanalyse) und über Horizontalverteilungen aus internationalen Hydroakustik - Aufnahmen sowie Einheitsfängen. Zusätzlich wurden die quartalsbezogenen altersspezifischen Gewichte von Hering und Sprotte in der zentralen Ostsee herangezogen (Anhang KÖSTER 1994). Die Fläche innerhalb der 60m- Tiefenlinie beträgt 10804km<sup>2</sup>. Die Populationsanzahlen für September und Oktober 1988 entstanden durch lineare Extrapolation der Abnahme der Anzahlen von Juli bis August. Die Tertiärproduktion wurde nach der „increment summation“ - Methode, wie sie von THUROW (1984) angewandt wurde und auch im Bereich des Zooplanktons Anwendung findet (z.B. OMORI & IKEDA 1984), berechnet. Die Gleichung lautet modifiziert:

$$P_i = (W_T - W_{T-1}) * (N_T - b * N_T + b * N_{T-1})$$

$P_i$  = Tertiärproduktion der Altersklasse i

$W_T$  = Individualgewicht zum Zeitpunkt T

$N_T$  = Abundanz ~

b = Konstante, nach THUROW (1980) b = 0,5

Die Zeiteinheit beträgt hier ein Monat. Da W im Gegensatz zu N nur quartalsweise vorliegt, wird für die monatliche Produktion die Gewichtszu- oder -abnahme des Quartals durch drei dividiert.

Biomasse und Tertiärproduktion der Larven von Sprotte und Dorsch gehen auf folgende sich auf die 60m - Tiefenlinie beziehenden Anzahlen zurück (ZUZARTE unveröffl.):

## 2. Material und Methoden

Anzahl [ $10^9/10804\text{km}^2$ ]	Sprotte	Dorsch
April 1988/1989	11,2/718,5	2,8/3,5
Oktober 1988	5	0,1

Die April - Werte können für die Sprotte als Grenzwerte und für den Dorsch als Richtwerte für 1992 aufgefaßt werden. Für Juli 1991 gibt es direkt auf den  $\text{m}^2$  bezogene Anzahlen:

Sprotte	5,49	GRØNKJÆR (unveröffl.)
Dorsch	0,35	GRØNKJÆR (1994)

Der Bestand an Sprottenlarven wurde aus dem Tag- und Nachtwert gemittelt.

Das Naßgewicht der Sprottlarven wird nach ARRHENIUS & HANSSON (1993) mit  $700\mu\text{g}$  veranschlagt. Bei Dorschlarven ist aufgrund der Kenntnis der durchschnittlichen Körperlänge eine präzisere Angabe möglich. GRØNKJÆR (1994) gibt für Juli 1991 für die Oberfläche und die Tiefe jeweils einen mittleren Tages- und Nachtwert an. Diese werden, gewichtet nach der zugrundeliegenden Anzahl gemessener Fische, wiederum gemittelt. Aus der so erhaltenen Körperlänge von  $4,21\text{mm}$  wird gemäß einer von GAMBLE & HOUDE (1984) aufgestellten Längen - Gewichts - Beziehung ein Trockengewicht von  $78\mu\text{g}$  errechnet. Der C - Gehalt beträgt nach ELMGREN (1984) 10% des Naßgewichtes und nach COOMBS & HÅKANSON (1991) 37,5% des Trockengewichtes. Die tägliche potentielle Produktion erhält man nach

$$P = B * SGR$$

Die verwendete SGR (specific growth rate) für die Sprotte von  $0,135\text{d}^{-1}$  ist das arithmetische Mittel der von MUNK (1993) für zwei Körperlängen angegebenen Werte. Bezüglich der Dorschlarven geben FOLKVORD et al. (1994) für drei Kohorten jeweils eine Rate an. Das Mittel dieser drei Werte wird mit einem Wert von 10% von GAMBLE & HOUDE (1984) ein weiteres Mal gemittelt, so daß man eine SGR von  $0,113\text{d}^{-1}$  erhält. Die Wachstumsraten für die Larven von Sprotte und Dorsch wurden für April, Juli und Oktober verwendet. Die SGR hängt wie beim Zooplankton von der Temperatur und den Nahrungsverhältnissen ab. Die herangezogenen Literaturwerte sind Freilandbefunde oder beziehen sich auf größere Versuchsanlagen mit weitgehend natürlichen Bedingungen, d.h. es handelt sich bei ihnen nicht um bei einer bestimmten Temperatur ermittelte experimentelle Werte. Es muß aber auch bei den verwendeten Werten von Abweichungen zu den tatsächlichen Wachstumsraten, wie sie

unter den konkreten Verhältnissen in der Bornholmsee und zu den untersuchten Jahreszeiten besonders hinsichtlich der Temperatur herrschten, ausgegangen werden. Die Unsicherheiten in Bezug auf Anzahl und Größe der Fischlarven kommen noch dazu. Folglich kann der Anteil der Fischlarven an der Produktion der Fische nur einer groben Orientierung dienen.

Die Tageskonsumption von Hering und Sprotte an Biomassen taxonomischer Großgruppen innerhalb der 60m - Tiefenlinie, abgeschätzt auf Basis von MSVPA (Multispecies Virtual Population Analysis) - und VPA - Ergebnissen, ist dem Anhang von KÖSTER (1994) entnommen. Bei der Umrechnung des Naßgewichts der Konsumption auf C - Werte wurde nach ARRHENIUS & HANSSON (1992) ein einheitlicher C - Gehalt für alle Großgruppen von 5% angenommen, im Gegensatz zur Umrechnung des Naßgewichts auf den C - Gehalt hinsichtlich der Zooplankton - Biomasse, bei der für jede Großgruppe eigene Faktoren verwendet wurden (Kap. 2.3.1.2.). Die Konsumptionswerte vom April beziehen sich auf 1991, können aber wegen ähnlicher Fischbestände auf 1992 übertragen werden. Für die Larven von Sprotte und Dorsch wurde die Konsumption über die Produktion mit  $K_1 = 0,3$  (HOUDE 1989, ARRHENIUS & HANSSON 1993) berechnet.

### 2.4. Ergebnisse methodischer Kontrollen

#### 2.4.1. Fängigkeit

Über die Fängigkeit der verwendeten 47 $\mu$ m - Einsätze liegen von anderer Seite noch keine Befunde vor. Im Rahmen dieser Arbeit wurde sie verglichen mit der des BIOMOC - Netzes (335 $\mu$ m), in das der Einsatz auf o.a. Weise aufgehängt war, und mit der eines Niskin - Wasserschöpfers (30 l).

Aus Tab. 2.4.1.1. ist ersichtlich, daß die Fängigkeit des 335 $\mu$ m - Netzes für *Fritillaria* am schlechtesten und für Adulte von *Centropages* und wohl auch *Pseudocalanus* am besten ist. Da die Fängigkeit des 335 $\mu$ m - Netzes über das ganze Größenspektrum aber wesentlich schlechter ist als die des 47 $\mu$ m - Einsatzes, ist es zur Prüfung der Fängigkeitseigenschaften der 47 $\mu$ m - Einsätze nicht geeignet.

Tab. 2.4.1.1.: Quotient der Abundanzen, ermittelt aus 47 - und 335µm - Netzfängen

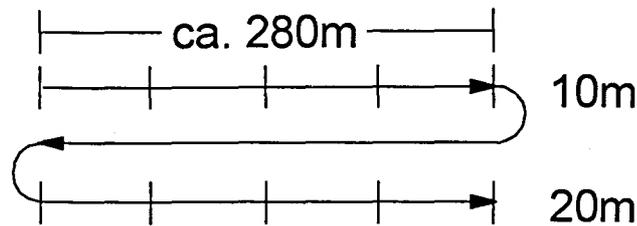
	$A_{50}/A_{335}$
PCIV	>62
AICVI	134
~	155
AbCVI	>112
TCV	>104
TCVI	37.3
~	30.0
CCVI	8.94
~	<10
<i>Evadne</i>	<30
<i>Fritillaria</i>	>2600

P = *Pseudocalanus minutus*, Al = *Acartia longiremis*, Ab = *Acartia bifilosa*, T = *Temora longicornis*, C = *Centropages hamatus*, O = *Oithona similis*. Darauf folgt das Copepodit - Stadium.

> bzw. < bedeutet, daß weniger als 20 Individuen aus dem 335- bzw. 47µm - Fang gezählt wurden und daher die präzise Angabe eines Faktors unrealistisch ist. Es wurden für jedes Stadium zwei 47/335µm - Paarfänge bearbeitet. Erübrigte sich, bedingt durch die </> - Angaben, der eine Faktor durch den anderen, wurde nur der aussagefähigere aufgeführt. Das Verhältnis der Öffnungsflächen von Einsatz und Netz beträgt 1 : 795. Für die aus dem 335µm-Netz ermittelten Abundanzen konnte die Tatsache, daß der 47µm - Einsatz dem Netz, in dessen Öffnung er hängt, Probenmaterial vorenthält, vernachlässigt werden.

Beim Vergleich der 47µm - Einsätze mit Wasserschöpfern ist das mit beiderlei Methoden zu beprobende Wasservolumen einigermaßen zur Deckung zu bringen. Die Probennahme fand in der Kieler Bucht bei Boknis Eck am 17.11.1993 statt. Schleppdauer und -geschwindigkeit des Netzes von 3min und 3kn waren durch die Probennahmestrategie in der Bornholmsee vorgegeben. Über diese Schleppstrecke von ca. 280m wurden in gleichmäßigem Abstand fünf Wasserschöpferstationen verteilt. Die beprobten Tiefen waren 10 und 20m.

Abb. 2.4.1.1.: Probennahme



| = Wasserschöpfer- Einsatz, |→| = BIOMOC - Schleppstrecke

Die Bearbeitung bezog sich nur auf Copepoden. Zu diesen wurden für jede Probe Längenhäufigkeiten ermittelt. Die Zählwerte der 5 Schöpferproben einer Tiefe wurden gemittelt und aus dem Mittel die Abundanz berechnet. Diese wurde mit der durch den  $47\mu\text{m}$ -Einsatz erhaltenen verglichen. Dabei wurden die Cephalothorax - Längen so zu Klassen zusammengefaßt, daß der mittlere Zählwert der 5 Schöpferproben und der Zählwert des  $47\mu\text{m}$ - Einsatzes bei den in Tab. 2.4.1.2. angegebenen Zählvolumina in einer Längensklasse in beiden Tiefen stets größer als 20 ist. In der untersten Längensklasse sind alle Nauplien zusammengefaßt. Die kleinste Meßeinheit sind  $20\mu\text{m}$ .

Tab. 2.4.1.2: Teilungsniveau mit dem Folsom - Teiler und entsprechende Zählvolumina

	Zahl der Teilungen	Zählvolumen [l]
S, N, 10m	4	1,88
S, N, 20m	6	0,469
S, C, 10m	2	7,5
S, C, 20m	3	3,75
E, N, 10m	7	2,88
E, N, 20m	8	1,1
E, C, 10m	6	5,76
E, C, 20m	6	4,39

S = Schöpferprobe, E =  $47\mu\text{m}$  - Einsatz, N = Nauplien, C = Copepodite

## 2. Material und Methoden

Tab. 2.4.1.3.: Quotient aus den mit Schöpfer und 47 $\mu$ m - Einsatz erhaltenen Abundanzen

	$A_S/A_E$ (10m)	$A_S/A_E$ (20m)	$\bar{\emptyset} A_S/A_E$
Nauplien	0,442	1,49	0,967
0,2-0,36mm CL	0,64	1,08	0,859
0,38-0,5mm CL	0,749	0,844	0,797
>0,52mm CL	0,763	0,481	0,622

CL = Cephalothorax - Länge

Aus Tab. 2.4.1.3. ist ersichtlich, daß insgesamt der 47 $\mu$ m - Einsatz größere Copepoden besser fängt als der Schöpfer. Die Abhängigkeit der Fängigkeit von der Größe der Copepoden hat auf 10m Tiefe zwar genau das umgekehrte Vorzeichen, aber der Trend auf 20m Tiefe ist ausgeprägter und daher bestimmend für den summarischen Trend beider Tiefen. Der Verdacht, daß große Copepoden der mit 4cm Durchmesser sehr kleinen Öffnung des 47 $\mu$ m - Einsatzes gut entkommen, kann durch diesen Vergleich mit dem Schöpfer nicht bestätigt werden. Wenn das Fluchtverhalten sich ausgewirkt haben sollte, so offensichtlich eher bei dem Schöpfer. Daß sich der Konus-, d.h. Ansaugeffekt, der beim „Nackthai“ für eine Fangeffizienzen von mehr als 100% sorgt (SCHNACK 1992), auch bei dem 47 $\mu$ m - Einsatz bemerkbar macht, kann aus den Quotienten für die nicht so beweglichen kleinen Copepoden nur dann geschlossen werden, wenn die Fangeffizienz des Schöpfers für kleine Copepoden 100% betragen würde. Darüberhinaus ist der Konuseffekt nicht besonders stark (13%), so daß schon geringe Abweichungen der Schöpfereffizienz von 100% den Nachweis des Konuseffektes zunichte machen würden. Der große Unterschied der Quotienten für die Nauplien in den beiden Tiefen beruht wahrscheinlich nicht allein auf der Variabilität in situ, sondern auch auf der hohen Anzahl von Teilungsschritten. Die mit der Anzahl von Teilungsschritten zunehmenden Unterschiede zwischen den Unterproben werden in folgendem Teilertest quantifiziert.

### 2.4.2. Teilertest

Eine Probe mit exakt 400 Copepoden wurde mit dem Folsom - Teiler insgesamt fünf mal geteilt. Nach jeder Teilung wurden sämtliche Unterproben ausgezählt.

Tab. 2.4.2.1.: Ergebnisse

Teilungsniveau	1/2	1/4	1/8	1/16	[1/32]
Mittelwert	193	96,3	47,8	23,8	11,9
Standardabweichung <sup>1</sup>	13	9,12	5,97	3,68	3,49
Var.-koeff. [%]	6,74	9,48	12,5	15,4	29,3
Sollwert- Mittelwert [%]	3,5	3,7	5,6	4,8	4,8
Summe aller Zählwerte	386	385	382	381	381
X <sup>2</sup> - Test-----	-----	-----	-----	-----	-----
X <sup>2</sup>	2,18	3,89	6,52	9,56	32,2
X <sup>2</sup> <sub>krit.</sub> (a = 5%)	3,84	7,81	14,1	25	45
a [%] bei Ablehnung von H <sub>0</sub> <sup>2</sup>	>30	>70	>30	<30	>10

<sup>1</sup> ~ der Grundgesamtheit, da alle Unterproben ausgezählt wurden

<sup>2</sup> a = Irrtumswahrscheinlichkeit

Die Abweichung des Zählwertes der Unterprobe von dem zu erwartenden Wert hat drei Ursachen: 1) die rein zufallsbedingte Variabilität der Unterproben untereinander, 2) der Verlust von Individuen bei der Teilung und Zählfehler und 3) die durch die Teilerkonstruktion und -aufstellung bedingte Bevorzugung einer der beiden Unterproben im Teilungsprozess. Die Standardabweichung, der Variationskoeffizient und der X<sup>2</sup> - Test erfassen alle Ursachen einschließlich des Zufalls. Die Standardabweichung nimmt mit der Anzahl der Teilungsschritte ab, der Variationskoeffizient zu. Die Standardabweichung spiegelt lediglich die Abnahme des Umfangs einer Unterprobe mit jeder Teilung wider, während der Variationskoeffizient die Zunahme der Variabilität angibt. Ähnliches sagt der X<sup>2</sup> - Test, allerdings ist hiermit der Trend erst von der zweiten Teilung ab zu beobachten. Die auftretenden Unterschiede zwischen den Unterproben sind bis hin zu 5 vorausgegangenen Teilungen bei 5%iger Irrtumswahrscheinlichkeit nicht groß genug, um die Hypothese, die Unterschiede der Unterproben seien nur auf den Zufall zurückzuführen, ablehnen zu können. Die Ablehnung dieser Hypothese ist allerdings bei fortgesetzter Teilung mit immer kleineren Irrtumswahrscheinlichkeiten verbunden.

Die zweite Ursache wirkt sich aus auf die durchschnittliche Höhe der Unterproben. Die prozentualen Abweichungen des Mittelwertes aller Unterproben vom Sollwert zeigen im Vergleich mit dem Variationskoeffizienten, wieweit das Auszählen mehrerer Unterproben die Annäherung an den Sollwert verbessern kann. Der Unterschied zwischen Mittelwert und Sollwert vergrößert sich im Gegensatz zur Variabilität der Unterproben nicht durchgehend mit der Anzahl der Teilungen. In diesem Teilterst kann von einem Zählfehler nicht zwingend

ausgegangen werden, da von einem Teilungsschritt zum nächsten die Summe der Zählwerte aller Unterproben niemals ansteigt. Der Verlust von 14 Copepoden gleich im ersten Teilungsschritt ist im Vergleich mit den Verlusten in den nächsten Teilungsschritten recht hoch. Der absolute Verlust von Individuen in Bezug auf die Gesamtprobe auf verschiedenen Teilungsniveaus ist durchaus vergleichbar, da die mit zunehmender Verdünnung einhergehende Abnahme der absoluten Verluste an Individuen bei höheren Teilungsniveaus hinsichtlich einer Unterprobe in etwa kompensiert wird durch die Aufsummierung der Verluste einer größer werdenden Zahl von Unterproben.

Nicht eigens in der Tabelle erfaßt sind Abweichungen des Zählwertes einer Unterprobe von dem erwarteten Wert, die auf die durch die Teilerkonstruktion und -aufstellung bedingte Bevorzugung einer der beiden Unterproben im Teilungsprozess zurückzuführen sind. Ein eindeutiges Ergebnis ergab sich aus dem Test nicht: die linke Unterprobe enthielt nach 17 Teilungen mehr Individuen als die rechte, die rechte Unterprobe nach 11 Teilungen mehr Individuen als die linke. Zudem wird die Aufstellung des Teilers vor jeder Teilungsserie neu justiert.

Die aus der fünften Teilung hervorgehenden Unterproben eignen sich nur beschränkt für eine Auswertung, denn die Teilung geringer Individuenzahlen vergrößert die Variabilität unverhältnismäßig (van GUELPEN 1982).

### 2.4.3. Test auf Verklumpung

Der o.a. Teiltertest sagt etwas aus über die „ideale“ Probe, in der nur eine verhältnismäßig geringe Wechselwirkung zwischen den Copepoden während der Teilung anzunehmen ist. Diese Voraussetzung ist nicht bei jeder Probe gegeben. In Abhängigkeit von Jahreszeit und Tiefe kann eine Verklumpung der zu teilenden Individuen durch hohe Phytoplankton- und Detrituskonzentrationen (GRIFFITHS 1984) oder Mucopolysaccharide begünstigt werden. Tests wurden für jeden Monat, aus dem Proben bearbeitet wurden, und nur hinsichtlich der Copepoden durchgeführt. Mit den Proben vom April 1992 wurde auch die Abhängigkeit der Verklumpung von der Körpergröße der Copepoden überprüft. Verglichen wurden stets die beiden Unterproben des letzten Teilungsschrittes.

Tab. 2.4.3.1.: t-Test für Paardifferenzen

	April 1992		Juli 1991	Okt. 1988
	Nauplien	Copepodite	Copepodite	Copepodite
n	5	5	5	4
t	0,345	0,929	0,631	0,799
$t_{\text{krit.}} (a = 5\%)$	2,78	2,45	2,78	3,18
a [%] bei Ablehnung von $H_0$	>50	>30	>50	>40

Um die Hypothese, bei den getesteten Unterproben läge kein Unterschied vor, abzulehnen, müssen wesentlich höhere Irrtumswahrscheinlichkeiten als 5% in Kauf genommen werden. Im Falle einer Ablehnung ist  $a$  im April am kleinsten, d.h. der Unterschied zwischen den beiden Unterproben einer Teilung war bei diesen Proben am größten. Der Unterschied ist bei den Copepoditen auch größer als bei den Nauplien in diesem Monat. Diese alters- und saisonbezogene Differenzierung soll nicht zu allgemeineren Aussagen führen. Dazu ist der Probenumfang zu klein. Da eine Ablehnung der Gleichheit der Unterproben im Teilertest (Tab. 2.4.2.1.) nach einem Teilungsschritt mit einer gleich hohen Irrtumswahrscheinlichkeit behaftet ist wie in diesem Test, weist darauf hin, daß in den bearbeiteten Proben das Ausmaß der Verklumpung nicht so groß ist, daß ihretwegen von einer zusätzlichen Variabilität in den Zählwerten auszugehen wäre. Die im Teilertest gewonnenen Resultate können also durchaus hinsichtlich der bearbeiteten natürlichen Proben als Orientierung dienen.

#### 3. Ergebnisse

Dieses Kapitel führt nicht nur die Ergebnisse eigener Analysen, sondern auch deren Auswertung, außerdem aus der Verarbeitung von anderen Datensätzen gewonnene Zahlenwerte und solche Ergebnisse, die sich aus der gemeinsamen Auswertung dieser Datensätze unterschiedlicher Herkunft ableiten lassen, an. Neben den eigenen Daten werden hier also auch solche aus dem Ostsee - Monitoring - Programm (Kap. 3.3.) und fischereiliche Daten von KÖSTER (1994) (Kap. 3.2.2. und 3.2.3.) behandelt.

#### 3.1. Vertikalaufnahmen

##### 3.1.1. Hydrographie

Die Profile der Temperatur, des Salzgehaltes, der Dichte und der Sauerstoffkonzentration sind in Abb. 3.1.1.1. dargestellt. Aufgenommen wurden sie auf der Station der Probennahme mit maximal 4¼h Zeitabstand zur Probennahme (s. Kap. 2). Die Dichte wird an der Oberfläche durch die Temperatur und in der Tiefe durch den Salzgehalt bestimmt. Die für die zentrale Ostsee typische Gliederung in eine temporäre Oberschicht, die Zwischenschicht, auch als Winterwasser bezeichnet, und das Tiefenwasser war erkennbar. Als Oberschicht soll hier der Bereich der Wassersäule gemeint sein, der durch die sommerliche Erwärmung aus dem in der kalten Jahreszeit bis an die Wasseroberfläche reichenden Winterwasser hervorgeht. Die temporäre Thermokline ist im Vergleich zur permanenten Halokline im Dichteprofil nur schwach ausgeprägt. Die Tiefe der Halokline war etwas variabel und reichte von ca. 49m im Juli 1991 bis ca. 55m im April 1992. Die Dichte betrug an der Oberfläche 1004,4kg/m<sup>3</sup> im Juli 1991 bis 1005,9kg/m<sup>3</sup> im April 1992 und in der Tiefe 1012,0kg/m<sup>3</sup> bis 1013,5kg/m<sup>3</sup>, letzteres im April 1992.

Im April 1992 waren nur Winter- und Tiefenwasser vorhanden. Die Halokline wies zugleich einen Temperatursprung auf, das Winterwasser hatte eine Temperatur von 3,7-4,7°C und das Tiefenwasser von 5,8-6,9°C. Die winterliche Durchmischung erreichte also den Boden nicht (FRANCK 1985) und das Temperaturminimum wird immer die ja permanente Zwischenschicht aufweisen. Die Zweiteilung der erwärmten Oberschicht im Juli 1991 kam durch die nicht die ganze Tiefe dieser Schicht erfassende oberflächliche Durchmischung zustande. Die durchmischte Schicht hatte eine Temperatur von 16-17°C und reichte bis zur oberen Thermokline auf 14-15m Tiefe. Im unteren Abschnitt der erwärmten Oberschicht bis ca. 22m Tiefe herrschten 11-11,4°C.

### 3. Ergebnisse

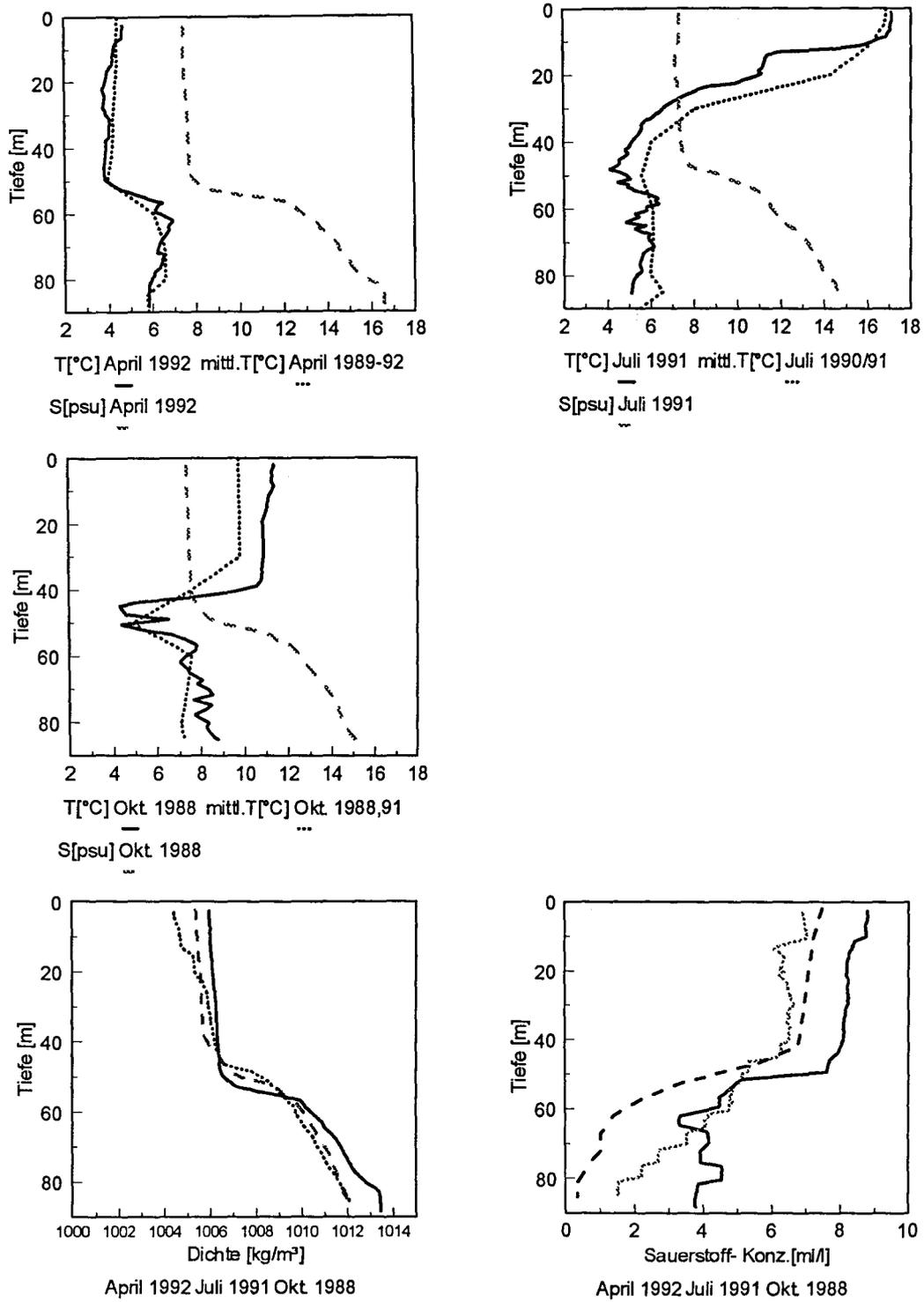


Abb. 3.1.1.1.: CTD-, Dichte- und Sauerstoffprofile an den jeweiligen Stationen im Bornholmbecken. Die mittlere Temperatur wurde aus BMP - Daten (s.a. Abb. 3.3.1.1.) berechnet.

### 3. Ergebnisse

Die untere, die Oberschicht begrenzende Thermokline ging fließend in die Schicht des Winterwassers über, wobei die Temperatur kontinuierlich bis auf 4,1°C sank. Die Temperatur des Tiefenwassers unterhalb der Halokline schwankte von 4,8-6,9°C. Im Oktober 1988 reichte die durchmischte Oberschicht bis in eine Tiefe von ca. 39m und hatte eine Temperatur von 10,6-11,4°C. Die oben durch die Thermokline und unten durch die Halokline begrenzte dünne Schicht des Winterwassers, die sich im Dichteprofil kaum von der Oberschicht absetzte, hatte eine Mindesttemperatur von 4,3°C, das Tiefenwasser eine Temperatur von 7,0-8,8°C. Ein Warmwassereinstrom im Jahre 1988 sorgte nach MATTHÄUS & CARLBERG (1990) mit für einen längerfristigen, d.h. seit Mai 1986 andauernden Temperaturanstieg in der Bornholmsee, der in 80m Tiefe 0,79°C pro Jahr betrug.

Das Salzgehaltsprofil hatte in den drei Monaten einen sehr ähnlichen Verlauf. Ein Vergleich der Salzgehaltswerte der Monate an der Oberfläche und in der Tiefe ergab die gleiche Reihenfolge wie bezüglich der Dichte (s.o.). Der Oberflächensalzgehalt betrug 7,45, 7,1 und 7,4 im April 1992, Juli 1991 und Oktober 1988 und überschritt bis zur Halokline 8 nicht. Unter der Halokline stieg der Salzgehalt von ca. 12 (im Juli 1991 ca. 11) auf 16,6, 14,6 und 15,1 in den jeweiligen Monaten an. Der hohe Salzgehalt am Boden im April 1992 war ein Hinweis auf den vorausgegangenen Einstrom von Kattegatwasser.

Die damit verbundene Tiefenbelüftung zeigte sich im hohen Sauerstoffgehalt dieses Monats am Boden von 3,8ml/l bzw. einer Sättigung von 48,2%. Das O<sub>2</sub> - Minimum der Wassersäule von 3,3ml/l bzw. 42,4% hingegen befand sich auf einer Tiefe von 63m. Das Maximum unterhalb der Halokline betrug ca. 4,7ml/l oder ca. 60%. Oberhalb der Halokline war die O<sub>2</sub> - Konzentration ebenfalls die höchste aller drei Monate, nämlich 7,6-8,8ml/l oder 87-103%. Im Juli 1991 betrug die O<sub>2</sub> - Konzentration 6,9ml/l an der Oberfläche, erreichte ein Maximum von 7,1ml/l bzw. 96% auf 10m Tiefe, sank bis zur Halokline auf 6,2ml/l und dann mehr oder weniger kontinuierlich ohne steileren Abfall bis auf 1,5ml/l bzw. 19% am Boden. Im Oktober 1988 betrug der O<sub>2</sub> - Gehalt 7,5ml/l bzw. 102% an der Oberfläche. Aufgrund der trotz geringerer O<sub>2</sub> - Konzentration ähnlich hohen O<sub>2</sub> - Sättigung wie im April 1992 können die hohen April - Werte auf die höhere Löslichkeit von O<sub>2</sub> bei geringeren Wassertemperaturen zurückgeführt werden. Im Oktober 1988 fiel der O<sub>2</sub> - Gehalt in 42 bis 62m Tiefe von 6,8ml/l auf 1,4ml/l und erreichte am Boden einen Wert von 0,35ml/l bzw. 4,7%, den niedrigsten bodennahen Wert aller drei Profile. Das könnte daran liegen, daß, wie MATTHÄUS (1993) feststellte, ebenfalls 1991 eine Einstromsituation vorlag, die dafür sorgte, daß die bodennahe O<sub>2</sub> - Konzentration vom Juli dieses Jahres höher war als die vom gleichen Monat des Vorjahres

von 0,25ml/l (SCHWARTZER 1992) und auch nicht ganz so niedrig wie die von Oktober 1988, dem nach MATTHÄUS & CARLBERG (1990) ein seit Januar 1983 bestehender abnehmender Trend im Salzgehalt vorausging. Dieser betrug an der Oberfläche 0,13 und in 80m Tiefe 0,42 pro Jahr. Trotzdem ist der Bodensalzgehalt im Oktober 1988 höher als im Juli 1991 (s.o.), was zeigt, daß der Einstrom 1991 nur ein begrenztes Ausmaß gehabt haben konnte und sowieso schwächer als 1992 war. Die hohe O<sub>2</sub> - Konzentration am Boden im April 1992 kann aber auch nicht lange vorgehalten haben, denn bereits zur Laichzeit von Dorsch und Sprotte im Mai/ Juni war sie auf das Niveau des Vorjahres zurückgegangen (WIELAND 1995). Generell waren die Einstromsituationen von 1991 und 1992 nach MATTHÄUS (1993) keine größeren Salzwassereinbrüche, da eine nennenswerte Erneuerung des Bodenwassers im Bornholmbecken nicht zu beobachten war. Nach FONSELIUS & NEHRING (1990) nahm der O<sub>2</sub> - Gehalt in 80m Tiefe von 1965 bis 1988 jährlich um 0,06ml/l und von 1977 bis 1988 um 0,15ml/l ab.

Die grundsätzliche Notwendigkeit von Einstromlagen für die Belüftung des Tiefenwassers im Bornholmbecken resultiert daraus, das die winterliche Konvektion, die sonst in Schelfmeeren nahezu sauerstoffgesättigtes Oberflächenwasser bis in Bodennähe befördert, den Boden hier, wie oben schon angesprochen, wegen der durch den Salzgehalt stabilisierten Dichteschichtung nicht erreicht. Nach DIETRICH & SCHOTT (1974) sind anhaltende westliche Winde für den Einstrom von salzhaltigem Wasser aus dem Skagerrak in die westliche Ostsee verantwortlich. Hier hat es eine höhere Dichte als das vergleichsweise salzärmere Oberflächenwasser und sinkt, mit Sauerstoff weitgehend gesättigt, in die Tiefe. Nun weitgehend unabhängig von der Windrichtung und -geschwindigkeit läuft dieses Wasser vom Arkona - Becken durch das Bornholm - Gatt in das Bornholmbecken (STIGEBRANDT 1987). Das neu eingeströmte salzhaltige Bodenwasser läuft ohne Windeinfluß erst dann durch die Stolper Rinne in das Gotlandbecken ab, wenn das Bornholmbecken bis zur Höhe der Stolper Schwelle gefüllt ist, bei anhaltenden nördlichen und östlichen Winden auch vorher (KRAUSS & BRÜGGE 1991).

Wie Simulationsrechnungen zur windangetriebenen Strömung von KRAUSS & BRÜGGE (1991) und LEHMANN (1992) sowie Driftereinsätze bei der Verfolgung von Eikohorten (WIELAND 1989a) und planktologische Untersuchungen (KAHRU et al. 1986) gezeigt haben, treten sowohl antizyklonische wie zyklonische Wirbel in unterschiedlicher Größe und Ausprägung in der Bornholmsee auf. Derartige horizontale Strukturen sind weniger beständig als vertikale. KAHRU et al. (1986) zeigten anhand von Satellitenaufnahmen von der

### 3. Ergebnisse

Bornholmsee solche Wirbel - ähnlichen Strukturen mit mehr oder weniger ausgeprägten Fronten dazwischen. Die Fronten seien aber von einer kleineren Größenordnung und nicht so dauerhaft wie auf ozeanischen Schelf - Analogen. Derartige Bilder von der Bornholmsee standen auch für Oktober 1988 zur Verfügung.

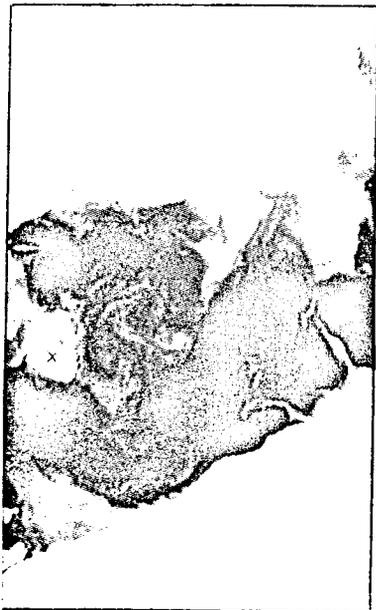


Abb. 3.1.1.2.: Satellitenaufnahmen der Oberflächentemperatur der Bornholmsee, oben vom 4.10., unten vom 22.10.1988. Das Kreuz in der unteren Aufnahme bezeichnet die Insel Bornholm. Mit zunehmender Helligkeit nimmt die Temperatur ab. So ist am 4.10.1988 aufgrund der Windlage der Auftrieb kalten Zwischenwassers in der Hanöbucht zu sehen.

#### 3.1.2. Zooplankton

##### 3.1.2.1. Vertikalverteilung der Abundanzen

Die Verteilungen sind als absolute Abundanzen, nicht als Prozentsätze aufgeführt. So ist eine Einschätzung der Abundanzen bei gleicher oder an den Grad der Zusammenfassung von Stadien angepaßter Abszissen - Skalierung über das einzelne Profil hinaus möglich. Es sind nur Verteilungen angegeben, bei denen auf mindestens einer Tiefe 20 Individuen oder mehr gezählt wurden (vgl. Tests auf Saisonalität und Stadienabhängigkeit der Verteilung). Der Schwerpunkt liegt auf der Betrachtung der Eigenschaften einzelner Stadien und nicht auf der Zusammenfassung zu größeren Kategorien wie NI-VI, CI-III, CIV-V, CI-VI und NI-CVI. Ob innerhalb solcher Kategorien die Vertikalverteilung derart einheitlich ist, daß eine Zusammenfassung mehrerer Stadien aufgrund der Verteilung gerechtfertigt ist, kann daraufhin immer noch geprüft werden. Für die ontogenetische und saisonale Betrachtung wurde die mittlere Tiefe herangezogen, wobei die Tiefen durch die Abundanzen gewichtet waren (s.a. Kap. 2.3.1.5.). Das arithmetische Mittel repräsentiert bei bimodalen Verteilungen nicht die bevorzugte Aufenthaltstiefe, ist aber dennoch geeignet, um summarische Verschiebungen in der Vertikalen aufzudecken. Außerdem entstehen scheinbar ausgeprägt bimodale Verteilungen bei allgemein geringer Abundanz häufiger, denn die zwischen zwei Maxima liegenden, manchmal aber fast genauso hohen Dichten kommen in dem Profil oft nicht mehr zur Darstellung, weil sie das quantitative Niveau nicht erreichen. Zu berücksichtigen ist, daß die mittlere Tiefe nicht aus den Profilen ermittelt wurde, sondern nicht quantitativ besetzte Tiefen miteinschließt.

##### 3.1.2.1.1. *Pseudocalanus minutus*

Obwohl von *P. minutus* in der Ostsee mehrere Generationen pro Jahr heranwachsen, verschiebt sich das Spektrum der Stadien, zu denen Verteilungen aufgestellt werden konnten, von April bis Oktober stetig hin zu älteren Stadien. Dem entspricht ein stetiger Anstieg des mittleren Stadiums im Jahresverlauf (Abb. 3.1.2.1.10.4.), wie man es von univoltinen Arten kennt. Die Vertikalprofile sind in Abb. 3.1.2.1.1.1.a-c dargestellt. Im Frühjahr konnten maximale Abundanzen von 9880 Ind./m<sup>3</sup> für die Metanauplien (NIV-VI) in 25m und für das CI - Stadium von 4290 Ind./m<sup>3</sup> in 30m Tiefe festgestellt werden.

### 3. Ergebnisse

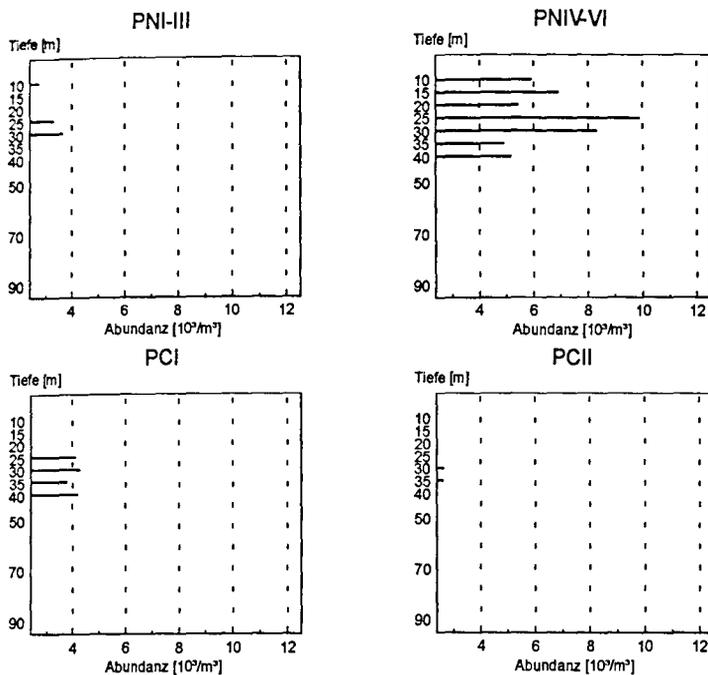


Abb. 3.1.2.1.1.a: Vertikalverteilung der Abundanz der Stadien von *Pseudocalanus minutus* im April 1992. N = Nauplius-, C = Copepoditstadium. Die auf der Ordinate bezeichneten Tiefen geben mit Ausnahme der 90m - Tiefe die beprobten Tiefenstufen an. Die Abszisse beginnt nicht bei  $0\text{m}^{-3}$ , sondern bei einer Abundanz, die der von 20 gezählten Copepoden entspricht. Unter diesem Level können Angaben über die Abundanz nicht als quantitativ betrachtet werden. Die Skalierung der Abszisse richtet sich nach der Anzahl der zusammengefaßten Stadien und nach der maximalen Abundanz, die in der jeweiligen Art je auf einer Tiefenstufe für ein Stadium bzw. vergleichbare Gruppen von Stadien gefunden wurde. Die Balkenbreite soll 1% des Ordinatenabschnitts betragen, der einer Tiefendifferenz von 5m entspricht, genauso wie der Durchmesser der Öffnung des  $47\mu\text{m}$  - Einsatzes mit 4cm fast 1% eines 5m tiefen Wassersäulenabschnittes erfaßt, d.h. die Balkenbreite ist, soweit möglich, maßstabsgetreu.

Die Metanauplien waren bis 40m Tiefe einschließlich über den gesamten Bereich oberhalb der Halokline verbreitet, während das CI - Stadium, dessen Maximum sich kaum von den Dichten der anderen Tiefen unterschied, in den oberen 20m nicht mehr quantitativ auftrat. Im Juli 1991 waren die Metanauplien quantitativ nur noch in 5m Tiefe vertreten. Die maximale Dichte im Juli in einer bestimmten Tiefe, die des CII - Stadiums in 15m, betrug nur  $4140\text{ Ind./m}^3$ . Das CII - Stadium war unterhalb von 25m Tiefe nicht mehr, das CIII - Stadium nur in 35m und das CIV - Stadium zusätzlich noch in 75m quantitativ gefangen worden.

### 3. Ergebnisse

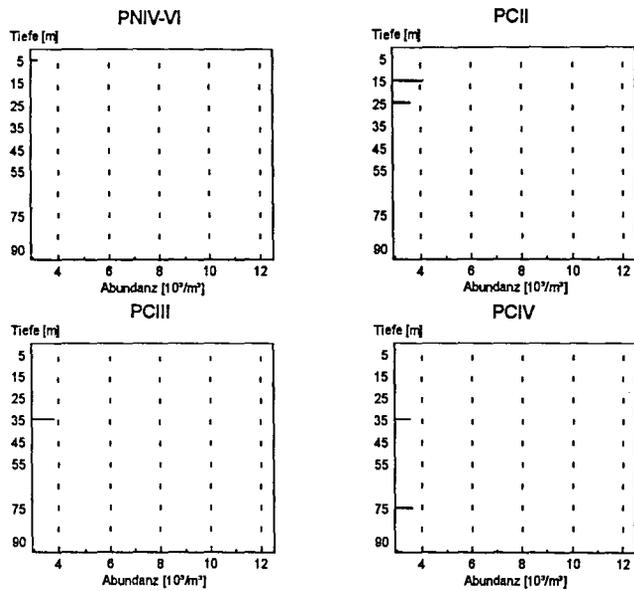


Abb. 3.1.2.1.1.1.b: Vertikalverteilung der Abundanz der Stadien von *Pseudocalanus minutus* im Juli 1991.

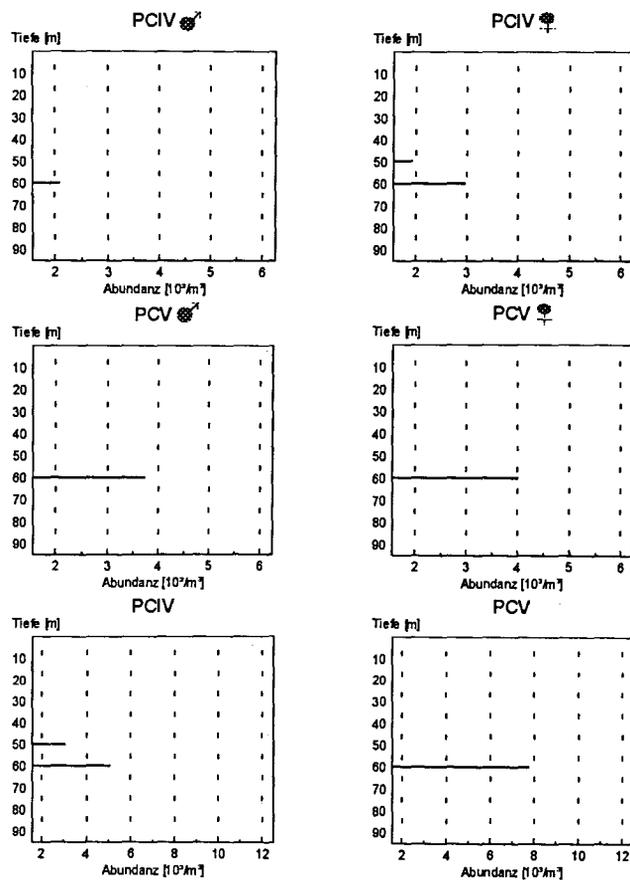


Abb. 3.1.2.1.1.1.c: Vertikalverteilung der Abundanz der Stadien von *Pseudocalanus minutus* im Oktober 1988.

### 3. Ergebnisse

Im Oktober 1988 war oberhalb der Halokline von *Pseudocalanus* kein einzelnes Stadium mehr quantitativ zu finden. Faßt man die CI-III - Stadien zusammen, so treten diese nur in 50m Tiefe, d.h. innerhalb der Halokline, quantitativ auf. CIV - Stadien kommen in 60m nennenswert vor, v.a. weibliche aber auch noch in 50m. Die maximale Abundanz auf einer Tiefenstufe betrug 7770 Ind./m<sup>3</sup> für das CV - Stadium in 60m. In 50m Tiefe wurde dieses nun nicht mehr quantitativ gefangen. Die Individuen hatten zu dieser Zeit durchgehend einen Ölvorrat für die Überwinterung angelegt.

Die Tendenz hin zu größeren Aufenthaltstiefen tagsüber innerhalb der Ontogenese konnte auch im statistischen Vergleich der Vertikalverteilungsschwerpunkte festgestellt werden. Signifikante Unterschiede von einem Stadium zum nächsten ergaben sich zu jeder Jahreszeit. Der deutlichste Abstieg zwischen zwei benachbarten Stadien war der zwischen dem CIII - und CIV - Stadium im Juli 1991. Er betrug 12,9m (Abb. 3.1.2.1.1.2.).

Im Oktober 1988, wo bezüglich der CIV - und CV - Stadien die Abundanzen beider Geschlechter zur Erstellung eines Vertikalprofils ausreichten, konnte in beiden Stadien kein signifikanter Unterschied in der Tiefe der Vertikalverteilungsschwerpunkte beider Geschlechter festgestellt werden (Tab. 3.1.2.1.1.1.).

Tab. 3.1.2.1.1.1.: Vergleich der mittleren Tiefen der Geschlechter

Art/ Stadium	Monat	X <sup>2</sup>	p[%], 2-seitig
PCIV	Okt.	0.1	ns
PCV	Okt.	2.1	ns
AICVI	Juli	66.3	<0.1
AbCVI	Juli	22.9	<0.1
TCIV	Juli	14.2	<0.1
	Okt.	0.9	ns
TCV	Juli	9.3	<1
TCVI	Juli	27.6	<0.1

Die Abkürzungen für Art und Stadium entsprechen denen, die im Anhang für die Tab. A, C und D aufgelistet sind.

Der Vergleich der Vertikalverteilungsschwerpunkte bezüglich der Jahreszeiten zeigte vom Frühjahr zum Sommer hin einen Aufstieg der Metanauplien und einen Abstieg der CII - Stadien.

### 3. Ergebnisse

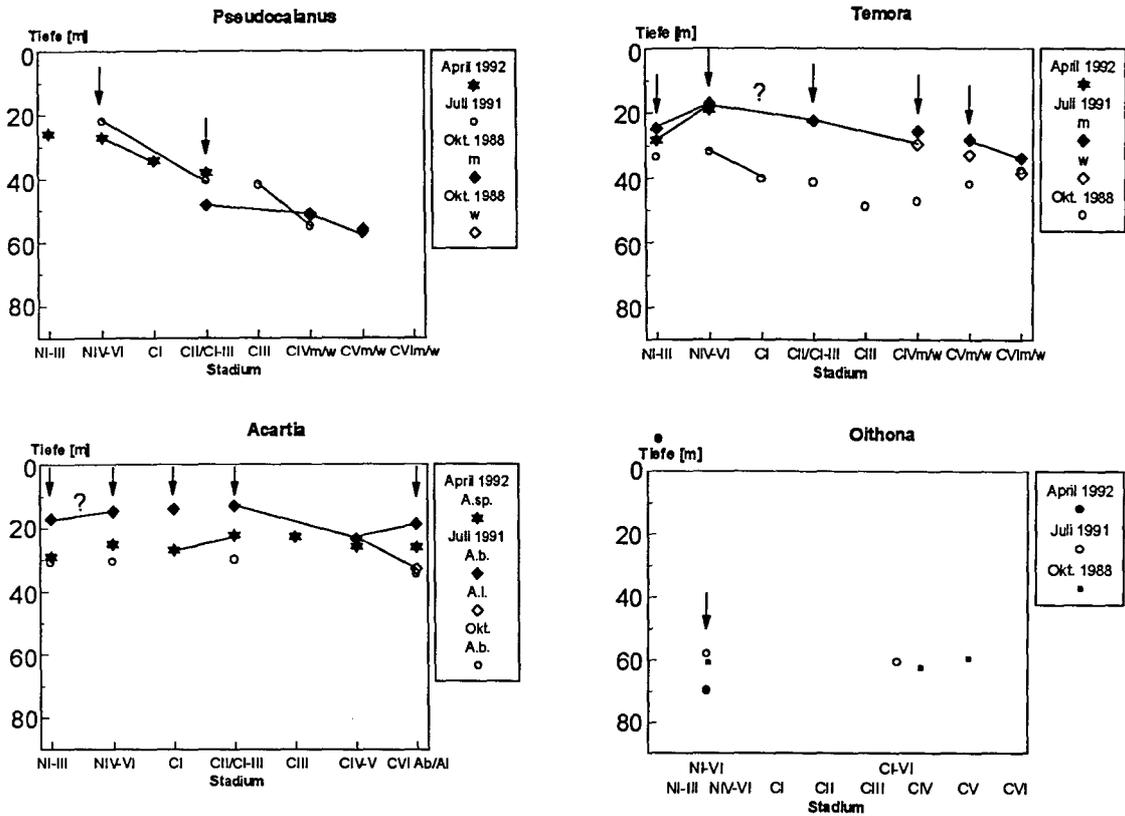


Abb. 3.1.2.1.1.2.: Mittlere Tiefen in Abhängigkeit von der Ontogenese und den Jahreszeiten. Die Striche markieren signifikante Änderungen der mittleren Tiefe in der Ontogenese und die Pfeile solche in saisonaler Hinsicht, wobei sich in letzterem Falle bei drei mittleren Tiefen wenigstens zwei signifikant unterscheiden. Die Fragezeichen markieren Unterschiede an der 5% - Signifikanzgrenze, wo je nachdem, ob weibliche oder männliche Vertreter der älteren Stadien für den multiplen Vergleich herangezogen werden, das 5% - Niveau mal über- und mal unterschritten wird. Manchmal wurden Stadien zusammengefaßt, um eine Mindesthöhe der zugrunde liegenden Zählwerte zu gewährleisten.

Vom Sommer zum Herbst hin konnte man für die CII - Stadien nur in Kombination mit den CI- und CIII - Stadien einen weiteren Abstieg um 8,2m, die stärkste Verschiebung des Vertikalverteilungsschwerpunktes in saisonaler Hinsicht bei *Pseudocalanus*, verzeichnen (Abb. 3.1.2.1.1.2.).

### 3. Ergebnisse

#### 3.1.2.1.2. *Acartia* sp.

Die Gattung *Acartia* besteht in der Bornholmsee aus zwei Arten. Die Abundanzen sind also vor einem Vergleich mit denen der übrigen Copepodenarten zu halbieren. Im April 1992 nahmen die jüngeren und älteren Nauplien wie die älteren Nauplien von *Pseudocalanus* bis 40m einschließlich den ganzen Bereich oberhalb der Halokline ein (Abb. 3.1.2.1.2.1.). Bei den NI-III - wie bei den NIV-VI - Stadien lag das Maximum in 25m Tiefe. Bei den NI-III - Stadien war es mit 13200 Ind./m<sup>3</sup> wenig größer als bei den Metanauplien. Die größte Dichte jenseits der Nauplien auf einer Tiefenstufe zeigte das CI - Stadium. Sie betrug in 25m 4940 Ind./m<sup>3</sup>. Auf mindestens einer Stufe quantitativ traten auch schon das CII - Stadium und vom Vorjahr noch Adulte auf. Stark gegenüber anderen Tiefen hervortretende Maxima gab es bei keinem dieser Stadien. Man kann daher vermuten, daß bei allgemein höheren Abundanzen die Verteilung die gleiche wäre wie bei den Nauplien. Die Tendenz dahin zeigt sich beim CI - Stadium am besten.

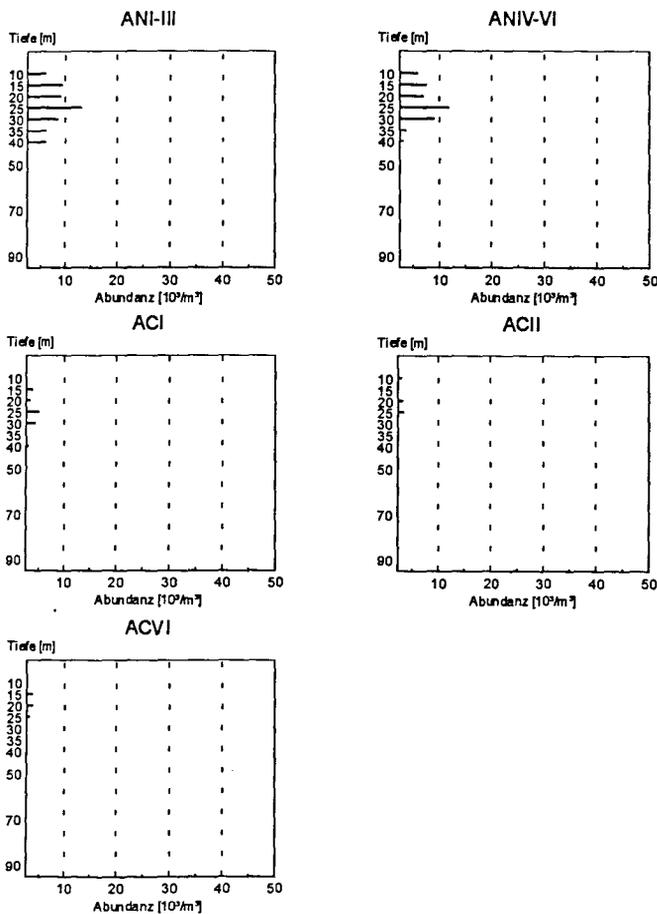


Abb. 3.1.2.1.2.1.a: Vertikalverteilung der Abundanz von *Acartia* - Stadien im April 1992.

### 3. Ergebnisse

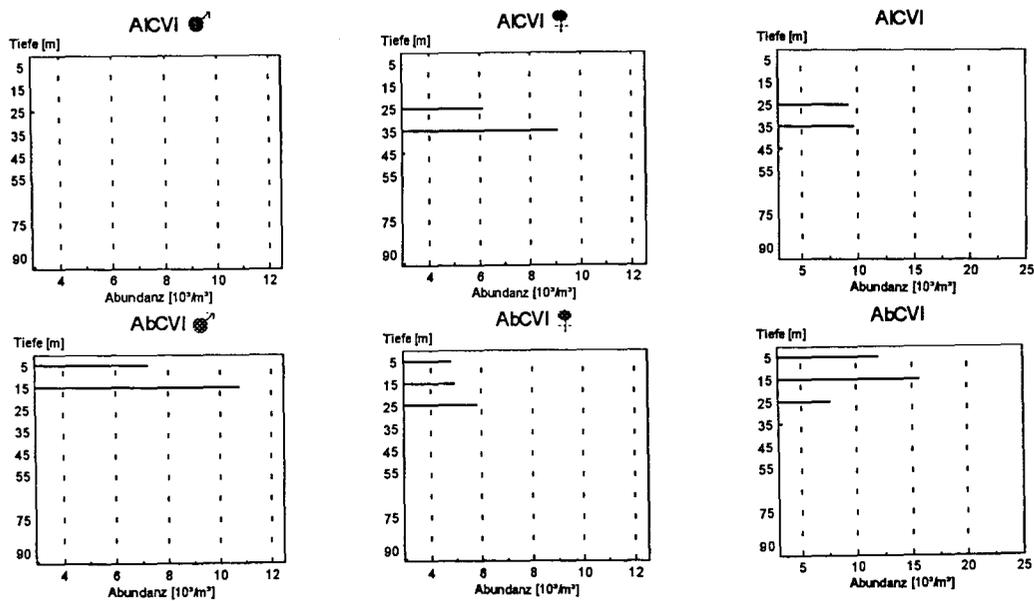
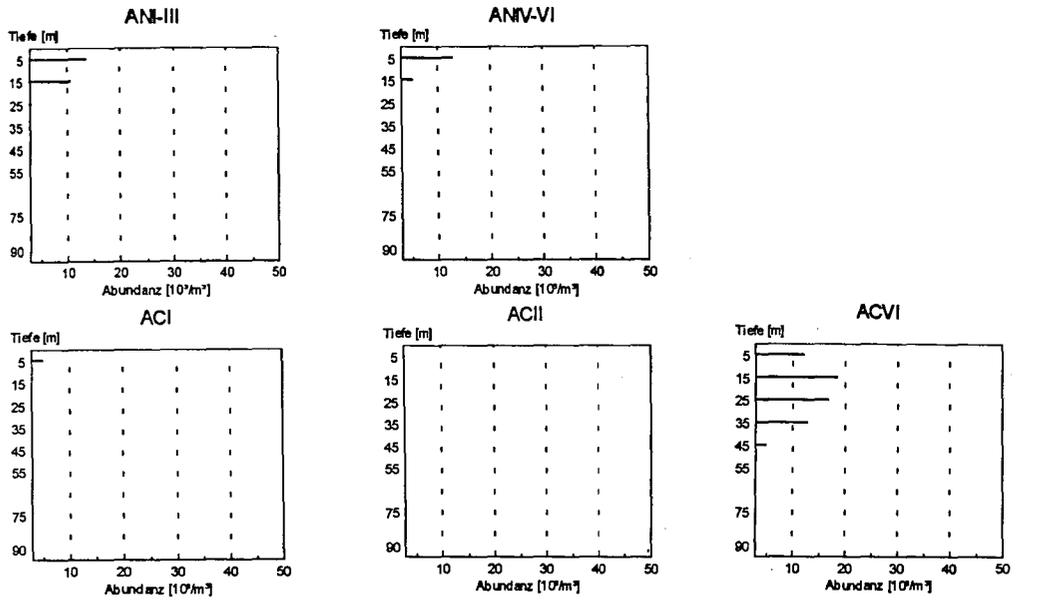


Abb. 3.1.2.1.2.1.b: Vertikalverteilung der Abundanz von *Acartia* - Stadien im Juli 1991. Oben sind verschiedene Stadien dargestellt, unten ist das CVI - Stadium aufgeschlüsselt.

### 3. Ergebnisse

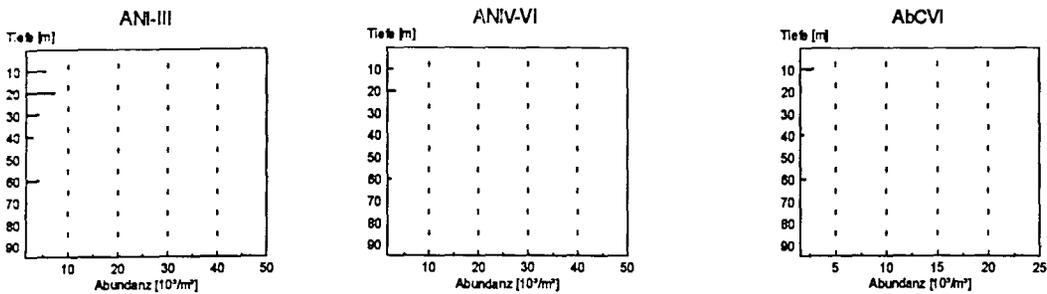


Abb. 3.1.2.1.2.1.c: Vertikalverteilung der Abundanz von *Acartia* - Stadien im Oktober 1988.

Im Juli beschränkten sich die Nauplien im Gegensatz zum April im wesentlichen auf die oberen 15m. Die größte Naupliendichte von *Acartia* war die der NI-III - Stadien mit 13700 Ind./m<sup>3</sup> in 5m Tiefe. Auch zu dieser Zeit waren die Copepodite schwach vertreten, die jüngeren (CI, CII) quantitativ ausschließlich in 5m Tiefe, die älteren zusammengefaßt (CIV-V) in 25m. Das Maximum der weit stärker vertretenen Adulten lag mit 18500 Ind./m<sup>3</sup> in 15m Tiefe (s. oberer Teil der Abb. 3.1.2.1.2.1.b.). Es bestand fast ausschließlich aus *A. bifilosa*, deren Tiefenspektrum von 5-35m reichte, während *A. longiremis* erst ab 25m Tiefe quantitativ auftrat. Die beiden Arten unterscheiden sich hinsichtlich der Tiefe also zumindest in diesem Monat, wenn sich auch die Tiefenspektren überschneiden. Für einen Artvergleich bezüglich der anderen beiden Monate lagen von *A. longiremis* keine ausreichenden Individuenzahlen vor. Die Unterscheidung der Geschlechter in den beiden Arten ergab, daß die CVI - Männchen von *A. bifilosa* in 5 und 15m Tiefe dominierten, dafür aber in 25m Tiefe gar nicht mehr quantitativ auftraten. *A. longiremis* gab es fast ausschließlich als Weibchen. Im Oktober 1988 waren die Abundanzen allgemein geringer. 7450 Ind./m<sup>3</sup> des NI-III - Stadiums in 20m Tiefe waren diesmal für die Nauplien maximal. Außer den Nauplien waren nur noch die Adulten von *A. bifilosa* mit einem Maximum von 2980 Ind./m<sup>3</sup> in 10m Tiefe quantitativ vertreten. Kennzeichnend für diesen Monat war, daß alle Stadien, also sowohl die *Acartia* - Nauplien als auch die Adulten von *A. bifilosa*, die Halokline z.T. überschritten. Faßt man die CI-III - Stadien zusammen, so erhält man nennenswerte Abundanzen ebenfalls für ober- und unterhalb der Halokline.

Die Verschiebungen des Vertikalverteilungsschwerpunktes im Lauf der Ontogenese (Abb. 3.1.2.1.1.2.) unterliegen bei *Acartia* keinem so deutlichen Trend wie bei *Pseudocalanus*. Außerdem sind die Signifikanzen z.T. niedriger. Verschiebungen konnten bis auf eine Ausnahme nur im Juli 1991 festgestellt werden. Am deutlichsten war der Unterschied

### 3. Ergebnisse

zwischen benachbarten Stadien bei den älteren *Acartia* - Copepoditen (CIV-V) einerseits und den Adulten von *A. longiremis* andererseits. Letztere halten sich im Durchschnitt 9,5m tiefer auf. Ganz grundsätzlich konnte bei *Acartia* aber weder von einem Auf- noch einem Abstieg im Laufe der Individualentwicklung die Rede sein. Möglicherweise ergäbe sich ein ganz anderes Bild, wenn man die beiden Arten über alle Stadien hinweg getrennt betrachten würde.

Der Vergleich der mittleren Tiefen der Geschlechter (Tab. 3.1.2.1.1.1.) der Adulti ergab für die Weibchen von *A. bifilosa*, wie oben schon angedeutet, und auch für die von *A. longiremis* etwas größere Aufenthaltstiefen als für die Männchen (3,3 bzw. 9m Differenz).

Hinsichtlich der Saisonalität der Tagesaufenthaltstiefen (Abb. 3.1.2.1.1.2.) fiel auf, daß sich die Nauplien und jüngeren Copepodite durchweg im Sommer im Durchschnitt in geringeren Tiefen aufhielten als im April und Oktober. Die Adulten waren im Oktober im Mittel etwas tiefer zu finden als im April und Juli. In Bezug auf Juli muß man die Aussage auf *A. bifilosa* einschränken. Es könnte sein, daß im April gleiches gilt. Die Differenzen der mittleren Tiefen betragen bis zu 15,8m (Juli - Oktober bei NIV-VI).

#### 3.1.2.1.3. *Temora longicornis*

Im April 1992 gab es nur Nauplien in nennenswertem Umfang. Die jüngeren Nauplien überwogen deutlich. Die maximale Dichte der NI-III - Stadien in 25m Tiefe betrug 23300 Ind./m<sup>3</sup> (Abb. 3.1.2.1.3.1.).

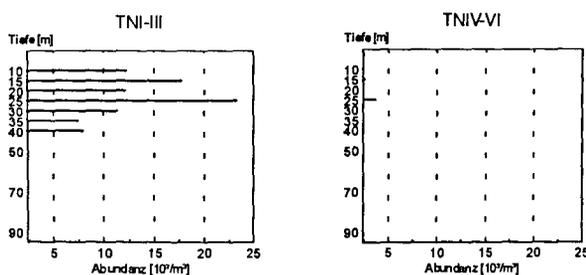


Abb. 3.1.2.1.3.1.a: Vertikalverteilung der Abundanz der Stadien von *Temora longicornis* im April 1992.

Auch das Metanauplienmaximum befand sich in dieser Tiefe. Die Verteilung der jüngeren Nauplien war die gleiche, wie sie schon bei *Pseudocalanus* (NIV-VI) und *Acartia* (NI-III, NIV-VI) zu dieser Zeit festgestellt wurde, d.h. sie deckten bis 40m Tiefe einschließlich den gesamten Bereich oberhalb der Haloklinen quantitativ ab.

### 3. Ergebnisse

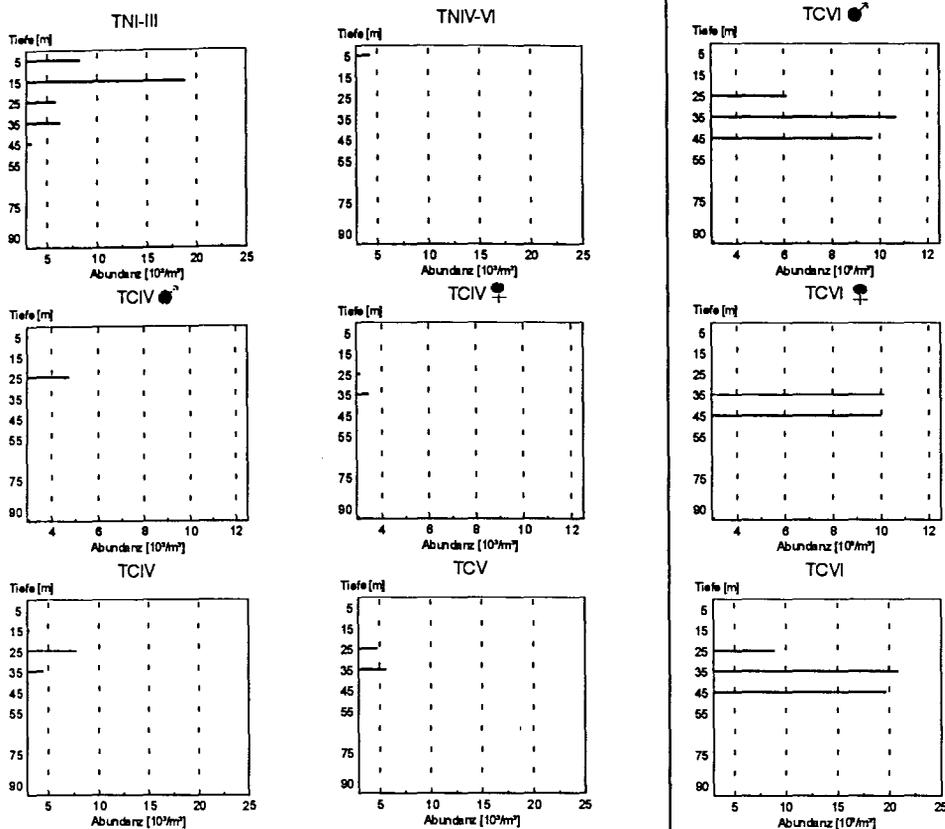


Abb. 3.1.2.1.3.1.b: Vertikalverteilung der Abundanz der Stadien von *Temora longicornis* im Juli 1991.

Im Sommer waren die Verhältnisse bei den Nauplien insoweit ähnlich, als die jüngeren Stadien sehr deutlich überwogen und das gesamte Tiefenspektrum oberhalb der Halokline einnahmen. Das Maximum der NI-III - Stadien von 18900 Ind./m<sup>3</sup> befand sich im Juli aber in 15m Tiefe und war wesentlich deutlicher. Das Maximum der Metanauplien verlagerte sich im Juli noch weiter an die Oberfläche als bei den jüngeren Nauplien, d.h. auf 5m. Von den Copepoditen waren nur die älteren Stadien ausreichend vertreten. Bei den jüngeren ergaben sich lediglich nach Zusammenfassung der CI-III - Stadien quantitative Zahlen in 15 und 25m Tiefe. Das CIV- Stadium hatte sein Maximum in 25m Tiefe, das CV - Stadium in 35m. Die höchste Abundanz erreichten die Adulten, und zwar mit 20900 Ind./m<sup>3</sup> in 35m Tiefe. Eine Geschlechtsdifferenzierung war möglich bei den CIV - und CVI - Stadien. Bei beiden Stadien war eine Tendenz der Männchen hin zu geringeren Tiefen zu erkennen. Die CIV - Männchen wurden nur in 25m Tiefe quantitativ gefangen, während die Weibchen ihr Maximum in 35m hatten. Bei den Adulten waren nur die Männchen schon in 25m Tiefe quantitativ zu finden.

### 3. Ergebnisse

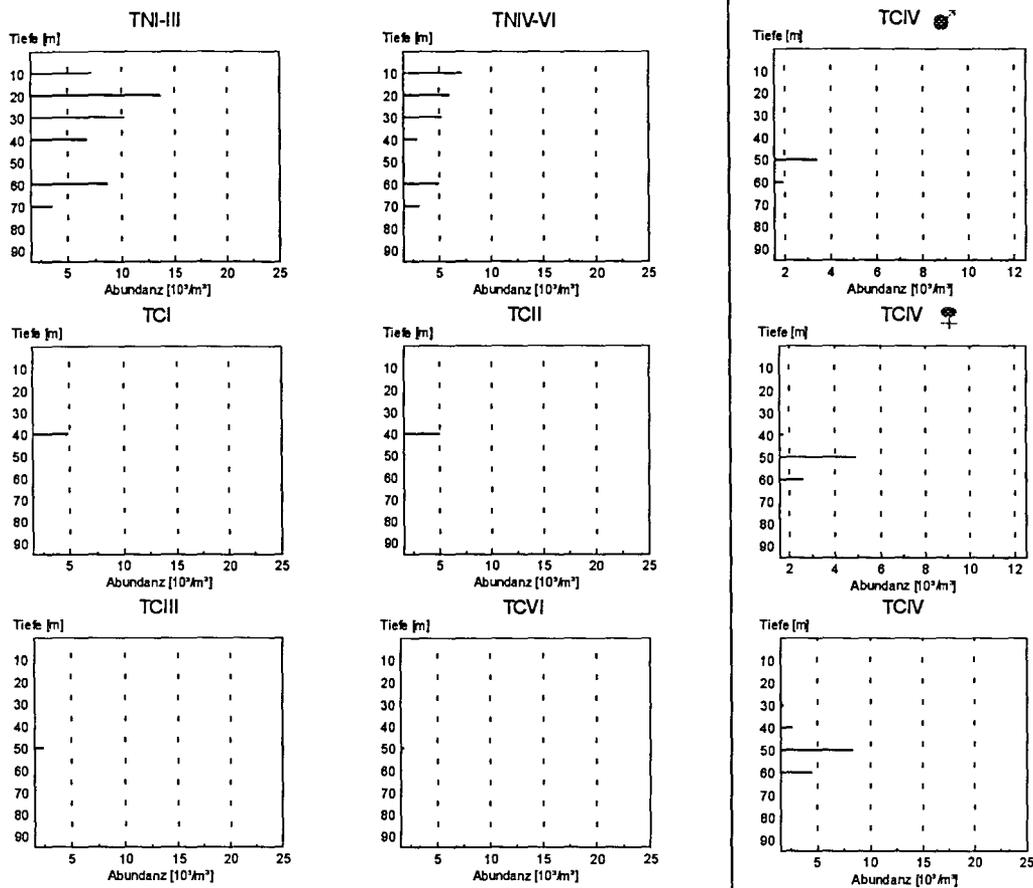


Abb. 3.1.2.1.3.1.c: Vertikalverteilung der Abundanz der Stadien von *Temora longicornis* im Oktober 1988.

Im Oktober konnte die bereits bei *Pseudocalanus* und *Acartia* beobachtete Tendenz, die Halokline zu überschreiten und damit, im Falle von *Acartia*, sich über die ganze Wassersäule auszubreiten, auch bei *Temora* beobachtet werden. Bei *T. longicornis* sind es die Nauplien, die die ganze Wassersäule einnehmen, und zwar noch vollständiger als *Acartia*, weil sie auch die 70m - Tiefe nennenswert besetzen. Wie bei *Acartia* wurde auch hier die Halokline (50m) ausgelassen. Die maximale Dichte der Nauplien erreichten die NI-III - Stadien, und zwar in 20m Tiefe. Sie betrug dort 13700 Ind./m<sup>3</sup>. Die Copepodite hingegen waren nicht über die ganze Wassersäule verteilt. Sie fehlten in den oberen Tiefen, aber nicht ganz so deutlich wie *Pseudocalanus*. Die obere Grenze von *Pseudocalanus* in 50m Tiefe wurde von dem CIV - Stadium besetzt, die der *Temora* - Copepodite in 30m auch vom CIV - Stadium. Ein weiterer Unterschied zu den *Temora* - Nauplien lag darin, das bei den *Temora* - Copepoditen von einer Meidung der Halokline nicht die Rede sein konnte. Das CIII -, CIV - und CVI - Stadium

### 3. Ergebnisse

---

hatten gar auf dieser Tiefe ihr Maximum, das beim CIV - Stadium mit 8350 Ind./m<sup>3</sup> noch die größte Dichte aufwies. Die CI - und CII - Stadien waren auf die 40m - Tiefe beschränkt.

Der Vergleich der mittleren Aufenthaltstiefen zeigte keinen eindeutigen Trend im Verlauf der gesamten Individualentwicklung (Abb. 3.1.2.1.1.2.). Die deutlichste Veränderung der mittleren Tagestiefe von einer Altersklasse zur nächsten fand statt zwischen den Metanauplien und den NI-III - Stadien. Sie stiegen im April in der Wassersäule 9,3m aufwärts. Auch im Juli gab es einen allerdings nicht ganz so starken Aufstieg. Daß sich innerhalb der Nauplienentwicklung der Vertikalverteilungsschwerpunkt nach oben verlagert, konnte sonst nur bei *Acartia* im Juli, und hier nur halb, festgestellt werden. Ebenfalls zweimal zeigte *Temora* die darauffolgende Zunahme der mittleren Tiefe, und zwar von den NIV-VI - bis zu den CI-III - Stadien im Juli (halb) bzw. bis zum CI - Stadium im Oktober. Daß die Abwärts - Tendenz auch bei den älteren Copepodit - Stadien anhält, konnte nur für Juli gezeigt werden. Keine Signifikanz dafür ergab sich im Oktober.

Der Vergleich der mittleren Tiefen der Geschlechter zeigte etwas größere Tiefen für die Weibchen im Juli an, wie oben für das CIV - und CVI - Stadium schon angesprochen und auch für das CV - Stadium zutreffend, nicht aber für das CIV - Stadium im Oktober (Tab. 3.1.2.1.1.1.).

Die Vertikalverteilungsschwerpunkte lagen saisonal gesehen im Oktober tiefer als sonst, mit Ausnahme der Adulten (Abb. 3.1.2.1.1.2.). Die maximale Differenz der mittleren Tiefe war die der CIV - Männchen zwischen Juli und Oktober von 21,6m. Ein Unterschied zwischen April und Juli konnte für die NI-III - Stadien, nicht aber für die Metanauplien festgestellt werden.

#### 3.1.2.1.4. *Centropages*

*C. hamatus* ist nicht so stark wie die vorhergehenden Arten vertreten. Für die Darstellung der Verteilung stand daher nur das jeweils am stärksten vertretene Stadium einer Saison zur Verfügung (Abb. 3.1.2.1.4.1.). Das waren im April die NI-III - Stadien. Die Verteilung über den gesamten Bereich oberhalb der Halokline bis 40m einschließlich, wie bisher bei allen Arten der Copepoden festgestellt, lag auch hier vor, wobei jedoch die oberste Tiefenstufe (10m) im vorliegenden Profil nicht quantitativ besetzt war. In 40m, also der untersten Tiefenstufe, wo die Nauplien vorkommen, liegt gleichzeitig das Maximum mit einer Dichte von 9360 Ind./m<sup>3</sup>. Im Juli waren es die Adulten, die in einer Tiefe quantitativ auftraten.

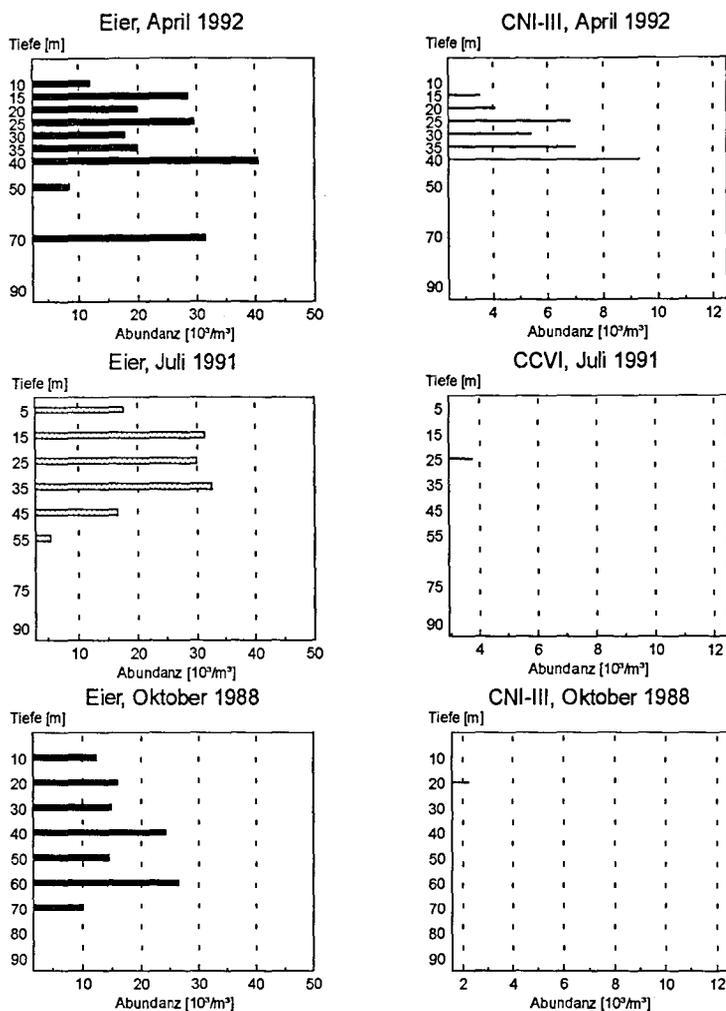


Abb. 3.1.2.1.4.1.: Vertikalverteilung der Abundanz der Stadien von *Centropages hamatus* im April 1992, Juli 1991 und Oktober 1988. Die Balkenbreite ist bei den Eiern nicht maßstabsgerecht für die Netzöffnungsweite.

Die Abundanz in dieser Tiefe von 25m betrug 3760 Ind./m<sup>3</sup>. Im Oktober waren wieder die jüngeren Nauplien, diesmal aber nur auf einer Tiefenstufe, quantitativ vorhanden. In 20m war die Dichte 2280 Ind./m<sup>3</sup>.

Die mittlere Tagestiefe der NI-III - Stadien im April unterschied sich nicht signifikant von der im Oktober (Tab. 3.1.2.1.1.1.).

Für *C. hamatus* kann wegen der geringen Abundanz nicht festgestellt werden, ob nun im Oktober wie bei den anderen Arten eher die ganze Wassersäule eingenommen wurde oder das Tiefenspektrum doch so begrenzt war, wie es sich in Abb. 3.1.2.1.4.1. darstellt.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1.2.1.5. *Oithona*

Quantitativ traten einzelne Stadien von *O. similis* nur im Oktober auf einer Tiefenstufe auf. Es handelte sich dabei um das CIV - und das CV - Stadium in 60m (Abb. 3.1.2.1.5.1.).

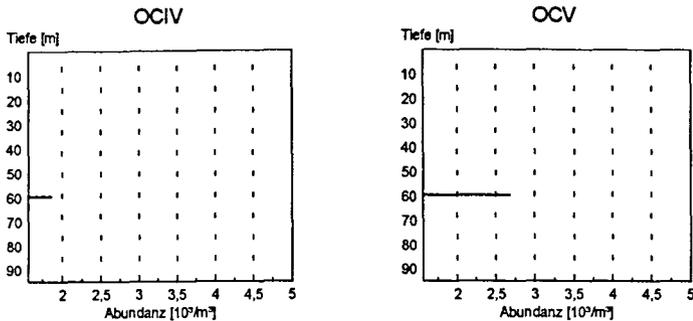


Abb. 3.1.2.1.5.1.: Vertikalverteilung der Abundanz der Stadien von *Oithona similis* im Oktober 1988.

Die Abundanzen betragen 1870 und 2690 Ind./m<sup>3</sup>. Sie sind wie bei *Centropages* zu niedrig, um auf den überhaupt für *Oithona* in Frage kommenden Tiefenbereich zu schließen. Die Vermutung, daß der obere Teil der Wassersäule von *Oithona* gar nicht frequentiert wird, ist berechtigt, denn die Nauplien insgesamt kommen im April, Juli und Oktober quantitativ nur in 70, 55 und 60m Tiefe vor, die CI-VI - Stadien insgesamt im Juli nur in 55m. Die mittlere Tiefe der Nauplien der übrigen Copepoden - Arten lag damit generell mindestens 25m und im April mindestens 40m über der der *Oithona* - Nauplien.

Ontogenetisch betrachtet, gab es, insgesamt gesehen, keinen signifikanten Unterschied zwischen der mittleren Tagestiefe der Nauplien und der Copepodite. Das gilt für Juli und Oktober (Abb.3.1.2.1.1.2.).

Im Rahmen des saisonalen Vergleichs der Vertikalverteilungsschwerpunkte zeigen die NI-VI - Stadien im April mit 70m (s.o.) eine signifikant größere Tiefe als in den beiden anderen Monaten (Abb. 3.1.2.1.1.2.).

#### 3.1.2.1.6. Eier

Die in der Probe frei vorliegenden Copepoden - Eier gehören den *Calanoida*. *O. similis* trägt die Eier in paarigen Eisäckchen. *P. minutus* besitzt ein unpaares Eisäckchen, das aber spätestens bei der Probennahme die Eier meist verliert. Die Unterscheidung der Eier der *Calanoida* ist möglich anhand ihrer Morphologie und Größe. Morphologisch abgrenzbar sind im Untersuchungsgebiet nur die Eier von *C. hamatus*, die mit Stacheln besetzt sind. Nach

Photographien von KLEIN - BRETELER (1982) können diese aber auch nur andeutungsweise vorhanden sein. Sollten derartige Eier in den bearbeiteten Proben vorhanden gewesen sein, so wurden sie nicht *C. hamatus* zugerechnet. Hinsichtlich der Eigröße waren nur die Eier von *P. minutus* von den übrigen Eiern abgrenzbar. Sie hatten nach Ausmessungen der photographischen Abbildungen von KLEIN - BRETELER (1982) einen Durchmesser von 95µm und nach KORSHENKO (mündl. Mitt.) einen von 100µm. Die Eier der übrigen Copepoden sind kleiner. Als die kleinsten wurden sowohl von KORSHENKO (mündl. Mitt.) als auch nach Ausmessung der Abbildung von KLEIN - BRETELER (1982) die *Acartia* - Eier mit 50µm bzw. für *A. clausi* 54µm Durchmesser angesehen. Nur wenig größer sind nach KLEIN - BRETELER (1982) die Eier von *T. longicornis* und auch von *C. hamatus* mit 62µm und 58-62µm Durchmesser (ohne Stacheln). Da nun die Eier von *C. hamatus* eindeutig identifizierbar sind und eigene Messungen einen Durchmesser ohne Stacheln von genau 80µm ergaben, konnten die o.a. Eigrößen für die Bornholmsee nur einen relativen Wert besitzen. Möglicherweise ist auch die Ermittlung der Eigröße nach den Abbildungen von KLEIN - BRETELER (1982) mit zu großen Ungenauigkeiten verbunden. Weitere Hinweise dafür, daß die derart gewonnenen Werte für die eigenen Proben nicht herangezogen werden können, waren erstens, daß Calanoiden - Eier mit einem Durchmesser von ca. 60µm in keiner einzigen Probe vorhanden waren. Stattdessen hatten sämtliche unbestachelten Eier wie die von *C. hamatus* einen Durchmesser von genau 80µm. Da nach obigen Angaben die Eier von *T. longicornis* und *Acartia* in etwa genauso groß sind wie die von *C. hamatus*, wird es sich bei den gefundenen unbestachelten Eiern mit Sicherheit um die von *T. longicornis* und *Acartia* handeln. Zweitens haben die Eier dieser Arten auch nach anderen Angaben (HUNTLEY & LOPEZ 1992) einen Durchmesser, der 80µm wesentlich näher kommt als 60µm. Ein eventueller Größenunterschied zwischen den Eiern von *Acartia* und *T. longicornis* ist nach HUNTLEY & LOPEZ (1992) nicht vorhanden und in eigenen Messungen konnten keine Größenunterschiede bei den unbestachelten Eiern festgestellt werden. Für die Angabe der Verteilung der unbestachelten Eier werden die beiden *Acartia* - Arten und *T. longicornis* daher zusammengefaßt. Größere Copepoden - Eier, die man *P. minutus* hätte zuschreiben können, kamen in den Proben nicht vor. Anhand von Proben aus der Kieler Bucht wurde deutlich, daß Eier von *P. minutus*, hätte es sie tatsächlich zur Zeit der Probennahme in der Bornholmsee in den beprobten Tiefen gegeben, mit Sicherheit als solche identifiziert worden wären.

### 3. Ergebnisse

Die Profile der Eier von *Acartia* und *Temora* zeigen nicht nur die von der Form her unbeschädigten Eier (Abb. 3.1.2.1.6.1.). Zu welchem Anteil die Eier durch den Netzfang zerstört wurden und infolgedessen ihren Inhalt verloren oder schon in der Wassersäule als leere Hüllen existierten, ist unklar. Bemerkenswert ist, daß eine mechanische Beanspruchung durch den Fang v.a. im April 1992 vielen Eihüllen überhaupt nicht anzusehen war. Wenn der Nauplius das Ei bereits verlassen hätte, würde bei unzerknüllten Eihüllen eine Schlüpfnaht zu erkennen gewesen sein. Eihüllen mit Schlüpfnaht wären durch den Fang auch auseinandergerissen und nicht nur zerknüllt worden.

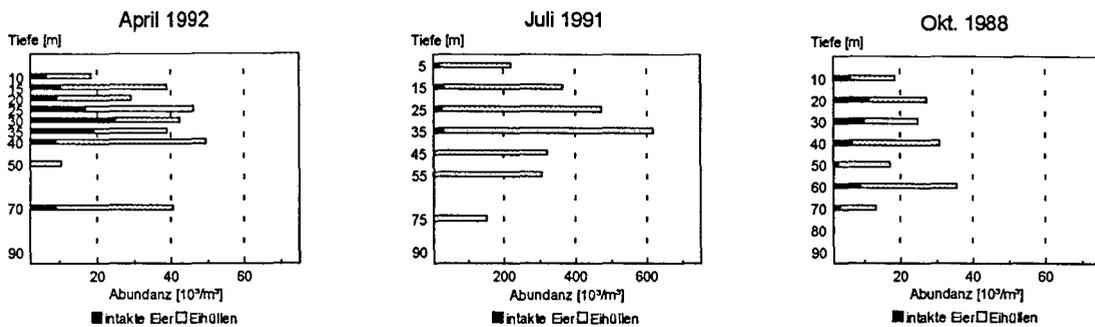


Abb. 3.1.2.1.6.1.: Vertikalverteilung der Eier von *Acartia*/*Temora*

Es liegen keine Angaben darüber vor, wie lange Eihüllen unter den Verhältnissen in der Wassersäule dem bakteriellen Abbau widerstehen und so auch den Fangprozess unzerstückelt überstehen. Nach KIØRBOE (mündl. Mitt.) enthalten mit der Pumpe durchgeführte Eifänge keine leeren Eihüllen, d.h. die Eihüllen in den Netzproben wurden durch den Fang geschädigt und lagen in der Wassersäule als intakte Eier vor. Dafür spricht auch, daß ein Unterschied in den Vertikalverteilungen zwischen unbeschädigten Eiern und Eihüllen kaum zu erkennen ist. Einen solchen hätte man möglicherweise aufgrund unterschiedlicher spezifischer Dichten von unbeschädigten Eiern und Eihüllen erwarten dürfen. Auf der anderen Seite sind unter Einbeziehung der Eihüllen die Eimortalitäten im April 1992 und Juli 1991 unrealistisch niedrig. Aus diesem Grunde werden hinsichtlich der Eier von *Acartia* und *Temora* Zahlen sowohl für die intakten Eier als auch für solche Eihüllen in der Probe angegeben, die, wenn auch zerknüllt, doch nicht als Fragment vorliegen.

In allen drei Monaten, wo Proben genommen wurden, waren die Eihüllen und unbeschädigten Eier über alle Tiefen verteilt. Nur im Juli kamen in 75m Tiefe überhaupt keine unbeschädigten Eier vor. Die Vertikalverteilung im April war dadurch gekennzeichnet, daß das Maximum

weder der unbeschädigten Eier in 30m Tiefe noch der Eier insgesamt in 40m mit dem der *Acartia* - Weibchen zusammenfiel und daß nach einem Einbruch in der Tiefe der Halokline auf der untersten Tiefenstufe von 70m noch einmal eine größere Eikonzentration zu verzeichnen war. Eine Verteilung der Eier, die sich nach deren spezifischer Dichte richtet, kann bei einem solchen Profil nicht angenommen werden. Im Juli deutet das Verteilungsmuster der Eier oder genauer Eihüllen im Gegensatz zu den anderen beiden Monaten auf eine Vorzugstiefe hin, und zwar die von 35m. Die summarische Verteilung der Weibchen von *Acartia* und *Temora* ergibt bis zu einer Tiefe von 45m ein sehr ähnliches Bild, wobei auch bei ihnen die Abundanzen bis zum Maximum in 35m Tiefe stetig zunehmen. Die Konzentration der unbeschädigten Eier blieb in den obersten 35m ungefähr gleich und war im Vergleich mit der der Eihüllen sehr niedrig. Vergleichbar mit dem April ist, daß die Tiefenstufen, wo die unbeschädigten Eier nicht quantitativ auftreten, quantitativ auch keine *Acartia* - oder *Temora* - Weibchen aufwiesen. Im Oktober waren alle Tiefen bis auf die unterste von 80m ohne bestimmte Tendenz mehr oder weniger gleich stark mit Eiern besetzt und standen mit der summarischen Verteilung der zu dieser Zeit sehr niedrigen Individuendichten der Adulten von *Acartia* und *Temora* in keinem erkennbaren Zusammenhang. Insgesamt erwähnenswert ist, daß die Konzentrationen der Eihüllen, nicht aber die der unbeschädigten Eier, im Juli eine Größenordnung über denen der Eier und Eihüllen vom April und Oktober lagen. So machten im April und Oktober die unbeschädigten Eier von den Eiern und Eihüllen insgesamt ca. 30% und im Juli ca. 4% aus. Die Anzahl der Weibchen war im April in der gleichen Größenordnung wie die der Eier. Im Juli und Oktober war sie das nur, wenn man die unbeschädigten Eier betrachtet, sonst eine Größenordnung darunter.

Betrachtet man die Eier von *Acartia*/ *Temora* als Bindeglied zwischen zwei Generationen, so stellt man fest, daß die mittlere Tiefe der leeren Eihüllen und der unbeschädigten Eier weniger der der jüngeren Nauplien als der der Weibchen, und zwar dann auch weniger der von *Acartia* als der von *Temora*, entspricht. Letzteres kann nur für Juli ausgesagt werden, da es im April noch keine *Temora* - Weibchen gab. Im Oktober kann man sich wegen nicht ausreichender Abundanzen der Weibchen allein nur auf die Adulten insgesamt beziehen. Die Größe des Unterschiedes in den mittleren Tiefen von Eiern und *Acartia* - Weibchen einerseits und Eiern und *Temora* - Weibchen andererseits könnte ein Hinweis auf die prozentuale Zusammensetzung in der Artzugehörigkeit der Eier der Wassersäule oder auf eine sich mit der Tiefe ändernde Zusammensetzung in der Artzugehörigkeit der Eier sein.

### 3. Ergebnisse

Bei den *Centropages* - Eiern (Abb. 3.1.2.1.4.1.) wurde eine Differenzierung zwischen unbeschädigten Eiern und Eihüllen nicht vorgenommen und davon ausgegangen, daß die Summe aus beiden die Zahl der in der Wassersäule intakt vorliegenden Eier wiedergibt. Im April ist diese Annahme in jedem Fall gültig, da der Anteil der Eihüllen vernachlässigbar ist. Im Juli dagegen fanden sich wie bei den Eiern von *Acartia/ Temora* im Juli kaum unbeschädigte Eier in den Proben. Sollte sich ergeben, daß die Summe aus Eihüllen und unbeschädigten Eiern als Zahl für die intakten Eier in der Wassersäule doch nicht realistisch ist, so können näherungsweise je nach Saison entsprechende Anteile der unbeschädigten Eier von den *Acartia -/ Temora* - Eiern übernommen werden.

Die Verteilung der *Centropages* - Eier hatte im April und Oktober, weniger im Juli, fast bis in jedes Detail die gleiche Form wie die Verteilung der Summe aus Eihüllen und unbeschädigten Eiern von *Acartia/ Temora*. Die Größenordnung der Konzentration der *Centropages* - Eier in den drei Monaten war aber gleich. Im Juli war ein Vergleich mit der Verteilung der Adulten von *Centropages* möglich. Einen Zusammenhang zwischen dem sehr kleinen Maximum und einzig quantitativen Wert der Adulten in 25m und dem der Eier, das sich von 15 bis 35m Tiefe erstreckte, zu sehen, liegt fern. Die Häufigkeit der Adulten lag eine Größenordnung unter der der Eier.

#### 3.1.2.1.7. Copepoden insgesamt

Die summarischen Profile der Nauplien (Abb. 3.1.2.1.7.1.) hatten repräsentativen Charakter, d.h. ähnliche Verteilungsmuster traten auch bei jüngeren und älteren Nauplien einzelner Arten auf, wenn die Abundanz allgemein groß genug war, um überhaupt eine Verteilung hervortreten zu lassen. Bei den CI-VI - Stadien ergibt sich ein Verteilungsmuster ähnlich dem der Nauplien mit einem Maximum in 25m Tiefe (Abb 3.1.2.1.7.1.). Das Verteilungsmuster ist aber ein symmetrisches. Es bestätigt die schon oben geäußerte Vermutung, daß zu dieser Jahreszeit die Copepodite der meisten Stadien und Arten grundsätzlich über den ganzen Bereich oberhalb der Halokline verbreitet sind und keine Vorzugstiefe haben, wie es wegen der gerade im April noch geringen Abundanzen der Copepodite scheinen mag. Daß die Copepoden auch im April unterhalb der Halokline vorkamen, wird erst bei der summarischen Darstellung sowohl der Nauplien als auch der CI-VI - Stadien sichtbar, wo sich die geringen Abundanzen einzelner Stadien in 70m Tiefe zu einem quantitativen Wert aufsummierten. Im Juli liegt das Maximum der CI-VI - Stadien in 35m Tiefe und damit tiefer als im April.

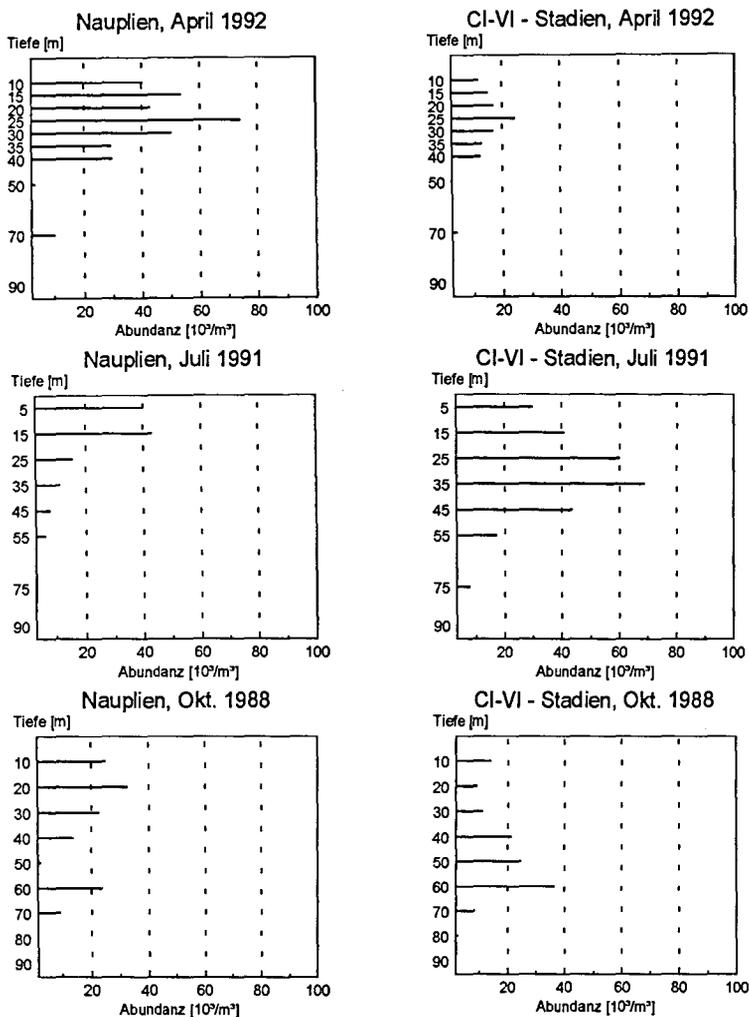


Abb. 3.1.2.1.7.1.: Vertikalverteilung der Abundanzen von Nauplien und CI-VI - Stadien der gesamten Arten.

Die Abundanzen fallen zur Oberfläche und nach unten hin stetig ab. Der hohe Grad an Symmetrie, wie er im April gefunden wurde, existierte im Juli aber doch nicht. Wie schon wiederholt bei den einzelnen Stadien festgestellt, zeigten die CI-VI- Stadien im Gegensatz zu den Nauplien keinen Schwerpunkt im oberflächennahen Bereich. Die 75m - Tiefe erwies sich wie im April auch im Juli als von Copepoden besetzt, und bei weitem nicht allein von den CIV- Stadien von *Pseudocalanus*. Der Anteil der Nauplien in dieser Tiefe war aber im Juli verschwindend gering. Ähnlich verhielt es sich in diesem Monat mit der Tiefenstufe der Halokline. Kein einzelnes Stadium hatte in 55m Tiefe eine quantitative Dichte erreicht. Die summarische Darstellung der Nauplien und CI-VI - Stadien zeigt aber, daß von einer Meidung der Halokline im Juli keine Rede sein kann, wenn auch die größeren Tiefen allgemein

### 3. Ergebnisse

schwächer besetzt waren. Im Oktober waren die CI-VI - Stadien wie auch die Nauplien dagegen gleichmäßiger über die ganze Wassersäule verteilt. Lediglich in 80m Tiefe traten die Nauplien quantitativ nicht mehr in Erscheinung. Im Gegensatz zu den Nauplien und auch im Gegensatz zu den anderen Monaten bei Nauplien und CI-VI - Stadien spiegelte im Oktober die Verbreitung der CI-VI - Stadien insgesamt über die ganze Wassersäule nicht die Verteilung einzelner Stadien wider. Die Besetzung nur einer einzigen oder weniger, von Art zu Art aber unterschiedlicher, Tiefen von einzelnen Stadien v.a. der Gattungen *Pseudocalanus* und *Temora* summiert sich zu dem Profil der CI-VI - Stadien insgesamt, in dem neben der Tiefe des Maximums in 60m alle anderen Tiefen ebenfalls einigermaßen besetzt sind. Ein weiterer Unterschied der CI-VI - Stadien zu den Nauplien bestand im Oktober darin, daß die Tiefe der Halokline kein Minimum in der Verteilung aufwies, was vor allem an *Temora* - Copepoditen lag, die in dieser Tiefe gar ihr Maximum hatten. Insgesamt kann eigentlich nur aufgrund der Verteilung der Nauplien, und dann nur im Oktober und vielleicht im April, gesagt werden, daß die Halokline gemieden wurde. Ein auf die entsprechende Tiefenstufe begrenztes lokales Minimum fand sich nur im Oktober auch in Einzelverteilungen wieder, in der der jüngeren (NI-III) und älteren (NIV-VI) *Temora* - Nauplien und in der der jüngeren *Acartia* - Nauplien.

Ein weiterer die Vertikalverteilung vor allem jüngerer Stadien bestimmender (z.B. HARRIS 1988, HUNTLEY & BROOKS 1982) eng begrenzter Tiefenbereich ist der des Chlorophyll - Maximums. Ältere Copepoden - Stadien führen oft die tägliche Vertikalwanderung durch, bei der sie sich nur nachts im Bereich des Phytoplanktons und tagsüber in größeren und lichtärmeren Tiefen aufhalten (HANEY 1988). Hier soll nicht auf das Chlorophyll - Profil an sich eingegangen werden (Abb. 3.1.3.1.), sondern nur darauf, inwieweit sich dieses am Tage in den oben dargestellten Vertikalverteilungen der Copepoden widerspiegelt. Im April lag das Chlorophyll - Maximum in ca. 10m Tiefe. Ein Verteilungsmaximum in entsprechender Tiefe gab es weder bei einzelnen Stadien noch bei Nauplien oder CI-VI - Stadien insgesamt. Im Juli fällt das Chlorophyll - Maximum in einer Tiefe von 10-15m mit der oberen der beiden sommerlichen Sprungschichten zusammen. Ein Abundanzmaximum in der gleichen Tiefe kam zu dieser Jahreszeit tatsächlich bei den Nauplien insgesamt, im speziellen bei den NI-III - Stadien von *Temora*, ansatzweise noch bei den NI-III - Stadien von *Acartia*, und auch bei dem CII - Stadium von *Pseudocalanus* und den Adulten, vor allem den Männchen, von *A. bifilosa* vor. Die älteren Nauplien aller Copepoden hatten ihr Maximum hingegen in einer noch

### 3. Ergebnisse

geringeren Tiefe von 5m und die Copepodite meist in größeren Tiefen. Im Oktober lag das Chlorophyll- Maximum in ca. 5m Tiefe. Die oberste Tiefe für Zooplanktonfänge war jedoch 10m.

Der Zusammenhang zwischen der Konzentration des Chlorophylls und der von bestimmten Copepoden wurde zusätzlich durch den Korrelationskoeffizienten quantifiziert (Tab. 3.1.2.1.7.1.).

Tab. 3.1.2.1.7.1.: Korrelationen nach KENDALL (HOWELL 1987) zwischen der Vertikalverteilung des Chlorophylls und der der Copepoden

Art	Stadium	Monat	tau	n	p (einseitig)
<i>P. minutus</i>	NI-VI	April	0,435	9	0,055
"	CI-VI	"	<0	9	ns
"	NI-VI	Juli	0,619	7	0,025
"	CI-VI	"	<0	7	ns
<i>Acartia</i> sp.	NI-VI	April	0,493	9	0,035
"	CI-VI	"	0,609	9	0,013
"	NI-VI	Juli	0,905	7	0,002
"	CI-VI	"	1	7	0,001
<i>T. longicornis</i>	NI-VI	April	0,667	9	0,007
"	CI-VI	"	0,239	9	0,195
"	NI-VI	Juli	0,905	7	0,002
"	CI-VI	"	0,143	7	0,326
<i>C. hamatus</i>	NI-VI	April	0,551	9	0,022
"	CI-VI	Juli	0,488	7	0,064
<i>O. similis</i>	NI-VI	April	<0	9	ns
"	NI-VI	Juli	<0	7	ns
"	CI-VI	"	<0	7	ns

Ist beim einseitigen Test  $\tau < 0$ , so wird auf die Angabe des dann ohnehin nicht zutreffenden p - Wertes verzichtet und nur ns = „nicht signifikant“ angegeben. Je kleiner p, umso größer ist die Signifikanz. Keine Signifikanz liegt vor, wenn p größer ist als die Irrtumswahrscheinlichkeit  $\alpha$ , wobei  $\alpha = 0,05$  sei.

Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% waren Chlorophyll - und Individuendichte - Profil bei den Nauplien und CI-VI - Stadien von *Acartia* und den *Temora* - Nauplien sowohl im April als auch im Juli, bei den *Pseudocalanus* - Nauplien nur im Juli und im April noch bei den *Centropages* - Nauplien miteinander korreliert. Die Korrelationen schließen im Gegensatz zu

### 3. Ergebnisse

den Vertikalprofilen der Copepoden die Abundanzen mit ein, die auf nicht - quantitativen Zählwerten basieren, was wenigstens zu einem Teil erklären könnte, warum die Korrelationsergebnisse sich nicht so einfach aus den Copepoden - Profilen heraus erklären lassen. Im April hatten alle mindestens in einer Tiefe quantitativ auftretenden Stadien von *Acartia* mit Ausnahme der Adulten und sowohl die jüngeren als auch die älteren Nauplien von *Temora* ihr im Falle der *Acartia* - Copepodite allerdings kaum ausgeprägtes Maximum in 25m Tiefe, während das Chlorophyll - Maximum in 10m lag. Die *Centropages* - Nauplien hatten im April ihr Maximum sogar in 40m Tiefe und in 10m nicht einmal eine quantitative Anzahl. Die Signifikanz ist bei einem im April maximalen tau - Wert von nur 0,667 recht hoch. Im Juli ist der Zusammenhang zwischen Copepoden - Profilen und Korrelationsergebnissen wesentlich deutlicher. Daß die Korrelationsergebnisse sich im Juli aus den Copepoden - Profilen heraus erklären lassen und im April weniger, spiegelt sich in deutlich höheren tau - und kleineren p - Werten vom Juli 1991 wider, sieht man von den schwach vertretenen *Pseudocalanus* - Nauplien ab. Grundsätzlich ist also davon auszugehen, daß tagsüber ein Zusammenhang zwischen der Vertikalverteilung der Copepoden und der des Chlorophylls selbst bei jüngeren Stadien nur bei vorhandener Stabilität der Wassersäule möglich ist.

Für die tägliche Vertikalwanderung der Copepoden ist neben der Vertikalverteilung des Chlorophylls die von Freßfeinden bestimmend (z.B. GLIWICZ & PIJANOWSKA 1988, LAMPERT 1993). Während tagsüber die Chlorophyll - Verteilung die Vertikalverteilung eher der jüngeren Copepoden - Stadien zumindest im Sommer bestimmt (s.o.), sollen ältere Stadien sich dann auf der Flucht vor sich visuell orientierenden Freßfeinden, also Fischen und deren Larven, in lichtärmeren Tiefen befinden. Im folgenden soll die Beziehung zwischen den Copepoden und ihren Freßfeinden nur hinsichtlich der Vertikalverteilung dargestellt werden. Die Frage, inwieweit die Freßfeinde quantitativ überhaupt von Bedeutung sind, wird in Kap. 3.2.3. angegangen. An dieser Stelle soll daher noch nicht entschieden werden, ob die hinsichtlich der Vertikalverteilung bestehenden Beziehungen zwischen Räuber und Beute für beide Seiten von Relevanz sind oder, falls die Individuendichte der Räuber sehr gering ist, nur für diese. Die Vertikalverteilungen der Larven von Dorsch und Sprotte sind v.a. von Jahr zu Jahr sehr variabel (KÖSTER 1994 nach Daten von GRØNKJÆR, ZUZARTE unveröffl.). Es können daher nur die Fischlarven - Profile für eine vergleichende Betrachtung von Fischlarven und Copepoden herangezogen werden, die zur gleichen Zeit wie die Copepoden - Profile erstellt wurden. So finden sich lediglich zum Juli 1991 geeignete Daten zur Vertikalverteilung

von Dorsch- und Sprottenlarven (Abb. 3.1.2.1.7.1.). Die Flunderlarven sind in der Bornholmsee ebenfalls von größerer Bedeutung. Hinsichtlich ihrer Vertikalverteilung dort liegen überhaupt keine Daten vor. Es existieren ebenfalls keine Daten zur Vertikalverteilung des Fisches nach der Metamorphose, die auch für die Station der Probennahme Gültigkeit hätten. Hering und Sprotte sollen sich tagsüber aber im unteren Bereich der Wassersäule aufhalten und tagsüber soll auch die Zeit ihrer Freßaktivität sein (HANSSON et al. 1990, KÖSTER 1994).

Im April 1992 war eine räumliche Überschneidung von Copepoden mit den sich tagsüber in der Tiefe aufhaltenden Heringen und Sprotten nur im geringen Ausmaß gegeben, da die meisten CI-VI - Stadien und höchstens noch für Jungfische interessanten Nauplien tagsüber in 40m Tiefe und darüber gefangen wurden. Unterhalb der Halokline waren die Nauplien von der Anzahl her stärker vertreten als die CI-VI - Stadien. Daß ältere Copepoden sich tagsüber im Zuge der Vertikalwanderung eher in der Tiefe aufhalten als Nauplien, kann aber auch in diesem Falle nicht abgestritten werden, da der Individuenanteil in der unteren Hälfte der Wassersäule bei den Nauplien 18,6% und bei den CI-VI - Stadien 24% betrug. Im Vergleich mit den entsprechenden Vertikalprofilen erscheint der Anteil dann besonders hoch, wenn man nicht die Tatsache berücksichtigt, daß ab 40m größere Tiefenbereiche nicht beprobt und stattdessen linear interpoliert wurden. Von der Verteilung der Fische her spricht also nichts dagegen, im April von einem Fraßdruck durch Fische auf zumindest einen kleinen Teil der Copepoden auszugehen. Im Juli 1991 wurde mehr oder weniger die ganze Wassersäule von den Fischlarven eingenommen (Abb. 3.1.2.1.7.2.).

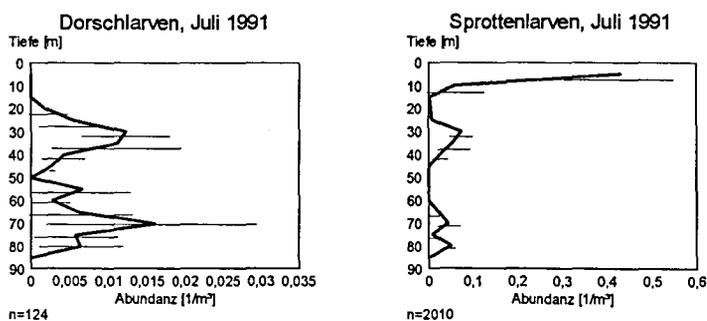


Abb. 3.1.2.1.7.2.: Vertikalverteilung der Dorsch- und Sprottenlarven

Die Vertikalprofile der Dorsch- und Sprottenlarven wurden jeweils aus drei tagsüber stattfindenden Vertikalserien gemittelt. Nicht berücksichtigt werden im folgenden die Flunderlarven. Das nur aus Sprottenlarven bestehende und sehr ausgeprägte, weil mehr als

### 3. Ergebnisse

50% des Bestandes der Wassersäule enthaltende Maximum wurde in der obersten Probennahmetiefe von 5m festgestellt. Überhaupt ist die Verteilung der Sprottenlarven für die Copepoden die maßgebliche, da die Dorschlarven nur 6% der Dorsch- und Sprottenlarven insgesamt stellen. In 30 und 70-80m Tiefe traten zwei weitere kleinere Sprottenlarven - Maxima auf. Die Dorschlarven - Maxima in 30 und 70m Tiefe fielen mit den Sprottenlarven - Maxima in etwa zusammen. Der Anteil der Dorsch- an den Dorsch- und Sprottenlarven war in der Tiefe des gemeinsamen Maximums von 30m mit 14,2% höher als der auf die Wassersäule bezogene Anteil. Das Auftreten der Fischlarven hing im Juli 1991 eng mit dem der Copepoden zusammen. So fiel das Oberflächenmaximum der Sprottenlarven in das Oberflächenmaximum der Nauplien. Außerdem befand sich das Dorsch- und Sprottenlarvenmaximum in 30m Tiefe genau dort, wo die Häufigkeit der CI-VI - Stadien am größten war. Lediglich die Fischlarvenmaxima in 70 bzw. 80m Tiefe können nicht in Zusammenhang mit der Copepodenvertikalverteilung gebracht werden. Der aus den Vertikalprofilen herausgelesene Zusammenhang zwischen Copepoden und den maßgeblicheren Sprottenlarven kann durch den Korrelationskoeffizienten nicht bestätigt werden.

Tab. 3.1.2.1.7.2.: Korrelationen nach KENDALL zwischen der Vertikalverteilung der Sprottenlarven und der der Copepoden im Juli 1991

Stadium	tau	n	p (zweiseitig)
NI-VI	0,333	7	0,293
CI-VI	0,238	7	0,453

Hierin drückt sich aus, daß zwar die Maxima der Sprottenlarven mit dem der CI-VI - Stadien und mit dem der Nauplien zusammenfallen, daß aber darüberhinaus keinerlei Übereinstimmungen in der Form des Vertikalprofils zwischen Sprottenlarven und Copepoden bestehen. Der Anteil der Flunderlarven im Juli 1991, bezogen auf die Wassersäule, muß abgeschätzt werden. 1987 betrug er im Juli im Mittel 4,56%, 1988 im Mittel 0,25% (KÖSTER 1994 nach Daten von ZUZARTE unveröffl.). Zumindest im Juli kann man also davon ausgehen, daß sich die Vertikalverteilung der Fischlarven durch die Vernachlässigung der Flunderlarven nicht wesentlich verändert. Die Vertikalverteilung der Copepoden war für die sich in der Tiefe aufhaltenden Fische im Juli 1991 etwas günstiger als im April 1992. Die Nauplien waren im Juli 1991 in 75m Tiefe zwar nicht quantitativ vertreten, aber die Individuendichte der CI-VI - Stadien direkt unter der Halokline war deutlich höher als im April 1992 und für höhere Altersklassen der Fische sind Copepodite und nicht Nauplien die

bevorzugten Stadien der Nahrungsaufnahme. Vom Oktober 1988 gibt es wie vom April 1992 kein Vertikalprofil für Dorsch- und Sprottenlarven. Für die Fische bestanden im Oktober 1988 von der Vertikalverteilung der Copepoden her die bislang besten Verhältnisse. Das Maximum der CI-VI - Stadien fiel in die untere Hälfte der Wassersäule, wo die Fische sich tagsüber aufhalten. Auch die Nauplien waren unterhalb der Halokline im Oktober 1988 stärker vertreten als in den andern beiden untersuchten Monaten.

Die im Bornholmbecken häufig pelagisch vorkommende Flunder zeigte kein pelagisches Freßverhalten, wie Mageninhaltsanalysen von KÖSTER (1994) ergaben.

Nach Angaben von KÖSTER (1994) tritt auch der Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) im Bornholmbecken auf. Der Stichling gilt hinsichtlich seiner Ernährung als Generalist (WOOTTON 1992). Von April 1992 und Juli 1991 lagen keine Zahlen vor. In der von April bis Juli reichenden Laichzeit halten sich die Stichlinge aber in flacheren Küstengewässern auf (LEMMETYINEN & MANKKI 1975). Einheitsfänge im Oktober 1988 (KÖSTER 1994) ergaben nur geringe Zahlen, und zwar ausschließlich in der oberen Hälfte der Wassersäule.

Nach SCHNEIDER & BEHREND (1994) kommt die Ohrenqualle (*Aurelia aurita*) als Prädator für Copepoden in Betracht. Daten von Medusen allgemein aus dem Bornholmbecken zu den Monaten, für die die Vertikalverteilung des Mesozooplanktons untersucht wurde, gibt es als auf die Wassersäule bezogene Abundanz für Juli 1991 und als Verteilung in relativen Häufigkeiten für Oktober 1988 (KÖSTER 1994). Eine andere Scyphomeduse, *Cyanea capilata*, findet sich unregelmäßig in tieferen Wasserschichten. Wenn im folgenden von *A. aurita* statt von Medusen allgemein die Rede ist, so deswegen, weil *C. capilata* wegen des sehr geringen Anteils an den Medusen vernachlässigt werden kann. Sie machte nach JANAS & WITEK (1993) maximal ca. 6% der Medusen aus. Das war im August 1988. Im September 1988 betrug der Anteil nur noch ca. 2%. An dem Vertikalprofil vom Oktober 1988 ist *C. capilata* wahrscheinlich mit noch geringerem Anteil beteiligt. Im April 1992 hatte *A. aurita* keine Bedeutung, da sie zu dieser Jahreszeit generell noch nicht auftritt, wie man im April des Vorjahres (KÖSTER 1994) und für andere Jahre in diesem Gebiet (JANAS & WITEK 1993) feststellen konnte. Im Juli 1991 traten die ersten Individuen des Jahres schon auf, sind aber hinsichtlich der Relevanz für Copepoden im Vergleich zum Jahresmaximum im August vernachlässigbar. MARGONSKI & HORBOWA (1994) machten vom 22.7.-7.8.1993 *A. aurita* hauptsächlich in dem von Copepoden nicht so bevorzugten Tiefenbereich von 50-60m Tiefe aus. Im Oktober 1988 befand sich fast 50% des Bestandes in der obersten beprobten Tiefenstufe von 10m. Ein zweites Maximum mit mehr als 15% lag in 50m Tiefe. Die

### 3. Ergebnisse

Verfügbarkeit von Copepoden für *A. aurita* war also durchaus gegeben. Die Maxima von CI-VI - Stadien und Nauplien einerseits und *A. aurita* andererseits fielen zwar nicht zusammen, aber in der ganzen Wassersäule quantitativ vertreten zu sein und in der Tiefe einen weiteren Schwerpunkt zu haben, war den Copepoden und *A. aurita* zu dieser Zeit gemeinsam. Die Korrelation der Verteilung der Medusen mit der der Copepoden ergibt einen deutlichen Unterschied zwischen CI-VI - Stadien und Nauplien.

Tab. 3.1.2.1.7.3.: Korrelationen nach KENDALL zwischen der Vertikalverteilung der Medusen und der der Copepoden im Oktober 1988

Stadium	tau	n	p (zweiseitig)
NI-VI	0,222	8	0,451
CI-VI	0,593	8	0,044

Obwohl gerade die CI-VI - Stadien ein Oberflächenmaximum vermissen lassen, korreliert ihre Verteilung signifikant mit der der Medusen. Wenn auch das sehr markante Oberflächenmaximum der Medusen sich mit der Vertikalverteilung der Copepoden nicht erklären läßt, so waren die Copepoden vielleicht der Grund dafür, daß *A. aurita* auch in größeren Tiefen und nicht nur an der Oberfläche vorkam.

Daten von weiteren in Frage kommenden Freßfeinden der Copepoden wurden im Rahmen auch anderer Publikationen zu dieser Fallstudie nicht erhoben und liegen ebenfalls von anderer Seite aus dem Bornholmbecken für die betrachteten Zeitpunkte nicht vor. Auf die mögliche Bedeutung der Amphipoden, Mysidaceen, Chaetognathen, Polychaeten und der Glasgrundel (*Aphia minuta*) für die Vertikalverteilung der Copepoden insgesamt oder für Bilanzen wird in Kap. 4.3. eingegangen.

#### 3.1.2.1.8. *Fritillaria*

*F. borealis* hatte im April die für diesen Monat typische Verteilung, nur daß die Ausbreitung nicht durch die Halokline begrenzt wurde und so noch Individuen in 70m Tiefe auftraten, wenn auch die 50m - Tiefe nicht quantitativ besetzt wurde (Abb. 3.1.2.1.8.1.). Im Juli war die Abundanz stark zurückgegangen, jedoch die 35m - und die 75m - Tiefe blieben mit 3580 bzw. 3630 Ind./m<sup>3</sup> quantitativ besetzt.

Die mittlere Tagestiefe lag im Juli 40,8m tiefer als im April, während sich bei den Copepoden, insbesondere deren Nauplien, die mittlere Tiefe zum Juli hin gen Oberfläche verschiebt.

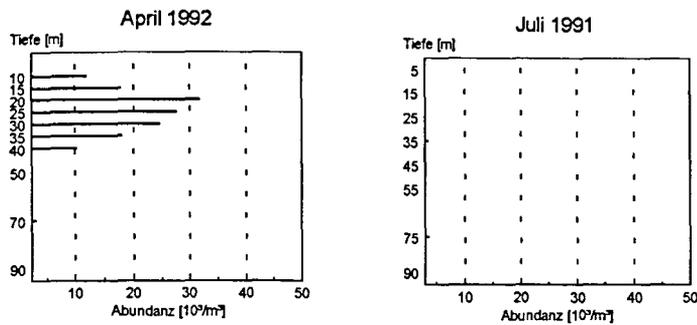


Abb. 3.1.2.1.8.1.: Vertikalverteilung von *Fritillaria borealis*.

Die besonders große saisonale Tiefendifferenz von *F. borealis* ist aber nur tendenziell zu sehen. Sie wurde durch eine mittlere Tiefe von 68,7m im Juli hervorgerufen. Diese kommt dadurch zustande, daß die 75m - Tiefe als einzige beprobte Tiefe unterhalb der Halokline bei der Mittelbildung ein großes Gewicht erhält. Selbst wenn also auf dieser Tiefe ein relatives Maximum läge, würde angenommen, daß sich die entsprechende Abundanz auf den gesamten Tiefenbereich von 65-90m erstreckt.

Eine spezifische Reaktion von *F. borealis* als einem Herbivoren auf das Chlorophyll - Maximum ließ sich im April 1992 nicht beobachten. Auch ergab sich keine signifikante Korrelation nach KENDALL zwischen der Verteilung von *F. borealis* und der des Chlorophylls ( $\tau = 0,327$  und  $p = 0,131$  bei  $n = 8$ ). Im Juli 1991 war der Bestand an *F. borealis* zu gering für derartige Feststellungen.

Es kann davon ausgegangen werden, daß gerade ältere Larven in der Lage sind, Appendicularien zu fressen. Von Plattfischlarven der Nordsee weiß man, daß *Oikopleura dioica* einen Teil der Nahrung ausmacht (LAST 1978, 1979). Die Dorsch- und Sprottenlarven könnten von ihrer Vertikalverteilung her für *F. borealis* im Juli 1991 Bedeutung gehabt haben. Die einzigen quantitativen Zahlen von *F. borealis* in 35 und 75m Tiefe befanden sich in unmittelbarer Nachbarschaft der beiden Maxima der Dorsch- und Sprottenlarven in 30 und 70 bzw. 80m Tiefe. Von April 1992 liegen keine Verteilungsdaten über Fischlarven vor, wenn auch in diesem Monat schon mit Fischlarven gerechnet werden muß (s.o.). Von der Vertikalverteilung her müßten die sich in der Tiefe aufhaltenden Fische für *Fritillaria* im April ohne Bedeutung sein, wenn die von *Fritillaria* sehr schwach besetzte 70m - Tiefe für den gesamten Tiefenbereich unterhalb der Halokline repräsentativ ist.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1.2.1.9. Cladoceren

Die Cladoceren erreichen im Sommer ganz beträchtliche Biomassen (Abb. 3.3.2.2.1.). Dieses Maximum scheint 1991 zeitlich aber sehr begrenzt gewesen zu sein und wurde am 13.7.1991 nicht einmal gestreift. Faßt man die Cladoceren zusammen, so ergibt sich sowohl im Juli 1991 als auch im Oktober 1988 die oberste als die einzige quantitativ besetzte Tiefenstufe (Abb. 3.1.2.1.9.1.).

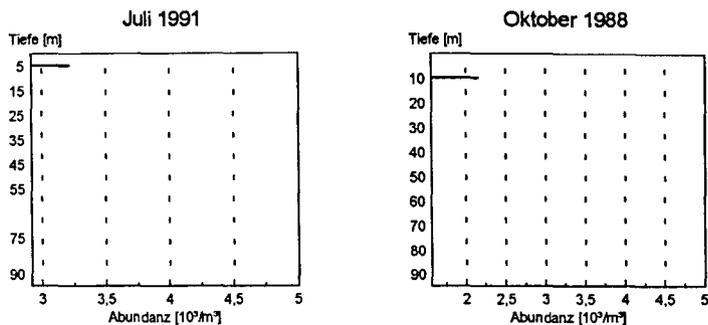


Abb. 3.1.2.1.9.1.: Vertikalverteilung der Cladoceren.

Der Bestand der Cladoceren war in den untersuchten Monaten stets zu gering, um hinsichtlich der Verteilung zu Aussagen zu kommen. Im Juli 1991 könnten, zumindest von der Vertikalverteilung, d.h. nicht unbedingt vom Bestand der Freßfeinde her, die Sprottenlarven und im Oktober 1988 *Aurelia aurita* Freßfeinde von Relevanz gewesen sein. Das Oberflächenmaximum von *A. aurita* läßt sich, wenn es schon in keinem Zusammenhang zur Verteilung der Copepoden steht (Kap. 3.1.2.1.7.), mit dem der Cladoceren gut begründen, besonders deswegen, weil das Jahresmaximum der Cladoceren im August in etwa mit dem von *A. aurita* zusammenfällt.

#### 3.1.2.1.10. Zusammensetzung der Abundanz

Die Zusammensetzung aller mit 47µm Maschenweite fangbaren Micro- und Mesozooplankter hinsichtlich ihrer Abundanz in den einzelnen Wassertiefen ist in Abb. 3.1.2.1.10.1. dargestellt. Bei der Darstellung der Anteile als Zooplankton - Konzentration gab es keine Untergrenze für quantitative Angaben, d.h. die Abszisse beginnt bei null. Stets und über alle Tiefenstufen hinweg den größten Anteil hatten die Copepoden. Wie aus den Profilen für die einzelnen Gattungen (s.o.) hervorging, beruhten die hohen Anzahlen bei weitem nicht immer auf den Nauplien, obwohl die jüngsten Stadien, ähnliche Stadiendauer vorausgesetzt, wegen der Mortalität normalerweise höhere Abundanzen erwarten lassen als ältere Stadien.

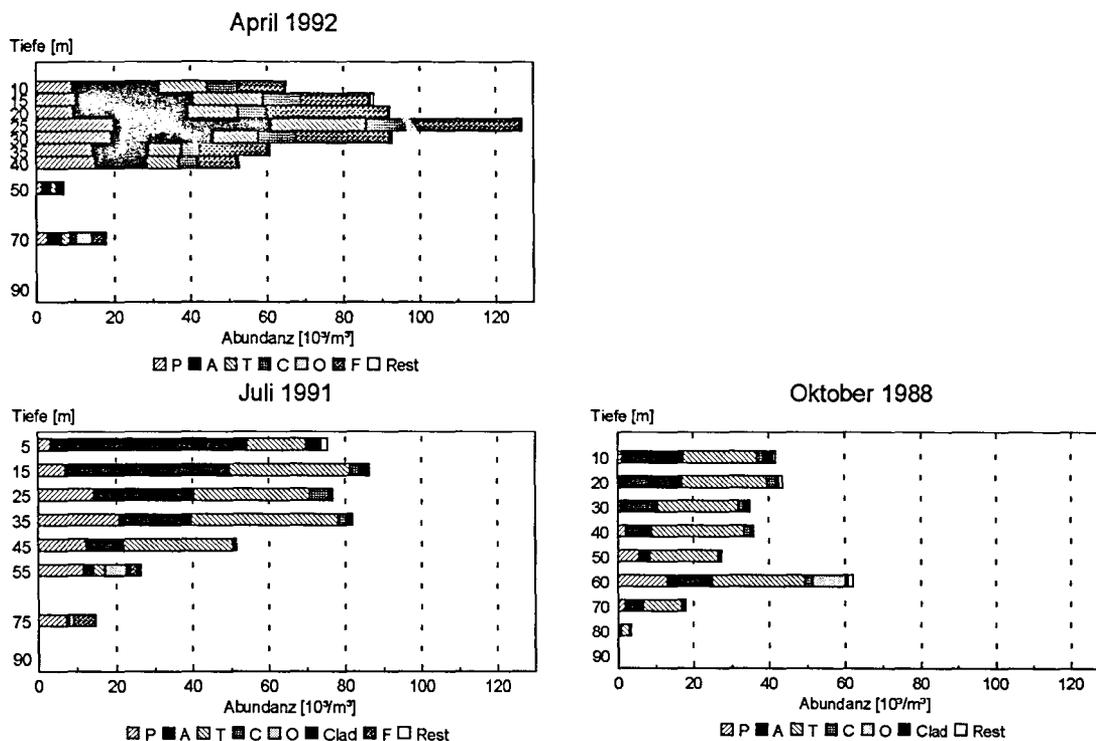


Abb. 3.1.2.1.10.1.: Zusammensetzung der Abundanz in Abhängigkeit von der Tiefe. P = *Pseudocalanus minutus*, A = *Acartia* sp., T = *Temora longicornis*, C = *Centropages hamatus*, O = *Oithona similis*, Clad = Cladoceren, F = *Fritillaria borealis*. Prozentwerte s. Anhang Tab. E.

Hinsichtlich der Variabilität von einer Tiefe zur nächsten fällt im April 1992 die Dominanz von *Oithona* in 70m Tiefe auf. Im Juli 1991 hatte *Oithona* einen ähnlich hohen Anteil in 55 statt in 75m Tiefe, dominierte dort aber nicht. Dominierend war *Pseudocalanus*, und zwar nicht nur in 55m Tiefe, sondern auch in 75m, was nur vom prozentualen Anteil her auffällig war, weil sich die Anzahl von der über der Halokline liegenden Tiefen nicht besonders unterschied. Trotz geringer Abundanz war *Fritillaria*, die sonst in keiner Tiefe nennenswert hervortrat, in 75m die zweitstärkste Fraktion im Juli. Oberhalb der Halokline fiel im Juli 1991 die starke Dominanz von *Acartia* in 5m Tiefe auf. Der Prozentsatz nahm dann mit der Tiefe immer weiter ab bis zur untersten beprobten Tiefenstufe von 75m. Im Gegenzug nahmen die Anteile von *Temora* und *Pseudocalanus* von der Oberfläche bis zu einer Tiefe von 45m bzw. im Falle von *Pseudocalanus* bis hin zur untersten beprobten Tiefenstufe (Ausn. in 45m) kontinuierlich zu. Im Juli 1991 zeigten die drei am stärksten vertretenen Copepoden - Gattungen also einen deutlichen tiefenabhängigen Trend in ihrem Anteil, während sich im April 1992 die

### 3. Ergebnisse

Zusammensetzung in den einzelnen Tiefen selbst unter Einbeziehung des salzreichen Tiefenwassers über die Wassersäule hinweg kaum änderte. Im Oktober 1988 waren die Abundanzen im Vergleich zu den beiden anderen Monaten insgesamt niedriger. Tiefenabhängige Tendenzen gab es im Oktober 1988 in abgeschwächter Form. Die kontinuierliche Abnahme des Anteils von *Acartia* reichte noch von der Wasseroberfläche bis in 50m Tiefe und die prozentuale Zunahme von *Temora* bis in 40m. Bei *Pseudocalanus* gab es nur einen deutlich erhöhten Anteil in 50 und 60m Tiefe (Kap. 3.1.2.1.1.). Die Spannweite der Prozentsätze von *Acartia* und *Temora* war außerdem geringer als im Juli. Der einzig im Juli in derartiger Ausprägung auftretende Gradient in der Zusammensetzung von der Wasseroberfläche bis in mindestens 45m Tiefe kann in Zusammenhang stehen mit der im Juli durch die Temperatur hervorgerufenen Stabilität innerhalb der oberen Hälfte der Wassersäule oder mit der Verteilung des Nahrungsangebotes.

Die Abb. 3.1.2.1.10.2. zeigt die Anteile der Gattungen in Bezug auf die ganze Wassersäule. Die am stärksten hervortretenden Unterschiede zwischen den untersuchten Monaten waren schon aus den tiefenspezifischen Zusammensetzungen heraus ersichtlich. Der auf die Wassersäule bezogene Anteil von *Pseudocalanus* war insgesamt etwas geringer als der von *Acartia* und *Temora*. Im Oktober 1988 lag der Anteil von *Pseudocalanus* außerdem mit weniger als 10% deutlich unter dem der andern beiden Monate. Der prozentuale Anteil der beiden *Acartia* - Arten blieb in den untersuchten Monaten relativ konstant bei ca. 30%. Im Gegensatz zu *Acartia* zeigte *Temora* sehr große Sprünge in seinem Anteil, der von April 1992 bis zum Oktober 1988 deutlich anstieg, wobei allerdings ebenfalls ein mittlerer Wert von ca. 30% zustandekam. Der Anteil von *Centropages* lag immer um einiges unter dem von *Pseudocalanus*, *Acartia* und *Temora* und war bis auf den wesentlich größeren Prozentsatz im April 1992 ungefähr so groß wie der von *Oithona*. Der Anteil von *Fritillaria* war wie der von *Centropages* im April 1992 am größten, und zwar über alle Tiefen hinweg (Abb. 3.1.2.1.10.1.). Der Unterschied zwischen April und Juli in der Abundanz, wie er bei den Copepoden festgestellt werden konnte (Abb. 3.1.2.2.1.1.), verschwindet fast bei der Betrachtung der Abundanz insgesamt, da *Fritillaria* das Frühjahrsdefizit der Copepoden kompensiert. Der Bezug auf die Wassersäule geht einher mit einer niedrigeren Schwelle für quantitative Angaben, da die Zählwerte der Proben sämtlicher Tiefenstufen sich addieren. So kann innerhalb der Cladoceren nach Gattungen differenziert werden. Der maximale Anteil von *Evadne* und *Bosmina* war ungefähr gleich hoch, wenn auch in verschiedenen Monaten.

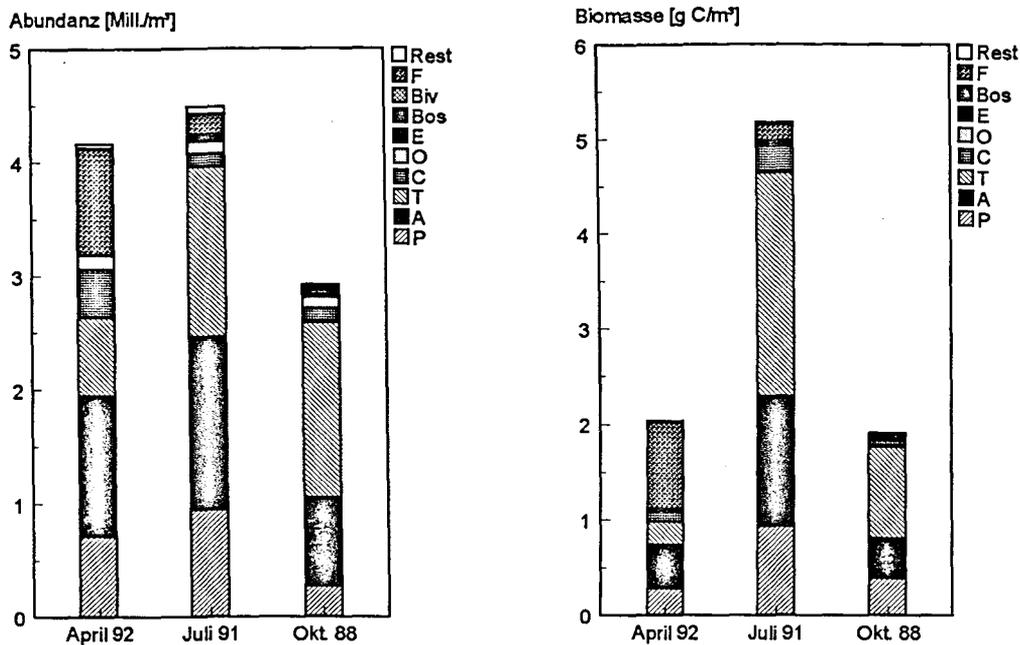


Abb. 3.1.2.1.10.2.: Zusammensetzung hinsichtlich der Abundanz und der Biomasse, bezogen auf die gesamte Wassersäule. E = *Evadne nordmanni*, Bos = *Bosmina coregoni*, Biv = *Bivalvia*, übrige Abkürzungen s. Abb. 3.1.2.1.10.1.. Prozentwerte s. Anhang Tab. E.

*Evadne* trat, wie für Cladoceren aus den BMP - Daten heraus zu erwarten war, im Sommer besonders hervor, *Bosmina* jedoch im Oktober. Im Oktober 1988 läßt sich für Muschellarven noch ein Anteil von 0,89% angeben, der vermutlich auf die der hiesigen Benthosgemeinschaft den Namen verleihenden Art *Macoma calcarea* (THEEDE 1974) zurückgeht. Aus den BMP - Daten (Abb. 3.3.2.2.5.) ergibt sich für diesen Monat ein geringerer Wert. Daß im Juli 1991 die Abundanz für quantitative Angaben zu gering war, ist nach den BMP - Daten schon eher möglich. Der sehr geringe Anteil der Muschellarven im Juli 1991 ist für diese Jahreszeit aber nicht typisch, da sich trotz hoher zwischenjähriger Variabilität gemäß den BMP - Daten das Jahresmaximum der Muschellarven in den Sommer hinein erstreckt oder sich sogar hauptsächlich dort befindet. Weiterhin gefangen wurden als Einzelexemplare oder in sehr geringen Mengen Polychaeten/ -larven (April 1992, Juli 1991), Larven von *Balanus improvisus* (Juli 1991, 5m), Gastropodenlarven (April 1992, ab 30m) und *Microsetella norvegica* (April 1992, 40m).

Die geschlechtliche Differenzierung innerhalb der Copepoden ergab über die ganze Wassersäule hinweg nicht immer in der Nähe von 50% liegende Anteile der Geschlechter

### 3. Ergebnisse

(Abb. 3.1.2.1.10.3.). Am ausgeglichensten war das Geschlechterverhältnis für alle Stadien und Monate, zu denen Daten existierten, bei *Pseudocalanus* und am wenigsten ausgeglichen bei *Acartia longiremis*. Grundsätzlich war der Anteil der Männchen bei *Acartia* eher der geringere als der der Weibchen. Während bei *A. bifilosa* der Anteil der Männchen nur im April deutlich unter und im Juli und Oktober ungefähr bei 50% lag, war er bei *A. longiremis* auch im Juli weit geringer als 50% und betrug im April sogar nur 1,27%.

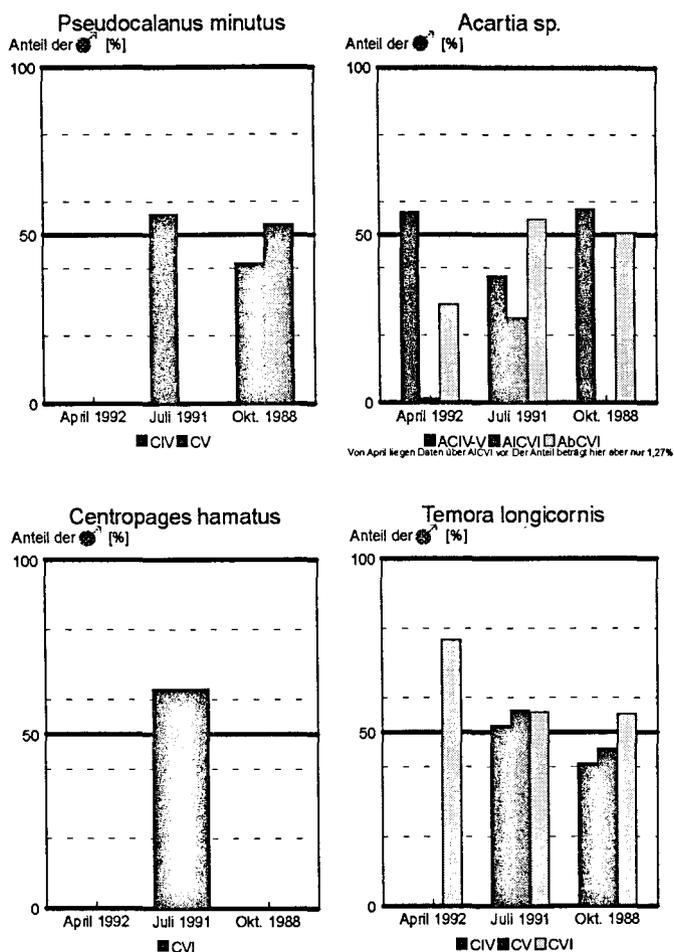


Abb. 3.1.2.1.10.3.: Anteile der Männchen am jeweiligen Stadium. CIV-CVI = Copepodit-Stadien. Al = *Acartia longiremis*, Ab = *Acartia bifilosa*.

Daten von Oktober für *A. longiremis* existieren nicht. Bei beiden *Acartia* - Arten nimmt der Anteil der Männchen bei den Adulten vom April zum Juli hin zu, wohingegen er bei den älteren Copepoditen beider Arten insgesamt nur im Juli etwas weiter unter 50% lag. Wenn größere Abweichungen des Anteils der Männchen von 50% bei *Temora* und *Centropages* auftraten, so waren die Männchen im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Acartia* häufiger als

### 3. Ergebnisse

die Weibchen. Sowohl bei *Temora* als auch bei *Centropages* waren es die Männchen der Adulten, die die 50% stärker überschritten. Für andere Stadien von *Centropages* gab es keine Daten, und auch der Prozentsatz der adulten Männchen von *Centropages* galt nur für Juli 1991. Der Prozentsatz der adulten Männchen von *Temora* galt nur für April 1992. In den anderen beiden untersuchten Monaten, zu denen auch Daten über die Copepodite existierten, war das Geschlechterverhältnis der Adulten wie auch das der älteren Copepodite von *Temora* ausgeglichen. Zusammenfassend kann man demzufolge neben *Pseudocalanus* auch *Temora* ein annähernd paritätisches und *Acartia* ein eher unausgeglichenes Geschlechterverhältnis attestieren. Grundsätzliche Tendenzen innerhalb einer Art oder auch darüberhinaus in Bezug auf verschiedene Jahreszeiten oder Stadien konnten nicht festgestellt werden. Dafür war der diesbezügliche Datenumfang zu gering.

Außerdem kann bei *Acartia* nicht ausgeschlossen werden, daß der geringere Anteil an Männchen gar nicht charakteristisch für die Population war, sondern lediglich Ergebnis einer horizontalen Ungleichverteilung von Männchen und Weibchen. Inwieweit in der Vertikalen eine solche Ungleichverteilung, auch bei *Pseudocalanus* und *Temora*, vorlag, wurde in den Kap. 3.1.2.1.1.-3. angesprochen.

Die Zusammensetzung der Abundanz kann sich innerhalb einer Copepodengattung auch auf Altersgruppen bzw. Stadien beziehen und wird nach MARIN (1987) und HUNTLEY & ESCRITOR (1991) in der Angabe des „mittleren Stadiums“ zusammengefaßt (Abb. 3.1.2.1.10.4.).

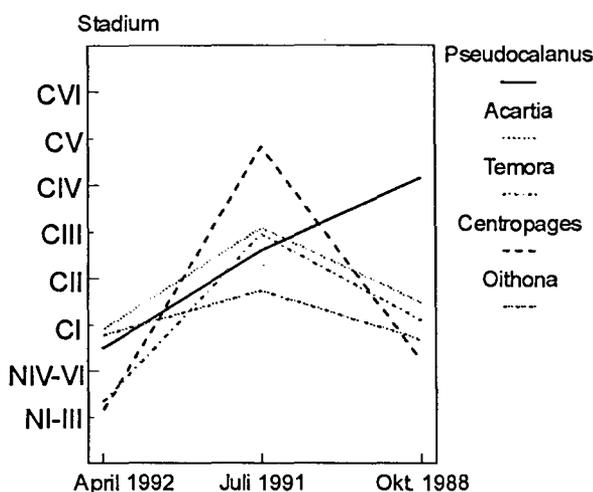


Abb. 3.1.2.1.10.4.: Mittleres Stadium in Abhängigkeit von der Jahreszeit.

### 3. Ergebnisse

---

Grundsätzlich war das mittlere Stadium im Sommer das höchste. Bei *Oithona* war es in etwa das CII - und bei *Centropages* das CV - Stadium. Das mittlere Stadium hatte in diesen Fällen keinen modalen Charakter, d.h. es war nicht identisch mit dem häufigsten Stadium. Tatsächlich wurden im Sommer nur wenige *Oithona* - Exemplare gefangen, von denen lediglich gesagt werden kann, daß in etwa die Hälfte Nauplien waren. Von *Centropages* gab es fast keine Nauplien und von den Copepoditen stellten die Adulten ca. 70%. *Centropages* hatte gleichzeitig im Frühjahr und Herbst das jüngste mittlere Stadium und damit den von allen Copepoden am stärksten ausgeprägten Jahrgang und *Oithona* den schwächsten.

Einen grundsätzlich anderen Jahrgang zeigte *Pseudocalanus*, bei dem das mittlere Stadium von April 1992 bis Oktober 1988 kontinuierlich älter wurde. Bei *Pseudocalanus* müßte sich die Population im Winter deutlich verjüngen, d.h. der größte Teil der Population wird nicht überwintern oder noch vor April des nächsten Jahres zugrunde gehen. Das mittlere Stadium der übrigen Copepodenarten läßt bezüglich der Überwinterung grundsätzlich zwei Möglichkeiten zu. Entweder besteht die überwinternde Population vornehmlich aus Nauplien oder die im April auftretenden Nauplien sind im Frühjahr neu entstanden. Unklar bleibt, inwieweit die im Oktober auftretenden Nauplien im Herbst noch zur Reife gelangen, um dann als Adulte oder wenigstens als ältere Copepodite zu überwintern, oder nicht. Dieser Ansatz bezieht sich auf die gesamte Population. Nicht berücksichtigt wird, wie oben schon angedeutet, die Altersstruktur innerhalb der Population. So kann nicht ausgeschlossen werden, daß unabhängig davon, wie weit die Nauplien vom Oktober noch heranreifen, ein kleiner Teil der Population mit einem Alter, das weit über dem des mittleren Stadiums liegt, doch überwintert, um erst im Frühjahr die Eier zum Aufbau einer neuen Generation abzulegen. Das wäre bei *Acartia* und *Temora* möglich, deren Populationen im Oktober einen kleinen Anteil von Adulten aufwiesen (Kap. 3.1.2.1.2. und 3.1.2.1.3.).

#### 3.1.2.2. Vertikalverteilung der Biomassen

##### 3.1.2.2.1. Copepoden insgesamt

Die Zooplankton - Konzentration kann hinreichend allein durch die Abundanz angegeben werden, wenn die Vertikalverteilung eines einzigen Stadiums oder mehrerer Stadien mit etwa gleichem Individualgewicht darzustellen ist. Die Gewichtung des Individuums nach seiner Körpergröße ist insbesondere dann angebracht, wenn die Individuen verschiedenen Größenordnungen angehören, und sie ist grundsätzlich Voraussetzung für die Erstellung von

Stoff- und Energiebilanzen. Die Gewichtung bezieht sich in den vorliegenden Untersuchungen entsprechend der Dominanz von Copepoden v.a. auf ihre verschiedenen Altersstadien. Daher ist die Biomasseeinheit in diesem Fall nicht nur die für die nächste trophische Ebene, sondern auch die für die betrachtete Art selbst relevante, weil die dem Fortpflanzungspotential eher entsprechende Einheit, denn ein adulter Copepode hat für die Fortpflanzung der Population eine wesentlich größere Bedeutung als ein Nauplius. Ein Unterschied zwischen dem auf die Abundanz und dem auf die Biomasse bezogenen Anteil beruht also stets auf einer unterschiedlichen Alterszusammensetzung der jeweiligen Gattung. In der Biomasse der Copepoden sind die Eigewichte ebensowenig enthalten wie in der Abundanz die Eizahlen. Die Biomasse wird im Gegensatz zur Abundanz unabhängig von einem bestimmten Mindestwert stets als quantitativ angesehen.

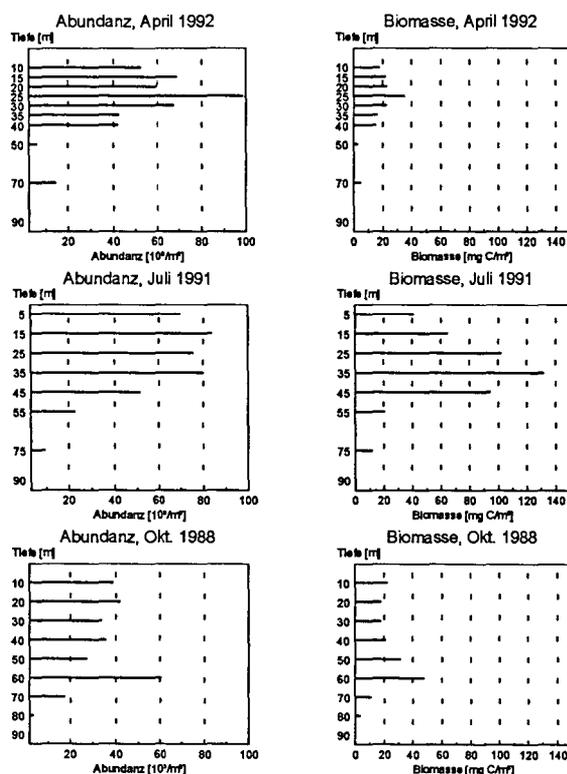


Abb. 3.1.2.2.1.1.: Vertikalverteilung der Abundanz und Biomasse der Copepoden insgesamt zu den verschiedenen Jahreszeiten.

Das Vertikalverteilungsmuster der Biomasse der Copepoden insgesamt (Abb. 3.1.2.2.1.1.) entspricht in jedem untersuchten Monat bis ins Detail dem der Abundanz der Copepodite (Abb. 3.1.2.1.7.1.). Das Vertikalverteilungsmuster der Abundanz der Copepoden insgesamt (Abb. 3.1.2.2.1.1.) hingegen gleicht im April 1992 dem der Abundanz der Nauplien (Abb.

3.1.2.1.7.1.). Hieran wird deutlich, daß die Biomasse der Copepoden insgesamt stets durch die Abundanz der Copepodite und die Abundanz der Copepoden insgesamt nicht immer durch die Abundanz der Nauplien bestimmt wurde. Daß im April 1992 die Abundanz der Copepoden insgesamt von der der Nauplien maßgeblich abhing, galt aber nicht generell auch für die einzelne Copepoden - Gattung, wie oben bereits festgestellt wurde. Die Biomasse übertraf im Juli 1991 wesentlich deutlicher als die Abundanz die entsprechenden Werte vom April und Oktober. Außerdem nahm im Juli die Biomasse im oberen Bereich der Wassersäule mit der Tiefe stark zu, während sich die Abundanz in diesem Bereich kaum und ohne tiefenabhängige Tendenz veränderte. Beide Sachverhalte waren dem Anteil der Nauplien an den Copepoden zuzuschreiben. Dieser nahm vor allem vom April zum Juli hin ab und im Juli mit der Tiefe.

#### 3.1.2.2.2. Zusammensetzung der Biomasse

Die Anteile der Gattungen an der Biomasse in den einzelnen Tiefenstufen sind in Abb. 3.1.2.2.2.1. dargestellt. Unterschiede gegenüber der Zusammensetzung der Abundanz erstreckten sich dabei meist über alle Tiefen. Eine Ausnahme ist *Oithona*, die nennenswert nur in einer Tiefe vorkam und deren Anteil dort in jedem untersuchten Monat in Bezug auf die Biomasse deutlich geringer war als bezüglich der Abundanz. Im April 1992 hatten *Acartia* und *Fritillaria* darüberhinaus in 50m Tiefe stärker vom Prozentsatz der anderen Tiefen abweichende Anteile der Biomasse. Derart deutliche Verschiebungen in der Zusammensetzung sind zwar sowohl für die Biomasse als auch für die Abundanz in der Nähe der Halokline zu erwarten, traten aber bei der Abundanz in diesem Monat überhaupt nicht auf. Im Juli 1991 war es *Pseudocalanus*, dessen Biomasse - Anteil sich mit der Halokline wesentlich deutlicher veränderte, als es sein Anteil bezüglich der Abundanz tat. Die Tendenz, die die prozentualen Anteile der drei dominanten Gattungen der Copepoden bezüglich der Abundanz mit der Tiefe zeigten, war bei *Acartia* in etwa und bei *Temora* genauso, nur mit wesentlich höheren Prozentsätzen endend, auch bezüglich der Biomasse festzustellen. Das gleiche gilt für Oktober 1988, nur daß der prozentuale Anteil von *Temora* lediglich in den obersten 30m ansteigt. Auch im Oktober war der Anteil der Biomasse in bestimmten Tiefen deutlich stärker erhöht als der auf die Abundanz bezogene Prozentsatz, so bei *Pseudocalanus* in 60m Tiefe und bei *Centropages* in 80m.

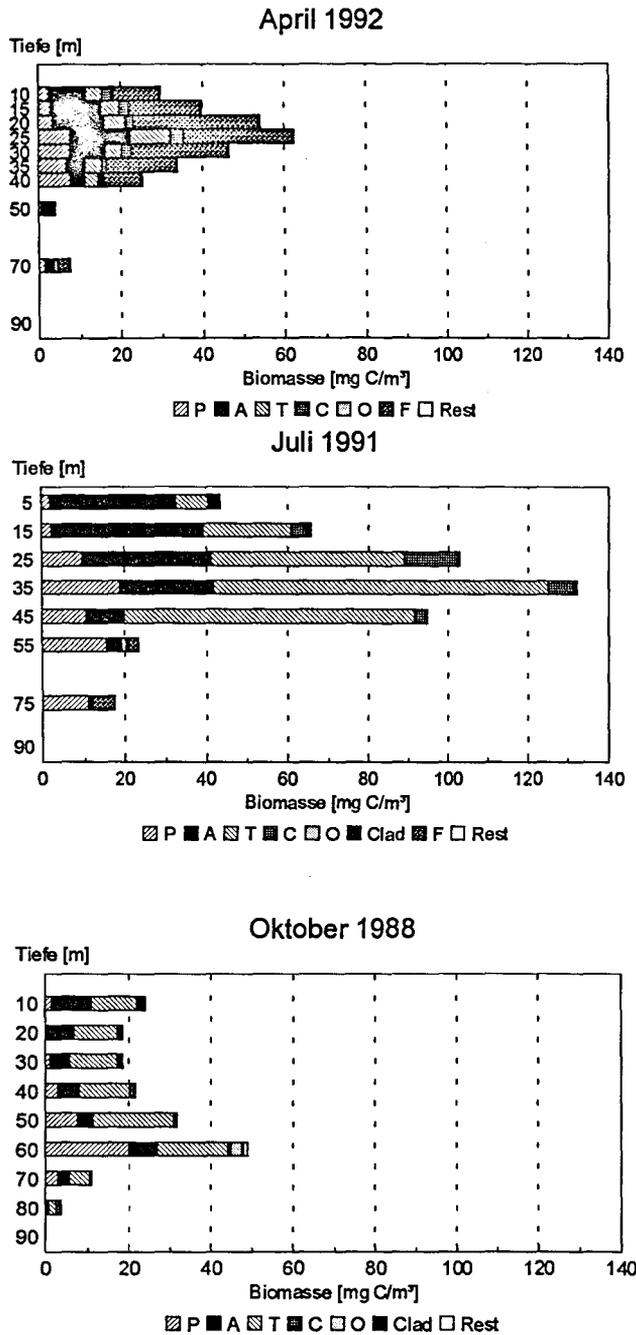


Abb. 3.1.2.2.1.: Zusammensetzung der Biomasse in Abhängigkeit von der Tiefe. Abkürzungen s. Abb. 3.1.2.1.10.1.. Prozentwerte s. Anhang Tab. E.

Wie schon oben festgestellt, waren die meisten Unterschiede zwischen dem Anteil bezüglich der Abundanz und dem bezüglich der Biomasse in allen Tiefenstufen erkennbar und lassen sich daher einfacher auf die Wassersäule beziehen (Abb. 3.1.2.1.10.2.).

### 3. Ergebnisse

Daß die Biomasse im Juli 1991 wesentlich deutlicher als die Abundanz die entsprechenden Werte vom April und Oktober übertraf, wurde in Bezug auf die Copepoden schon erwähnt (Kap. 3.1.2.2.1.). *Oithona* kam immer fast nur in einer Tiefe vor und wurde daher bereits angesprochen. *Pseudocalanus* hatte im Oktober 1988 von der Abundanz her den niedrigsten, aber von der Biomasse her den höchsten Anteil von den untersuchten Monaten. Dieser Anteil bestand hauptsächlich aus CIV - und CV - Stadien (Kap. 3.1.2.1.1.). Der stets deutliche und von April 1992 bis Oktober 1988 gehende Anstieg des Anteils von *Temora* trat auch bezüglich der Biomasse auf, nur daß der Prozentsatz der Biomasse im Juli 1991 wegen des zu dieser Zeit hohen Anteils an Adulten größer war als der bezüglich der Abundanz. Die absolute Biomasse von *Temora* stieg von April 1992 bis Juli 1991 sogar um das 10fache. Der Anteil der Biomasse von *Centropages* blieb in den untersuchten Monaten ungefähr gleich hoch. Das von der Abundanz her stärkere Hervortreten von *Centropages* im April 1992 beruhte fast ausschließlich auf NI-III - Stadien (Kap. 3.1.2.1.4.). Der Anteil von *Fritillaria*, der schon von der Abundanz her im April 1992 sehr viel höher war als sonst (Kap. 3.1.2.1.10.), verdoppelte sich bei der Betrachtung der Biomasse. Dies war Ausdruck des im Frühjahr bei allen Copepoden geringen Populationsalters, während für *Fritillaria* für alle Jahreszeiten das gleiche Individualgewicht herangezogen wurde. Ob das mittlere Individualgewicht von *Fritillaria* im Jahresverlauf tatsächlich konstant bleibt, sei dahingestellt.

Die Zusammensetzung der Biomasse der Copepoden hinsichtlich des Nauplienanteils ist in Abb. 3.1.2.2.2. dargestellt. Der Anteil der Biomasse der Nauplien war im April 1992 bei allen Gattungen am höchsten. Bei *Temora* und *Centropages* übertraf er den der CI-VI - Stadien sogar. Im Juli 1991 war die Bedeutung der Nauplien für die Biomasse einer Gattung vernachlässigbar. Etwas größer war der Anteil der Nauplien bei *Oithona*, was nicht überbewertet werden darf, da die Biomasse von *Oithona* insgesamt so gering war, daß allein dadurch anteilmäßige Verschiebungen leicht passieren können. Im Oktober 1988 fielen die Nauplien wieder etwas stärker ins Gewicht (vgl. Abb. 3.1.2.1.10.4.), wenn man von *Oithona* und auch von *Pseudocalanus* absieht. So ist mit Ausnahme des Frühjahrs eine Vernachlässigung der Nauplien, wie sie oft mit größeren Maschenweiten einhergeht, meist nicht mit einem größeren Fehler behaftet.

Das Sommermaximum der Biomasse des Zooplanktons fand sich in jeder einzelnen Gattung der *Calanoida* wieder. Die Biomasse von *Oithona* insgesamt war im Juli 1991 minimal, woran erkennbar ist, daß der Jahresgang nicht nur der Abundanz, sondern auch der der Biomasse ohne Berücksichtigung der Nauplien eine andere Form annehmen kann.

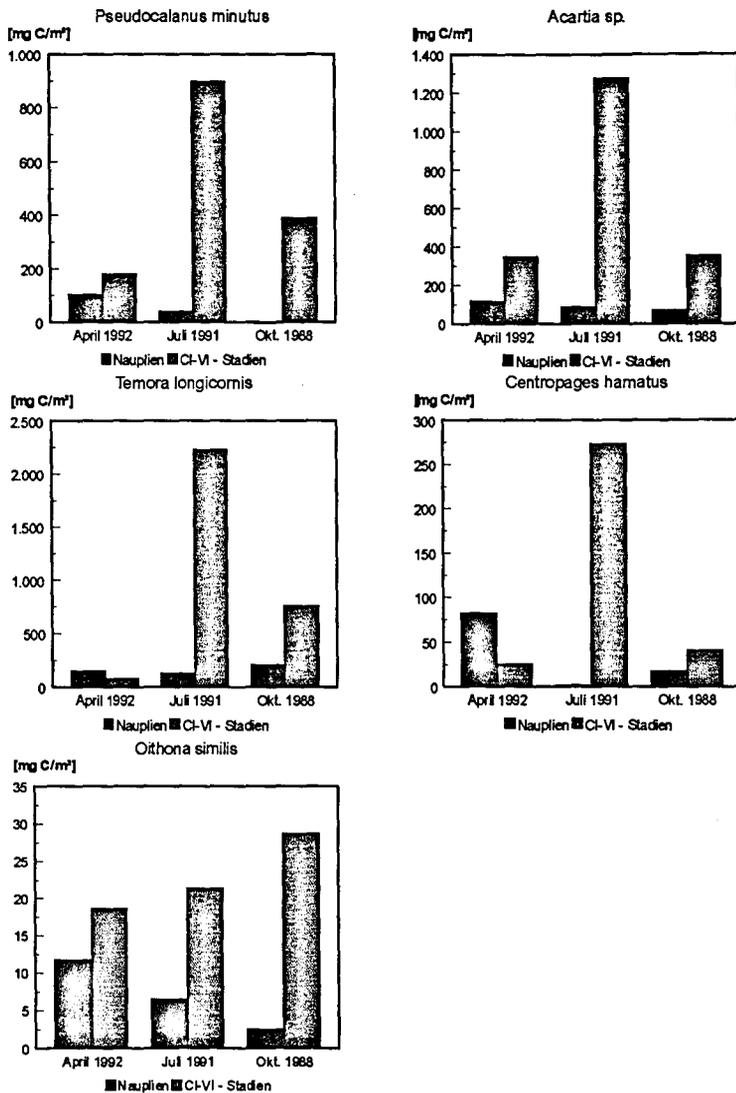


Abb. 3.1.2.2.2.: Biomasse der Nauplien und CI-VI - Stadien der Copepoden - Arten.

### 3.1.3. Phytoplankton

Die Vertikalverteilung der Phytoplankton - Konzentration ist angegeben in diskreten Chlorophyll a - Konzentrationen und im April und Juli zusätzlich in danach geeichten Fluoreszenz - Werten (Abb. 3.1.3.1.). Im April hatten die Fluoreszenz - Werte einen vertikalen Abstand von 2,50m und im Juli war das Fluoreszenz - Profil kontinuierlich. Die Chlorophyll a - Konzentrationen vom Oktober sind BMP - Daten, die vier Tage nach der Vertikalaufnahme des Zooplanktons auf die gleiche Weise wie in den vorliegenden Untersuchungen gewonnen wurden.

### 3. Ergebnisse

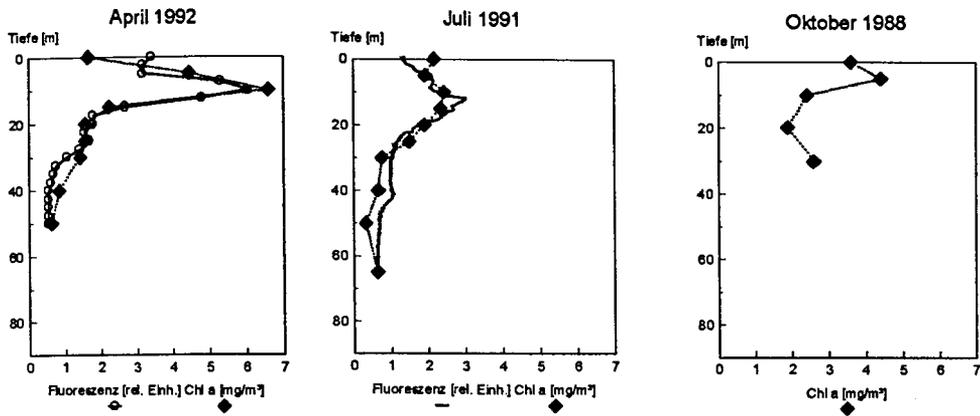


Abb. 3.1.3.1.: Vertikalverteilung der Chlorophyll - Konzentration.

Die maximale Chlorophyll a - Konzentration im April 1992 betrug  $6,6\text{mg/m}^3$  in 10m Tiefe. Die im April im Vergleich zu den photometrischen in halb so großen Abständen aufeinanderfolgenden fluorometrischen Meßpunkte hatten ihr Maximum in der gleichen Tiefe. Der Verlauf der durch beide Meßverfahren zustande gekommenen Profile ist besonders hinsichtlich des ausgeprägten Chlorophyll - Maximums sehr ähnlich. Im Juli 1991 befand sich im photometrischen Profil das Chlorophyll a - Maximum mit einer Konzentration von  $2,43\text{mg/m}^3$  wie im April in 10m Tiefe, hatte aber auch in 15m noch einen fast genauso hohen Wert und war damit wesentlich breiter als im April. Die Feinstruktur des kontinuierlichen Fluoreszenz - Profils zeigt den maximalen Wert in 12,1m Tiefe, also zwischen den beiden Meßpunkten des photometrischen Maximums. Daß das Chlorophyll - Maximum sich, wie im photometrischen Profil angedeutet, bis zur Wasseroberfläche erstreckte, wird durch das Fluoreszenz - Profil nicht bestätigt. Im Oktober 1988 war die Chlorophyll a - Konzentration mit  $4,4\text{mg/m}^3$  in 5m Tiefe maximal. Unterhalb dieses Maximums wurden bis in 30m Tiefe Konzentrationen gemessen, die in etwa die Höhe des Juli - Maximums hatten, eine Folge der zu dieser Zeit bereits erhöhten Durchmischungstiefe.

Die qualitative Zusammensetzung des Netz - Phytoplanktons wurde aus den  $47\mu\text{m}$  - Netzfängen ermittelt (Tab. 3.1.3.1.). Im April 1992 befand sich *Skeletonema costatum* in 10m Tiefe größtenteils in Schleimklumpen. Im Oktober 1988 war die ganze Netzprobe aus 10m Tiefe mit Schleim versetzt. Die Chlorophyll - Konzentration vom Juli 1991 war offensichtlich hauptsächlich auf autotrophes Nanoplankton, das sich mit  $47\mu\text{m}$  Maschenweite nicht mehr erfassen ließ, und nur zum kleinsten Teil auf die beiden o.a. Arten zurückzuführen.

### 3. Ergebnisse

Tab. 3.1.3.1.: Zusammensetzung des Phytoplanktons

Monat	Tiefe	dominant	vereinzelt
9.4.1992	10+25m	<i>Skeletonema costatum</i>	<i>Protooperidinium</i> sp.
		<i>Thalassiosira</i> sp.	
		<i>Coscinodiscus</i> sp.	
	10m		<i>Chaetoceros</i> sp.
			fädige Cyanobakterien
			pennate Diatomeen
	25m		<i>Melosira nummuloides</i>
			<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
			<i>Chaetoceros danicus</i>
			<i>Peridiniella catenata</i>
			<i>Gonyaulax</i> sp.
			<i>Dinophysis acuminata</i>
13.7.1991	10m		<i>Dinophysis norvegica</i>
	25m		<i>Nodularia spumigena</i>
13.10.1988	10+20m	<i>Coscinodiscus</i> cf. <i>concinus</i>	<i>Nodularia spumigena</i>
	10m		<i>Chaetoceros</i> sp.
	20m	<i>Coscinodiscus granii</i>	<i>Chaetoceros danicus</i>

Nach den BMP - Erhebungen machten am 5.4.1992 in den oberen 10m die Dinophyceen 66,6% des Phytoplankton - C aus. *Peridiniella catenata* stellte 73,3% des Kohlenstoffs der Dinophyceen. In den Netzproben (Tab. 3.1.3.1.) wurde diese Art im Gegensatz zu Diatomeen nur vereinzelt gefunden. Am 26.7.1991 kamen nach den BMP - Daten 46,5% des Phytoplankton - C von den Cyanophyceen, davon 71,9% von der coccalen Cyanophycee *Gomphosphaeria pusilla*, und 33,9% von  $\mu$ -Flagellaten, davon wiederum 84,4% von solchen <10 $\mu$ m. Die Vermutung, daß der wesentliche Teil des Phytoplanktons im Juli durch die Netzfänge nicht erfaßt wird, bestätigt sich so. Am 6.10.1988 hatten die ebenfalls nicht durch die Netzfänge erfaßbaren Arten *Chryptomonas pelagica* (Chryptophyceen) und *Eutreptia lanowii* (Euglenophyceen) den größten Anteil am Phytoplankton - C der oberen 10m.

### 3. Ergebnisse

#### 3.2. Aus den Vertikalaufnahmen abgeleitete und sich auf den jeweiligen Tag beziehende Prozesse und Wechselwirkungen

##### 3.2.1. Sekundärproduktion des Zooplanktons

Die Sekundärproduktion der Copepoden wurde nach zwei Methoden berechnet. Die Methode nach EDMONDSON & WINBERG (1971) ermöglicht eine Differenzierung der Copepoden - Gattungen, und, soweit nicht die „isochronal rule“ Anwendung fand, sogar die zwischen Copepoditen und Nauplien einer Art.

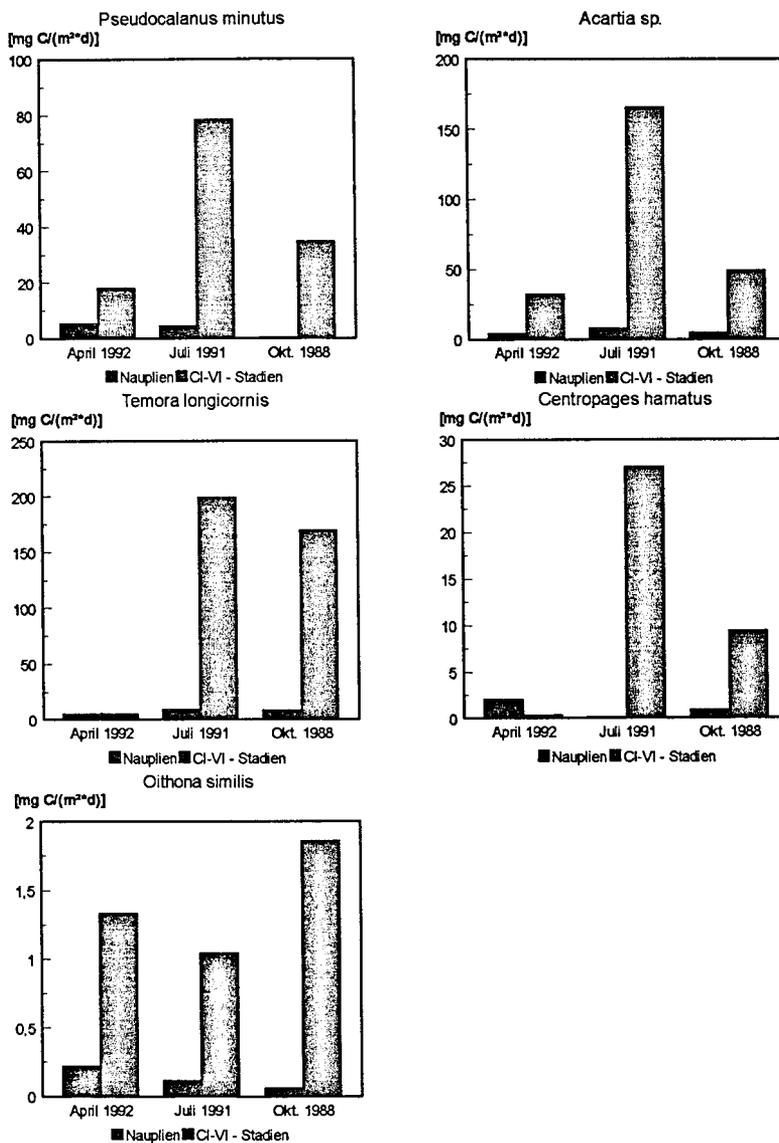


Abb. 3.2.1.1.: Produktion der Nauplien und CI-VI - Stadien der Copepoden - Arten.

Die angeführten Werte der potentiellen Produktion sind unter der Annahme eines optimalen Nahrungsangebotes berechnet worden und beziehen sich auf einen Tag, an dem die Mortalität gleich null ist (Abb. 3.2.1.1.). Innerhalb der einzelnen Copepodengattungen wurde wie bei der Biomasse (Abb. 3.1.2.2.2.) zwischen Nauplien und CI-VI - Stadien unterschieden. Die Produktion der Nauplien verhielt sich zu der der CI-VI - Stadien im Verlauf des Jahresganges bei allen Gattungen genauso wie die Biomasse. Die Höhe der Produktion ergab über die drei untersuchten Monate hinweg bei den *Calanoida* auch das gleiche Muster mit einem ausgeprägten Juli - Maximum. In diesem Punkt war *Temora* allerdings insoweit eine Ausnahme, als es zwischen Juli 1991 und Oktober 1988 kaum einen Unterschied gab. Bei *Oithona*, bei der im Juli ja die Biomasse schon nicht maximal war, war die Produktion in diesem Monat die geringste.

Der Verlauf der Produktion im Jahresgang relativ zum Jahresverlauf der Biomasse wird quantitativ durch die Produktivität, d.h. den P/B - Wert, beschrieben (Abb. 3.2.1.2.). Die Produktivität hängt ab von der Art und dem Stadium, geht man von der Berechnung der Produktion nach EDMONDSON & WINBERG (1971) aus, und in jedem Falle von der Temperatur, d.h. von der Jahreszeit und von der Verteilung in der Wassersäule. Die Produktivität von *Centropages* ist nicht dargestellt, weil die Entwicklungszeiten nicht nach einer für diese Gattung spezifischen Temperaturabhängigkeit berechnet wurden, sondern in Anlehnung an *Temora* (Kap.2.3.1.3.). Die deutlichsten Unterschiede in der Produktivität fanden sich bei *Temora* (Abb. 3.2.1.2.). Hier stieg der P/B - Wert von  $0,041 \text{ d}^{-1}$  im April 1992 auf  $0,185 \text{ d}^{-1}$  im Oktober 1988. Dies äußerte sich, wie oben erwähnt, in der im Gegensatz zur Biomasse an das Niveau vom Juli 1991 heranreichenden Produktion im Oktober. Der für Juli 1991 nach BMP - Daten berechnete P/B - Wert war allerdings in etwa so hoch wie der im April, d.h. der Produktivitätsunterschied von Juli und Oktober wäre danach noch größer. Bemerkbar machte sich die Saisonalität der Produktivität noch bei *Oithona* und *Acartia*. Der P/B - Wert von *Oithona* war im Sommer am geringsten und sorgte so dafür, daß die Produktion nicht nur, wie die Biomasse, für *Oithona* insgesamt, sondern auch allein für die Copepodite im Sommer minimal war. Bei *Acartia* war der P/B - Wert im April am geringsten. So war die Biomasse von *Acartia* insgesamt im April 1992 zwar höher als im Oktober 1988, bei der Produktion verhielt es sich aber umgekehrt. Die aus BMP - Daten ermittelten Produktivitäten waren jedoch im Juli und Oktober genauso hoch wie im April.

### 3. Ergebnisse

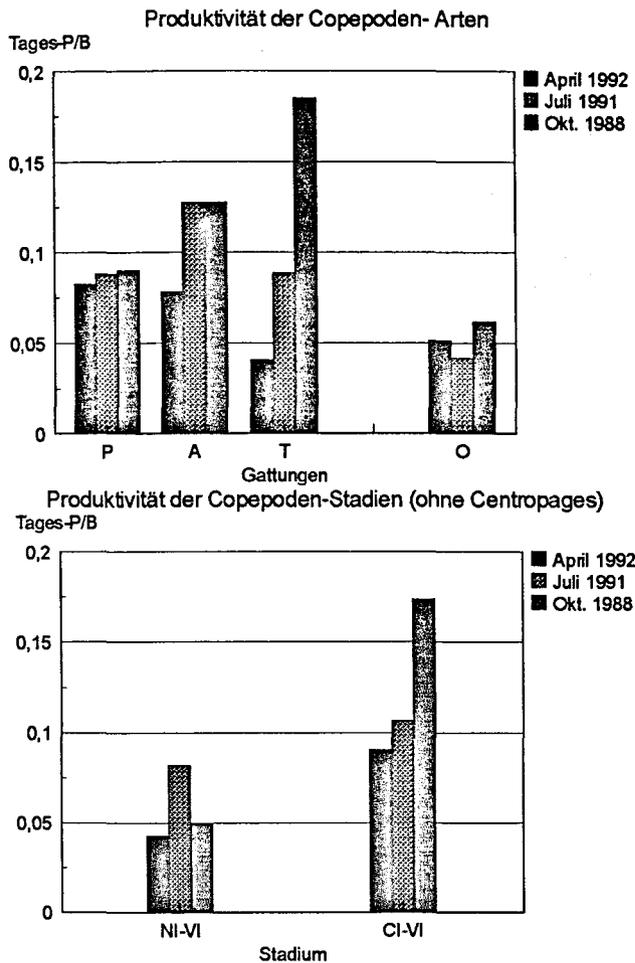


Abb. 3.2.1.2.: Produktivität der Copepoden in Abhängigkeit von der Art und vom Stadium.  
N = Nauplius, C = Copepodit. Abkürzungen der Arten s. Abb. 3.1.2.1.10.1..

Bei *Pseudocalanus* ist die Produktivität nach den BMP - Daten im April niedriger als in den beiden anderen Monaten. Insgesamt war bei *Temora* und *Oithona* die Produktivität im Oktober 1988 am höchsten und bei *Pseudocalanus* und *Acartia* war sie im Oktober in etwa genauso hoch wie die im Juli 1991. *Temora* hatte im Oktober den größten und im April den kleinsten P/B - Wert aller Copepoden. Daß der P/B - Wert von *Oithona* im großen und ganzen geringer ist als der der calanoiden Copepoden, liegt nicht nur an der im Juli und Oktober geringeren Tiefentemperatur. *Oithona* weist selbst bei gleicher Temperatur die geringste Produktivität und die höchste Eientwicklungszeit auf. Während bei den anderen Copepoden die mittlere Temperatur der Wassersäule (Tab. 3.2.1.1.) in etwa eine Voraussage darüber ermöglicht, wie sich die Produktivität in einem Jahresgang verhalten wird, kann dazu bei *Oithona* nur die Temperatur der Aufenthaltstiefe herangezogen werden.

### 3. Ergebnisse

Tab. 3.2.1.1.: Mittlere Temperatur der Wassersäule

Monat	Mittlere Temperatur
April 1992	4,76°C
Juli 1991	7,75°C
Oktober 1988	8,98°C

Daß *Oithona* im Gegensatz zu den übrigen Copepoden im Sommer den geringsten P/B - Wert hatte, ist Ausdruck der Unabhängigkeit des Tiefenwassers, dessen Temperatur im Juli 1991 am niedrigsten war, von jahreszeitlichen Einflüssen. Der hohe Anteil der Nauplien an der Biomasse von *Oithona* im April 1992 hält aufgrund der geringeren Produktivität der Nauplien (s.u.) die Produktivität von *Oithona* insgesamt in diesem Monat eher klein. Die Stadienzusammensetzung wirkt sich aber offensichtlich nicht so stark aus wie die Temperaturdifferenz in der Schwerpunkttiefe zwischen April und Juli von weniger als 1°C, die dafür sorgt, daß die Produktivität im April doch noch höher ist als im Juli. Grundsätzlich erwies sich *Oithona* mit einem P/B - Wert von maximal 0,061d<sup>-1</sup> als am wenigsten produktiv, *Pseudocalanus* hatte P/B - Werte von 0,082-0,090d<sup>-1</sup> und wurde von *Acartia* im Juli und Oktober mit einem P/B - Wert von 0,127d<sup>-1</sup> übertroffen. *Temora* läßt sich wegen der hohen Variabilität nicht in diese Reihenfolge einordnen. Unabhängig von der Temperatur, d.h. allein nach den Konstanten der BELEHRADEK - Gleichung, hat *Pseudocalanus* hinsichtlich der Nauplien die höchste und in Bezug auf die Copepodite die geringste Produktivität und die längste Embryonalentwicklungsdauer von den calanoiden Copepoden.

Die Produktivität der Nauplien (Abb. 3.2.1.2.) war durchgehend geringer als die der CI-VI - Stadien. Die P/B - Werte reichten von 0,042-0,082d<sup>-1</sup> bei den Nauplien und von 0,090-0,173d<sup>-1</sup> bei den CI-VI - Stadien. Die Produktivität war bei den Nauplien im Juli maximal und bei den CI-VI - Stadien im Oktober. Die unterschiedliche zeitliche Lage des Produktivitätsmaximums hing mit der Vertikalverteilung (Abb. 3.1.2.1.7.1.) zusammen. Die Bevorzugung der oberflächlichen Wasserschichten im Sommer hatte die Nauplien Temperaturen ausgesetzt, die höher waren als die, die sie im Herbst bei gleichmäßigerer Verteilung über die Wassersäule zu spüren bekamen, d.h. für die Nauplien war irrelevant, daß das Temperaturmittel der Wassersäule im Juli geringer war als im Oktober (Tab. 3.2.1.1.), ganz im Gegensatz zu den CI-VI - Stadien, die sowohl im Sommer als auch im Herbst mehr oder weniger gleichmäßig über die Wassersäule verteilt waren. Der Unterschied in den P/B - Werten, d.h. von der Kalkulation her der Unterschied in den Entwicklungszeiten, zwischen Nauplien und Copepoditen ist, solange kein isochrones Wachstum angenommen wurde, neben

### 3. Ergebnisse

der Temperatur von stadienspezifischen Eigenheiten, die in der Konstanten  $a$  der BELEHRADEK - Gleichung enthalten sind, abhängig, während artspezifische Unterschiede der Produktivität (Abb. 3.2.1.2.) zusätzlich durch die Konstante  $\alpha$  eingebracht werden.

Art- und verteilungsspezifische Unterschiede im P/B - Wert führen zu Verschiebungen in der relativen Bedeutung der vorkommenden Taxa hinsichtlich der Produktion (Abb. 3.2.1.3.) gegenüber dem über die bestandsmäßige Zusammensetzung (Abb. 3.1.2.1.10.2.) gewonnenen Bild. Die Abschätzung der Produktion von Cladoceren und *Fritillaria* ist vermutlich weniger exakt als die von den Copepoden, weil von der Berechnung her nicht so spezifisch. Die Cladoceren wurden nicht in Gattungen aufgeteilt, da die Produktion auf einheitliche Weise ermittelt wurde.

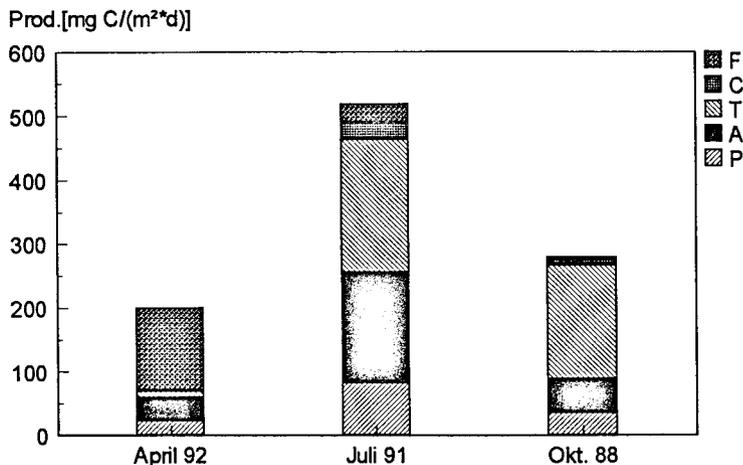


Abb. 3.2.1.3.: Anteile der wichtigsten Arten des Mesozooplanktons an der Produktion. Abkürzungen der Arten s. Abb. 3.1.2.1.10.1..

Die Muschellarven wurden wie schon bei der Biomasse nicht berücksichtigt. Im April 1992 schlug sich bei *Fritillaria* der im Vergleich zur Produktivität der Copepoden deutlich höhere Literatur - P/B - Wert von  $0,269d^{-1}$  bei  $13,5^{\circ}C$  (FENAUX 1976), der natürlich an die April - Temperaturen angepaßt wurde, nieder und sorgte dafür, daß der Anteil von *Fritillaria* wie auch schon von der Abundanz zur Biomasse hin um weitere 20% auf über 60% anstieg. Die Bedeutung von *Fritillaria* im April 1992 dürfte also, selbst wenn man sich nicht genau an die Zahlen hält, doch um einiges über den auf die Abundanz bezogenen Anteil hinausgegangen sein. Im Gegenzug war vor allem der Anteil von *Temora* und *Centropages* an der gesamten

### 3. Ergebnisse

Produktion niedriger als der an der Biomasse. Im Juli 1991 war die absolute Produktion von *Temora* um das 20fache und nicht wie bei der Biomasse um das 10fache angestiegen, was auf den deutlichen Anstieg des P/B - Wertes, d.h. der Wassertemperatur, zum Sommer hin zurückzuführen ist. Der Anteil von *Acartia* an der Produktion übertraf im Juli 1991 die anderen beiden Monate wesentlich deutlicher als der Biomasseanteil. Im Oktober 1988 machte sich wieder die hohe Variabilität des P/B - Wertes von *Temora* bemerkbar, so daß der Produktionsanteil auf über 60% anstieg. Die Cladoceren waren entsprechend ihrer Biomasse von der potentiellen Produktion an den Tagen der Probennahme her unbedeutend.

Die pauschale Ermittlung der Produktion der Copepoden insgesamt nach HUNTLEY & LOPEZ (1992) ergab im April und Juli niedrigere und im Oktober einen höheren Wert als die Aufsummierung der nach EDMONDSON & WINBERG (1971) berechneten Produktionswerte der einzelnen Gattungen der Copepoden. Gerade im April und Juli sind die Ergebnisse nach EDMONDSON & WINBERG sehr dicht an den von HUNTLEY & LOPEZ vorgegebenen Vertrauensintervallen.

Tab. 3.2.1.2.: Gegenüberstellung der nach zweierlei Methoden ermittelten Produktionswerte der Copepoden insgesamt in der Wassersäule in [ $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ]

		HUNTLEY & LOPEZ 1992		EDMONDSON & WINBERG 1971
Monat	Untergrenze	Zentralwert	Obergrenze	
April 1992	73,0	80,4	88,0	72,9
Juli 1991	506,0	574,4	646,0	491,9
Oktober 1988	195,8	221,8	248,9	278,2

Die Ober- und Untergrenze beziehen sich auf den 95% - Vertrauensintervall der Wachstumsrate.

Die Produktion der Weibchen der Copepoden, ermittelt über den für die somatische Produktion aller Copepodit- Stadien der jeweiligen Gattung geltenden P/B - Wert, ist die Eiproduktion. Die aufgrund dieser Eiproduktion und der Dauer der Embryonalentwicklung theoretisch in der Wassersäule vorhandene Menge an Eiern kann mit derjenigen verglichen werden, die durch Auszählung der Eier in den Netzproben ermittelt wurde.

### 3. Ergebnisse

Tab. 3.2.1.3.: Eiproduktion und theoretische Anzahl an Eiern in der Wassersäule

a) April 1992

Art	C- Prod. [mg C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]	Eiprod. [f <sup>1</sup> *d <sup>-1</sup> ]	Theor. Eizahl [m <sup>-2</sup> ]	zu erwartender Anteil der Art an den unbestachelten Eiern in der Wassersäule in [%]
<i>Pseudocalanus</i>	0,21	5	24.900	
<i>A. longiremis</i>	6,92	5	1,27*10 <sup>6</sup>	44,0
<i>A. bifilosa</i>	5,94	5	1,09*10 <sup>6</sup>	37,8
<i>Temora</i>	4,05	24	526.000	18,2
<i>Centropages</i>	0,33	14	45.200	
<i>Oithona</i>	0,74	19	-----	

b) Juli 1991

Art	C- Prod. [mg C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]	Eiprod. [f <sup>1</sup> *d <sup>-1</sup> ]	Theor. Eizahl [m <sup>-2</sup> ]	zu erwartender Anteil der Art an den unbestachelten Eiern in der Wassersäule in [%]
<i>Pseudocalanus</i>	8,49	6	780.000	
<i>A. longiremis</i>	44,02	7	6,06*10 <sup>6</sup>	20,4
<i>A. bifilosa</i>	80,67	14	11,11*10 <sup>6</sup>	37,4
<i>Temora</i>	128,83	14	12,56*10 <sup>6</sup>	42,2
<i>Centropages</i>	22,60	20	2,33*10 <sup>6</sup>	
<i>Oithona</i>	0,27	17	-----	

c) Oktober 1988

Art	C- Prod. [mg C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]	Eiprod. [f <sup>1</sup> *d <sup>-1</sup> ]	Theor. Eizahl [m <sup>-2</sup> ]	zu erwartender Anteil der Art an den unbestachelten Eiern in der Wassersäule in [%]
<i>Pseudocalanus</i>	0,76	19	60.000	
<i>A. longiremis</i>	3,95	9	451.000	5,6
<i>A. bifilosa</i>	25,40	13	2,90*10 <sup>6</sup>	36,2
<i>Temora</i>	57,74	35	4,66*10 <sup>6</sup>	58,2
<i>Centropages</i>	2,07	27	176.000	
<i>Oithona</i>	0,36	24	-----	

### 3. Ergebnisse

d) Gegenüberstellung der theoretischen und der aus Netzfängen ermittelten Eizahl in [m<sup>2</sup>]

	April 1992	Juli 1991	Oktober 1988
theor. Zahl der <i>Acartia</i> - + <i>Temora</i> - Eier	2,88*10 <sup>6</sup>	29,7*10 <sup>6</sup>	8,02*10 <sup>6</sup>
ermittelte Zahl der unbeschädigten <i>Acartia</i> - + <i>Temora</i> - Eier	858.000	1,19*10 <sup>6</sup>	536.000
Summe der unbeschädigten und leeren <i>Acartia</i> - + <i>Temora</i> - Eier	2,97*10 <sup>6</sup>	27,3*10 <sup>6</sup>	1,81*10 <sup>6</sup>
theor. Zahl der <i>Centropages</i> - Eier	45.200	2,33*10 <sup>6</sup>	176.000
ermittelte Zahl der <i>Centropages</i> - Eier	36.000	1,42*10 <sup>6</sup>	66.000

Der zu erwartende Anteil von *T. longicornis*, *A. bifilosa* und *A. longiremis* an den unbestachelten Eiern in der Wassersäule wurde aus dem Verhältnis der Weibchen dieser Arten zueinander bestimmt. Eine andere, mit Sicherheit aber weniger zuverlässige Abschätzung des zu erwartenden Anteils der Arten an den unbestachelten Eiern ist möglich über die mittlere Tiefenlage der Eier und Weibchen (Kap. 3.1.2.1.6.). Diese Methode der Abschätzung wäre unter der Voraussetzung, daß die Tiefenlage der Eier tatsächlich der der Weibchen entspricht, dann von Vorteil, wenn die Zeiten der als diskontinuierlich angenommenen Eiablage sich bei den Arten unterscheiden. In diesem Falle hängen die Eiabundanzten neben den Abundanzten der Weibchen auch von der Schlüpftrate ab.

Die theoretische Anzahl der morphologisch nicht zu trennenden *Acartia* - und *Temora* - Eier entsprach im April und Juli fast genau der Summe aus unbeschädigten und leeren *Acartia* - und *Temora* - Eiern. Im Oktober übertraf die theoretische Anzahl die Summe aus unbeschädigten und leeren Eiern jedoch um einiges. Könnte die Frage, ob die leeren Eihüllen schon in der Wassersäule als solche vorlagen oder ob unbeschädigte Eier erst durch den Netzfang und die Probenaufbereitung ihren Inhalt verloren, in jedem der drei Monate unter der Annahme der zweiten Möglichkeit entschieden werden, so würde daraus folgen, daß die Mortalität der Copepoden - Eier vernachlässigbar wäre. Träfe dagegen die erste Möglichkeit zu, d.h. wären nur die in der Probe unbeschädigten Eier die in der Wassersäule vorliegenden schlüpffähigen Eier, hätte man die Differenz zur theoretischen Eizahl als Ergebnis der Mortalität der Eier zu interpretieren. Im April und Juli wäre dann in den beprobten Tiefen ein Teil der der Mortalität anheimgefallenen Eier als leere Eihüllen von den Netzen eingesammelt worden. Bei den *Centropages* - Eiern besteht nur zum Juli 1991 die Frage, ob die ermittelte Zahl der Eier die der schlüpffähigen in der Wassersäule wiedergibt. Der Anteil der intakten Eier in den Proben war in diesem Monat wie bei den *Acartia* -/ *Temora* - Eiern sehr gering.

### 3. Ergebnisse

Demzufolge gibt es je nach Sichtweise sowohl bei *Acartia* und *Temora* als auch bei *Centropages* zweierlei Eimortalitäten.

Tab. 3.2.1.4.: Tägliche Mortalität von Copepoden - Eiern als prozentualer Anteil des theoretischen Eibestandes/ der potentiellen Eiproduktion und als  $C_{org}$

	ermittelte Zahl an Eiern ~	April 1992	Juli 1991	Oktober 1988	April 1992	Juli 1991	Oktober 1988
		[%]	[%]	[%]	[mg C m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]	[mg C m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]	[mg C m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]
<i>Acartia</i> - + <i>Temora</i> - Eier	ohne Berücksichtigung der leeren Eihüllen	12,8-13,5/ 69,5-73,6	23,2-24,6/ 93,6-99,2	27,2-28,9/ 90,1-95,6	11,0-15,6	207,2-292,8	65,5-92,6
	unter Einbeziehung der leeren Eihüllen	0	2,0-2,1/ 8,0-8,4	22,6-24,0/ 74,8-79,3	0	17,6-24,9	54,3-76,9
<i>Centropages</i> - Eier	ohne Berücksichtigung der leeren Eihüllen	0	24,3/ 100	18,3/ 62,6	0	22,6	1,3
	unter Einbeziehung der leeren Eihüllen	0	9,5/ 39,0	18,3/ 62,6	0	8,8	1,3

Für die Mortalität von *Acartia* - und *Temora* - Eiern wurden jeweils zwei Werte angegeben. Der kleinere gilt unter der Annahme, daß die unbestachelten Eier zu 100% von *Acartia* kamen, d.h. die Dauer der Embryonalentwicklung und der Ei - C - Gehalt (Kap. 2.3.1.3.) beziehen sich auf *Acartia*, und bei dem größeren wurde davon ausgegangen, daß es sich ausschließlich um *Temora* - Eier handelte. Das heißt aber nicht, daß in diesen Fällen ebenfalls beim theoretischen Eibestand/ bei der Eiproduktion eine Trennung von *Acartia* und *Temora* vorzunehmen wäre, denn der auf den Netzfängen basierende Eibestand, auf den die Mortalitätsberechnung zurückgeht, ließ sich ja auch nicht auf die beiden Gattungen aufteilen. Durch die hier vorgenommene Trennung von *Acartia* und *Temora* soll nur die Spannweite demonstriert werden, die sich aus bei der Verwendung unterschiedlicher Embryonalentwicklungszeiten und Ei - C - Gehalte je nach Gattung ergibt.

Die Anzahl der von einem Weibchen produzierten Eier pro Tag oder Eiproduktionsrate entspricht dem P/B - Wert der Weibchen. Sie hängt damit wie dieser ab von der betrachteten Copepoden - Art und der Temperatur, welche wiederum von der Jahreszeit und Wassertiefe bestimmt wird. *Temora* hatte nach den Berechnungen im April 1992 und Oktober 1988 die größte Eiproduktionsrate und im Juli 1991 und Oktober 1988 die höchste Eiproduktion insgesamt (Tab. 3.2.1.3.a-c). Bei sämtlichen Arten war die potentielle Eiproduktion und die theoretische Anzahl der Eier in der Wassersäule im April am niedrigsten und im Juli am höchsten. Das galt auch für die in der Wassersäule gefundene Zahl der *Centropages* -, nicht aber für die der *Acartia* - und *Temora* - Eier. Die ermittelte Eiproduktionsrate hingegen verhielt sich über die Monate hinweg bei den Arten unterschiedlich. Einen gewissen Anstieg findet man von April bis Oktober, so bei *P. elongatus*, *A. longiremis* und *C. hamatus*. Ein solches jahreszeitliches Muster trat hinsichtlich der Produktivität (P/B) auch bei den CI-VI - Stadien der zusammengefaßten Copepoden - Arten auf (Abb. 3.2.1.2.). Eine generelle Tendenz für die Mortalität ist schwer ersichtlich (Tab. 3.2.1.4.). Unabhängig davon, ob man sich auf die relativen oder absoluten Werte stützt und ob man die leeren Eihüllen in die Zählung miteinbezieht oder nicht und ob man die *Centropages* - oder die *Acartia* - und *Temora* - Eier betrachtet, ergibt sich die Feststellung, daß die Ei - Mortalität im April 1992 am geringsten war. Zu dieser Zeit war die Zahl der *Centropages* - Eier aus den Zählungen sogar viel höher als die theoretisch zu erwartende.

#### 3.2.2. Biomasse und Produktion der pelagischen Tertiärproduzenten

Anhand der monatlichen Abundanzen, die sich auf den Teil des Bornholmbeckens mit einer Tiefe von mehr als 60m beziehen, und der quartalsweise bestimmten Individualgewichte (Anhang KÖSTER 1994) wurde die Biomasse und die die Mortalität einschließende Produktion von Hering und Sprotte für alle Altersklassen von eins an aufwärts berechnet (Tab.3.2.2.1.). Eine Produktion von  $< 0 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$  bei Bezug auf dieselben Fische ist möglich, wenn die Individualgewichte von einem Quartal zum nächsten in den einzelnen Altersklassen mehr ab- als zunehmen, wie es bei Nahrungsmangel der Fall wäre. Es muß hier aber davon ausgegangen werden, daß die Individualgewichte in den einzelnen Quartalen an verschiedenen Fischschwärmen gemessen wurden, so daß auch bei negativen Produktionswerten von einer positiven Produktion auszugehen ist. Die Abnahme des mittleren Individualgewichtes von einem Quartal zum nächsten ist dann lediglich Ausdruck der Variabilität des Individualgewichtes innerhalb einer Fischpopulation. So sind die Werte der

### 3. Ergebnisse

Fischproduktion insgesamt nur eine relativ grobe Abschätzung. Mit Hering und Sprotte ist nicht die gesamte, aber der größte Teil der Fisch - Biomasse und - Produktion erfaßt. Weitere weniger wichtige und noch den Tertiärproduzenten zuzurechnende Fischarten und deren Relevanz werden in Kap. 3.1.2.1.7. und Kap. 4.3.aufgeführt.

Tab. 3.2.2.1.: Summe der Biomasse und Produktion von Hering und Sprotte ab Altersklasse 1

Art	Monat	Biomasse [mg C*m <sup>-2</sup> ]	Anteil an Hering + Sprotte [%]	Produktion [mg C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]	Anteil an Hering + Sprotte [%]
Hering	April 1992	28,5	3,29	-0,032	-34,41
	Juli 1991	534,3	62,07	1,028	48,20
	Oktober 1988	667,2	79,69	0,078	31,45
Sprotte	April 1992	837,7	96,71	0,125	134,41
	Juli 1991	326,5	37,93	1,105	51,81
	Oktober 1988	170,0	20,31	0,170	68,55
Hering + Sprotte	April 1992	866,2		0,093	
	Juli 1991	860,8		2,133	
	Oktober 1988	837,2		0,248	

Biomasse und potentielle Produktion der Fischlarven (Tab. 3.2.2.2.) gehen auf Abundanzen zurück, die anderen Quellen entstammen als die der Fische (Kap. 2.3.3.). Für April werden keine summarischen Biomasse- und Produktionswerte und auch keine prozentualen Anteile der Arten an diesen summarischen Werten angegeben, weil die summierte Biomasse und Produktion von Dorsch- und Sprottenlarven im April kein guter Schätzwert für die entsprechenden Werte der Fischlarven insgesamt ist. Zu dieser Jahreszeit haben zumindest die Flunderlarven auch einen Anteil am Bestand der Fischlarven, der in den Vorjahren ziemlichen Schwankungen unterlag, dessen Bedeutung aber nicht vernachlässigt werden kann (Kap. 3.1.2.1.7.).

Biomasse und Produktion der für das pelagische Nahrungsnetz relevanten Fische ab Altersklasse 1 im April 1992 gehen auf die Sprotte zurück. Im Juli 1991 und Oktober 1988 hatte die Sprotte auch noch einen Anteil von mehr als 50% an der Produktion, während der Hering mehr als die Hälfte der Biomasse stellte. Im Jahresverlauf nahm die Biomasse des Herings zu und die der Sprotte ab, so daß die summarische Biomasse nahezu konstant blieb, während die Produktion bei beiden Arten im Sommer maximal war. Im Juli 1991 und Oktober 1988 hatte an der Biomasse und potentiellen Produktion der Fischlarven die Sprotte einen

### 3. Ergebnisse

Anteil von mehr als 95%. Biomasse und Produktion verhalten sich im Jahresverlauf genauso wie die Abundanzen (Kap. 3.1.2.1.7.), da zur Berechnung dieser Werte für alle Monate gleiche Individualgewichte und Wachstumsraten verwendet wurden. Auf die Art und Weise der Ermittlung der potentiellen Produktion und ihre Bewertung hinsichtlich des Verhältnisses der Wachstumsrate zur Temperatur wurde in Kap. 2.3.3. eingegangen. Die Fischlarven machen im Juli 1991 und Oktober 1988 an der Biomasse und Produktion der am pelagischen Nahrungsnetz beteiligten Fische insgesamt, sieht man von den 0 - Gruppen - Individuen ab, aber nur einen sehr geringen Anteil aus. Der Biomasseanteil der Larven betrug im Juli 0,046 und im Oktober 0,004%, die Produktionsanteile waren mit 2,42 und 1,59% etwas größer.

Tab. 3.2.2.2.: Biomasse und potentielle Produktion von Sprotten- und Dorschlarven

Art	Monat	Biomasse [mg C*m <sup>-2</sup> ]	Anteil an allen Fischlarven [%]	Produktion [mg C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]	Anteil an allen Fischlarven [%]
Dorsch	April 1988/ 1989	0,008/ 0,009		9*10 <sup>-4</sup> / 0,001	
	Juli 1991	0,010	2,54	0,001	1,89
	Oktober 1988	3*10 <sup>-4</sup>	0,94	3*10 <sup>-5</sup>	0,75
Sprotte	April 1988/ 1989	0,073/ 4,655		0,001/ 0,629	
	Juli 1991	0,384	97,46	0,052	98,11
	Oktober 1988	0,032	99,06	0,004	99,25
Dorsch + Sprotte	Juli 1991	0,394		0,053	
	Oktober 1988	0,032		0,004	

Hinsichtlich der Altersklasse 0 lassen sich keine quantitativen Angaben machen. Für die Bornholmsee gibt es in der Literatur keine Abundanzen zu irgendeiner Jahreszeit. KÖSTER (1994) gibt aus der MSVPA (Multispecies Virtuel Population Analysis) ermittelte Individuenzahlen für Dorsch und Sprotte zu Beginn des dritten Quartals der Jahre 1987-1991 an, die sich auf die gesamte zentrale Ostsee beziehen. Hieraus kann lediglich abgeleitet werden, daß im Juli 1991 der Anteil der Dorsche an den 0 - Gruppen - Individuen der Dorsche und Sprotten weniger als 1% ausmacht. Aus eigenen Fängen im Bornholmbecken kommt KÖSTER (1994) zu der Feststellung, daß 0 - Gruppen - Sprotten dort ab August häufiger und 0 - Gruppen - Dorsche erst ab September auftreten.

In diesem Zusammenhang soll hinsichtlich der Biomasse und Produktion auch für die Medusen zur Zeit ihres Massenauftretens, d.h. von den untersuchten Monaten für den Oktober 1988,

### 3. Ergebnisse

wenigstens ein langjähriges Mittel angegeben werden. Nach mittleren Biomasse- und auf einem Temperaturbereich von 13-18°C basierenden Respirationswerten vom Oktober der Jahre 1983-91 aus der Bornholmsee von JANAS & WITEK (1993) ergibt sich zu dieser Jahreszeit eine Biomasse der Medusen von 71,1mg C\*m<sup>-2</sup> und eine Produktion von 0,765mg C\*m<sup>-2</sup>\*d<sup>-1</sup>. Die auf das Naßgewicht bezogene Biomasse wurde hierbei nach einer linearen Regression von SCHNEIDER & BEHRENDTS (1994) in organischen Kohlenstoff und die mittlere Respiration der Medusenpopulation im Oktober der Jahre 1983-91 mit einem K<sub>2</sub> - Wert („net growth efficiency“) von 0,25 (HUMPHREYS 1979) in die Nettoproduktion umgerechnet. Die auf den m<sup>3</sup> bezogenen Werte gingen auf Bongo - Schräghols bis 5m über Grund zurück. Bei der Hochrechnung auf die Wassersäule wurde daher von 85m Wassertiefe ausgegangen, auch wenn nach KÖSTER (1994) ab 70m Tiefe nicht mehr mit Medusen zu rechnen ist (s.a. Kap. 3.1.2.1.7.). JANAS & WITEK (1993) geben für die einzelnen Jahre das Biovolumen von *A. aurita* quartalsweise an. Im letzten Quartal des Jahres 1988 war das Biovolumen offensichtlich etwas größer als der Durchschnitt von 1983-91 für dieses Quartal, so daß es sich bei den o.a. Werte eher um Unterschätzungen handelt.

Während die Biomasse des Zooplanktons im Sommer ungefähr fünfmal und im April und Oktober nur doppelt so hoch wie die der planktonfressenden Fische, also im wesentlichen von Hering und Sprotte, war, lag die Produktion des Zooplanktons stets mehr als zwei Größenordnungen über der dieser Fische. Die Medusen können zwar im April und Juli vernachlässigt werden, befinden sich aber im Oktober 1988 von der Produktion her in der gleichen Größenordnung wie die Werte von Hering und Sprotte. Bei dem Vergleich der Produktion der Medusen mit der der Fische lassen sich aber keine Faktoren nennen, da der Wert für die Medusen nur die potentielle, der für die Fische hingegen die tatsächliche, die Mortalität einschließende Produktion angibt.

#### 3.2.3. Konsumption

Die Konsumption des Zooplanktons (Tab. 3.2.3.1.), v.a. die der Copepoden, wurde geschätzt, um zu überprüfen, ob eine der Annahmen für die Berechnung der potentiellen Produktion, die des unbegrenzten Nahrungsangebotes, zu Recht besteht. Sie wurde, wie in Kap. 2.3.1.4. angegeben, mit Hilfe von K<sub>1</sub> - Werten aus der Literatur berechnet.

### 3. Ergebnisse

Tab. 3.2.3.1.: Konsumption des Zooplanktons

Gruppe	Monat	Konsumption [mg C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]	Anmerkungen
Copepoden	April 1992	325 (152)	(abzügl. Heterotropher) <sup>1</sup>
	Juli 1991	2330 (2190)	(abzügl. Ciliaten) <sup>2</sup>
	Oktober 1988	902	
<i>Fritillaria</i>	April 1992	430	
	Juli 1991	90	
	Oktober 1988	10,6	

<sup>1</sup> LIGNELL et al. (1993), bezieht sich auf die Zeit der Frühjahrsblüte

<sup>2</sup> TISELIUS (1989), bezieht sich auf August

Es wird angenommen, daß sich der Anteil des Phytoplanktons an der Nahrung der Copepoden unter den Verhältnissen zur Zeit der Probennahme zumindest in der gleichen Größenordnung befand, wie in der o.a. Literatur für Gebiete aus der Ostsee angegeben. Für den Herbst liegen keine entsprechenden Literaturwerte vor. *Fritillaria* ernährt sich nach RAYMONT (1983) im wesentlichen von Phytoplankton.

Tab. 3.2.3.2.: Respiration und Konsumption an Phytoplankton durch Copepoden und *Fritillaria* und Phytoplankton - Angebot

	Respiration [mg C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ] <sup>3</sup>	Konsumption [mg C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]	Phytoplankton- Biomasse [mg C*m <sup>-2</sup> ]	Primärproduktion [mg C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]
April 1992 <sup>1</sup>	162	582	1128	546 <sup>2</sup>
Juli 1991	456	2280	4390- 8880	1067 <sup>2</sup>
Oktober 1988	196	913	1060- 5060 <sup>2</sup>	241 <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Die Phytoplankton - Werte sind vom 5.4.1992, 26.7.1991 und 31.10.1988, die Konsumption bezieht sich auf das Datum der Probennahme (Tab. 2.1.1.1.).

<sup>2</sup> Diese Werte beziehen sich nur auf die oberen 30m. Damit dürfte aber die Primärproduktion der gesamten Wassersäule gut genähert sein, da selbst zu dem Termin mit der geringsten Phytoplankton - Biomasse, im April 1992, mit der Secchi - Scheibe eine 1% - Lichttiefe von nur ca. 25m ermittelt wurde.

<sup>3</sup> Die Respiration wurde über eine multiple Regression nach IKEDA (1985) ermittelt (Kap. 2.3.1.5.).

### 3. Ergebnisse

Der Anteil der Cladoceren an der in Tab. 3.2.3.2. quantifizierten Beweidung des Phytoplanktons kann vernachlässigt werden, da ihr Anteil am Bestand des Zooplanktons zu den Probennahmeterminen stets sehr gering war und die mit der Nahrungszusammensetzung der Copepoden und der hier nicht quantifizierten Konsumption von Protozoen und Rotatorien verbundenen Unsicherheiten vom Betrag her stärker als der Beitrag der Cladoceren beim Wegfraß des Phytoplanktons ins Gewicht fallen. LIGNELL et al. (1993) stellten fest, daß die Protozoen und Rotatorien während der Frühjahrsblüte jeweils einen größeren Anteil der Primärproduktion aufzehren als die Copepoden. Auch wenn der Copepodenbestand im Jahresverlauf noch zunimmt, kann nicht davon ausgegangen werden, daß die o.a. Konsumption von Copepoden und *Fritillaria* an Phytoplankton annähernd den gesamten Wegfraß des Phytoplanktons wiedergibt.

Schon die berechnete Konsumption der Copepoden und von *Fritillaria* allein überstieg aber im Juli 1991 und im Oktober 1988 die Primärproduktion deutlich, während die Phytoplankton-Biomasse im April 1992 und Juli 1991 noch mindestens fast das Doppelte dieser Konsumption ausmachte. Dies gilt vermutlich auch für Oktober 1988, da unterhalb von 30m noch ein nennenswerter Teil der Biomasse der gesamten Wassersäule erwartet werden darf. Aufgrund der Erwägungen in Kap. 4.1.3. bezüglich der Gültigkeit der der Phytoplankton - Biomasse zugrunde liegenden C/Chl a - Verhältnisse (Tab. 2.3.2.2.1.) wären jedoch die höheren C - Werte zu bevorzugen. Würde die in Tab. 3.2.3.2. dargestellte Situation so fortbestehen und bezöge sich die Phytoplankton - Biomasse von Oktober auf die ganze Wassersäule, so würde das Phytoplankton allein durch die Copepoden und *Fritillaria* im April 1992 erst in 31 Tagen, im Juli 1991 und Oktober 1988 jedoch in höchstens 8 Tagen aufgezehrt worden sein. Berücksichtigt man, daß zur Zeit der Frühjahrsblüte und im Herbst ein größerer Teil der Primärproduktion v.a. in Form größerer Algen sedimentiert (SMETACEK et al. 1984, LIGNELL et al. 1993) und daß gerade im Sommer der Anteil des für die Copepoden unzugänglichen autotrophen Picoplanktons an der Primärproduktion bedeutend ist (Anfang Juli bspw. in der Kieler Innenförde 18% und bei Boknis Eck 60%, JOCHEM 1990), wäre der Nahrungsvorrat für Copepoden an Phytoplankton noch eher erschöpft. Daß ein Teil des autotrophen Picoplanktons, der  $< 0,8\mu\text{m}$ , vom Whatman GF/C - Filter nicht zurückgehalten wurde und daher die Phytoplankton - Biomasse, die aus Chlorophyll a - Konzentrationen ermittelt wurde, etwas unterschätzt wurde, spielt hinsichtlich der Nahrungslimitierung keine Rolle, da diese Phytoplankton - Fraktion für das betrachtete Zooplankton sowieso nicht zugänglich ist. Berücksichtigt man eine zeitliche Veränderung der o.a. Verhältnisse, so kann

doch von einem hinsichtlich des Phytoplanktons zumindest zeitweise limitierten Nahrungsangebot im Juli 1991 und Oktober 1988 ausgegangen werden, wenn man die Verhältnisse für die gesamte Wassersäule pauschalisierend betrachtet. Der in Tab. 3.2.3.1. für Juli angegebene Anteil des Phytoplanktons in der Nahrung ist daher wahrscheinlich zu hoch angesetzt. Die tatsächliche Produktion wird also im Juli und Oktober infolge einer starken Abnahme der Phytoplankton - Biomasse in kürzester Zeit geringer als die potentielle gewesen sein, wenn sie es nicht schon war, selbst wenn man davon ausgeht, daß die Primärproduktion nahezu ausschließlich und ohne Umwege dem betrachteten Zooplankton zugute kommt.

Wäre die Konsumption gerade so hoch, daß nur noch der Grundstoffwechsel, d.h. die Respiration, bestritten werden könnte, wäre das Phytoplanktonangebot sowohl in Bezug auf die Biomasse als auch in Bezug auf die Primärproduktion zu den drei Zeitpunkten der Probenahme jeweils ausreichend, d.h. eine Abnahme des Zooplanktonbestandes allein aufgrund von Nahrungsknappheit war nicht zu erwarten.

Die potentielle Tagesproduktion des Mesozooplanktons machte im April 38%, im Juli 56% und im Oktober 34% der Primärproduktion aus. Die Transfereffizienz von einer trophischen Ebene zur nächsten wäre unter Berücksichtigung des Mikrozooplanktons noch höher, auf der anderen Seite enthalten die o.a. Werte auch die Tertiärproduktion des Mesozooplanktons.

Von der Konsumption des Fischbestandes wird nur der Anteil angegeben, der auf Kosten des Mesozooplanktons geht. Dieser Anteil wird für die Fische ab Altersklasse 1 von KÖSTER (1994, Anhang) direkt angegeben, während die gesamte Konsumption für alle Fischlarven aus ihrer Produktion durch Multiplikation mit stets dem gleichen  $K_1$  - Wert berechnet wurde (Kap. 2.3.3.). Die Konsumtionen von Dorsch- und Sprottenlarven verhalten sich dementsprechend zueinander und im Jahresverlauf genauso wie die Produktionswerte. Es wird angenommen, daß die Konsumption der Fischlarven (Tab. 3.2.3.3.) fast ausschließlich aus Mesozooplankton inklusive der Nauplien der Copepoden besteht (LAST 1980). Copepodeneier machten gemäß Mageninhaltsuntersuchungen von COOMBS et al. (1992) nur weniger als 5% der Nahrung von Sprottenlarven aus. Wie schon die Biomasse und Produktion wurde auch die Konsumption sämtlicher Fischlarven mit der der Sprottenlarven hinreichend erfaßt.

### 3. Ergebnisse

Tab. 3.2.3.3.: Konsumption der Fischlarven

Art	Monat	Konsumption [mg C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]
Dorsch	April 1988/ 1989	0,003/ 0,004
	Juli 1991	0,004
	Oktober 1988	10 <sup>-4</sup>
Sprotte	April 1988/ 1989	0,033/ 2,097
	Juli 1991	0,173
	Oktober 1988	0,015
Dorsch + Sprotte	April 1988/ 1989	0,036/ 2,101
	Juli 1991	0,177
	Oktober 1988	0,015

Nur im April ist mit dem zusätzlichen Anteil von Flunderlarven zu rechnen, weswegen wie bei der Produktion der Anteil von Fischlarven an der Fischkonsumption auf Zooplankton für diesen Monat nicht angeführt werden kann. Für Oktober lagen keine Werte der Konsumption von Fisch ab Altersklasse 1 vor, weder für 1988 noch für andere vergleichbare Jahre. Der Anteil der Fischlarven an der gesamten Fischkonsumption betrug im Juli 1991 0,71%, sieht man von der nicht abgeschätzten Konsumption der Altersklasse 0 ab. Die Bedeutung der Fischlarven bezüglich der Konsumption war also wenigstens in diesem Monat ähnlich gering wie bezüglich der Biomasse und Produktion (Kap. 3.2.2.).

Oktober fällt nach JANAS & WITEK (1993) in die Zeit des Massenauftritts von *Aurelia aurita*. Aber selbst im Oktober war die über die Jahre 1983-1991 gemittelte Konsumption der Medusen von 3,83mg C\*m<sup>-2</sup>\*d<sup>-1</sup> kleiner als die Werte der gesamten Konsumption in den anderen beiden Monaten. Die Konsumption wurde aus der von JANAS & WITEK (1993) angegebenen, auf die Population bezogenen Respiration mit einem K<sub>2</sub> - Wert von 0,25 (HUMPHREYS 1979) in die Assimilation oder Bruttoproduktion, mit einer Assimilationseffizienz von 0,8 (SCHNEIDER 1989) in die Konsumption und dann auf die Wassersäule umgerechnet (s.a. Kap. 3.2.2.).

### 3. Ergebnisse

Tab. 3.2.3.4.: Wegfraß des Mesozooplanktons relativ zum Angebot desselben

	Konsumption [mg C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]	Zooplankton - Biomasse [mg C*m <sup>-2</sup> ]	Zooplanktonproduktion [mg C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]
April 1992 <sup>1</sup>	7,26/ 9,32	2040 (268) <sup>2</sup>	202 (29) <sup>2</sup>
Juli 1991	24,89	5180 (786)	523 (70)
Oktober 1988	3,83 <sup>3</sup> (3,90)	1920 (813)	284 (95)

<sup>1</sup>Die Konsumption der Fische insgesamt ist die Summe aus Werten anderer Jahre, für Fisch ab Altersklasse 1 grundsätzlich aus dem Jahr 1991, für die Fischlarven von 1988/ 1989. In diesen Jahren waren die Bestände und demzufolge vermutlich auch die Konsumption mit April 1992 vergleichbar.

<sup>2</sup>Die Werte in Klammern beziehen sich auf den Teil der Wassersäule ab 50m Tiefe.

<sup>3</sup>Konsumption allein der Medusen; in Klammern Gesamtkonsumption, wobei die Fischkonsumption mit  $K_1 = 25\%$  (ELMGREN 1984) bei einem Mesozooplankton - Anteil in der Nahrung von 80% beim Hering und 100% bei der Sprotte in Anlehnung an Konsumptionswerte vom August 1988 (KÖSTER 1994) geschätzt wurde.

Zooplankton- Biomasse und - Produktion in Tab. 3.2.3.4. beziehen sich auf die Copepoden, Cladoceren und *Fritillaria*. Anteilsmäßig bedeutend war neben den Copepoden aber einzig *Fritillaria*, und das nur im April 1992 (Abb. 3.1.2.1.10.2. und 3.2.1.3.). Für die Produktion der Copepoden wurden die Werte aus der Berechnung nach EDMONDSON & WINBERG herangezogen.

Obwohl in den Zooplanktonfängen Polychaeten nie und Cladoceren nur im Sommer quantitativ auftraten, machten Polychaeten im April und Juli 1991 4,3% bzw. 2,9% der Nahrung des Herings ab Altersklasse 1 aus und Cladoceren waren im April 1991 zu 4,2% an der Nahrung von Hering und Sprotte ab Altersklasse 1 beteiligt. Der im April 1991 auf die Polychaeten und Cladoceren zurückgehende Teil des 1991 und 1992 als gleich hoch angenommenen Energiebedarfs des Herings und der Sprotte könnte im April 1992 aus anderen Tiergruppen gedeckt worden sein. Deswegen sind die Beträge für Polychaeten und Cladoceren in der Konsumption für April 1992 (Tab.3.2.3.4.) enthalten. Für Juli dagegen bezog sich die Konsumption auf das gleiche Jahr wie die Zooplanktonfänge. Da die Zooplanktonfänge keine quantitativen Angaben über Polychaeten zuließen, mußten der Beitrag der Polychaeten daher aus der Konsumption ausgeklammert werden. Dies gilt auch für den Anteil der Fischlarven an der gesamten Fischkonsumption im Juli 1991.

### 3. Ergebnisse

*Fritillaria* hatte in den Zooplanktonfängen von April 1992 einen hohen und an der Konsumtion von Hering und Sprotte ab Altersklasse 1 im April 1991 fast keinen Anteil. Wie die BMP - Daten zeigen, war *Fritillaria* aber auch im Frühjahr 1991 stark vertreten. Die Diskrepanz zwischen Abundanz und Wegfraß läßt sich auf zweierlei Weise erklären. Die erste Möglichkeit besteht darin, daß Hering und Sprotte *Fritillaria* tatsächlich nicht fraßen, weil sie nur tagsüber Nahrung zu sich nehmen und sich dann unterhalb der Halokline aufhalten, wo *Fritillaria* 1991 vielleicht kaum auftrat. Unterhalb der Halokline wurde im April 1992 nur die 70m - Tiefe beprobt, in der die Abundanz von *Fritillaria* zwar deutlich geringer als oberhalb der Halokline war, aber der prozentuale Anteil in dieser Tiefe nur wenig unter dem auf die Wassersäule bezogenen Wert lag. Die zweite Möglichkeit besteht darin, daß *Fritillaria* unterhalb der Halokline in nennenswertem Ausmaß gefressen wurde, was aber in den Mageninhaltsanalysen nicht registriert wurde, da *Fritillaria* sehr schnell verdaut wurde. In letzterem Falle wären die Angaben zur Konsumtion im April als Mindestschätzungen zu betrachten.

Mysidaceen gehören zum Makrozooplankton, machen nur einen sehr geringen Anteil der Fischnahrung aus und wurden durch die 47 $\mu$ m - Fänge auch nicht erfaßt.

Auf die Wassersäule bezogen, übertraf das Nahrungsangebot die Fischkonsumtion um ein Vielfaches. Die Biomasse des Mesozooplanktons war für April und Juli ca. 200 mal und seine Produktion 20 mal so hoch wie der Wegfraß. Im Oktober sind die entsprechenden Faktoren mit einem Wert von ca. 500 bzw. 70 noch höher. Daß die Fischkonsumtion für Oktober wahrscheinlich zu niedrig angesetzt ist, zeigt sich darin, daß die von KÖSTER (1994) direkt angegebene Konsumtion von Fisch ab Altersklasse 1 im April und Juli auch höher war, als es eine mit einem  $K_1$  - Wert von 25% geschätzte Konsumtion gewesen wäre. Eine Nahrungslimitierung des pelagischen Fischbestandes läßt sich zumindest mit der Bilanz über die Wassersäule nicht nachweisen. Da die Fischkonsumtion hauptsächlich auf den Fisch ab Altersklasse 1 zurückgeht und sich deshalb v.a. unterhalb der Haloklinen abspielt, kommt man unter Berücksichtigung der Vertikalverteilung der Nahrungsorganismen zu anderen Relationen. Die dem Fisch zur Verfügung stehende Biomasse des Mesozooplanktons war dann für April und Juli nur ungefähr 30 mal und seine Produktion 3 mal so hoch wie der Wegfraß. Im Oktober haben die Medusen nach den Angaben in Tab. 3.2.3.4. den größten Anteil an der Konsumtion. Diesen stand aber auch die Nahrung oberhalb der Haloklinen zur Verfügung. Eine Nahrungslimitierung lag also selbst unter Berücksichtigung der groben Vertikalverteilung

### 3. Ergebnisse

---

von Räuber und Beute nicht vor. Die letztgenannten Faktoren sind insoweit immer noch fragwürdig, als nur im Oktober die Abdeckung der Tiefen bei der Probennahme unterhalb der Haloklinen genauso gut war wie oberhalb derselben.

### 3. Ergebnisse

#### 3.3. Der sich aus den BMP - Aufnahmen ergebende Jahrgang des Phyto- und Zooplanktons

##### 3.3.1. Jahrgang der Temperatur

Die im Rahmen des Monitoring - Programmes für das Bornholmbecken von 1988-1992 erstellten Temperaturprofile sind in Abb. 3.3.1.1. zusammengefaßt. Der Jahrgang der mittleren Temperatur der Wassersäule (Abb. 3.3.3.3.) wurde genauso wie die gemittelten Temperaturprofile in Abb. 3.1.1.1. aus diesen Profilen berechnet.

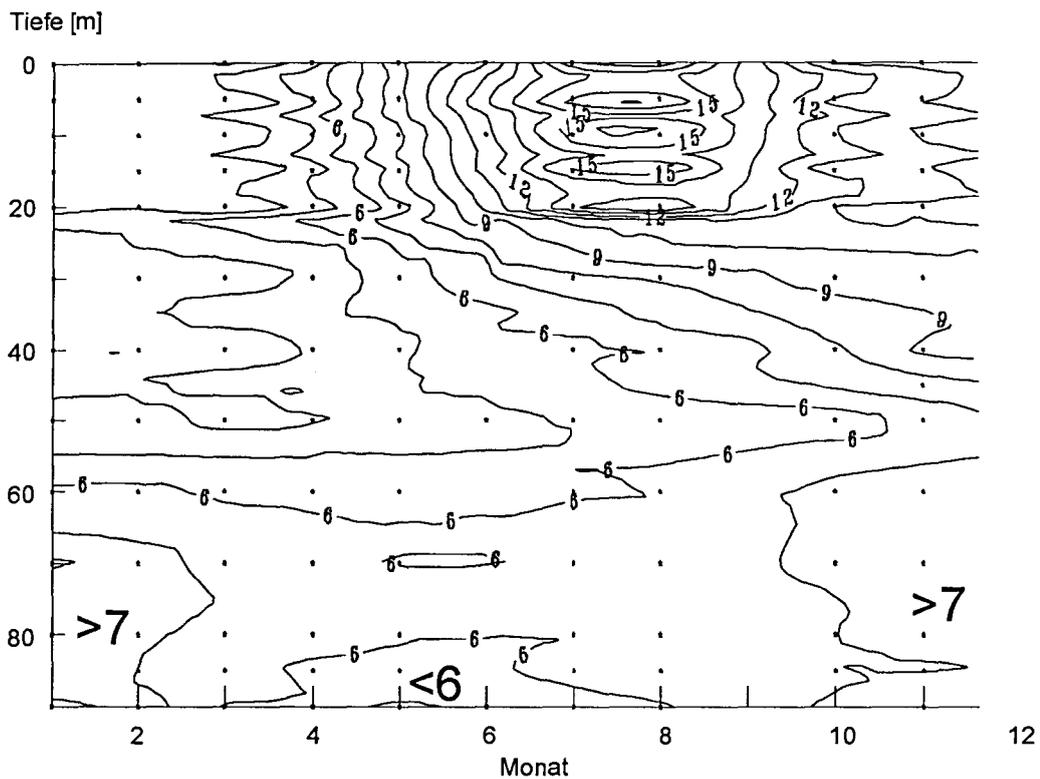


Abb. 3.3.1.1.: Jahrgang der Temperatur in Abhängigkeit von der Tiefe, gemittelt über die Jahre 1988-1992.

Keinen Unterschied zwischen dem Profil des Tages und dem gemittelten Temperaturprofil gab es im April 1992. Für Juli und für Oktober konnte zum Vergleich nur ein Mittel aus zwei Jahren gebildet werden, von denen das eine auch noch dasjenige war, in dessen Monat die BIOMOC - Fänge stattfanden. Im Juli weist das gemittelte Profil aber schon keine Zweiteilung der Oberschicht mehr auf. Nach Abb. 3.3.1.1. erweist sich die Tiefe der nach dem Temperatur- Profil zu den BIOMOC - Fängen unteren Thermokline bzw. des unteren

Abschnitts der Thermokline auch im längerfristigen Mittel als die eigentliche Tiefe der Thermokline. Der mittlere Jahresgang der Temperatur zeigt, daß gerade im Sommer die Oberschicht nicht homogen und daher im Einzelprofil, nicht im gemittelten, meistens weiter untergliedert ist. Bemerkenswert ist, daß das Bodenwasser im Herbst/ Winter eine höhere Temperatur als im Frühjahr/ Sommer aufweist. Das kann eigentlich nur auf den lateralen Zustrom neuen Tiefenwassers zurückgeführt werden, der offensichtlich eine regelmäßigerer Erscheinung im Bereich dieser BMP - Station ist, da er sich sogar im mittleren Jahresgang niederschlägt.

#### 3.3.2. Abundanz des Zooplanktons

##### 3.3.2.1. Copepoden

Die BMP - Daten beziehen sich auf die Station BMP-K2 in der zentralen Bornholmsee und auf die Jahre 1988-1992. Die dazu gehörenden Zooplankton - Daten waren zu allen fünf Jahren nur aus Polen, zum 23.8.1988 aus Finnland und zu 1991 und 1992 zusätzlich aus Warnemünde erhältlich. Die Herkunft der Daten wurde jedoch bei ihrer Auswertung nicht berücksichtigt. In den Fällen, in denen für den Monat jeweils nur ein Wert angegeben ist, kam dieser teilweise durch Mittelung zustande. Die von Monat zu Monat und von Jahr zu Jahr und je nach Herkunft der Daten variierende Aufteilung der Wassersäule in mehrere Tiefenbereiche ging nicht in die Jahresgänge mit ein. Eine Zuordnung der Nauplien zu den Gattungen der Copepoden wurde von den Polen nicht vorgenommen, so daß die Copepoden - Angaben sich nur auf die Adulten und Copepodite beschränken.

*Pseudocalanus* (Abb. 3.3.2.1.1.) zeigte zwei Häufigkeitsniveaus, ein „Grundniveau“ mit  $1-2 \cdot 10^5$  Ind./m<sup>2</sup> und ein Niveau, auf dem sich die ausgeprägteren Maxima der fünf Jahre befinden, mit mehr als  $4 \cdot 10^5$  Ind./m<sup>2</sup>. 1990 und 1991 wurde das höhere Niveau nie erreicht, 1989 im Juni, 1992 nur im September und 1988 von Juni bis August. Ob es in diesem Jahr die ganze Zeit auf diesem Niveau blieb, wie es die Graphik nahelegt, bleibt dahingestellt. Daß 1991 ebenfalls das höhere Häufigkeitsniveau, wenn auch wie 1989 und 1992 nur kurzfristig, erreicht wurde, legt die eigene Vertikalaufnahme vom Juli 1991 nahe. Das Auftreten in deutlich größerer Dichte für kurze Zeit im Jahr kann auch für 1990 nicht ausgeschlossen werden, da die zeitlichen Probenabstände gerade im Sommer das Versäumen eines derartigen Maximums durchaus zulassen.

### 3. Ergebnisse

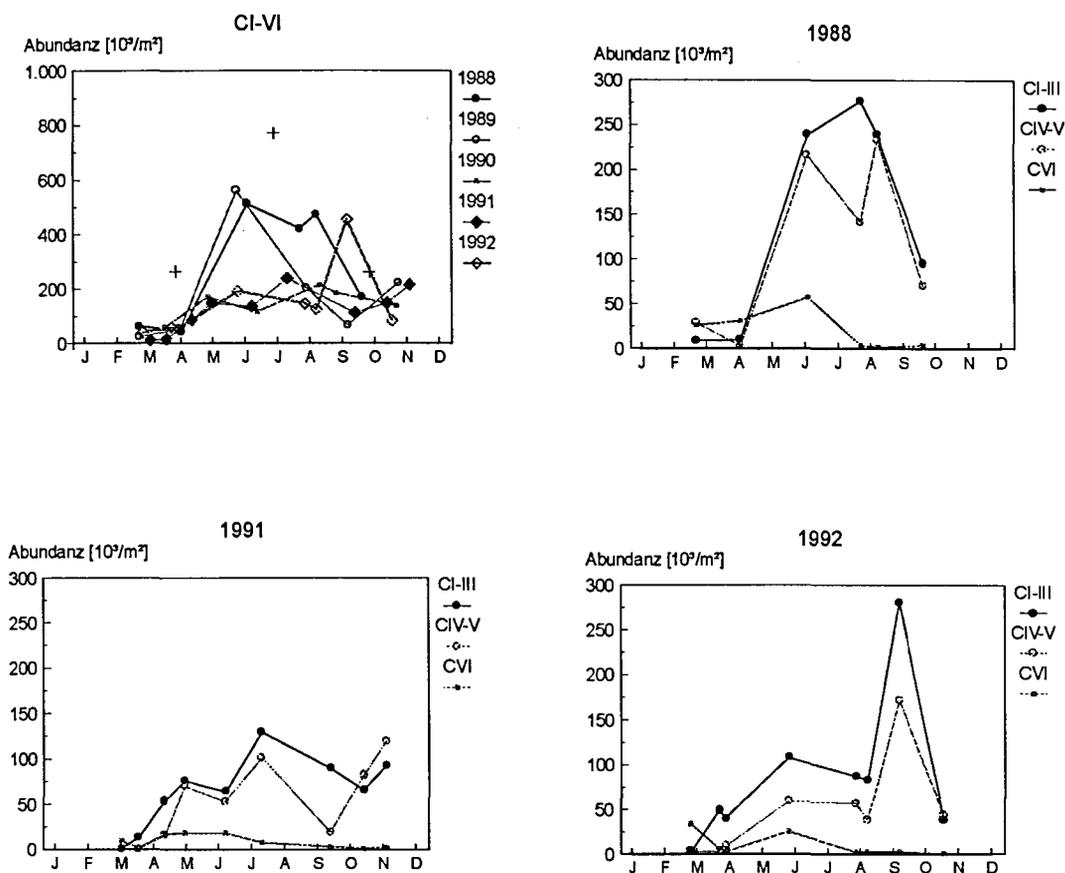


Abb. 3.3.2.1.1.: Jahrgang von *Pseudocalanus minutus*. Kreuze in Graphik oben links bezeichnen Abundanzen aus den eigenen Vertikalaufnahmen.

Während 1988 und 1992 ein zweites Maximum im Jahr in den Spätsommer fiel, deutete sich ein solches 1989 und 1991 erst im Herbst an.

Die Copepodengattungen wurden für die Jahre, in denen die Vertikalaufnahmen stattfanden, in Altersgruppen aufgeteilt (Abb. 3.3.2.1.1.). Die Maxima der jüngeren und älteren Copepodite von *Pseudocalanus* fielen in allen Jahren zeitlich zusammen bzw. eine zeitliche Trennung der Maxima der jüngeren und älteren Copepodite konnte bei vorliegender zeitlicher Auflösung nicht erfolgen. Die Adulten waren an den ab Spätsommer erneut auftretenden größeren Abundanzen in diesen Jahren nicht beteiligt. Das Maximum im Sommer 1988 erweist sich bei Auftrennung in Altersgruppen bei den jüngeren Copepoditen tatsächlich als so ausgedehnt, bei den älteren Copepoditen hingegen als zweigipfelig. Ein Vergleich der Individuenzahlen der Altersgruppen liegt fern, da sie von der Anzahl der zusammengefaßten Stadien und der Dauer derselben abhängen.

### 3. Ergebnisse

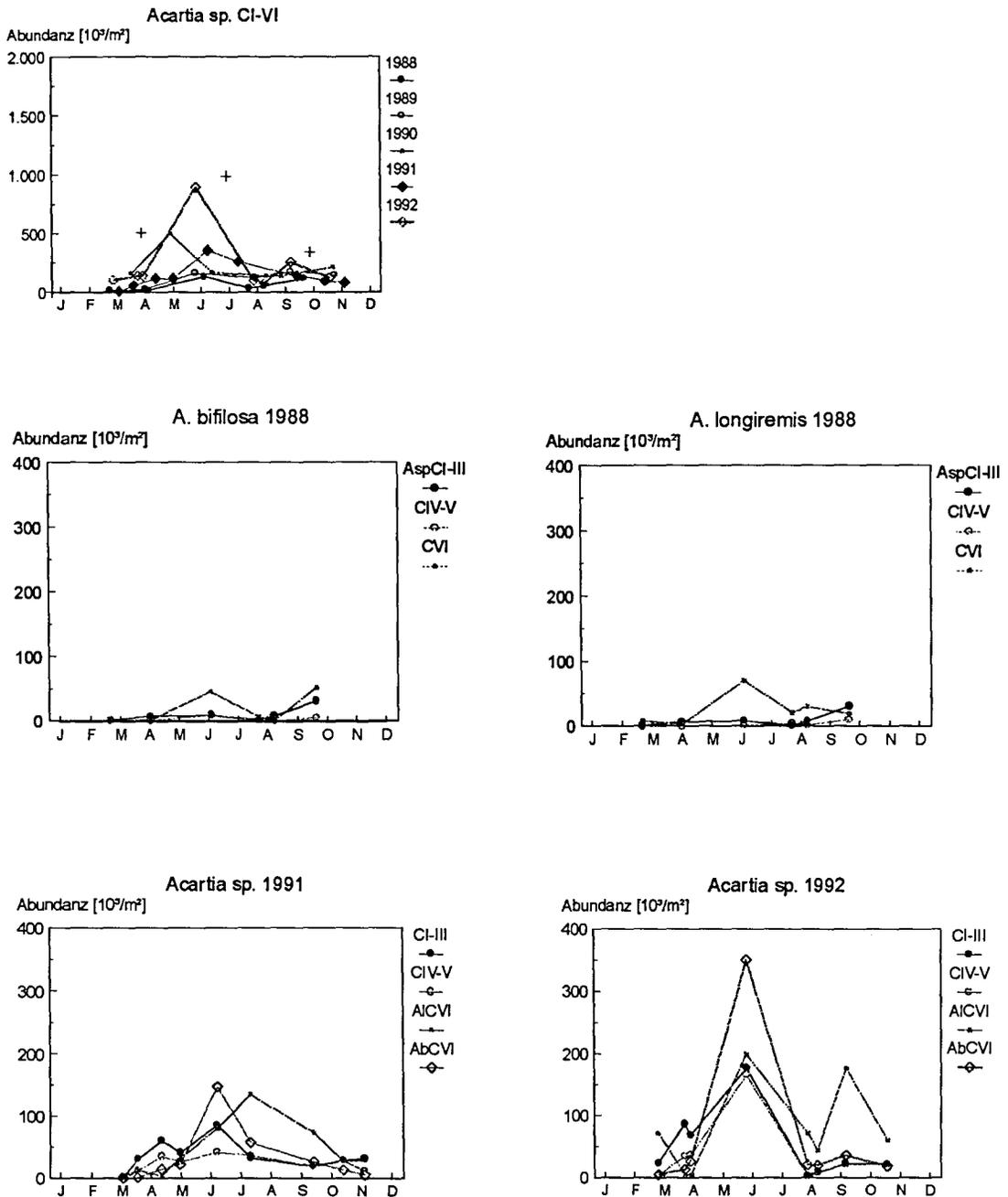


Abb. 3.3.2.1.2.: Jahresgang von *Acartia* sp. (Asp.). Al = *Acartia longiremis*, Ab = *Acartia bifilosa*.

*Acartia* (Abb. 3.3.2.1.2.) hatte ihr Jahresmaximum in allen Jahren im Mai bis Juni. Die Maxima 1988 und 1989 sind möglicherweise verpaßt worden, auch 1991 hatte das Maximum bei weitem nicht die Abundanz, die in diesem Zeitraum mit den BIOMOC - Fängen ermittelt werden konnte und die ungefähr so hoch war wie die maximale Abundanz 1992. Ein echter

### 3. Ergebnisse

Gegensatz zwischen BIOMOC - Aufnahme und BMP - Daten ist jedoch im April 1992 erkennbar, wo sich die zwei Bestandsangaben zu fast genau der gleichen Zeit gegenüberstehen. Die eigene Vertikalaufnahme zeigte den Anstieg der Abundanz offensichtlich zu einem früheren Zeitpunkt an, als es die die BMP - Datenpunkte verbindende Linie vermuten ließ. 1988 und noch ausgeprägter 1992 zeigte *Acartia* im Spätsommer einen zweiten Anstieg der Abundanz.

Bei der getrennten Betrachtung der Altersgruppen (Abb. 3.3.2.1.2.) war 1988 die Artendifferenzierung nicht nur für die Adulten, sondern auch für die älteren Copepodite vorgenommen worden. Das 1988 nur schwache Jahresmaximum ging sowohl bei *A. longiremis* als auch bei *A. bifilosa* einzig auf die Adulten zurück. Die Copepodite traten das ganze Jahr über kaum in Erscheinung. Lediglich die CI-III - Stadien zeigten im Herbst noch einen Anstieg. Auch 1991 waren die Adulten für das sich einzig in diesem Jahr zweigipfelig zeigende Jahresmaximum bestimmend, die von *A. bifilosa* im Juni und die von *A. longiremis* im Juli. Den größten Anteil am Maximum im Juni 1992 hatten die Adulten von *A. bifilosa*, während das zweite Maximum im Spätsommer einzig auf die Adulten von *A. longiremis* zurückging, die zu dieser Zeit eine genauso hohe Individuendichte wie im Juni hatten.

Bei *Temora* (Abb. 3.3.2.1.3.) ist das Herbstmaximum in den Jahren 1988, 1990 und 1992 deutlicher ausgeprägt als das im Juni. Lediglich 1991 gab es kein zweites Maximum. Die aus der Vertikalaufnahme gewonnene Individuenzahl vom Juli 1991 wich drastisch von den BMP-Daten ab.

Wie bei *Acartia* dominierten auch bei *Temora* in all den Jahren, für die eine Auftrennung in Altersgruppen vorgenommen wurde, die Adulten (Abb. 3.3.2.1.3.). Lediglich am Herbstmaximum waren die Adulten in all diesen Jahren kaum noch beteiligt. Die jüngeren und älteren Copepodite sorgten dafür, daß das Maximum 1988 und 1992 im Herbst deutlich höher ausfiel als im Juni. Daß 1991 kein Herbstmaximum zustande kam, kann bei Betrachtung der einzelnen Altersgruppen nicht bestätigt werden. Da aber die jüngeren Copepodite von Mai bis Ende Oktober konstant eine höhere Individuendichte aufrechterhielten und nicht wie 1988 mit den älteren Copepoditen erneut anstiegen, wurde die Zunahme der Konzentration allein der CIV-V - Stadien durch die Abnahme der Adulten kompensiert.

### 3. Ergebnisse

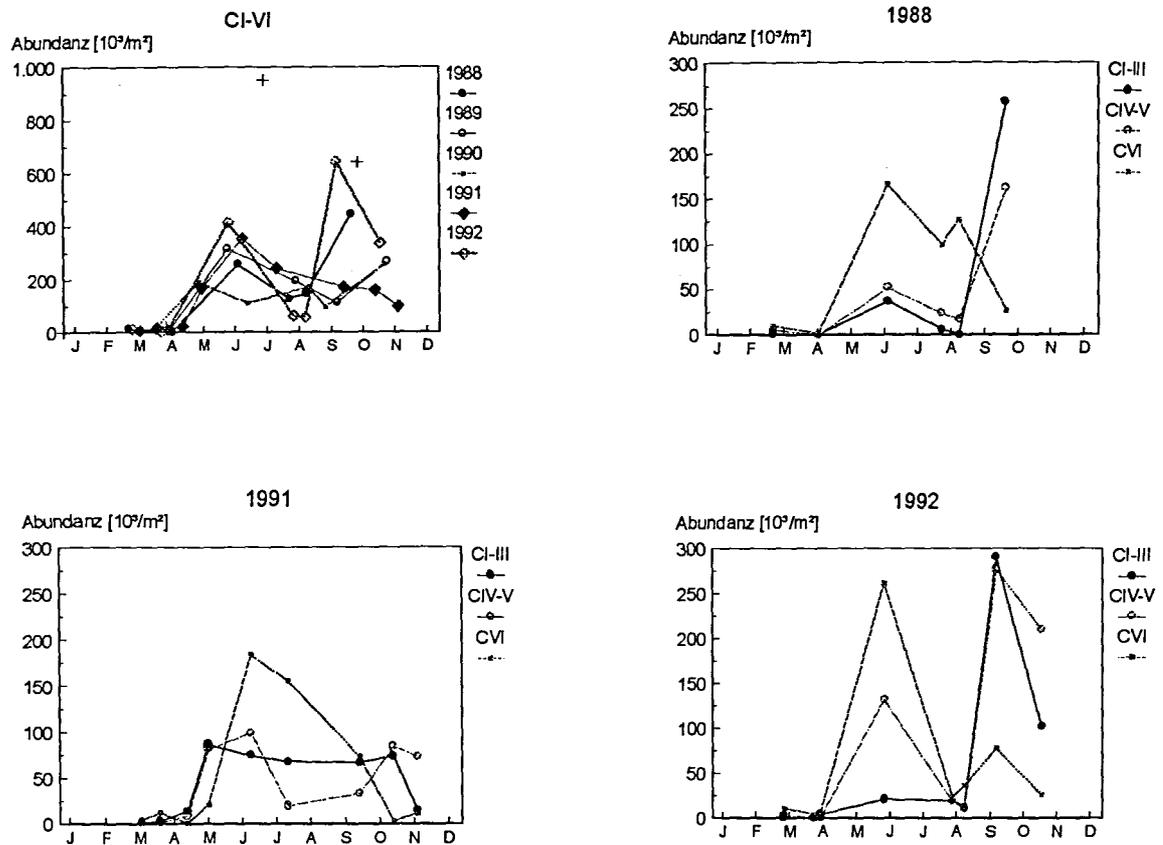


Abb. 3.3.2.1.3.: Jahresgang von *Temora longicornis*.

Das Jahresmaximum von *Centropages* im späten Frühjahr war lediglich 1990-1992 ausgeprägter (Abb.3.3.2.1.4.). 1989 und 1992 trat ein zweites, allerdings schwaches Maximum auf. 1989 war die Individuendichte des zweiten Maximums sogar höher als die des ersten im Frühjahr.

Die Fokussierung auf die Altersgruppen (Abb. 3.3.2.1.4.) zeigte auch 1988 ein deutlicheres Maximum im Juni, aber nicht bei den älteren Copepoditen. Eine Zunahme der Abundanz zum Herbst hin wird ebenfalls in weiteren Jahren sichtbar, 1988 erst bei den jüngeren Copepoditen und 1991, wo auch im November noch Proben genommen wurden, zusätzlich bei den älteren Copepoditen. 1991 und 1992 zeigte sich im Herbst die zeitliche Aufeinanderfolge von jüngeren und älteren Copepoditen.

### 3. Ergebnisse

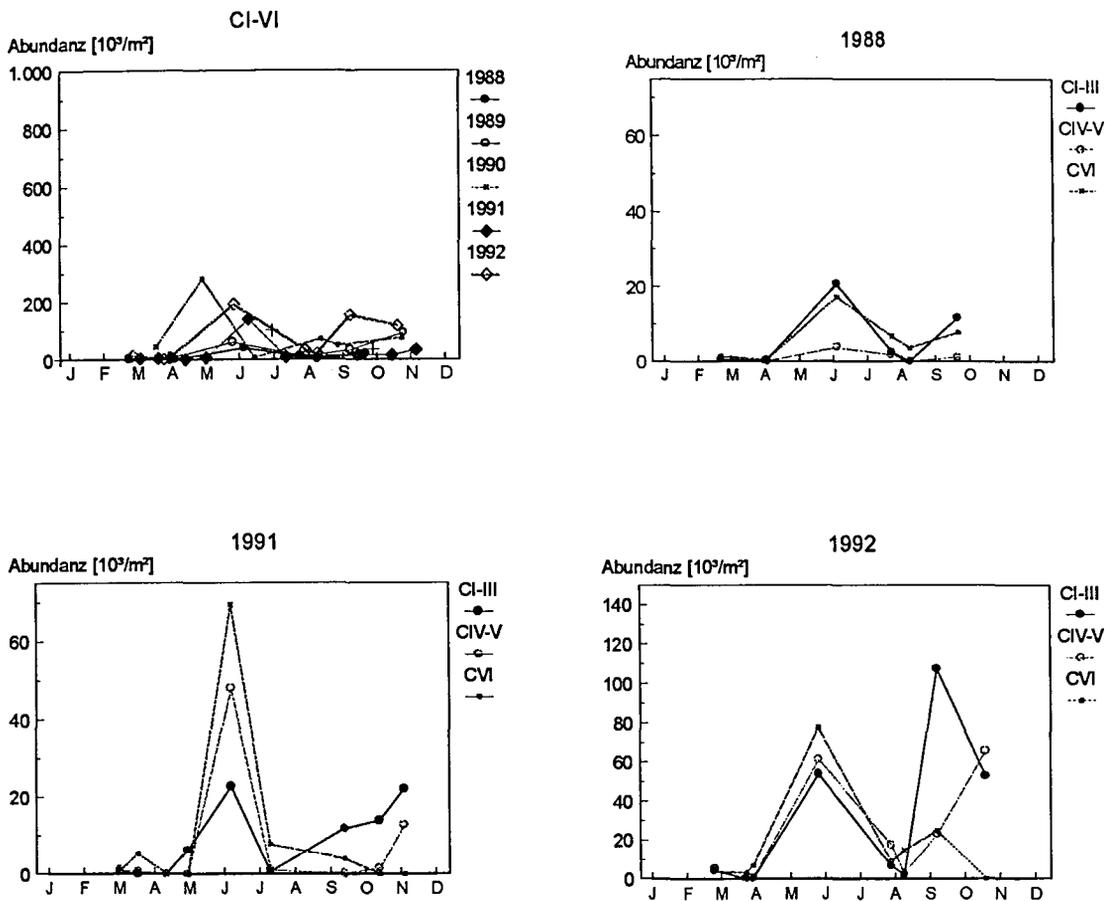


Abb. 3.3.2.1.4.: Jahresgang von *Centropages hamatus*.

*Oithona* (Abb. 3.3.2.1.5.) hatte 1988 mit einer schon im Februar hohen Abundanz, der erst in der zweiten Sommerhälfte ein deutlicher Peak folgte, einen ungewöhnlichen Jahresgang. Daß der Frühjahrspeak von *Oithona* verpaßt wurde, kann nicht ausgeschlossen werden. Ein solcher war in entsprechender Deutlichkeit sonst aber nur 1989 auszumachen und befand sich dann auch erst im Juni. 1991 und 1992 gab es im Juni nur ein vergleichsweise schwaches Maximum. Das zweite Maximum traf in den Jahren zu unterschiedlichen Zeiten ein, 1988, wie schon gesagt, im August, 1992 im September/ Oktober und 1991 erst im November. 1991 war die Abundanz von *Oithona* durchgehend sehr niedrig.

Die Auftrennung in Altersgruppen (Abb. 3.3.2.1.5.) zeigte für 1988, daß die winterliche Abundanz v.a. auf die älteren und der Peak im August auf die jüngeren Copepodite zurückging.

### 3. Ergebnisse

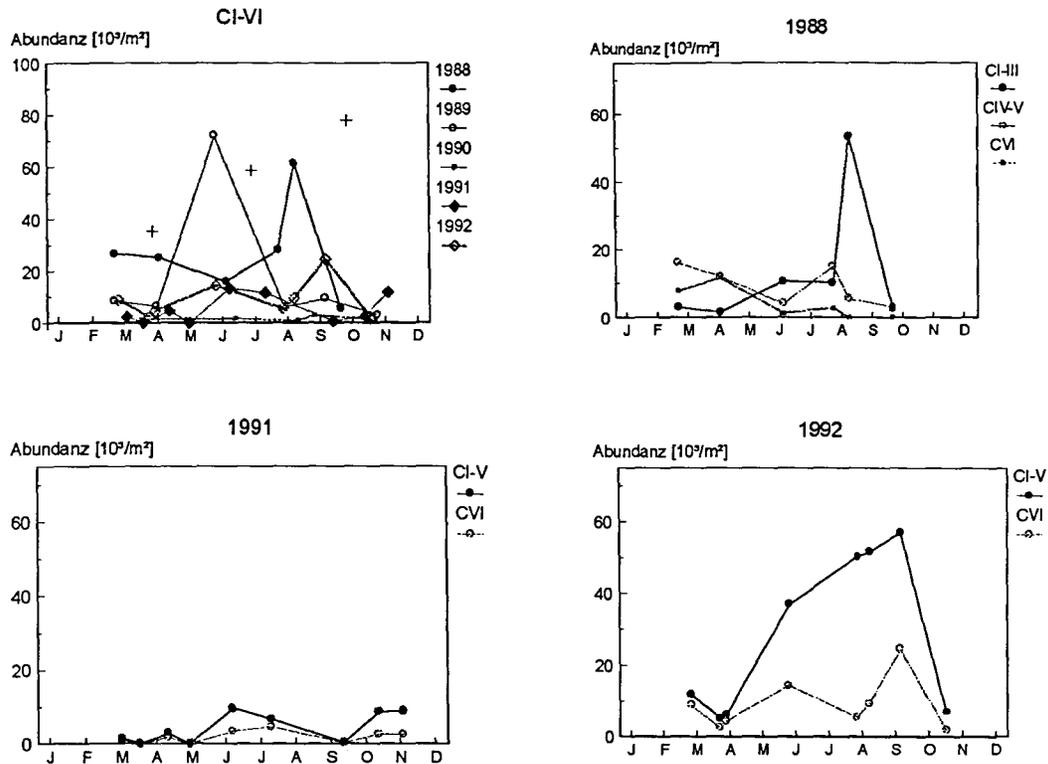


Abb. 3.3.2.1.5.: Jahresgang von *Oithona similis*.

Der sommerliche auf einem Einzelwert beruhende Peak zeigte eine Bestandsgröße an, die durch die BIOMOC - Fänge im Oktober noch übertroffen wurde, während die BMP - Daten zu diesem Zeitpunkt bereits wieder wesentlich geringere Individuenzahlen anzeigten. Ob der Wert aus den BIOMOC - Fängen noch in Zusammenhang steht mit dem ca. zwei Monate vorher aufgetretenen Peak, ist fraglich, umso mehr, als auch die Vertikalnahmen der beiden anderen Monate bei *Oithona* Abundanzen zum Ergebnis hatten, die mit den BMP - Daten nicht übereinstimmen. Diese Differenzen sind absolut gesehen nicht größer als bei den anderen Copepodengattungen. Die Trennung von Frühjahrs- und Herbstmaximum 1992 ging allein auf die Adulten zurück, während die Copepodite im August keinen Einbruch in der Individuendichte aufwiesen. Ältere und jüngere Copepodite von *Oithona* wurden in den BMP-Daten von Warnemünde nicht getrennt, so daß 1991 und 1992 eine solche Trennung durchweg nicht vorgenommen wurde.

Generell zeigen die Copepoden also im Jahresgang zwei Maxima. Von 1988 - 1992 gab es kein Jahr mit ausgesprochen hohen oder geringen Abundanzen (Abb. 3.3.2.1.6.). Der Jahresgang mit einem einzigen Maximum im Sommer, wie er sich nach Auswertung der drei

### 3. Ergebnisse

Vertikalaufnahmen aufdrängte, kam demzufolge grundsätzlich nicht vor. Die o.a. Einzeldarstellungen machten deutlich, daß zur Erstellung eines Jahresganges sogar mehr Aufnahmen benötigt werden, als im Rahmen des Monitoring - Programmes durchgeführt wurden. Eine Verfolgung von Generationen, deren es bei den Copepodenarten der Ostsee grundsätzlich mehrere pro Jahr gibt, ist mit den BMP - Daten erst recht nicht möglich. Für die Jahre der Vertikalaufnahmen wurden Nauplien und Copepodite getrennt (Abb. 3.3.2.1.6.).

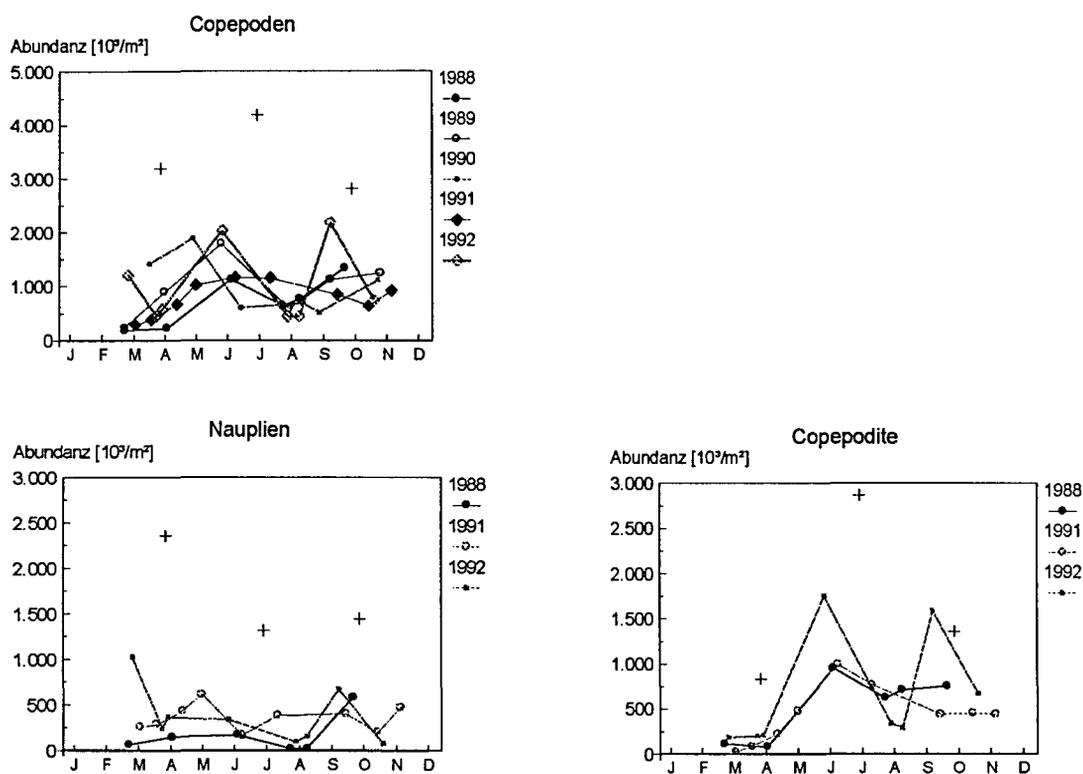


Abb. 3.3.2.1.6.: Jahresgang der Copepoden insgesamt.

Während die Abundanz der Nauplien einen Wert von  $5 \cdot 10^5$  Ind./ $m^2$  nur bei Maxima überschritt, erreichten die Copepoditen dieses Niveau über größere Zeiträume hinweg bei z.T. wesentlich höheren Maximaldichten. Diese populationsdynamisch bemerkenswerte Tatsache, daß jüngere Stadien bei ähnlicher Stadiendauer nicht höhere Individuenzahlen als ältere aufwiesen, wurde für *Temora* und *Acartia* schon innerhalb der Copepodit - Stadien festgestellt. Man hätte außerdem erwarten können, daß jedem Copepoditen - Peak ein Nauplien - Peak entsprechender Größe vorausgeht. Derartiges war einzig im Frühjahr 1991 der Fall, wo allerdings die Konzentration der Nauplien auch deutlich geringer war als die der Copepodite in ihrem darauffolgenden Juni - Maximum. Der Vergleich mit den

Vertikalaufnahmen zeigte bei den Copepoditen Abweichungen zumindest im Juli 1991 und Oktober 1988. Bei den Nauplien war die Abweichung durchweg hoch. Die positive Abweichung der BIOMOC - Fänge von den BMP - Daten war bis auf *Centropages* bei allen Gattungen der Copepoden und bei den Appendicularien zumindest zu einem der drei Probennahmetermine festzustellen. Die Zusammensetzung der Abundanz und Biomasse und die Anteile an der Sekundärproduktion, wie sie sich aus den BMP - Daten ergeben, werden aber kaum grundsätzliche Differenzen zu den Ergebnissen aus den Vertikalaufnahmen (Abb. 3.1.2.1.10.2., 3.2.1.3.) aufweisen, gerade weil die Abweichungen bei fast allen Arten auftreten. Im Juli 1991 und Oktober 1988 konnte in den Abweichungen der Vertikalaufnahmen zu den BMP - Daten zwischen Nauplien und Copepoditen kein Unterschied festgestellt werden. Daß für die nach den BMP - Daten relativ zu den Copepoditen geringen Abundanzen der Nauplien eine relativ zu den Copepoditen geringere Fängigkeit des WP 2 - Netzes für die Nauplien verantwortlich sei, ließ sich dementsprechend aus dem Vergleich der BMP - Daten mit den Vertikalaufnahmen nicht ableiten.

### 3.3.2.2. Andere Gruppen des Zooplanktons

Die Cladoceren hatten in den Jahren 1988-1990 ein Sommermaximum (Abb. 3.3.2.2.1.). Bis Juni traten sie in allen Jahren nur in Spuren auf. Ob 1991 und 1992 tatsächlich keine Cladoceren auftraten oder das zeitlich vermutlich sehr begrenzte Maximum verpaßt wurde, kann nicht gesagt werden. In den Vertikalaufnahmen waren die Cladoceren ja ebenfalls nicht quantitativ vertreten. Wenn der Sommerpeak der anderen drei Jahre auch nicht so breit war wie durch die relativ großen zeitlichen Probennahmeabstände suggeriert, so erstreckte er sich 1988 und 1990 doch über zwei Probennahmetermine.

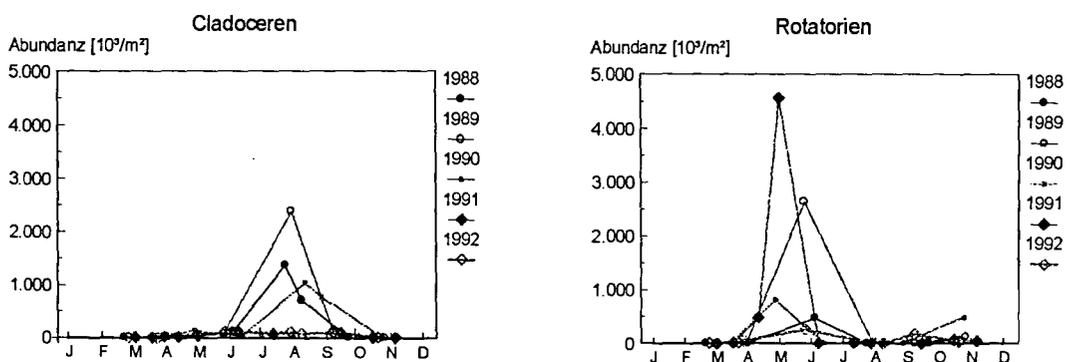


Abb. 3.3.2.2.1.: Jahresgang der Cladoceren und Rotatorien.

### 3. Ergebnisse

Die BMP - Daten enthalten auch Angaben über Rotatorien (Abb. 3.3.2.2.1.). Diese sind bei einer verwendeten Maschenweite von 100µm aber nicht quantitativ. Sie sollen nur demonstrieren, daß zu den Zeitpunkten der Vertikalnahmen keine Rotatorien vorhanden waren. Sie traten in allen Jahren im Mai und Juni auf und erreichten 1991 und zwischen den Probennahmeterminen vielleicht auch in anderen Jahren eine im Vergleich zu Copepoden hohe Abundanz, die noch dazu, wie schon gesagt, nicht einmal quantitativen Wert hat..

*Fritillaria borealis* hatte in allen Jahren das Maximum im April, kam aber auch im Juni 1989 und in den 47µm - Einsätzen im Juli 1991 noch vor (Abb. 3.3.2.2.2.). Die Vertikalnahme im April 1992 ergab eine viel höhere Dichte, als in irgendeinem der fünf Jahre im Rahmen des Monitoring - Programmes gefunden wurde. Dies ist möglicherweise im Zusammenhang mit der bei den Vertikalnahmen verwendeten halb so großen Maschenweite zu sehen.

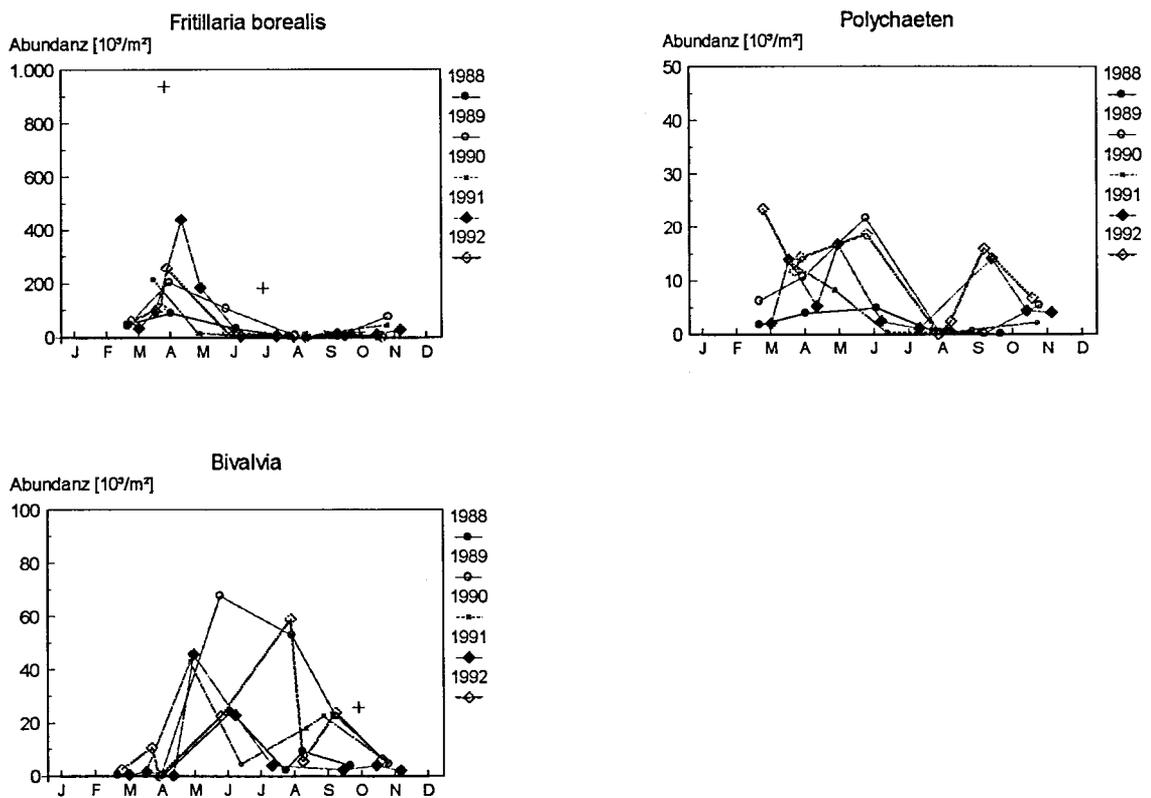


Abb. 3.3.2.2.2.: Jahrgang von *Fritillaria borealis*, den Polychaeten und den Muschellarven.

Die Polychaeten, die in den Vertikalnahmen nicht quantitativ erfaßt wurden, waren auch nach den BMP - Daten nur in geringen Abundanzen vertreten (Abb. 3.3.2.2.2.). Durchweg niedrig waren die Abundanzen 1988. Den anderen Jahren war ein Sommerloch gemeinsam und

die Frühjahrsmaxima erstreckten sich v.a. 1991 und 1992 über einen größeren Zeitraum. Das waren gleichzeitig die Jahre, in denen das zweite Maximum im September auch deutlicher ausgeprägt war.

Die Muschellarven, die in den BIOMOC - Fängen nur im Oktober 1988 quantitativ ausgezählt wurden, zeigten bei geringen Abundanzen ein sehr variables Jahresmuster (Abb. 3.3.2.2.2.). Es gab ein oder zwei Maxima im Jahr, diese zu unterschiedlichen Zeiten und mit unterschiedlicher Dauer. Grundsätzlich konnte von April bis September mit erhöhten Abundanzen gerechnet werden.

### 3.3.3. Biomasse und Produktion des Zooplanktons

Die Jahressgänge der Biomasse und Produktion beziehen sich nicht wie die Abundanz auf den jeweiligen Tag der Probennahme, sondern auf die Mittelwerte der Jahre 1988-1992 für die entsprechenden Monate. Die Mittelwerte beruhen auf bis zu sechs Einzelwerten, dem vom Juli liegt nur ein und dem vom Mai und Oktober liegen jeweils zwei Einzelwerte zugrunde. Nach dem Jahressgang der Biomasse der Copepoden war das zweite Maximum im Jahr von geringerer Bedeutung als das im Juni und trat nicht als deutlicher Peak hervor, sondern war eher ein sich vom Spätsommer bis Herbst erstreckendes Plateau mit Werten, die sich von der winterlichen Biomasse noch klar unterschieden (Abb. 3.3.3.1.).

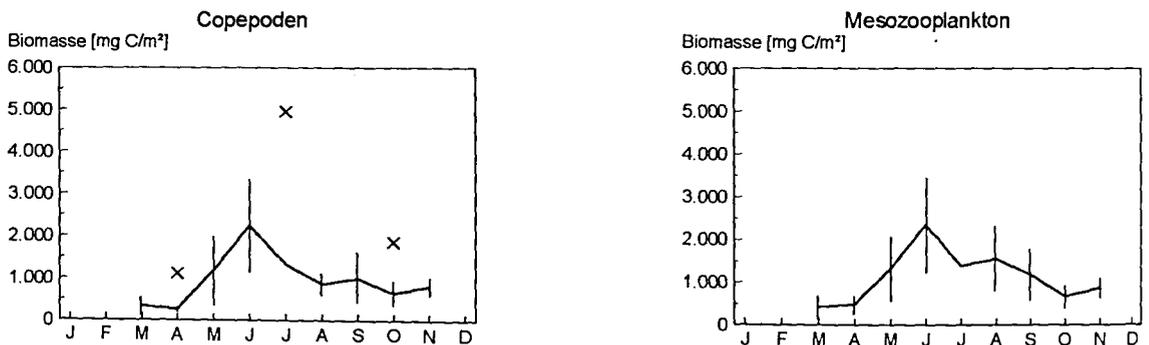


Abb. 3.3.3.1.: Aus den Jahren 1988-1992 gemittelter Jahressgang der Biomasse der Copepoden und des gesamten Mesozooplanktons. Die Balken bezeichnen die Standardabweichung, die drei Kreuze die BIOMOC - Daten.

Die Biomasse aus den Vertikalauftnahmen, wie die Abundanz (Abb. 3.3.2.1.6.) weit höher als die Werte aus den BMP - Daten, war wenigstens im April deutlich jenseits der Standardabweichung der fünf Jahre. Im Juli und Oktober standen für eine halbwegs typische

### 3. Ergebnisse

---

Standardabweichung zu wenige Werte zur Verfügung. Der Jahresgang der Biomasse des Mesozooplanktons (Abb. 3.3.3.1.) wich im August wegen der Cladoceren und nur sehr wenig im April wegen *Fritillaria* vom Jahresgang der Copepoden - Biomasse ab.

Die Produktion der Copepoden (Abb. 3.3.3.2.) wurde wie bei den Vertikalaufnahmen nach zwei Methoden berechnet. Beim Vergleich der beiden Jahresgänge ist daran zu denken, daß bei Anwendung der Methode nach EDMONDSON & WINBERG (1971) die Nauplien und Männchen und außerdem die Gattung *Eurytemora* und die *Harpacticoida* nicht berücksichtigt wurden (Kap. 2.3.1.6.). Zu dem Unterschied im Mittelwert der Produktion im Juni und Juli zwischen beiden Methoden werden die *Harpacticoida*, *Eurytemora* und die Nauplien der übrigen Copepoden nichts beigetragen haben. Die geringe Bedeutung der Nauplien für die Produktion wurde schon erwähnt (Abb. 3.2.1.1.). Daß die Adulten und damit die bei der Methode nach EDMONDSON & WINBERG nicht miteinbezogenen Männchen im Sommer einen hohen Anteil an der Abundanz (Kap. 3.3.2.1.) und einen noch höheren Anteil an der Biomasse der Copepoden hatten, wird einen nicht geringen Teil des sommerlichen Unterschiedes im Ergebnis beider Methoden erklären können. Auf der anderen Seite hatte die Methode nach EDMONDSON & WINBERG bei der Berechnung der Produktion auf der Basis der BIOMOC - Fänge im Juli trotz Außerachtlassen der Männchen in etwa genauso hohe und im Oktober höhere Werte zum Ergebnis als die Methode nach HUNTLEY & LOPEZ. Weil der Ausschluß der Männchen bei der Produktionsberechnung aufgrund ihres eingestellten Körperwachstums realistisch ist und die Methode nach EDMONDSON & WINBERG auf die in der Bornholmsee vorkommenden Arten eingeht, zumindest aber deswegen, weil die Untergrenze von größerem praktischem Wert ist, ist in diesem Fall der Jahresgang mit der geringeren Produktion der vorzuziehende. Daß die Methode nach HUNTLEY & LOPEZ (1992) undifferenzierter ist und sich direkter auf die Biomasse der Copepoden insgesamt bezieht, ist aus der größeren Ähnlichkeit des Jahresganges der nach dieser Methode berechneten Produktion mit dem Jahresgang der Copepoden - Biomasse (Abb. 3.3.3.1.) ersichtlich.

Die Produktion des Mesozooplanktons (Abb. 3.3.3.2.) setzt sich zusammen aus der der Copepoden, Cladoceren und Appendicularien. Die übrigen Gruppen hatten ganzjährig einen vernachlässigbaren Anteil an der Produktion. Einzig im Mai 1991 hatten die in den Jahresgang nicht miteinbezogenen und auch eher dem Mikrozooplankton zuzurechnenden Rotatorien mit  $22,5 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$  einen Anteil von 22,5% an der Produktion des Metazooplanktons. Der

### 3. Ergebnisse

Produktionsanteil der Copepoden wurde in diesem Zusammenhang nach HUNTLEY & LOPEZ (1992) berechnet. Der Beitrag der anderen Gruppen am Jahresverlauf der Produktion des Mesozooplanktons ist daher nur aus dem Vergleich mit dem Jahresverlauf der nach dieser Methode ermittelten Produktion der Copepoden ersichtlich. Der Beitrag der anderen Gruppen entsprach hinsichtlich der Produktion in etwa dem der Biomasse im Jahresgang.

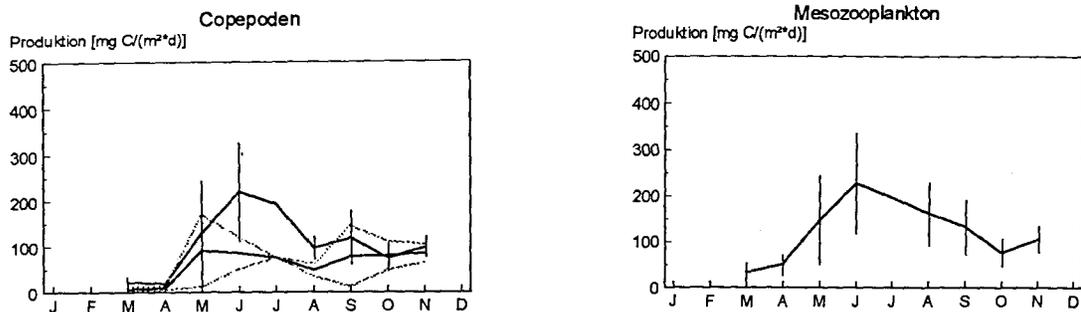


Abb. 3.3.3.2.: Aus den Jahren 1988-1992 gemittelter Jahresgang der Produktion der Copepoden und der dominanteren Gruppen des Mesozooplanktons insgesamt. Die Standardabweichung der generell höheren Copepodenproduktion nach HUNTLEY & LOPEZ (1992) ist durch Balken angegeben, die der Copepodenproduktion nach EDMONDSON & WINBERG (1971) durch gestrichelte Linien.

Der Unterschied in der Produktion der Copepoden je nach Berechnungsmethode und der Anteil von anderen Zooplanktongruppen wird in Tab. 3.3.3.1. beziffert.

Tab. 3.3.3.1.: Mittlere Jahresproduktion der Jahre 1988-1992

Taxon	Produktion +/- Stdbaw [g C*m <sup>-2</sup> *y <sup>-1</sup> ]	Anteil [%]
<i>Pseudocalanus</i> <sup>1</sup>	4,32	
<i>Acartia</i>	3,64	
<i>Temora</i>	6,50	
<i>Centropages</i>	2,25	
<i>Oithona</i>	0,04	
Copepodite ges. <sup>2</sup>	16,40 +/- 3,79	
Copepoden <sup>3</sup>	29,91 +/- 5,94	84,83
Cladoceren	3,17 +/- 2,61	8,99
<i>Fritillaria</i>	2,18 +/- 0,92	6,18
total	35,26 +/- 5,80	
(Phytoplankton	222,10 +/- 33,09)	

### 3. Ergebnisse

<sup>1</sup> Für die Gattungen der Copepoden bezieht sich die nach EDMONDSON & WINBERG berechnete Produktion nur auf die Copepodite.

<sup>2</sup> nach EDMONDSON & WINBERG

<sup>3</sup> Die nach HUNTLEY & LOPEZ berechnete Produktion schließt die Nauplien und Männchen mit ein.

Die Produktion wurde bei allen Zooplankton - Gruppen aus der Biomasse und der Wassertemperatur berechnet. Dementsprechend müßte die Produktivität, d.h. der Tages - P/B-Wert, sich im Jahresverlauf in etwa so wie die über die Wassersäule gemittelte Temperatur verhalten (Abb. 3.3.3.3.). Die kleineren Differenzen sind ausschließlich auf die vertikale Verteilung der Zooplankter zurückzuführen und zeigen den relativen Fehler, der bei einer Produktionsschätzung aufgetreten wäre, die auf einer tiefenintegrierenden Beprobung der Wassersäule beruht. Während das Temperaturmittel alle Tiefen und dazugehörigen Temperaturen gleich berücksichtigt, richtet sich die berechnete Produktion v.a. nach der Schwerpunkttiefe der Zooplankter und der gerade dort herrschenden Temperatur.

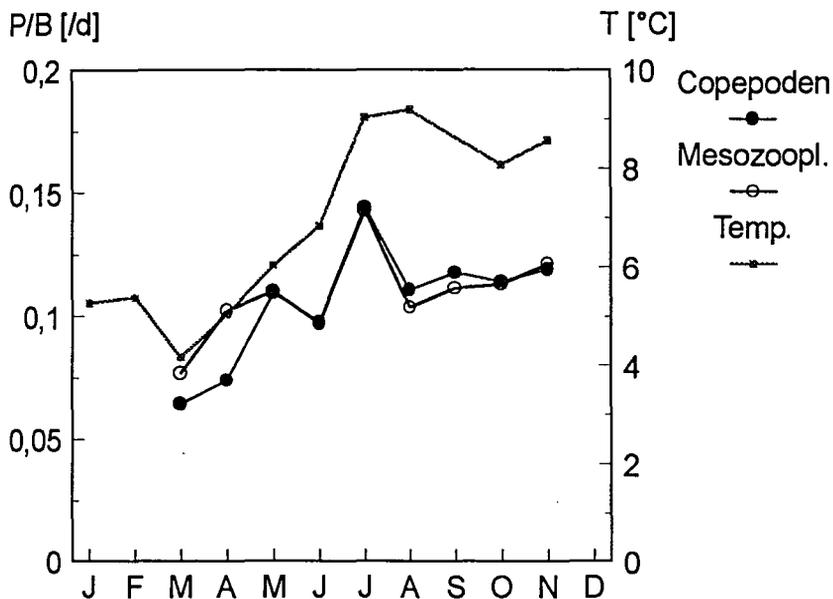


Abb. 3.3.3.3.: Jahrgang der mittleren Produktivität der Jahre 1988-1992 im Vergleich mit dem der über diese Jahre und über die Wassersäule gemittelten Temperatur.

Das Auseinanderklaffen von mittlerer Temperatur und Produktivität gen Jahresende wäre dann ein Zeichen für das Absinken der Schwerpunkttiefe der Mesozooplankter zu dieser Jahreszeit.

Der geringe Unterschied zwischen der Produktivität der Copepoden und der des ganzen Mesozooplanktons ist auf den P/B - Wert anderer Gruppen zurückzuführen. Der P/B - Wert der Cladoceren ist bei gegebener Temperatur nach der von KANKAALA et al. (1984) für *Bosmina coregoni* aufgestellten Gleichung (Kap. 2.3.1.3.) niedriger als der der Copepoden, was sich jedoch im Jahresgang des P/B - Wertes des Mesozooplanktons kaum äußerte. Der P/B - Wert der Cladoceren reichte von  $0,0146d^{-1}$  im April bis  $0,0976d^{-1}$  im Juli. Der im Vergleich zu den Copepoden deutlich höhere P/B - Wert von *Fritillaria* machte sich im April, also zur Zeit ihres Maximums, hingegen in einem größeren Unterschied der Produktivität von Copepoden und der des Mesozooplanktons insgesamt bemerkbar. Der P/B - Wert von *Fritillaria* reichte von  $0,109d^{-1}$  im Oktober bis  $0,199d^{-1}$  im August.

In dem Unterschied der P/B - Werte aus den BIOMOC - Fängen zu denen aus den BMP - Daten der entsprechenden Jahre kann man die Auswirkungen einer unterschiedlich hohen Tiefenauflösung sehen. Dabei ist aber auch zu berücksichtigen, daß die Biomasse für die P/B - Werte aus den BIOMOC - Fängen eine geringere Präzision in Bezug auf die Copepodit - Stadien aufweist als die für die P/B - Werte aus den BMP - Daten (Kap. 2.3.1.7.). Während in den Monitoring - Aufnahmen maximal vier Tiefenbereiche (1988) unterschieden werden und damit viermal eine Temperaturanpassung bei der Berechnung der Produktion in der Wassersäule vorgenommen wurde, setzten sich die Vertikalauftnahmen aus mindestens sieben Tiefen (Juli 1991) zusammen. Am auffälligsten war der Unterschied bei *Acartia* im Juli 1991, bei der der Tages - P/B - Wert aus den Vertikalauftnahmen 1,82 mal so hoch war wie der P/B - Wert aus den BMP - Daten (Kap. 3.2.1.). Der umgekehrte Fall kam nur einmal vor, und zwar bei *Temora* im Oktober 1988, wo der P/B - Wert aus den BMP - Daten 1,15 mal höher war als der aus den Vertikalauftnahmen. Grundsätzlich konnte man aus den BMP - Daten noch extremere P/B - Werte erhalten. Der kleinste von  $0,0166d^{-1}$  war einer von *Temora* (März) und der größte von  $0,235d^{-1}$  einer von *Centropages* (November). *Temora* und *Centropages* unterscheiden sich bei gegebener Temperatur kaum in ihren Entwicklungszeiten, so daß die Extremwerte auf die Temperaturverteilung zurückzuführen sind. Die Temperatur in dem Tiefenbereich, in dem *Temora* im März bzw. *Centropages* im November hauptsächlich vorkam, d.h. jeweils in der oberen Hälfte der Wassersäule, lag unter  $3^{\circ}C$  bzw. über  $9,5^{\circ}C$ . Daß der höchste P/B- Wert nicht im Sommer festgestellt wurde, kann damit begründet werden, daß die hohen Temperaturen auf eine mehr oder weniger dünne Oberflächenschicht beschränkt sind.

## 3.3.4. Bestand und Produktion des Phytoplanktons

Der Jahresgang des über die Jahre 1988-1992 gemittelten Chlorophyll a - Gehalts der Wassersäule (0-30m) zeigte sein Maximum im Herbst (Abb. 3.3.4.1.). Spuren einer Frühlingsblüte waren in dem mittleren Jahresgang nicht erkennbar. Im Juni und September fanden keine Chlorophyll a - Messungen statt und den Mittelwerten im März und Oktober lagen nur zwei Messungen zugrunde. Die Frühlingsblüte tritt im Bornholmbecken nach ACKEFORS & LINDAHL (1979) und RENK et al. (1988) im April auf. Die Auflösung in Einzelwerte (Abb. 3.3.4.1.) zeigt, daß die höchste Frühlingskonzentration an Chlorophyll a 1989 gemessen wurde. In diesem Jahr fand die Messung erst am 13.4. statt, während sie in den Jahren 1990-1992 am 4.-6.4. und dann erst wieder im Mai erfolgte. Daher ist in diesem Gebiet mit der Frühlingsblüte wohl eher in der zweiten Aprilhälfte zu rechnen, so daß in der erhöhten Chlorophyll a - Konzentration im Jahr 1989 schon der Anfang der Blüte gesehen werden kann.

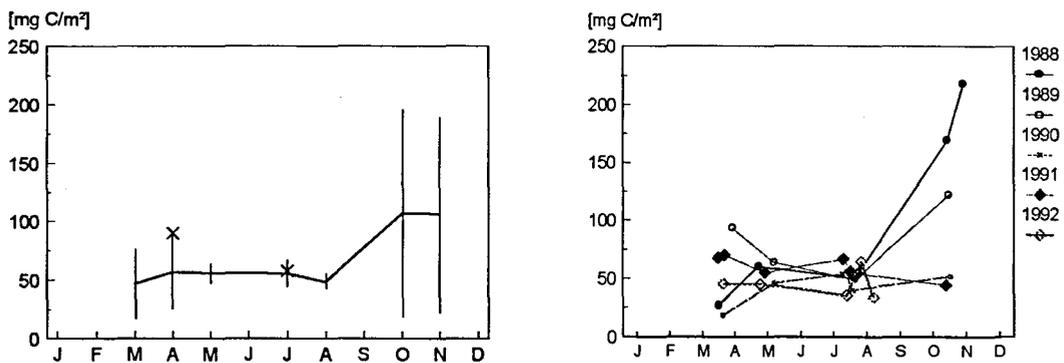


Abb. 3.3.4.1.: Jahresgang des Chlorophyll a - Gehalts der Wassersäule, links Mittelwert mit Standardabweichung und rechts einzelne Jahrgänge. Kreuze in linker Graphik bezeichnen die Werte aus den eigenen Wasserproben, die parallel zu den BIOMOC - Fängen genommen wurden.

Das Herbstmaximum des mittleren Jahresganges ging lediglich auf die Jahre 1988 und 1989 zurück. Im Gegensatz zum Frühjahr kann man im Herbst davon ausgehen, daß in den anderen Jahren die Blüte tatsächlich ausgeblieben ist, weil die Herbstblüte keine so regelmäßige Erscheinung ist und weil die hohe Chlorophyll - Konzentration 1988 anzeigt, daß der Termin einer möglichen Blüte durch die Messungen zeitlich auch erfaßt wurde. Der Vergleich mit den Chlorophyll a - Werten, die im Zusammenhang mit den Vertikalnahmen gemessen wurden, zeigt im April 1992 eine Abweichung, im Juli 1991 nicht. Die Abweichung im April blieb aber

### 3. Ergebnisse

im Rahmen üblicher Chlorophyll - Gehalte und kann bei Hochrechnung von Nansen - Schöpferproben auf die oberen 30m schnell auftreten.

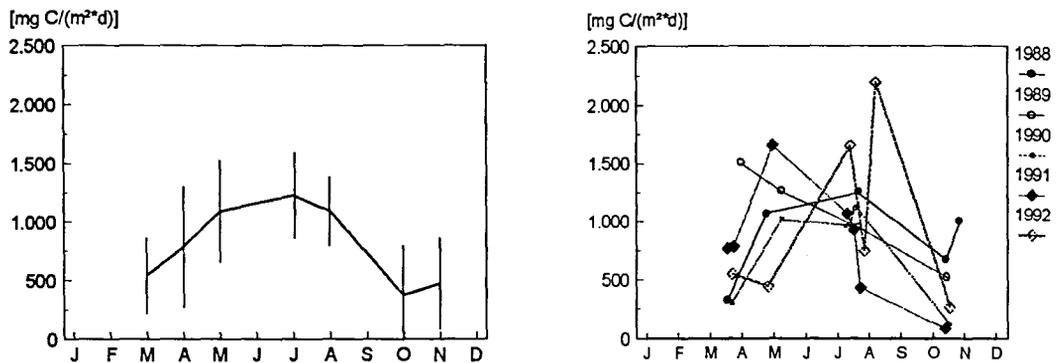


Abb. 3.3.4.2.: Jahrgang der Primärproduktion.

Die mittlere Primärproduktion (Abb. 3.3.4.2.) basiert in jedem Monat auf genauso vielen Messungen wie die mittlere Chlorophyll a - Konzentration. Sie erreichte im Juli ihr Maximum. Da die Chlorophyll a - Konzentration kein Maß für die Biomasse ist, was schon an der saisonalen Variabilität der im Rahmen dieser Untersuchungen verwendeten C/Chla - Werte (Tab. 2.3.2.2.1.) ersichtlich ist, ist der Verlauf der Primärproduktion zur Zeit der Konstanz der Chlorophyll a - Konzentration von März bis August nicht mit dem Verlauf der Assimilationszahl (P/B) zu dieser Zeit identisch. Der Jahrgang der Primärproduktion von 1989 und 1991 wich grundsätzlich von dem der mittleren Werte ab (Abb. 3.3.4.2.). Ob der vom Maximalwert im April bzw. Mai an bis zum Herbst reichende stetige Abfall der Primärproduktion in diesen Jahren ein Artefakt zu großer zeitlicher Probennahmeabstände ist, bleibt dahingestellt. Die Jahresprimärproduktion betrug durchschnittlich  $222 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{y}^{-1}$  (s.a. Tab. 3.3.3.1.) und wurde aus Tagesprimärproduktionswerten nach der in Kap. 2.3.2.2. beschriebenen Art und Weise berechnet. Die jährliche potentielle Produktion des Mesozooplanktons machte je nach Berechnungsmethode der Copepodenproduktion 10-16% der Jahresprimärproduktion aus. Dieser Wert liegt weit unter den Prozentsätzen in Kap. 3.2.3, die sich auf die im Zusammenhang mit den Vertikalaufnahmen ermittelte Tagesproduktion beziehen. Der o.a. Wert der Jahresprimärproduktion ist jedoch wegen der großen Zeitabstände zwischen den Messungen nicht sehr genau.

### 4. Diskussion

#### 4.1. Methodenkritik

##### 4.1.1. Probennahme des Zooplanktons

Ein Bild von der Häufigkeit und Verteilung des Planktons, aus dem dann eine Reihe von weiteren Aussagen über die Zustände und Vorgänge im Meer abgeleitet werden können, gewinnt man durch Stichproben. Das dadurch gewonnene Bild kann im ungünstigen Fall aber erheblich von den tatsächlichen Verhältnissen abweichen, was sich entweder auf die natürliche räumliche und zeitliche Variabilität oder auf die Unzulänglichkeit der Art und Weise der Probennahme und Auswertung zurückführen läßt.

Die natürliche Variabilität spielt sich sowohl in räumlicher als auch in zeitlicher Hinsicht in allen Skalen ab (HAURY et al. 1978). Die räumliche Variabilität zeigt sich besonders in einer grundsätzlich fleckhaften und ungleichmäßigen Verteilung des Planktons im Wasser, der Patchiness (HARDY 1936), die auf die verschiedensten Ursachen zurückgeführt wird (z.B. STEELE 1976, STEELE & HENDERSON 1992). Durch die Art der Probennahme wird festgelegt, in welcher Größenordnung die Variabilität erfaßt und in welcher über sie hinwegintegriert werden soll. Wenn die zu untersuchende Variabilität von einer Größenordnung ist, die die Möglichkeiten einer einmaligen Probennahme überschreitet, hilft die wiederholte Probennahme und anschließende Mittelung oder Interpolation weiter. Daß in dieser Untersuchung keine Parallelproben durchgeführt wurden, ist gerade hinsichtlich der Variabilität ein Nachteil, der bei den präsentierten Ergebnissen stets zu berücksichtigen ist (BARNES & MARSHALL 1951, LAEVASTU 1962, WIEBE & HOLLAND 1968). Der Variationskoeffizient eines einzelnen Planktonfanges beträgt nach CASSIE (1963) meist 22-44% und nach HELCOM (1991) 8-14%. Die Werte haben nach CASSIE (1968) auch für andere Netze eingeschränkte Gültigkeit, zumal die Variabilität von Netzproben in erster Linie auf das Plankton und nicht auf das Netz zurückgeht und der Variationskoeffizient vom Umfang der Probe unabhängig ist. Nach HELCOM (1991) steigt der Variationskoeffizient aber auf 35%, wenn die Daten gleichzeitig von verschiedenen Arbeitsgruppen erhoben wurden.

Der horizontale Netzfang des Zooplanktons war für die Aufnahme der Vertikalverteilung besonders geeignet. Bei einer Netzöffnungsweite von 4cm und rein horizontaler Probennahme fand in Bezug auf das Mesozooplankton so gut wie keine Tiefenintegration statt, wenn auch

für die Auswertung die Tiefenabstände maßgeblicher sind, da die zwischen den Tiefen der Probennahme liegenden Intervalle den angrenzenden Fangtiefen zugeordnet werden. Hierin besteht auch der hauptsächliche Nachteil des Horizontalfanges, der bei Bilanzierungen über die Wassersäule besonders dann größere Fehler mit sich bringt, wenn Patches mit hohen Individuendichten die Form eines dünnen Horizontes annehmen, der bei der Probennahme leicht verpaßt werden kann (CASSIE 1968). So besteht bei den eigenen Vertikalaufnahmen der Verdacht, daß die im Oktober 1988 vom Zooplankton besonders bevorzugte Tiefe von 60m auch im April und Juli eine größere Rolle gespielt haben könnte, jedoch zu dieser Zeit bei der Auswahl der Tiefen nicht berücksichtigt wurde. Dieses Problem wird in Zukunft vermutlich keine Bedeutung mehr haben, wenn die maßgeblichen Tiefen mit optischen oder elektronischen Methoden vorab geortet werden können (HERMAN 1992, LENZ et al. 1995). Das Ausmaß der Tiefenintegration ist beim Horizontalfang aber nicht wie beim Vertikalfang von einem minimalen, für einen bestimmten Probenumfang erforderlichen Filtrationsvolumen abhängig und kann daher auch geringer sein. Die Einhaltung der Fangtiefen wurde elektronisch überwacht. Der Netzwechsel fand zwischen zwei Tiefenstufen statt, so daß auch Material aus dem Tiefenbereich dazwischen, vom Mengenanteil her allerdings über die Schleppstrecke hinweg vernachlässigbar, in das Netz geriet. Um Aussagen über die Vertikalstruktur Gewicht zu verleihen, ist die horizontale Variabilität weitestgehend auszuschalten. Obwohl die horizontale Variabilität im Meer meist geringer als die vertikale ist, muß ihr gerade bei Beprobung nur einer einzigen Station pro Jahreszeit in dem betreffenden Untersuchungsgebiet wenigstens im einzelnen Fang durch die Schleppstrecke Rechnung getragen werden. Ein rein horizontal über ca. 280m geschlepptes Netz fängt die horizontale Variabilität aber nicht vollständig ein, da nach LEHMANN (mündl. Mitteilung) die Wellenlänge interner Wellen in der Ostsee ungefähr einen Kilometer bei einer Amplitude von bis zu 5-10m an den Sprungschichten und nach CUSHING (1962) und CUSHING & TUNGATE (1963) der Durchmesser von Zooplanktonschwärmen mehrere Dutzend Kilometer betragen kann. Von einer Repräsentativität für die ganze Bornholmsee darf schon gar nicht die Rede sein (HENTSCHEL 1952, KAHRU et al. 1986, KOSZTEYN 1983). Der Horizontalfang hat nach BANSE (1964) außerdem den im Rahmen dieser Untersuchungen bei der Produktionsabschätzung sich auswirkenden Vorteil, daß seine Planktonzählwerte besser mit den sich auf diskrete Tiefen beziehenden physikalischen Daten korreliert werden können als solche aus tiefenintegrierenden Vertikalfängen.

#### 4. Diskussion

Die Fehlerbelastung der Probennahme beruht auf drei Faktoren, der Filtrationseffizienz, der Maschenselektion und der Flucht vor dem Netz.

Die Filtrationseffizienz des  $47\mu\text{m}$  - Netzes läßt sich nicht aus dem Flowmeter - Wert für das  $335\mu\text{m}$  - Netz ermitteln (Kap. 2.1.1.). Sie hängt nach OMORI & IKEDA (1984) vom „open area“ - Verhältnis, der Netzform und zum Teil von der Art des Netzendes ab. Das „open area“- Verhältnis (= Netzfläche \* Porosität / Netzöffnungsfläche) bestimmt, wie schnell die Maschen verstopft werden, was die Filtrationseffizienz bei größeren Schleppstrecken deutlich herabsetzt. Gerade kleine Maschenweiten sind für die Verstopfung besonders anfällig. Die Filtrationseffizienz nimmt mit dem Alter des Netzes ab, da trotz Netzreinigung stets Plankton- und Partikelreste in den Maschen hängenbleiben (AHLSTROM 1959). Es gab aber hinsichtlich der bearbeiteten Proben keinen Grund, an der nach der empirischen Gleichung von TRANTER (1967) berechneten Filtrationseffizienz von 91,6% zu zweifeln. Die Fängigkeit des  $47\mu\text{m}$  - Netzes war im Durchschnitt immer noch höher als die des Wasserschöpfers (Kap. 2.4.1.). Das „open area“ - Verhältnis betrug 31,8, während von TRANTER & SMITH (1968) bei kleineren Maschenweiten Werte von  $>9$  empfohlen werden. Bei einem Filtrationsvolumen von max.  $0,65\text{m}^3$  ist eine Verstopfung der Maschen daher nicht in Betracht zu ziehen. Außerdem wirkt sich eine Schleppgeschwindigkeit von  $3\text{kn}$  nach BARY et al. (1958), MILLER (1961) und TRANTER & HERON (1967) nicht negativ auf die Filtrationseffizienz aus. Ein den  $47\mu\text{m}$ - Einsätzen vergleichbares Netz wurde von NICHOLS & THOMPSON (1991) getestet. Es hatte eine Maschenweite von  $61\mu\text{m}$ , eine Öffnungsweite von 5 bzw.  $6,4\text{cm}$  und wurde mit  $4,5\text{-}5\text{kn}$  geschleppt. Das „open area“ - Verhältnis betrug 37 bzw. 23 und die mit Flowmeter bestimmte Filtrationseffizienz 87%. In diesem Wert ist ein möglicher Ansaugeffekt des Konus, wie er von SCHNACK (1992) beim „Nackthai“ nachgewiesen wurde, bereits enthalten und führt offensichtlich nicht zu einem Prozentsatz von über 100% (s.a. Kap. 2.4.1.).

Die Maschenselektion hängt nach VANNUCCI (1968) davon ab, in welchem Maß die Organismen durch ihre Größe, Form, Verformbarkeit und ihr Verhalten in der Lage sind, die Maschen zu passieren, vom Material und der Webart der Gaze, vom Grad der Verstopfung der Maschen und dem Alter des Netzes. Bei der Maschenweite von  $47\mu\text{m}$  ist jedoch garantiert, daß auch bei höheren Schleppgeschwindigkeiten sämtliche Stadien der Copepoden einschließlich der Eier nicht durch die Maschen schlüpfen. NICHOLS & THOMPSON (1991) zeigten, daß mit einem Netz vergleichbarer Art mit  $61\mu\text{m}$  - Maschenweite NI - Stadien von *Temora longicornis* aber noch nicht quantitativ gefangen wurden. Daß nicht nur das

---

Makrozooplankton, sondern auch Copepoden dem herannahenden Netz entweichen können, ist vielfach belegt (z.B. FLEMINGER & CLUTTER 1965).

Die Netzflucht ist eine Reaktion auf die dem Netz vorausgehende Druckwelle und die Änderung der Lichtverhältnisse. Sie hängt ab von der Mobilität und Orientierungsfähigkeit der jeweiligen Zooplankter. Trotz stärkerer Druckwelle wirkt sich nach CLUTTER & ANRAKU (1968) eine hohe, aber gleichmäßige Schleppgeschwindigkeit und die Größe der Netzöffnungsweite positiv auf die Fängigkeit aus. Die Zunahme der Netzflucht bei kleiner Netzöffnungsweite stellten auch Mc GOWAN & FRAUNDORF (1966) fest. Unter dem Gesichtspunkt des Fluchtverhaltens war die Netzkonstruktion daher ungünstig. Eingehängt in den Rahmen des wesentlich größeren BIOMOCs kündigte sich der 47 $\mu$ m - Einsatz entsprechend früh an, ohne diesen nachteiligen Effekt durch eine entsprechend große Netzöffnungsweite zu kompensieren. Ungünstig war sie außerdem wegen der Schnuraufhängung, die ca. 15cm vor dem Konus die Einstromrichtung kreuzte. Die Netzflucht würde sich in einer größeren Fängigkeit der Nauplien im Vergleich zu den ältesten Copepodit- Stadien äußern, konnte aber in der Form in dem angestellten Vergleich (Tab. 2.4.1.3.) nicht nachgewiesen werden.

Erstaunlich gering ist die Fängigkeit des 335 $\mu$ m - BIOMOCs für Copepoden und Appendicularien nach dem eigenen Vergleich mit dem 47 $\mu$ m - Einsatz (Tab. 2.4.1.1.). Die den Unterschied kennzeichnenden Faktoren sind selbst für adulte Copepoden ausgesprochen hoch. Die Vermutung, daß die relativ hohe Schleppgeschwindigkeit von 3kn diesen Unterschied maßgeblich bestimmt haben könnte, wird durch Faktoren von BOYSEN & MÜLLER (1985) widerlegt. Sie verglichen Bongo - Fänge mit 150 und 335 $\mu$ m Maschenweite bei der gleichen Schleppgeschwindigkeit von 3kn und erhielten beim Vergleich der Abundanzen von *Acartia* - Adulten mit dem 150 $\mu$ m - Netz lediglich 1,2mal so hohe Zahlen wie mit dem 335 $\mu$ m - Netz. Bei *Evadne nordmanni* betrug der Faktor 1,28 und erst bei den zusammengefaßten Copepoditen 16,59. Somit werden adulte Copepoden selbst bei höherer Schleppgeschwindigkeit mit einem 335 $\mu$ m - Netz noch fast quantitativ gefangen. Es bleibt die Möglichkeit, daß das 150 $\mu$ m - Netz im Vergleich mit dem 47 $\mu$ m - Einsatz ähnlich hohe Fängigkeitsunterschiede zutage fördert wie das 335 $\mu$ m - BIOMOC in Tab. 2.4.1.1.. In diesem Falle würde die gegenüber dem 47 $\mu$ m - Einsatz verminderte Fängigkeit des 335 $\mu$ m - BIOMOCs und der Bongo - Netze auf Unterschiede anderer Art wie z.B. in der Filtrationseffizienz oder in die Netzflucht beeinflussenden Eigenschaften zurückzuführen sein.

Eine Beurteilung der quantitativen Eigenschaften des WP 2 - Netzes (100µm Maschenweite), mit dem die BMP - Daten erhoben wurden, ist auch möglich. POSTEL et al. (1991) zeigten, daß die annähernde Halbierung der Maschenweite auf 56µm allein schon für den Fang der vierfachen Menge an Nauplien sorgt, während die Zahl der gefangenen Copepodite die gleiche bleibt. Umgekehrt betont KANKAALA (1984) im Vergleich mit einer Planktonfalle die schlechten quantitativen Eigenschaften des WP 2 - Netzes gerade für adulte Copepoden als Auswirkung der Netzflucht. MØHLENBERG (1987) weist die geringere Fängigkeit des WP 2 - Netzes relativ zu einer Netzpumpe für alle Copepodenstadien nach, ohne daß dabei die Maschenweite der Netzpumpe eine andere gewesen wäre. Ursache sei die schnelle Verstopfung der Maschen des WP 2 - Netzes. Diese Arbeit legt eine verminderte Fängigkeit des WP 2 - Netzes selbst für Copepodite ebenfalls nahe (Abb. 3.3.2.1.6.).

##### 4.1.2. Probenbearbeitung des Zooplanktons

Die Probenbearbeitung verursacht eine zusätzliche Variabilität der Zählwerte. Grundsätzlich müssen Verluste beim Spülen des Netzes, beim Abfüllen des Netzbeckers und beim Umfüllen der Probe von der Formol- in die Sortierlösung in Betracht gezogen werden. Während diese meist nur einen kleinen Teil des Probenumfangs ausmachen, ist von der Teilung die gesamte Probe betroffen und die dadurch verursachte Variabilität größer einzuschätzen. Die Teilung ist notwendig, weil der Umfang des anfallenden Probenmaterials bei einer Probennahmestrategie, wie sie aufgrund der in Kap. 4.1.1. beschriebenen in situ - Verhältnisse zu empfehlen ist, meist weit größer ist als die Probemenge, die mindestens für eine ausreichend präzise Bestimmung der Abundanz benötigt wird. Die auszuzählende Probemenge sollte von jedem der gerade maßgeblichen Copepoden - Stadien wenigstens 20 Individuen enthalten. Das ist die Anzahl von Individuen einer Unterprobe, bei der die Grenzen des 5% - Vertrauensbereichs nicht mehr als 50% vom Mittelwert aller Unterproben einer Probe abweichen, wenn die Unterschiede der Unterproben allein auf den Zufall zurückzuführen sind (KOZOVA & MELNIK 1978). Auch nach HELCOM (1991) sind, allerdings aufgrund experimenteller Befunde, mindestens 20 Individuen für jedes häufige Stadium der Copepodenarten auszuzählen, um einen quantitativen Wert zu erhalten, da der Variationskoeffizient sonst 30% überschreitet.

Die Variabilität, die durch den Teilungsprozess mit dem Folsom - Teiler in der Praxis zustande kommt, wurde schon quantifiziert:



#### 4. Diskussion

Autor	Anzahl der Unterproben	Taxa	CV [%]
McEWEN et al. (1954)		Euphausiden	7
van GUELPEN et al. (1982)	5	<i>Calanus</i>	8,5 <sup>1</sup>
HELCOM (1990)	4	Zooplankton	2-8 <sup>2</sup>
(diese Untersuchung, Kap. 2.4.2.)	4	Copepoden	9,5)

<sup>1</sup> Der Variationskoeffizient (CV) jeweils allein für Fischeier, Fischlarven und andere Invertebraten reicht von 4,8 bis 18%.

<sup>2</sup> Der Variationskoeffizient bei Bearbeitung der Proben durch verschiedene Arbeitsgruppen, die z.T. auch den Kott - Teiler verwendeten, betrug 12%. Er liegt sowohl bei einer als auch bei mehreren Arbeitsgruppen für die Nauplien allein und für die Rotatorien allein wesentlich höher.

Der für diese Arbeit ermittelte Variationskoeffizient liegt etwas hoch, bewegt sich aber in einem Rahmen, in dem an der eigenen Handhabung des Teilers noch nichts auszusetzen ist. Die o.a. Untersuchungen beziehen sich nur auf ein bestimmtes Teilungsniveau. Daß der CV - Wert mit der Anzahl der Teilungen zunimmt, wurde für den Folsom - Teiler außer in dieser Untersuchung z.B. auch von LONGHURST & SEIBERT (1967) festgestellt, die ein Teilungsniveau von 1/32 und höher als unpräzise ablehnen. Die Frage, ob die Variabilität bei simultaner Aufteilung in entsprechend viele Unterproben geringer wäre, wird von Autoren unterschiedlich beantwortet (HORWOOD & DRIVER 1976, van GUELPEN et al. 1982). Der im Rahmen dieser Arbeit für das 1/32 - Teilungsniveau ermittelte Variationskoeffizient ist zu hoch ausgefallen, da allein durch die geringe Individuenzahl die Variabilität des zufallsbedingten Anteils wegen (s.o., KOZOVA & MELNIK 1978) deutlich erhöht wird. Selbst die aus der Teilung auf 1/64 der Probe hervorgehenden Unterproben vom April 1992 und Juli 1991 enthielten, wie schon gesagt, von den häufigsten Stadien aber jeweils mindestens 20 Individuen. Die durch den experimentell ermittelten Variationskoeffizienten angegebene Schwankungsbreite wird also sogar auf einem derart hohen Teilungsniveau kaum die durch den theoretisch ermittelten Vertrauensbereich angegebene allein schon durch den Zufall bedingte Schwankungsbreite übersteigen. Die Überverdünnung trägt nach LONGHURST & SEIBERT (1967) ebenfalls zum Teilungsfehler bei. Die im Gegenzug v.a. bei höheren Planktonkonzentrationen auftretende gegenseitige Behinderung der Individuen durch Verklumpung und Verhedderung ist ein dritter den Teilungsfehler vergrößernder Faktor, mit

---

dem besonders bei Anwesenheit von Detritus und großen Mengen an Phytoplankton zu rechnen ist (McEWEN et al. 1954, LONGHURST & SEIBERT 1967, GRIFFITHS et al. 1984). Zur Überprüfung der Variabilität in dieser Hinsicht konnten nur in situ - Proben dienen (Kap. 2.4.3.). Der Unterschied zwischen den beiden Unterproben einer Teilung war hinsichtlich der Copepodite tatsächlich im April 1992, als auch die höchsten Chlorophyll - Konzentrationen gemessen wurden, am größten, aber eine auf die Verklumpung zurückgehende zusätzliche Variabilität konnte durch Vergleich mit den Ergebnissen des Teilterests (Kap. 2.4.2.) nicht festgestellt werden.

Auch wenn nach HELCOM (1991) aus parallelen Hols pro Arbeitsgruppe nur ein Variationskoeffizient von 8-14% ermittelt wurde (Kap. 4.1.1.) und die allein durch Zufall bedingte Variabilität bei kleinen Individuenzahlen hoch sein kann, so ist die Variabilität der Proben doch generell größer als die der Unterproben (van GUELPEL et al. 1982). Die Bestimmung der Arten soll nach HELCOM (1991) allgemein kein Problem sein und daher keine zusätzlichen Schwankungen in den Zählergebnissen verursachen. Zusammenfassend muß bei der Betrachtung der Abundanzen also grundsätzlich auch mit Abweichungen gerechnet werden, die allein schon durch den Zufall bedingt an die 50% des tatsächlichen Wertes heranreichen.

### 4.1.3. Auswertung

Das Wachstumsmodell von HUNTLEY & LOPEZ (1992) ist mit den in diesem Modell verwendeten Konstanten nur für die Berechnung der Produktion von Copepoden - Gemeinschaften und nicht für die der Produktion einzelner Copepodenarten oder anderer Zooplanktongruppen bestimmt. Als Variable der gewichtsspezifischen Wachstumsrate geht neben der Biomasse lediglich die Temperatur ein. Die Rate soll nicht abhängig von der Copepodenart sein und zeigt sich in einer Regression mit Literaturdaten innerhalb des Größenrahmens der Copepoden auch unabhängig von der Körpergröße. Art und Körpergröße wirken sich demzufolge ebenfalls nicht auf die Entwicklungsrate, Stadien- und Generationsdauer aus. Nach HUNTLEY & LOPEZ (1992) sei dies lediglich ein weiteres Beispiel dafür, wie eine durch verschiedene Funktionen für jede Komponente beschriebene biologische Rate durch eine einzige und möglicherweise andere funktionelle Beziehung auf einem höheren hierarchischen Niveau beschrieben werden kann. Die Konstanten der Exponentialfunktion wurden durch Regression von Wachstumsraten aus Feldstudien gegen die Temperatur gewonnen. Aufgrund des hohen Regressionskoeffizienten konnte der Temperatur

---

der weitaus größte Anteil der Variabilität der Wachstumsrate zugesprochen werden, d.h. das Nahrungsangebot spielt unter in situ - Bedingungen auch kaum eine Rolle. So ist die Anwendbarkeit der Gleichung für Produktionsberechnungen unabhängig von der Artenzusammensetzung, den Größenhäufigkeiten und dem Ort der Probennahme gegeben. In zeitlicher Hinsicht erhielt das Modell Einschränkungen im Winter, da Copepoden, wenn sie überhaupt überwintern, oft als Ruhestadium das Wachstum gänzlich einstellen, anstatt temperaturbedingt lediglich langsamer zu wachsen. So wurde im Rahmen dieser Untersuchungen die winterliche Produktion gleich null gesetzt. HUNTLEY & LOPEZ (1992) sehen den Schwerpunkt bei der Ermittlung der Produktion der Copepoden in der Bestimmung der Biomasse, da in den zeitlichen und räumlichen Skalen der Populationsdynamik von Copepoden die Variabilität der Biomasse um Größenordnungen die Schwankungsbreite der Temperatur übertrifft.

Die Berechnung der Produktion nach EDMONDSON & WINBERG (1971) geht im Gegensatz zu der Methode nach HUNTLEY & LOPEZ (1992) über die „Komponenten“ und ist daher genauer, aber aufwendiger. Die Produktion wird wegen der nun gerade unterschiedlichen Entwicklungsraten für jeweils die Nauplien und Copepodite jeder Copepodenart gesondert berechnet und dann aufaddiert. Sie wurde im Ostseeraum schon angewendet (KANKAALA 1987, LEPPÄNEN & BRUUN 1988). Diese Methode bot sich auch deswegen an, da zu den Copepodenarten in der Bornholmsee bis auf *Centropages*, dessen Anteil an allen Copepoden sowieso nicht so hoch war, die Entwicklungszeiten berechnet werden konnten. Hierzu wurde die Gleichung von BELEHRADEK (1935, 1957) und nicht die nach GUERRERO et al. (1994) zu bevorzugende Formel von TAUTI (1925) herangezogen, weil in Bezug auf die Gleichung nach BELEHRADEK für die in Frage kommenden Copepoden bereits Konstanten ermittelt wurden (McLAREN 1978, 1989). Den so berechneten Entwicklungszeiten liegen im wesentlichen zwei Annahmen zugrunde. Über *Acartia* und *Oithona* war das Wissen derart begrenzt, daß McLAREN (1978) sich zur Bestimmung der Konstanten der „isochronal rule“ bediente, und auch für *Centropages* wurde in dieser Arbeit die Entwicklungszeit vom Ausschlüpfen bis zum Adultus gleichmäßig auf die Stadien aufgeteilt. Die Regel wurde für *Acartia* - Arten aufgestellt (MILLER et al. 1977) und für neritische Copepoden generell propagiert (McLAREN 1978), aber auch wieder in Frage gestellt (LANDRY 1983). Die in dieser Arbeit für die ganze Gattung *Acartia* verwendeten Konstanten wurden von McLAREN (1978) für die Art *A. clausi* ermittelt. Die zweite Annahme hinsichtlich der Entwicklungszeiten ist ein ausreichendes Nahrungsangebot. Auf der

einen Seite wird in Kap. 3.2.3. festgestellt, daß die tatsächliche Produktion wegen des begrenzten Nahrungsangebotes wahrscheinlich den Wert der potentiellen Produktion nicht erreicht, andererseits zeigen HUNTLEY & LOPEZ (1992), daß die Wachstumsraten von Felddaten nicht signifikant verschieden sind von denen, die auf Laborexperimenten mit Sättigungsnahrungskonzentrationen beruhen. Letzteres ist wohl weniger darauf zurückzuführen, daß das Nahrungsangebot in situ meist ausreichend ist, sondern nach HUNTLEY & LOPEZ (1992) auf den im Vergleich zur Temperatur begrenzten Einfluß der Nahrungskonzentration auf das Wachstum.

Bei beiden Methoden der Berechnung der Produktion wird die tägliche Vertikalwanderung nicht berücksichtigt. Für April 1992 hat das auch keine Auswirkung auf den Wert der Produktion. Die sie bestimmende Temperatur änderte sich in der oberen Hälfte der Wassersäule nicht (Kap. 3.1.1.) und unterhalb der 40m - Tiefenstufe wurden so gut wie keine quantitativen Abundanzen festgestellt (Kap. 3.1.2.1.). Im Juli 1991 und Oktober 1988 dürfte bei nächtlichem Aufstieg und damit für einige Stunden höheren Umgebungstemperaturen die tägliche Produktion höher ausgefallen sein. Der vertikale Temperaturgradient soll, allerdings im Rahmen des allgemeinen Energiebudgets, sogar den adaptiven Wert der täglichen Vertikalwanderung ausmachen (Mc LAREN 1963, ENRIGHT 1977, ENRIGHT & HONEGGER 1977).

Die Phytoplankton - Biomasse der Wassersäule wurde für Juli 1991 und Oktober 1988 mit C/Chl a - Werten berechnet, die aus im Rahmen des BMP durchgeführten Phytoplankton - C - Bestimmungen nach der Utermöhl - Methode und Chlorophyll a - Messungen in den oberen 10m hervorgingen. Die C/Chl a - Werte verschiedener Jahre waren sowohl für den Sommer als auch für den Herbst stark unterschiedlich, so daß für jede Jahreszeit zwei alternative Biomassen ermittelt wurden. Schon im April 1992 ergab sich ein nicht übereinstimmendes Bild. Das C/Chl a - Verhältnis von 25 deutet nach MEYERHÖFER (1994), STRICKLAND (1965) und KLEPPEL et al. (1988) auf Diatomeen und nach STRICKLAND (1965) auch auf Chlorophyceen, hinsichtlich der Zusammensetzung des Phytoplankton - C dominierten aber die Dinophyceen (Kap. 3.1.3.). Bezüglich der sommerlichen C/Chl a - Werte (Tab. 2.3.2.2.1.) besteht eine Übereinstimmung der Biomassezusammensetzung des Phytoplanktons, wonach den  $\mu$ -Flagellaten größere Bedeutung zukommt, eher mit dem C/Chl a - Wert vom Juli 1991, der nach STRICKLAND (1965) auf Chrysophyceen hinweist, und nicht mit dem vom August 1992. Verwundern sollte das grundsätzlich nicht, da die Biomasse des Phytoplanktons ja auch

---

für Juli 1991 und nicht für August 1992 bestimmt wurde. Dafür waren die Verhältnisse im Herbst wieder unklarer. Der C/Chl a - Wert vom Oktober 1988 war für sämtliche von MEYERHÖFER (1994) aufgestellten Algenklassen zu niedrig, während der vom November 1992 nach MEYERHÖFER (1994) und STRICKLAND (1965) auf Diatomeen und nach letzterem auch auf Chlorophyceen hinwies. Die Zusammensetzung des Phytoplankton - C vom Oktober 1988 zeigte aber eine Dominanz von Crypto- und Euglenophyceen an, für die eigene C/Chl a - Werte nicht bekannt sind. Grundsätzlich wären also die C/Chl a - Werte von Juli 1991 und November 1992 für den Sommer und Herbst zu favorisieren.

Der statistischen Überprüfung der Saisonalität und der Alters- und Geschlechtsabhängigkeit der Vertikalverteilung der Copepoden liegt die Annahme zugrunde, daß die Individuen keine Wechselwirkungen aufeinander ausüben, daß also die Vertikalverteilung einzig durch die Einwirkung der Umgebung auf das Individuum zustande kommt. Das Zooplankton bleibt dabei seiner Bezeichnung entsprechend (HENSEN 1887) entweder passiv oder reagiert im Rahmen seiner Möglichkeiten aktiv auf bestimmte Umwelteigenschaften (z.B. BAINBRIDGE 1953, MACKAS & BOHRER 1976, STEARNS & FORWARD 1984). Als Wechselwirkung der Copepoden untereinander und damit der Annahme widersprechend ist das Paarungsverhalten anzuführen. Es wird angenommen, daß sich diese Art der Reaktion von Copepoden aufeinander in der Größenordnung von Metern aber nicht auswirken wird. Ein Defizit des statistischen Verfahrens liegt darin, daß die Signifikanz von Unterschieden zwischen Vertikalverteilungsschwerpunkten von der Individuendichte eines Stadiums einer Art zur jeweiligen Jahreszeit abhängt und daher keinen Zusammenhang zeigt zum Tiefenabstand zwischen diesen Schwerpunkten. So wird z.B. noch eine Tiefendifferenz von 1,6m zwischen der mittleren Tiefe der jüngeren Copepodite von *Pseudocalanus* im April 1992 und Juli 1991 als signifikant bezeichnet. Zum Vergleich sei noch einmal erwähnt, daß die Amplitude interner Wellen in der Ostsee in der Nähe von Sprungschichten bis zu 5-10m betragen kann.

### 4.2. Vertikalaufnahmen

Die in Kap. 3.1.2.1. aufgeführten Vertikalverteilungsmuster beziehen sich auf eine Mindestzahl gezählter Individuen, die für April, Juli und Oktober eine für die Darstellung nötige minimale Abundanz von 2360, 2920 und 1560 Ind./m<sup>3</sup> zur Folge haben. Daß bei den Monitoring - Aufnahmen in diesen Monaten weitere Stadien und Arten oder die schon bei den Vertikalfängen festgestellten in weiteren Tiefen in mindestens so hohen Abundanzen

#### 4. Diskussion

vorgefunden wurden, kommt daher, insbesondere auch wegen der geringeren Fängigkeit des WP 2 - Netzes (Kap. 4.1.1.), nur bei den Rotatorien vor. Für April 1991 nennen die BMP - Daten eine Abundanz von *Synchaeta* in den oberen 60m von 7760 Ind./m<sup>3</sup> und für Oktober 1991 in den oberen 40m eine von 1640 Ind./m<sup>3</sup>.

In den Jahren 1991-1993 führten KRAJEWSKA - SOLTYS & LINKOWSKI (1994) u.a. im Bornholmbecken halbwegs detaillierte Vertikalstudien durch. Im Juli fingen sie die meisten Nauplien in 15-30m Tiefe und nur in einem Fall befand sich das Maximum in den obersten 15m. Das aus den eigenen Fängen gewonnene Bild eines sommerlichen Oberflächenmaximums der Nauplien (Abb. 3.1.2.1.7.1.) wäre demnach keine regelmäßige Erscheinung. Die Cladoceren sind in der vorliegenden Arbeit wegen der geringen Abundanzen im Juli 1991 und Oktober 1988 nur summarisch aufgeführt (Abb.3.1.2.1.9.1.). KRAJEWSKA - SOLTYS & LINKOWSKI (1994) fingen dagegen im Juli *Bosmina coregoni* in den obersten 15m sowohl 1992 als auch 1993 in größeren Mengen. 1993 fand die Probennahme allerdings erst Ende Juli statt. Demzufolge wurde das Cladoceren - Maximum 1992 im Rahmen des Monitorings verpaßt (Abb. 3.3.2.2.1.). Weiterhin erwähnenswert sind die von KRAJEWSKA - SOLTYS & LINKOWSKI (1994) angeführten Abundanzen der älteren Copepodite von *Acartia* im Juli 1993 in den obersten 15m, während diese in den eigenen Fängen vom Juli 1991 nur in geringen Mengen vorkamen. Nach den BMP - Daten (Abb. 3.3.2.1.2.) sind aber auch höhere Abundanzen zu dieser Jahreszeit möglich.

Zur Untersuchung der Vertikalverteilung wurden die Tagesaufnahmen herangezogen, weil die maßgeblichen Konsumenten des Mesozooplanktons, Hering und Sprotte, nur tagsüber Nahrung zu sich nehmen (KÖSTER 1994). Außerdem lassen sich artspezifische und saisonale Unterschiede in der Aufenthaltstiefe allein tagsüber feststellen, da die Vertikalverteilung sich nachts an der des Chlorophylls ausrichtet (HARRIS 1988). Darüberhinaus halten sich Zooplankter im Laufe von 24h deutlich länger in der Tagestiefe als in oberflächennahen Schichten auf. PETERSEN (1991) stellt in der Gotlandsee eine Aufenthaltszeit in geringeren Tiefen von nur 6h fest. Daß in der Bornholmsee eine tägliche Vertikalwanderung (Review HANEY 1988) zumindest der älteren Copepoditstadien, wenn auch beschränkten Ausmaßes, stattfindet, darf inzwischen als gesichert angesehen werden. BANSE (1959) stellte in der wesentlich flacheren Kieler Bucht keine Vertikalwanderung fest. MÜLLER & ZUZARTE (1989) konnten nur bei *Temora longicornis* Unterschiede in der Vertikalverteilung am Tag und in der Nacht herausfinden, WALDMANN (1959) gelang dies auch bei *P. minutus* und bei

*Acartia* sp., bei den Cladoceren jedoch nicht. Die Vertikalwanderung von *T. longicornis* scheint dementsprechend am ausgeprägtesten zu sein, was, allerdings in Bezug auf die Gotlandsee, auch von SCHWARTZER (1992) festgestellt wurde. Nach seinen Ergebnissen fand bei *T. longicornis* im Einzelfall eine nächtliche Verschiebung des Vertikalverteilungsschwerpunktes zur Oberfläche hin um 20m statt. Von einem nächtlichen Aufstieg der Copepoden an die Oberfläche in der Gotlandsee sprechen ferner ARNDT & STEIN (1973) und PETERSEN (1991). Nach PETERSEN (1991) soll auch *Bosmina coregoni*, allerdings in umgekehrter Richtung, Tageswanderungen durchführen. Im Finnischen Meerbusen entdeckte BURRIS (1980) eine tägliche Vertikalwanderung des Zooplanktons.

Die Ansicht, daß die Vertikalverteilung Ausdruck der Bevorzugung bestimmter Temperaturen und Salzgehalte ist, hat auch für die im Bornholmbecken in Frage kommenden Temperatur- und Salzgehaltsbereiche in einigen Fällen seine Berechtigung. So gilt *Pseudocalanus minutus* als kalt - stenotherm (VUCETIC 1961, ACKEFORS 1966, 1981) und soll mit einsetzender Erwärmung des Wassers tiefere Schichten aufsuchen (LINDQUIST 1959, CORKETT & McLAREN 1978). Für die älteren Nauplien (NIV-VI) konnte hingegen in der vorliegenden Arbeit ein Anstieg des Vertikalverteilungsschwerpunktes vom April 1992 zum Juli 1991 um 5,2m, und das im Tiefenbereich der unteren Thermokline (Abb. 3.1.1.1.), festgestellt werden. Der Abstieg des CII - Stadiums um 2,5m war hinsichtlich der Temperatur wenig bedeutend. Umso deutlicher spricht für die o.a. Temperaturpräferenz der Abstieg der CI-III - Stadien um 8,2m vom Juli 1991 zum Oktober 1988, womit diesen der Verbleib im kalten Zwischenwasser gelang. ACKEFORS (1969) spricht von einer Temperaturobergrenze von 10°C, die im Juli 1991 auch noch in 20m Tiefe überschritten wird. Die älteren Nauplien und das CII - Stadium von *P. minutus* traten zu dieser Zeit in quantitativem Maße aber nur bzw. auch oberhalb dieser Tiefe auf (Abb. 3.1.2.1.1.1.). Die älteren Nauplien waren in 5m Tiefe einer Temperatur von 17°C ausgesetzt. Auch SCHWARTZER (1992) fand *P. minutus* im Sommer oberhalb der Thermokline.

*Acartia bifilosa* gilt als thermophile Oberflächenform mit im Sommer hohen Abundanzen (DRIVER 1908, KRAEFFT 1910, ACKEFORS 1969), *A. longiremis* dagegen als oligotherm, die sich nur in der kalten Jahreszeit an der Oberfläche aufhält (ARNDT & STEIN 1973, HERNROTH & ACKEFORS 1979) und auch höhere Salzgehaltsansprüche hat (ARNDT & STEIN 1973). In den Fängen für die vorliegende Arbeit konnten die Adulten von *A. longiremis* im Sommer quantitativ auch erst ab 25m Tiefe ausgemacht werden, während die

Adulten von *A. bifilosa* schon in der obersten Probennahme - Tiefe erfaßt wurden (Abb. 3.1.2.1.2.1.). Ob der Unterschied in der Vertikalverteilung der beiden Arten nun aber auf unterschiedliche Temperatur- oder Salzgehaltspräferenzen oder andere Einflüsse zurückzuführen ist, kann auf diese Weise nicht beantwortet werden. SCHWARTZER (1992) dagegen fand *A. longiremis* im Sommer auch in den oberen Tiefen.

*Temora longicornis* wird von ACKEFORS (1981) und HARRIS & PAFFENHÖFER (1976a) als warm - stenotherm bezeichnet und soll Temperaturen über 15°C bevorzugen. Diese wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit nur im Sommer bis 11m Tiefe gemessen. Selbst zu dieser Jahreszeit konnte man in quantitativem Umfang die jüngeren Nauplien auch und die Copepodite ausschließlich unterhalb dieser Tiefe fangen. Unerklärbar wäre dann ebenfalls das Zweitmaximum der Copepodite ab September, wie es die BMP - Daten angeben (Abb. 3.3.2.1.3.). 1989 und 1990 trat dieses sogar erst im November auf. In der Kieler Bucht wird *T. longicornis* als Winter- und Frühjahrsform (SCHNACK 1978) und als Herbstform (LOHMANN 1908) beschrieben. Von einer Beurteilung von *T. longicornis* als warm - stenotherme Art kann demnach abgesehen werden.

*Centropages hamatus* soll nach DRIVER (1908), OTTEN (1913) und ROTHE (1941) eine typische Oberflächenform sein. Auch nach HERNROTH & ACKEFORS (1979) soll sich *C. hamatus* bevorzugt in den oberen 25m aufhalten. SCHWARTZER (1992) fand ihn im Juli 1990 tagsüber hauptsächlich dicht unter der Thermokline. ARNDT & STEIN (1973) berichten aber je nach Jahreszeit von ganz unterschiedlichen Aufenthaltstiefen. Sie machten im März 1969 sogar einen bevorzugten Tiefenbereich von 50-100m, im März 1970 dagegen eine Präferenz für die oberen 50m aus. Nach den eigenen Ergebnissen entstand ebenfalls ein variableres Bild, wenn auch nicht in dem Ausmaße wie bei ARNDT & STEIN. Sowohl bei den Adulten im Sommer als auch bei den jüngeren Nauplien im Herbst bestätigte sich die o.a. Tendenz, aber im Frühjahr hatten die jüngeren Nauplien ihr Maximum in 40m Tiefe (Abb. 3.1.2.1.4.1.). Dagegen, daß *C. hamatus* eine warm - stenotherme Art ist (ACKEFORS 1981), spricht, daß nach den BMP - Daten diese Art Häufigkeitsmaxima manchmal schon im Mai und noch im November zeigt (Abb. 3.3.2.1.4.) und daß das Maximum der Adulten im Juli 1991 sich in 25m Tiefe und damit innerhalb der unteren Thermokline bei 8°C befindet. *C. hamatus* soll nach HERNROTH & ACKEFORS (1979) zwar in der südlichen Ostsee häufig sein, dies beschränkt sich jedoch auf die Kieler Bucht (OTTEN 1913, POLLEHNE 1977, SCHNACK 1978).

*Oithona similis* wird als euryhalin beschrieben (PESTA 1940), soll aber höhere Salzgehalte bevorzugen, nach ACKEFORS (1981) solche über 14, und sich daher gerade auch in der Bornholmsee in größerer Tiefe konzentrieren (HERNROTH & ACKEFORS 1979). Dies kann durch eigene Ergebnisse vom Oktober 1988 bestätigt werden (Abb. 3.1.2.1.5.1.), wenn auch der Salzgehalt in der Tiefe des Maximums von 60m nur 12,6 betrug. Die Abundanzen von *O. similis* waren aber geringer als von HERNROTH & ACKEFORS (1979) angekündigt. SCHWARTZER (1992) vermutete die zwischenzeitliche Abnahme der O<sub>2</sub>-Konzentration in der Tiefe des Bornholmbeckens als Ursache für die Abnahme von *O. similis* dort. In der westlichen Ostsee hält sich diese Art dagegen vor allem an und dicht über der thermohalinen Sprungschicht auf (HENSCHEL 1938, BRAUNS 1942, SCHNACK 1975, SCHWARTZER 1992). *O. similis* zählt nach HELCOM (1990) in der Kieler Bucht zu den dominierenden Arten des Zooplanktons.

*Fritillaria borealis* favorisiert nach ACKEFORS (1969, 1981) Temperaturen unter 10°C und gilt auch nach ARNDT & STEIN (1973) als kalt - stenotherme Art, die Februar bis Mai mal die Oberfläche, mal mehr die Tiefe, im Oktober den Bereich unterhalb von 25m und im Dezember wieder vornehmlich die ganzen oberen 50m besiedelte. Nach WALDMANN (1959) sind die Appendicularien im April/ Mai in einer Tiefe von 20-40m am häufigsten. Er zitiert MANKOWSKI (1951), der *F. borealis* in der Bornholmsee ab 15m, bevorzugt jedoch in 50-70m findet. ROTHE (1941) stellt sie im Frühjahr in 60-100m und im Sommer auch schon in 30m fest. Aus den Fängen für die vorliegende Arbeit heraus (Abb. 3.1.2.1.8.1.) kann nur der von den letzten beiden Autoren angedeuteten Tiefenpräferenz widersprochen werden, die ja auch WALDMANN (1959) nicht vorfindet.

Im Bornholmbecken ist v.a. in Zeiten ausbleibender Einstromsituationen die Tiefen - O<sub>2</sub> - Konzentration ein für das Überleben der dortigen Fauna relevanter Umweltfaktor (ANDERSSON et al. 1992). Das gilt in besonderem Maße für das Benthos (Kieler Bucht: WEIGELT 1987) und die Fischeier (BERNER et al. 1989, GRAUMAN 1973, 1974, WIELAND 1988, WIELAND & ZUZARTE 1991). Im Rahmen dieser Vertikalstudie wurden die geringsten O<sub>2</sub> - Konzentrationen im Oktober 1988 gemessen. Sie betragen in 80m Tiefe 0,35 ml/l (4,7% Sätt.) und in 70m schon 1,05ml/l. In der Tiefe von 80m traten in quantitativem Umfang noch Copepoden auf, die Abundanzen reichten aber nicht aus, um verlässlich auf eine bestimmte Art zu verweisen. Nach IKEDA (1977) ist schon bei 70-80% O<sub>2</sub> - Sätt. eine verminderte Respiration zu erwarten. Dies entspricht bei einer experimentellen Temperatur von 13°C 4,54-5,19ml/l O<sub>2</sub>. Bei einer Temperatur von 8,36°C in 80m Tiefe ist die

Respirationsrate und damit die Empfindlichkeit gegenüber niedrigen  $O_2$  - Konzentrationen geringer. Auf der anderen Seite steigt der  $O_2$  - Bedarf mariner Arten wie *Pseudocalanus minutus*, *Temora longicornis* und *Oithona similis* bei abnehmendem Salzgehalt (ACKEFORS 1981). Im ganzen Bereich unterhalb der Halokline kann von einer verminderten Respiration der dortigen Copepoden ausgegangen werden. Diese werden aber, soweit es sich um vitale Exemplare handelt, nachts zumindest teilweise in  $O_2$  - reichere Schichten aufsteigen und etwaige  $O_2$  - Defizite ausgleichen. Ohne die Möglichkeit des  $O_2$  - Ausgleichs oder des Übergangs in ein Ruhestadium können bestimmte Copepoden aber auch noch mit einer Konzentration von weniger als 0,15ml  $O_2$ /l auskommen, wie es nach RAYMONT (1983) bei *Rhincalanus nasutus* und *Pleuromamma indica* im Arabischen Meer der Fall ist. Eingehender untersucht hinsichtlich der Copepoden ist die  $O_2$  - Problematik im Schwarzen Meer, das wie die Ostsee eine Zirkulation ästuarinen Typs, wie er für humide Gebiete charakteristisch ist, aufweist (DIETRICH et al. 1975), aber  $O_2$  - Defizite in wesentlich stärkerer Ausprägung zeigt. Tagsüber fanden VINOGRADOV et al. (1985, 1990, 1992) dort eine Konzentration von *Calanus ponticus* in der Tiefe der Dichtesprungschicht dicht unterhalb der Oxykline. Die korrespondierenden  $O_2$  - Gehalte variierten von einer Jahreszeit zur andern und betragen mindestens 0,28-0,35ml/l im September/ Oktober. Nach VINOGRADOV et al. war aber nicht die  $O_2$  - Konzentration, sondern die Dichte des Wassers der die Vertikalverteilung begrenzende Faktor. Ihre Experimente zeigten, daß überwinterte CV - Stadien von *Calanus* eine Konzentration von 0,06ml  $O_2$ /l in Anabiose überleben und bei 0,04ml/l sterben.

Hinsichtlich der Hydrographie wird mit Ausnahme von *Oithona similis* das Vertikalverteilungsmuster der in der Bornholmsee maßgeblich vorkommenden Arten, wenn überhaupt, dann von der Temperatur bestimmt, während der in der Vertikalen auftretende Salzgehaltsbereich den Toleranzbereich dieser Arten nicht überschreitet.

Die Vertikalverteilung der Copepoden - Eier ist in der Ostsee bisher nicht untersucht worden, auch wenn der Eigehalt der Wassersäule schon öfters bestimmt wurde, zuerst von HENSEN (1893). Die in den eigenen Fängen überhaupt nicht aufgetretenen *Pseudocalanus* - Eier wurden von KRAJEWSKA - SOLTYS & LINKOWSKI (1994) im Bornholmbecken in Häufigkeiten von bis zu 3710m<sup>-3</sup> im Mai 1991 gefunden. In der Irischen See soll sich nach COOMBS et al. (1992) die Eiverteilung wie auch die der Copepoden nach der Stärke der Wasserschichtung richten, aber selbst bei einer stratifizierten Wassersäule waren Eier in sämtlichen Tiefen ohne eindeutige Bevorzugung eines bestimmten Bereichs vorhanden, wie es sich auch im Rahmen dieser Untersuchungen zeigte (Abb. 3.1.2.1.6.1.). Die spezifische Dichte

der Eier zumindest von *Calanus helgolandicus* ist höher als die des Wassers. Sinkgeschwindigkeiten bei Abwesenheit von Turbulenzen wurden bestimmt von GROSS & RAYMONT (1942), SALZEN (1956) und MARSHALL & ORR (1955). Der z.T große Unterschied in der mittleren Tiefe von Eiern und jüngeren Nauplien, wie er bei dieser Studie festgestellt wurde, ist vielleicht damit zu erklären, daß nur die Nauplien, die in geringeren Tiefen ausschlüpfen, vermutlich wegen der dortigen Chlorophyll - Konzentration auch überleben, während die Eier in größeren Tiefen früher oder später, je nach dem Grad der Wasserturbulenzen, ins Sediment versinken.

Daß ACKEFORS (1981) das Auftreten der Nauplien einem für jeden Copepoden charakteristischen Zeitraum mit entsprechenden Temperaturen innerhalb der ersten Jahreshälfte zuordnet, kann nur dahingehend verstanden werden, daß in die betreffende Zeit das Jahresmaximum der Nauplien der jeweiligen Art fällt, denn die Vertikalaufnahmen zeigen durchaus quantitative Abundanzen der Nauplien von *Acartia*, *Temora* und *Centropages* auch vom Oktober.

Saisonale und ontogenetische Vertikalwanderungen sind bislang immer an ein- oder mehrjährigen Copepoden - Arten verfolgt worden, wobei sich die saisonale und ontogenetische Komponente nicht voneinander trennen ließen (z.B. UNSTAD & TANDE 1991). Das wird bei den multivoltinen Arten der Ostsee möglich. Die Anzahl der Generationen pro Jahr bei Ostsee - Copepoden, die sich ob der großen Probennahmeabstände auch aus den mit den BMP - Daten erstellten Jahresgängen nicht ermitteln läßt, liegt zwischen drei und sechs (*Centropages hamatus*: HERNROTH & ACKEFORS 1979; *Pseudocalanus minutus*: DIGBY 1950, McLAREN 1978; *Temora longicornis*: DIGBY 1950, FRANSZ et al. 1989). Bei den Copepodenarten der Ostsee kann demzufolge ein einziges Stadium zu unterschiedlichen Jahreszeiten angetroffen werden kann. Der Begriff der saisonalen „Wanderung“ ist aber aus dem gleichen Grunde unpassend, da das gleiche Stadium in einer anderen Jahreszeit auch einer anderen Generation angehört. Generelle Muster einer saisonalen oder ontogenetischen Vertikalwanderung sind aus den eigenen Untersuchungen zwar oft zu erkennen, es zeigt sich aber vereinzelt auch eine saisonale Variabilität in der ontogenetischen Vertikalwanderung bzw. eine Stadienabhängigkeit der saisonalen Vertikalverschiebung. Ein Beispiel für ersteres wäre das Ausbleiben des Anstiegs der Nauplien von *Acartia* und *Temora* (Abb. 3.1.2.1.1.2.) im Oktober, ein Beispiel für letzteres findet sich bei *Pseudocalanus*, wo die älteren Nauplien im Juli 1991 eine geringere durchschnittliche Tiefe als im April 1992

einnehmen, während es sich bei den jüngeren Copepoditen umgekehrt verhält. Saisonale oder ontogenetische „Wanderungs“muster der Ostsee - Copepodenarten wurden bislang auch aus anderen Gebieten mit Ausnahme des von *Pseudocalanus* noch nicht berichtet. Der saisonale Abstieg von *Pseudocalanus* zwecks Überwinterung in der Tiefe wurde dafür bereits in früherer Zeit umso häufiger angesprochen (MARSHALL 1949, DIGBY 1954, VUCETIC 1961, CARTER 1965, ACKEFORS 1969, PORUMB 1971). In der vorliegenden Arbeit zeigt sich der Abstieg von *Pseudocalanus* (Abb. 3.1.2.1.1.2.) mehr als ontogenetischer denn als saisonaler Natur. So unterscheidet sich die mittlere Tiefe des CIV - Stadiums im Juli 1991 nicht signifikant von der im Oktober 1988, während die Differenzen der mittleren Tiefen von einem Stadium zum nächsten meist von signifikantem Ausmaß sind. Der bei *Temora* im April und Juli und bei *Acartia* teilweise im Juli festgestellte Anstieg der mittleren Tiefe der Nauplien wurde auch schon bei *Calanus helgolandicus* in der Keltischen See von WILLIAMS et al. (1987) bemerkt. Dieser Anstieg würde nach ihren Befunden von jedem der Naupliusstadien bewerkstelligt werden können. Allerdings würde er innerhalb der Entwicklung des einzelnen Copepoden nur von einem einzigen Naupliusstadium ausgeführt und sei im Sommer am stärksten ausgeprägt. Dagegen war der Anstieg der Nauplien in dieser Studie bei *Temora* im April deutlicher als im Juli.

SOUTHWARD & BARRETT (1983) stellten vor Plymouth in der Vertikalen ober- und unterhalb der Thermoklinen zwei unterschiedliche Zooplankton - Gemeinschaften fest. MÜLLER & ZUZARTE (1989) sprechen auch in der Bornholmsee von zwei Faunenassoziationen, die durch die Halokline voneinander getrennt werden. Die Durchlässigkeit der jeweiligen Sprungschicht, die in beiden Fällen im Zuge der täglichen Vertikalwanderung besteht, kann offensichtlich kein Argument gegen diese Sichtweise sein. Ausschlaggebend sind unterschiedliche ökologische Potenzen des Zooplanktons oder unterschiedliche Herkunft. Aufgrund der Tatsache, daß aus den bearbeiteten 47µm - Proben heraus einzig *Oithona similis* ausschließlich dem Tiefenbereich unterhalb der Haloklinen zuzuordnen wäre, kann allein hinsichtlich der eigenen Fänge von unterschiedlichen Mesozooplankton - Gemeinschaften nicht die Rede sein. VIITASALO (1994) sieht auch in der Ostsee nicht die Halokline, sondern die Thermokline als Grenze zwischen einer „Oberflächengemeinschaft“, den Rotatorien und Cladoceren, und einer „Wandergemeinschaft“, den calanoiden Copepoden, an. Diese Gemeinschaften unterscheiden sich nicht nur hinsichtlich ihrer Aufenthaltsbereiche in der Vertikalen, sondern auch in ihrer

---

Reaktion auf die An- oder Abwesenheit einer Thermokline. Ist eine Thermokline vorhanden, d.h. ist die Stabilität des Oberflächenwassers hoch, so hat das nach VIITASALO (1994) einen positiven oder keinen Effekt auf die Abundanz der Arten der Oberflächengemeinschaft und einen negativen auf die Abundanz der calanoiden Copepoden.

Der Zusammenhang zwischen der Vertikalverteilung des Chlorophylls und der des Zooplanktons ist auch in anderen Gebieten detailliert untersucht worden. So befindet sich das Zooplankton in der Nordsee unterhalb des Chlorophyll - Maximums und nur in der südlichen Nordsee und vor Norwegen in der gleichen Tiefe (DARO 1988). Nach Ergebnissen von HARRIS (1988) aus dem Englischen Kanal haben die einzelnen Arten ihr jeweiliges Häufigkeitsmaximum auf relativ zum Chlorophyll - Peak unterschiedlichen Tiefen. Diese Feststellung hat vermutlich grundsätzliche Gültigkeit und kann im Rahmen dieser Arbeit hinsichtlich der Stadien von Copepoden erweitert werden, zumindest, wenn man die Verhältnisse im Juli 1991 vor Augen hat. Auch HARRIS räumt diese Stadienabhängigkeit ein. Hat man die tägliche Vertikalwanderung im Blick, tritt nach HARRIS die Überschneidung des Chlorophyllpeaks mit dem Häufigkeitsmaximum bei manchen Arten auch tagsüber auf, was nach der vorliegenden Arbeit bei den Copepoditen meist doch nicht der Fall war. Besonders hinsichtlich der Vertikalwanderung wird bei der Beziehung zwischen den Vertikalverteilungen von Abundanz und Chlorophyll der nicht - statische Charakter des Verteilungsmusters zumindest des Zooplanktons deutlich. Nach DAGG (1977) ist *Pseudocalanus* besser als *Acartia* und *Centropages* an den Schelf angepaßt, weil er nach dem dort häufigen Breakdown der Stabilität der Wassersäule und der damit verbundenen Zerstörung des Chlorophyll - Maximums nicht direkt mit erhöhter Mortalität reagiert. Die Maßgeblichkeit der Stabilität der Wassersäule wird auch in Bezug auf die Ernährung der Fischlarven von einigen Autoren erwähnt (s.u.).

Der Zusammenhang zwischen der Vertikalverteilung des Zooplanktons und der des Ichthyoplanktons wurde von SAMEOTO (1984) vor der nordamerikanischen Ostküste untersucht. Das Larvenmaximum befand sich in einer Tiefe mit mittlerer Copepoden - Dichte. Zwischen der Vertikalverteilung von Larven auch einzelner Längsklassen der Art *Merluccius bilinearis* und der von Copepoden auch einzelner Arten konnten meist keine signifikanten Korrelationen gefunden werden. Eine Erklärung dafür sah man darin, daß für die dort auftretenden Fischlarven die Nauplien und kleineren Copepodite von Relevanz seien, deren Vertikalverteilung mit der verwendeten Maschenweite nicht geklärt werden konnte. Im

Rahmen dieser Arbeit bestätigt sich die Vermutung insbesondere dann, wenn man das Oberflächenmaximum der Nauplien insgesamt und das der Sprottenlarven im Juli 1991 betrachtet. Auf der anderen Seite waren trotz der Erfassung selbst der kleineren Copepoden-Stadien die Korrelationen auch in dieser Untersuchung nicht signifikant. MUNK & NIELSEN (1994) fanden in der Nordsee Fischlarven - Patches in Tiefen mit maximaler Copepoden - Abundanz. Bei der Vertikalverteilung der Fischlarven ist die erhebliche Variabilität zu berücksichtigen (KÖSTER 1994, COOMBS et al. 1992). Diese ergibt sich nach COOMBS et al. auch aus der täglichen Vertikalwanderung besonders der kleineren Larven, die sich tagsüber in größeren Tiefen als nachts aufhalten. Eine derartige Mobilität gäbe den Larven die Gelegenheit, Schichten erhöhter Nahrungskonzentration zu begegnen. HERRA (1988) stellte die Situationen der Larven der im Frühjahr und der im Sommer laichenden Sprotte gegenüber, wobei für die im Frühjahr entstandenen Larven eine nicht ausreichende Stabilität der Wassersäule die Überlebensrate der Sprottenlarven vermindern kann. Diese Stabilität ist auch nach COOMBS et al. (1992) die Voraussetzung für eine stellenweise Konzentrierung der Nahrungsp plankter. Das Nahrungsangebot, mit dem unter natürlichen Bedingungen zu rechnen ist, reicht, gleichmäßig über die Wassersäule verteilt, in der dann entstehenden Konzentration nie aus, um das Überleben von Fischlarven zu gewährleisten (LASKER 1975). Bei stratifizierter Wassersäule haben Betrachtungen zur Nahrungslimitation daher grundsätzlich Studien zur Vertikalverteilung von Räuber und Beute miteinzuschließen.

Das Verhältnis der Geschlechter adulter Copepoden in der Ostsee wird für den Sommer 1990 auch von PETERSEN (1991) und SCHWARTZER (1992) angegeben. Die von KIØRBOE & SABATINI (1994) für *Calanoida* aus dem Kattegat angegebene Spannweite des Verhältnisses Weibchen : Männchen von 0,6:1 bis 2,8:1 wurde in den eigenen Fängen, selbst wenn man von dem extremen Verhältnis von *A. longiremis* im April 1992 absieht (Abb. 3.1.2.1.10.3.), in beide Richtungen überschritten, erreichte aber bis auf die genannte Ausnahme nie den Überhang an Weibchen, wie er für *Oithona* - Arten angegeben wurde, mit Verhältnissen von mindestens 5,4:1. (LONSDALE 1981). Dieser Überhang an Weibchen ist nach KIØRBOE & SABATINI (1994) eine Anpassung an die potentiell erhöhten Mortalitäten Eier - tragender Weibchen der *Cyclopoida*. Das extreme Verhältnis von 77,7:1 bei *A. longiremis* im April 1992 kann fast durch die BMP - Daten bestätigt werden, wonach es sich immerhin noch auf 13,2:1 belief, d.h. es ist nicht ausgeschlossen, daß auch Weibchen, die ihre Eier frei ins Wasser abgeben, in größerer Überzahl sein können. LANDRY (1983) untersuchte die Entwicklung

---

von Männchen und Weibchen ab dem CIV - Stadium. Danach kommen die Männchen von *Acartia tonsa* und *A. clausi* wie auch eine Reihe weiterer Copepoden eher zur Reife als die Weibchen. Das sei vorteilhaft für die Männchen, da sie dann zur optimalen Paarungszeit bereits Geschlechtsprodukte entwickelt hätten. Optimal ist nach MARSHALL & ORR (1955), FLEMINGER (1967) und CORKETT & McLAREN (1978) die Paarungszeit aber direkt nach der Häutung der weiblichen CV - Stadien zum Adultus, d.h. vor der Aushärtung ihrer Cuticula.

Im Zusammenhang mit dem „mittleren Stadium“ (Kap. 3.1.2.1.10.) stellt sich die Frage nach der Überwinterung der Copepoden im Bornholmbecken. Die wahrscheinlich verbreitetste Art der Überwinterung in der Ostsee ist die in Form von Dauereiern. Diese Möglichkeit besteht grundsätzlich nur bei neritischen Copepoden, denn die Eier überwintern im Sediment. Ausnahmen sind Copepoden des Neustons (z.B. IANORA & SANTELLA 1991). Die Fähigkeit zur Bildung von Dauereiern wurde bei *Temora longicornis* in der Nordsee (LINDLEY 1986), bei *Centropages hamatus* in der Nordsee (LINDLEY 1986) und der Kieler Bucht (MADHUPRATAP 1994) und bei *Acartia* sp. im Finnischen Meerbusen (VIITASALO 1992) und der Kieler Bucht (MADHUPRATAP 1994) festgestellt. Eine morphologische Unterscheidung von Subitan- und Dauereiern von diesen Arten ist nach GRICE & MARCUS (1981) lediglich bei *Centropages hamatus* möglich. Ob es sich bei den Dauereiern der Arten in der Ostsee um Ruhe - oder Diapause - Eier handelt, ist ungewiß. Bei einer anderen *Acartia* - Art, *A. californiensis*, konnte nachgewiesen werden, daß die Dauereier Diapause - Stadien sind (JOHNSON 1980). Die Nauplien der angeführten Arten in den eigenen Proben vom April könnten dementsprechend aus Dauereiern hervorgegangen sein. Die Möglichkeit, daß bei *Acartia* und *Temora*, vielleicht zusätzlich, überwinternde ältere Copepodite bzw. Adulte für den Nachwuchs im Frühjahr sorgen, wurde in Kap. 3.1.2.1.10. schon angedeutet. Ob man das auch für *Centropages* annehmen kann, ist nicht klar. Einerseits sind sowohl im Oktober 1988 als auch im April 1992 fast keine älteren Copepodite oder Adulte vorhanden, andererseits kann das an der allgemein geringen Abundanz von *Centropages* in der Bornholmsee liegen, denn gerade für *Centropages* gibt es Berichte, die die Überwinterung von älteren Copepoditen (HERNROTH & ACKEFORS 1979) oder Adulten (MARSHALL 1949) befürworten. Daß ältere Copepodite überwintern und für den frühjährlichen Nachwuchs sorgen, gilt für *Pseudocalanus* ausschließlich (VIITASALO 1994), wobei nicht Adulte, sondern einzig ältere Copepodite die Winterstadien sind. Auch MARSHALL (1949) vermutete in den ab Juli

vermehrt auftretenden CIV - Stadien von *Pseudocalanus* in Loch Striven die Überwinterungsgeneration. Auffällig ist dabei, daß die Überwinterungsstadien schon sehr früh im Jahr gebildet werden. Das hängt möglicherweise mit der Notwendigkeit zusammen, daß diese Stadien sich vor dem Winter noch einen Ölvorrat anzulegen haben, der in den *Pseudocalanus* - Exemplaren vom Oktober ja auch festzustellen war. Dementgegen steht das sich bis zum Einbruch des Winters fortsetzende Auftreten immer neuer Generationen der zur Bildung von Dauereiern befähigten Copepoden, deren Copepodite vom Oktober 1988 keinen Ölvorrat aufwiesen. Das Auftreten immer neuer Generationen schlägt sich, sieht man von *Oithona* ab, nieder in dem geringen Alter des mittleren Stadiums aller Dauereier bildenden Arten im Oktober. Diese sind wegen der Dauereier in ihrem Fortbestand nicht unbedingt auf ein Überleben der überwinternden Copepodite angewiesen. *Pseudocalanus* ist somit nach VIITASALO (1994) der einzige calanoide Copepode in der Ostsee, der statt der „Küstenstrategie“ die „neritische Strategie“ vertritt. Während die „neritische Strategie“ eine primäre Anpassung an das marine Leben sei, da ozeanische Arten auch keine Dauereier produzieren, sei die „Küstenstrategie“ eine sekundäre Anpassung an neritische Flachwasser - Bedingungen, da zum Fehlen von Eisäckchen der ozeanischen Arten die Produktion von Dauereiern hinzukommt. Während bei Rotatorien und Cladoceren Dauereier die einzige Art und Weise der Überwinterung darstellen, ist diese bei den Copepoden nur eine Alternative zur Überwinterung als Copepodit. Nach VIITASALO (1994) liegt der Grund für die verschiedenen Überwinterungsstrategien darin, daß Rotatorien und Cladoceren ihren Ursprung im Süßwasser haben, wo sich die Saisonalität deutlicher ausprägt, während für die stärker marinen calanoiden Copepoden Dauereier nur ein Puffer gegen die Unvorhersagbarkeit der winterlichen Verhältnisse in der Ostsee sind. GAEDGE (1990) berechnete für das Ems - Dollart - Ästuar, daß unabhängig von der z.T. hohen Konzentration von Eiern im Sediment ihre Bedeutung für die Überwinterung gering sei. Da in der Ostsee aber fast jede Art des Mesozooplanktons Dauereier bildet, ist dieses dort mehr oder weniger auch abhängig von den benthischen Verhältnissen (VIITASALO 1994). So zeigt sich nicht nur in der Sedimentation, sondern auch in der Produktion von Dauereiern eine benthisch - pelagische Koppelung.

Die Horizontalverteilung des Mesozooplanktons in der Bornholmsee wurde in dieser Arbeit überhaupt nicht berücksichtigt, aber von KOSZTEYN (1983) für Juli einmal beschrieben. Sie teilt die polnische Fischereizone in fünf Areale ein, die sich durch charakteristische Mesozooplankton - Gemeinschaften auszeichnen. Die im Rahmen der eigenen Untersuchungen

beprobte Driftstation liegt am Nordrand der polnischen Fischereizone. Die dort vorliegende Zusammensetzung des Mesozooplanktons entsprach tatsächlich der von KOSZTEYN (1983) für dieses als Übergangsareal charakterisierte Gebiet mit einer ungefähr gleich starken Dominanz von *P. minutus*, *Acartia* sp. und *T. longicornis*.

#### 4.3. Dynamik und Wechselwirkungen

Bei dem im Rahmen des Ostsee - Monitoring - Programmes und daher auch in dieser Arbeit noch als *Pseudocalanus minutus* bezeichneten Copepoden handelt es sich nach FROST (1989) und KOSZTEYN (mündl. Mitt.) um *P. acuspes*. Dies hat Konsequenzen für die Werte der Tages- und Jahresproduktion, da McLAREN et al. (1989) eine Unterscheidung der *Pseudocalanus* - Arten hinsichtlich ihrer Entwicklungszeiten gelungen ist (Tab. 4.3.1.).

Tab. 4.3.1.: Tages- und Jahresproduktion von *P. acuspes* und *P. minutus*

Monat [mg C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]	<i>P. acuspes</i>	<i>P. minutus</i>
April 1992	28,5	23,2
Juli 1991	110,4	82,6
Oktober 1988	47,8	34,9
Jahresprod. [g C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]	5,89	4,32

Die Produktivität (P/B) von *P. acuspes* ist bei vorliegender Vertikalverteilung demnach um 27-37% höher als die von *P. minutus*. *P. minutus* ist nach FROST (1989) größer als *P. acuspes*. Beide Arten treten in der Arktischen Region gemeinsam auf. *P. minutus* kommt außerdem in den gemäßigt - borealen Küstengewässern des westlichen Pazifik vor, in den europäischen Küstengewässern jedoch nur noch bis zur Norwegische See und nicht weiter südlich. *P. acuspes* tritt hingegen auch in der nördlichen Nordsee und in der Ostsee auf, ist aber im Pazifik auf die polaren Breiten beschränkt.

#### 4. Diskussion

Sekundärproduktionsstudien gibt es aus der Ostsee einige, einen Jahresgang derselben nur von LINDAHL (1977).

Tab. 4.3.2.: Sekundärproduktion in der Ostsee

Autor	Gebiet	Jahreszeit	Gruppe	Produktion [mg C*m <sup>-2</sup> *d <sup>-1</sup> ]	Produktion [g C*m <sup>-2</sup> *y <sup>-1</sup> ]
MARTENS(1976)	Kieler Bucht		Mesozoopl.		39 <sup>4</sup>
LINDAHL(1977)	Ålandsee	Jan.-März	Mesozoopl.	<5	
		April-Anf. Mai	( <i>Synchaeta</i> ) <sup>1</sup>	15-30	
		Juni-Aug.	~	Anstieg von 10 auf 115	
		Nov.-Dez.	~	10-20	
LINDAHL(1977), auch ACKEFORS & LINDAHL(1979)	östl. Gotland	Febr.-Anf. Mai	Mesozoopl.	4-7	
		Juni-Aug.	~	Anstieg von 25 auf 80	
		Sept.	( <i>B. coregoni</i> )	190	
		Nov.-Dez.	~	10-30	
	Hanö- Bucht		~		5,4
	Ålandsee, GS		~		14
ACKEFORS et al. (1978)	Bottenwiek		Zooplankton (+Micro-)		1,5-4
HERNROTH & ACKEFORS(1979)	südl. Ostsee		Mesozoopl.		20
	nördl. GS		~		10
KANKAALA(1987)	Bottenwiek, küstennah		Mesozoopl.		3,1-7,8
	~, küstenfern		~		2,5-3,6

#### 4. Diskussion

LEPPÄNEN & BRUUN(1988)	nördl. GS	23.3.-17.6.	Copepoden u. Cladoceren		1,44 <sup>2</sup>
			Rotatorien		0,01
HEERKLOSS (1990)	Darss-Zingst- Ästuar	Mai	<i>Calanoida</i>	117,3	
			~		7,05- 19,83 <sup>3</sup>
	Greifswald- Bucht	Mai	<i>Calanoida</i>	2,0	
		Juni	~	78,4	
KANKAALA(1983)	nördl. GS	Mai-Okt.	Cladoceren		0,161

GS = Gotlandsee

<sup>1</sup> hauptsächlich

<sup>2</sup> bezieht sich auf den Untersuchungszeitraum

<sup>3</sup> je nach Methode

<sup>4</sup> Summe aus Sekundär- und Tertiärproduktion

Die aus den BMP - Daten berechnete Jahresproduktion des Mesozooplanktons von 35,3g C\*m<sup>-2</sup>\*d<sup>-1</sup> (Tab. 3.3.3.1.) bei pauschaler Behandlung der Copepoden nach HUNTLEY & LOPEZ (1992) ist mit dem Wert von MARTENS (1976) vergleichbar und deutlich höher als die von HERNROTH & ACKEFORS (1979) für die südliche Ostsee quasi als Richtwert angegebene Produktion von 20g C\*m<sup>-2</sup>\*d<sup>-1</sup>. Wird die Copepodenproduktion nach EDMONDSON & WINBERG (1971) berechnet, in der neben *Eurytemora* und den *Harpacticoida* hauptsächlich die männlichen Adulten und die Nauplien außer Acht gelassen wurden, erhält man eine Produktion von 22,1g C\*m<sup>-2</sup>\*d<sup>-1</sup>, die mit dem Wert von HERNROTH & ACKEFORS (1979) fast übereinstimmt. Hinsichtlich der Methode der Bestandserfassung bestehen bei der Jahresproduktion keine Unterschiede, da im Rahmen des Monitoring - Programmes und von HERNROTH & ACKEFORS (1979) das gleiche Netz verwendet wurde. Zu beachten sind grundsätzlich Häufigkeit und Lage der Probennahmeterminen, da das Verpassen der zeitlich manchmal sehr begrenzten Maxima einzelner Zooplanktongruppen zu einem geringeren Wert der Jahresproduktion führt. Unterschiede in der Jahresproduktion verschiedener Jahre gehen vermutlich eher auf die zwischenjährliche Variabilität des Zooplanktonbestandes zurück als auf die Methodik der Berechnung derselben. Von daher

#### 4. Diskussion

kann die in Kap. 3.3.3. getroffene Entscheidung für die Methode nach EDMONDSON & WINBERG (1971) nicht anhand eines Vergleichs mit Literaturdaten beurteilt werden. Die anderen Jahreswerte der Produktion liegen tiefer, weil die Produktivität gegen Norden abnimmt (KANKAALA 1987, ACKEFORS et al. 1978), die Wassertiefe zu gering ist (LINDAHL 1977 - Hanöbucht: 30m, HEERKLOSS 1990 - Darss-Zingst - Ästuar: 2m, Greifswalder Bucht: 5,4m) oder sich die Produktion nicht auf das ganze Jahr bezieht (LEPPÄNEN & BRUUN 1988). Im Gegensatz zur Jahresproduktion gibt es wesentliche Unterschiede in der Tagesproduktion im April, Juli und Oktober zwischen den Werten dieser Arbeit und der von LINDAHL (1977) (Tab.4.3.3.).

Tab. 4.3.3.: Tagesproduktion [ $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ] des Mesozooplanktons in den in dieser Arbeit untersuchten Monaten

Monat	diese Arbeit (Tab. 3.2.3.4.)	LINDAHL (1977)	
	Bornholmsee	östl. Gotland	Ålandsee
April (1992/ 1976)	202 (210) <sup>1</sup>	<10	20
Juli (1991/1976)	523 (606)	55	55-80
Oktober (1988/1976)	284 (228)	30	40

<sup>1</sup> Copepodenproduktion nach EDMONDSON & WINBERG (HUNTLEY & LOPEZ) berechnet

Berücksichtigt man, daß nach HERNROTH & ACKEFORS (1979) südliche und nördliche Ostsee sich in der Jahresproduktion um den Faktor zwei voneinander unterscheiden, verringert sich die Differenz zwischen den Werten der Tagesproduktion aus dieser Arbeit und denen von LINDAHL (1977) nur unwesentlich. Zieht man zusätzlich in Betracht, daß die in die Produktion eingehenden Biomassen sich bereits um einen Faktor unterscheiden, der zwischen 2,83 im Oktober und 4,36 im April beträgt (s.a. Abb. 3.3.3.1.), und multipliziert die bereits verdoppelten Werte aus der Ålandsee mit diesem, so kommt man zu einer ähnlich hohen Produktion wie in der vorliegenden Arbeit. Die Unterschätzung der Tagesproduktion von LINDAHL (1977) beruht also im wesentlichen auf der im Vergleich zum 50µm - Einsatz geringeren Fängigkeit des WP 2 - Netzes nicht nur in Bezug auf die Copepoden - Nauplien. Der potentiellen Produktion des Mesozooplanktons kann eine potentielle Produktion der

Ciliaten in der Bornholmsee im Juli 1990 von  $122\text{mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$  in den oberen 35m gegenübergestellt werden (AUF DEM VENNE 1994).

Tab. 4.3.4.: Übersicht über die Transfereffizienz zwischen Primär- und Sekundärproduktion (SP/PP)

Autor	Gebiet	Jahreszeit	SP/PP [%]
MARTENS (1976)	Kieler Bucht		21,4 <sup>1</sup>
LINDAHL (1977), auch ACKEFORS & LINDAHL (1979)	Ålandsee, Gotlandsee		14,5
ACKEFORS et al. (1978)	Bottenwiek		11,5-30,3
HERNROTH & ACKEFORS (1979)	südl. Ostsee		11,1
	nördl. Gotlandsee		10
LEPPÄNEN & BRUUN (1988)	nördl. Gotlandsee	23.3.-17.6.	3,4
HEERKLOSS (1990)	Darss-Zingst-Ästuar	Mai	4,7
			3,2-9,1
	Greifswalder Bucht	Mai	2,5
		Juni	16,4
eigene Arbeit	Bornholmsee		10-15,9

<sup>1</sup> Im Gegensatz zu Tab. 4.3.2. ist hier nur die Sekundärproduktion berücksichtigt.

PP = Primärproduktion

SP = Sekundärproduktion

Zum jeweils betrachteten Teil des gesamten Zooplanktons s. Tab. 4.3.2.. Bei LEPPÄNEN & BRUUN (1988) sind die Rotatorien mit den Crustaceen zusammengefaßt.

Vom Untersuchungsgebiet, der Wassertiefe und dem Bezugszeitraum auf nicht so offensichtliche Weise abhängig ist die Transfereffizienz (Tab. 4.3.4.). Bei dem Vergleich der Transfereffizienzen ist zu beachten, daß meist nicht sämtliche Sekundärproduzenten in dieser Relation enthalten sind. Auf der anderen Seite werden Copepoden durch den Fraß auf Ciliaten zu Tertiärproduzenten, so daß die o.a. Transfereffizienzen nicht grundsätzlich als unterschätzt bezeichnet werden können. Die SP/PP- Relation beträgt meist 10-15%. Nach RYTHER (1969) steht der für Küstengewässer typische Wert von 15% in Zusammenhang mit einer

Länge der Nahrungskette von drei trophischen Ebenen. Bei LEPPÄNEN & BRUUN (1988) und HEERKLOSS (1990) liegen v.a. in zeitlicher Hinsicht speziellere Situationen vor. Hier können bestimmte Konzentrationen an Phyto- und Zooplankton und eine vom Jahresmittel abweichende Zusammensetzung des Zooplanktons schnell zu nicht repräsentativen Werten führen. Das kann ebenfalls von den eigenen in Kap. 3.2.3. aufgeführten, sich nur auf die jeweilige Tagessituation in den untersuchten Monaten beziehenden hohen Transfereffizienzen gesagt werden, die einen Wert von 34% nicht unterschreiten. Die Höhe dieser Transfereffizienzen kann aber auch wieder in Zusammenhang mit der im Vergleich zu den in der o.a. Literatur verwendeten Netzen erhöhten Fängigkeit des eigenen Netzes gesehen werden. Die auf das Jahr bezogene PP/SP - Relation der vorliegenden Arbeit ist vermutlich eine Überschätzung, da die zugrundeliegende Jahresprimärproduktion von  $222 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{y}^{-1}$  (Tab. 3.3.3.1.) für die Bornholmsee relativ hoch ist. ACKEFORS & LINDAHL (1979) geben für die Hanö - Bucht Werte von  $154\text{-}194 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{y}^{-1}$  und RENK et al. (1988) für das Bornholmbecken einen über die Jahre 1966-1986 gemittelten Wert von nur  $88,76 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{y}^{-1}$  an.

Ein Blick auf die Mortalitäten frei abgelaichter Calanoiden - Eier aus anderen Untersuchungen ist in Bezug auf die in Kap. 3.2.1. bereits dargestellten Schwierigkeiten mit der Bestimmung der Konzentration an schlüpfähigen Eiern in der Wassersäule notwendig. Die in Tab. 4.3.5. aufgelisteten Werte wurden aus momentanen Raten umgerechnet und bezeichnen den Teil des Eibestandes, der pro Tag der Sterblichkeit anheimfällt.

Tab. 4.3.5.: Tägliche Eimortalität

Autor	Gebiet	Art	Mortalität [%]
PETERSON & KIMMERER (1994)	Long Island Sound	<i>T. longicornis</i>	$\bar{\emptyset} = 99,0$
KIØRBOE & NIELSEN (1994)	Kattegat	<i>Calanoida</i>	$\bar{\emptyset} = 63,2$
KIØRBOE et al. (1988)	Westküste Schwedens	<i>A. tonsa</i> und <i>P. parvus</i>	97-100
KIØRBOE et al. (1988)	Long Island Sound	<i>A. tonsa</i>	<99,1
LANDRY (1978), UYE (1982)		<i>A. clausi</i>	$\bar{\emptyset} = 55,1\text{-}72,7$

---

Ein Vergleich mit Tab. 3.2.1.4. zeigt, daß die eigenen Werte, die über 30% des Eibestandes nicht hinauskommen, sehr niedrig sind, d.h. daß selbst die Zahl der in der Probe unbeschädigt vorliegenden Eier für gewöhnliche Mortalitäten immer noch zu hoch war. Die Sterblichkeit der Eier von *Oithona* entspricht der Mortalität der Weibchen und ist damit nach KIØRBOE & SABATINI (1994) wenigstens eine Größenordnung geringer als die suspendierter Eier. Die Mortalität der Weibchen von *Oithona* steige mit der Eiproduktionsrate, welche dementsprechend gering sei. Die geringe Eiproduktionsrate beeinträchtigte die Fitness von *Oithona* gerade wegen der geringen Eimortalitäten aber nicht.

Hinsichtlich der Verhältnisse zwischen den trophischen Ebenen ist die weitere Entwicklung des Mesozooplanktonbestandes im Verlauf des jeweiligen Jahres von Interesse, wie sie aus den BMP - Daten ersichtlich ist (Abb. 3.3.2.1.1.-3.3.2.1.5., 3.3.2.2.2.). Sie kennzeichnet auch das Verhältnis zwischen Produktion und Mortalität des Mesozooplanktons. Im April 1992 stand sämtlichen Copepodengattungen ein mehr oder weniger starker Anstieg des Bestandes bevor, während *Fritillaria* das Jahresmaximum bereits in der ersten Aprilhälfte erreichte und von daher in der Individuendichte wieder abzunehmen im Begriff war. Das Maximum von *Fritillaria* kann aber auch noch etwas später eingetreten sein, da die nächste Monitoring - Fahrt erst Anfang Juni folgte. Im Juli 1991 war bei allen Copepoden bis auf *Pseudocalanus* und bei *Fritillaria* sowieso in der Abundanz eine abnehmende Tendenz festzustellen. Im Oktober 1988 ist eine Verfolgung des weiteren Verlaufs der Abundanz nicht möglich, da die letzte Monitoring - Ausfahrt des Jahres bereits stattgefunden hatte. In anderen Jahren war diese Tendenz ähnlich, wenn man von Ausnahmen bei einzelnen Gattungen in bestimmten Jahren absieht. Im Oktober ist die Situation grundsätzlich nicht eindeutig. Entweder hat die Abnahme zum Winter hin schon eingesetzt oder es ist die Zeit des Anstiegs zu einem zweiten Maximum. Der im April 1992 zunehmende und im Juli 1991 mehr abnehmende Trend im Bestand des Mesozooplanktons kann als Resultat des Phytoplanktonangebotes angesehen werden, das im April deutlich größer als im Juli war (Tab. 3.2.3.2.). Im Juli wäre die tatsächliche Produktion des Mesozooplanktons dann nicht nur kleiner als die potentielle Produktion (Kap. 3.2.1.), sondern auch kleiner als die Mortalität. Daß die tatsächliche Produktion gleich null und daher die Mortalität u.a. auf Nahrungsmangel zurückzuführen ist, kann nicht vermutet werden, da das Phytoplanktonangebot die Respiration auch im Juli deutlich übertrifft. Das Nahrungsangebot besteht aber, wie in Kap. 3.2.3. bereits erwähnt, nicht allein aus Phytoplankton. So hält SCHNACK (1975) die Einteilung von Copepoden in

herbivore, carnivore und omnivore Arten dem Darminhalt der von ihr untersuchten Arten nach für nicht gerechtfertigt. Auch MARTENS (1976) konnte hinsichtlich der Sekundärproduktion keine präzisen Angaben machen, da die Einstufung von *T. longicornis* und *O. similis* als herbivor oder carnivor nicht eindeutig möglich war, denn das Fressen von Ciliaten würde diese Copepoden zu Tertiärproduzenten werden lassen. Die Möglichkeit der alternativen Nutzung von Ciliaten durch *T. longicornis* wird von HANSEN (1992) experimentell bestätigt. Die Eignung von Protozoen als Copepodennahrung belegen STOECKER & CAPUZZO (1990) und NIELSEN & KIØRBOE (1991). Daß Ciliaten dem Phytoplankton gegenüber von Copepoden sogar bevorzugt werden können, zeigten STOECKER & SANDERS (1985), STOECKER & EGLOFF (1987), AYUKAI (1987), WIADNYANA & RASSOULZADEGAN (1989) und GIFFORD & DAGG (1991). Nach POULET (1983) ist Mikrozooplankton für *Calanoida* eine höherwertige Nahrung als Phytoplankton. Der Anteil der Heterotrophen in der Nahrung von Copepoden kann nach LIGNELL et al. (1993) zur Zeit der Frühjahrsblüte mehr als 50% ausmachen (Tab. 3.2.3.1.). Die Einstufung der Copepoden als Sekundärproduzenten im Rahmen dieser Arbeit geschah mehr aus Gründen der Konvention und ist bestimmt nicht durchgehend zu rechtfertigen. Detritus als mögliche Nahrungsquelle erwähnen z.B. PAFFENHÖFER & STRICKLAND (1970), POULET (1976), LENZ (1977) und ROMAN (1984). Über die tatsächliche Nutzung von Detritus einschließlich der darauf siedelnden Bakterien herrscht jedoch noch keine Klarheit (PAFFENHÖFER & van SANT 1985, PECHEN - FINENKO 1987), so daß auch POC - Werte (particulate organic carbon), die im Rahmen dieser Studie nicht gemessen wurden, nicht genau das momentane Nahrungsangebot angeben würden. Auf die Unterschiede in der Ernährungsweise der Copepodenarten in der Ostsee gehen SCHNACK (1975) und MARTENS (1976) und auf den darauf zurückzuführenden Erfolg oder Mißerfolg unter mehr oder weniger turbulenten Bedingungen SCHNACK (1982) und JONSSON & TISELIUS (1990) ein. Auf der einen Seite besteht das Nahrungsangebot nicht allein aus Phytoplankton, auf der anderen Seite geht der übrige als Nahrung in Frage kommende partikuläre Kohlenstoff letzten Endes aus der Primärproduktion hervor, so daß diese, allerdings mit größeren Abstrichen, die sich nach den Transfereffizienzen zwischen Phytoplankton und Ciliaten oder Bakterien bemessen, zumindest als ein absolutes Höchstmaß für das Nahrungsangebot insgesamt angesehen werden kann. Eingeräumt werden muß zusätzlich die hohe Variabilität von Primärproduktionsmessungen (PLATT et al. 1989). Im vorliegenden Fall ist aber ein Zusammenhang zwischen den Momentaufnahmen, die sich aus den Vertikalaufnahmen ergeben, und dem weiteren Verlauf

der Bestandsentwicklung des Mesozooplanktons, wie er aus den BMP - Daten ersichtlich ist, durchaus vorstellbar.

Der Jahresgang des Mesozooplanktons wird nicht nur vom Nahrungsangebot bestimmt. Die Abnahme der Abundanz im Juli 1991 ließe sich genauso auf eine hohe Dichte an Prädatoren zurückführen, was aber nach eigenen Abschätzungen (Tab. 3.2.3.4.) wenig wahrscheinlich ist. Wenn die Abnahme der Abundanz im Juli 1991 in der auf die gesamte Wassersäule bezogenen Bilanz weder allein auf Nahrungsmangel noch allein auf Wegfraß beruht, so offensichtlich auf einer Kombination dieser beiden und wahrscheinlich weiterer z.B. abiotischer Faktoren. MUNK & NIELSEN (1994) stellten in der Nordsee im Sommer einen Fraß der Fischlarven, hauptsächlich Sprottenlarven, von täglich weniger als 1% und einen Fraß der Scyphomedusen von 1,3% des Copepodenbestandes fest. Die Bedeutung der Konsumption für die Copepoden sei aber erst aus dem Vergleich derselben mit der Copepodenproduktion ersichtlich, die in etwa die gleiche Größe hätte. Außerdem spiegelt die Quantifizierung des Wegfraßes relativ zum gesamten Bestand der Copepoden ein real nicht in dem Ausmaß gegebenes Überangebot an Nahrung für die Fischlarven wider, da nur ein bestimmter Ausschnitt des Größenspektrums der Copepoden für die Fischlarven wirklich nutzbar sei. Innerhalb von Fischlarven - Patches könne sich zudem ganz unabhängig von auf die Wassersäule bezogenen Bilanzen sogar eine intra- oder interspezifische Nahrungskonkurrenz ergeben. In Bezug auf die Ernährungsbedingungen für den Fisch und ggf. andere Prädatoren auf Mesozooplankton stellte sich die Situation in der Bornholmsee in allen untersuchten Monaten deutlich entspannter dar. Die von MUNK & NIELSEN (1994) in Bezug auf die Copepodenbiomasse angegebenen Prozentwerte sind in etwa so hoch wie die auf die Wassersäule bezogenen in der Bornholmsee mit dem entscheidenden Unterschied, daß für die Bornholmsee die Fische ab Altersklasse 1 bereits in die Kalkulation miteinbezogen wurden und diese im Juli für mehr als 99% der gesamten Fischkonsumption sorgten. Darüberhinaus übertrifft die Produktion des Mesozooplanktons den Wegfraß stets bei weitem. Daß der selbst berechnete Anteil der Fischlarven an der gesamten Fischkonsumption im Juli 1991 nicht repräsentativ sein muß, liegt, abgesehen von der Saisonalität, daran, daß die Konsumption für Fisch und Fischlarven nach unterschiedlichen Methoden ermittelt wurde. ARRHENIUS & HANSSON (1993) geben einen Anteil der Larven an der Jahreskonsumption der Sprotte in der Ostsee von 15% an. Der Unterschied zum eigenen Wert wird noch größer, wenn man die Saisonalität in Betracht zieht, da nach ARRHENIUS & HANSSON (1993) im April und Oktober keine Konsumption von

den Sprottenlarven ausgeht, im Juli der Anteil dafür aber 50% beträgt. HERRA (1988) hebt die Bedeutung des Zeitpunktes hervor, zu dem die zum ersten Mal fressenden Sprottenlarven auftreten. Die dann angetroffene Nahrungskonzentration bestimme gemäß der „match-mismatch“ - Theorie (CUSHING 1975) neben der Temperatur die Überlebensrate der Sprottenlarven und damit den Rekrutierungserfolg der Sprotte maßgeblich.

SOLBERG & TILSETH (1984) geben die Nahrungskonzentrationserfordernisse für das für den Rekrutierungserfolg höchst maßgebliche Stadium der zum ersten Mal fressenden Dorschlarven bei gegebenem Schwimmvermögen, Freßerfolg und katabolischem Energiebedarf mit 40 bis 90 Nauplien pro Liter je nach Alter der Larven an. Derartige Bedingungen waren im Juli 1991, für den Daten zur Dorschlarvenvertikalverteilung vorlagen, in den Tiefen, wo Dorschlarven häufiger waren, nicht gegeben. Beispielsweise betrug in 35m Tiefe die Nauplienkonzentration 12 pro Liter. Die maximalen Nauplienkonzentrationen aber befanden sich im April 1992 und Juli 1991 in dem von SOLBERG & TILSETH (1984) geforderten Bereich. Hält man sich nach ELLERTSEN et al. (1989) dagegen an eine Mindestkonzentration von 5-10 Nauplien pro Liter, so wäre die Naupliendichte im Bornholmbecken im allgemeinen ausreichend für zum ersten Mal fressende Dorschlarven. Allein vom Nahrungsangebot her, ohne gleichzeitig die Vertikalverteilung der Dorschlarven in die Betrachtung miteinzubeziehen, kommen KRAJEWSKA - SOLTYS & LINKOWSKI (1994) zu dem gleichen Ergebnis. Sie fassen allerdings bei ihrer Beurteilung der Nahrungskonzentration Nauplien und jüngere Copepodite zusammen. In Bezug auf die Vertikalverteilung im Juli 1991 sei eingeräumt, daß die Verteilung der zum ersten Mal fressenden Larven durchaus nicht der sämtlicher Dorschlarven entsprechen muß. Die von den stark dominierenden Sprottenlarven und älteren Dorschlarven ausgehende Konkurrenz in situ kann für das zum erstenmal fressende Stadium der Dorschlarven eine zusätzliche Erschwernis des Nahrungserwerbs bedeuten. Viel unproblematischer stellt sich die Situation wieder hinsichtlich der Wassersäulenbilanz dar, wenn man diese auf die Fischlarven insgesamt einerseits und die Nauplien andererseits einschränkt, da die Konsumption der Fischlarven (Tab. 3.2.3.3.) relativ zum Bestand aller Nauplien (April 467, Juli 259, Oktober 297mg C\*m<sup>-3</sup>) sehr gering war und auch bei weitem nicht an die Produktion der Nauplien (April 16, Juli 21, Oktober 14mg C\*m<sup>-2</sup>\*d<sup>-1</sup>) heranreichte.

Fische nach der Metamorphose wurden in den auf die Wassersäule des Bornholmbeckens bezogenen Bilanzen nicht miteinbezogen, da die Altersklasse 0 von Dorsch und Sprotte in Ermangelung geeigneter Daten unberücksichtigt blieb. Dies liegt zum einen an der geringen

Fängigkeit herkömmlicher Netze für Ichtyoplankton einerseits und für Fisch höherer Altersklassen andererseits (KÖSTER, mündl. Mitt.), zum anderen an der Verdriftung der Altersklasse 0 und auch von Larven insbesondere starker Jahrgänge aus dem Laichgebiet des Bornholmbeckens. Bezüglich des Dorsches finden sich Hinweise bei OTTERLIND (1985) und BAGGE et al. (1993), ein Versuch der Modellierung wurde von ARO et al. (1992) unternommen. Bei einer großflächigeren Betrachtung der Stoffflüsse wäre die Altersklasse 0 jedoch zu berücksichtigen. ELMGREN (1984) verdoppelt aus diesem Grunde die Produktion und Konsumption der anderen Altersstadien von Hering und Sprotte. Nach ARRHENIUS & HANSSON (1993) ist der Anteil der Altersklasse 0 an der gesamten Jahresfischkonsumption nicht ganz so hoch. Er liegt für Hering bei 30% und für die Sprotte bei 35%. Unter Berücksichtigung der Saisonalität erhielten sie für Juli und Oktober beim Hering <10 bzw. 50% und bei der Sprotte 0 bzw. 65%. Im April war die Altersklasse 0 gar nicht an der Konsumption beteiligt.

Der Fischkonsumption liegt eine Nahrungszusammensetzung zugrunde, die sich nach dem Angebot richtend, v.a. aus Copepoden und im August auch aus Cladoceren besteht (MANKOWSKI 1947, zitiert von WALDMANN 1959; ARRHENIUS & HANSSON 1993, KÖSTER 1994). Dem wurde auch bei der Ermittlung des Wegfraßes im Oktober 1988 (Tab. 3.2.3.4.) Rechnung getragen. Von einer grundsätzlich anderen Nahrungszusammensetzung berichtet OSTROWSKI (1993), nach dem zumindest im Herbst *Mysis mixta* 80 Gewichts-% des Mageninhalts des Herings im Bornholmbecken ausmacht. Hauptsächlich Copepoden fraßen lediglich kleinere Heringe der Längensklasse von 15,5-20,4cm.

Die Rolle weiterer Freßfeinde im Pelagial des Bornholmbeckens wurde in Kap. 3.1.2.1.7. angesprochen, soweit diesbezügliche Daten für die in dieser Arbeit behandelte konkrete Situation zur Verfügung standen. Darüberhinaus gibt es weitere Arten, die möglicherweise als Freßfeinde für Mesozooplankter in Betracht kommen. Amphipoden, namentlich *Pontoporeia affinis* (*Haustoriidae*) und Gammariden, wurden aus anderen Bereichen der Ostsee berichtet, traten aber weder in den eigenen Fängen auf noch kamen sie in der Literatur für das Bornholmbecken in Betracht. Von den Mysidaceen kommt im Bornholmbecken *Mysis mixta* vor, die sich nach RUDSTAM et al. (1989, 1992) v.a. von Zooplankton ernährt. Sie trat in den eigenen Fängen nicht auf, da sie der Öffnung des 47µm - Einsatzes leicht entkommt. Mit dem 335µm - BIOMOC war sie aber auch nur in „relativ geringen“ Anzahlen gefangen worden (KÖSTER 1994). Dies hat mehrere Gründe. Im April ist nach SHVETSOVA et al. (1992) die Biomasse im Jahresverlauf mit am geringsten. Die neue Generation wird erst im

---

Mai freigesetzt (SALEMAA et al. 1986). Die Jungen halten sich dann vornehmlich in flacheren Gewässern auf (SHVETSOVA et al. 1992), während die Adulten im Sommer Gebiete bevorzugen, in denen das kalte Zwischenwasser direkt über dem Boden liegt. Im Herbst soll sich *M. mixta* in größeren Wassertiefen konzentrieren. Nach SALEMAA et al. (1990) hält *M. mixta* sich wegen des höheren Salzgehaltes in größerer Tiefe auf. Daß im Bornholmbecken trotzdem auch im Oktober kaum Individuen gefangen wurden, läge einzig an der dortigen O<sub>2</sub>- Armut. Nach VÄLIPAKKA (1990) werden Gebiete mit weniger als 2ml/l O<sub>2</sub> in der Tiefe gemieden. Von den Polychaeten käme im Pelagial des Bornholmbeckens *Harmothoe sarsi* (Polynoidae) in Betracht. Dieser Polychaet trat in den eigenen 47µm - Fängen nicht quantitativ und nach KÖSTER (1994) in den 335µm - BIOMOC - Fängen nur unterhalb 70m Tiefe auf. Die Hauptnahrung besteht aus Mesozooplankton und benthopelagischen Organismen (SARVALA 1971). Mit den Larven könne im April bis Juli auch in den oberen Wasserschichten gerechnet werden, wobei der Bereich oberhalb der Thermokline im Juli wegen Bevorzugung niedrigerer Temperaturen gemieden wird. Bis zu 63m Tiefe kommen nach ACKEFORS (1969) auch die Larven eines weiteren Polychaeten, *Pygospio elegans* (Spionidae), vor. Die einzige Art der Chaetognathen im Bornholmbecken ist *Sagitta elegans*. Sie tritt lediglich nach Einstromsituationen und dann nur im salzreichen Bodenwasser auf (WALDMANN 1959, ACKEFORS 1969). Sie gehört nach SCHNACK (1975) und BOYSEN & MÜLLER (1985) zu den rein carnivoren Arten. In den BIOMOC - Fängen soll nach GRØNKJÆR (pers. Mitt.) die Glasgrundel (*Aphia minuta*) aufgetreten sein. Sie ist nach WHEELER (1978) ein oberflächenorientierter Fisch, der sich aber vom Mai bis August zum Laichen und für die anschließende Brutpflege, die das Männchen übernimmt, am Meeresboden aufhält (DUNCKER 1928). Der von KÖSTER (1994) für die zentrale Ostsee noch aufgeführte Lachs (*Salmo salar*) und Hornhecht (*Belone belone*) ernähren sich von Fischen, während die Larven des Hornhechts sich im Küstenbereich aufhalten (OTTERLIND 1984).

### 5. Zusammenfassung

1. Das Ziel der vorliegenden Arbeit bestand hauptsächlich darin, die saisonale Vertikalverteilung des Meso- und vielzelligen Mikrozooplanktons zu untersuchen und zu klären, inwieweit die Dynamik der Zooplanktonpopulationen von dem Nahrungsangebot durch die Primärproduktion („bottom-up control“) oder dem Wegfraß durch Tertiärproduzenten („top-down control“) bestimmt wird.

2. Dazu wurden Zooplankton - Horizontalfänge mit einer Maschenweite von 47µm im Oktober 1988, Juli 1991 und April 1992 im Bornholmbecken durchgeführt. Phyto- und Zooplankton - Daten des Ostsee - Monitoring - Programmes aus dem Bornholmbecken der Jahre 1988-1992 wurden hinzugezogen, um die Tagesaufnahmen in den jeweiligen zeitlichen Rahmen zu setzen und hinsichtlich ihrer Übertragbarkeit auf andere Jahre zu überprüfen.

3. Die Eignung des BIOMOCs (335µm) und seiner Einsätze (47µm) wurde hinsichtlich der Verwendbarkeit für das Meso- und Mikrozooplankton getestet, wobei sich bei einer Schleppgeschwindigkeit von 3kn einzig die Einsätze als für diese Größenordnung geeignet erwiesen.

4. Die Vertikalverteilung von Copepoden - Stadien und von *Fritillaria borealis* wird mehr von Temperatur- als von Salzgehaltspräferenzen bestimmt. Stärker wirkt sich die hydrographische Schichtung in Gestalt der Halokline aus, obwohl diese nicht durchgehend gemieden wird und offensichtlich kein Hindernis beim Übertritt der Tiere ins Tiefenwasser ist. Auch wenn der obere Teil der Wassersäule durchmischt ist, ist innerhalb desselben oft eine Bevorzugung bestimmter Tiefen, auch unabhängig von der Lage des Chlorophyll - Maximums, erkennbar. In der Arten - Zusammensetzung des untersuchten Zooplanktons lassen sich größere tiefenabhängige Gradienten nur bei stabiler Schichtung der Wassersäule, wie sie im Juli vorlag, erkennen.

5. Eine ontogenetische Vertikalwanderung der Copepoden läßt sich nur ansatzweise erkennen. Nauplien tendieren dazu, aufzusteigen und Copepodite zieht es mehr in die Tiefe. Bei *Acartia* und *Temora* traten saisonale Regelmäßigkeiten in der Vertikalverteilung auf. Im Juli bei geschichteter Wassersäule waren die mittleren Tiefen am geringsten und im Oktober am

größten. Wenn Unterschiede im Tiefenschwerpunkt zwischen den Geschlechtern auftraten, wie es bei *Temora* und *Acartia* zumindest zeitweise der Fall war, so bevorzugten die Weibchen stets größere Tiefen als die Männchen.

6. Ein engerer Zusammenhang zwischen der Vertikalverteilung von Copepoden - Stadien und der des Chlorophylls konnte nicht beobachtet werden. Auf Übereinstimmungen mit der Vertikalverteilung der Copepodite oder Nauplien konnte aufgrund fehlender Daten nur das Oktober - Profil der Medusen und für Fischlarven nur das Juli - Profil überprüft werden. Obwohl sich das Medusen - Maximum im Oktober in einer anderen Tiefe befand als das der Copepodite und der Nauplien, konnte für die Copepodite eine signifikante Korrelation zur Vertikalverteilung der Medusen festgestellt werden. Die Tiefe des Maximums der Nauplien und die des Maximums der Copepodite stimmten mit der Tiefe jeweils eines der Maxima der Fischlarven überein. Trotzdem ergaben sich keine signifikanten Korrelationen zwischen der Vertikalverteilung der Nauplien bzw. der der Copepodite und der der Fischlarven.

7. Der Anteil der Nauplien an der Biomasse und Produktion der Copepoden ist generell gering, kann jedoch im April innerhalb der Gattungen die Biomasse und Produktion der Copepodite übertreffen. Die Produktivität (P/B) der Nauplien ist ebenfalls geringer als die der Copepodite. Die Produktivität war bei entsprechender Art und Weise der Ermittlung der Produktion von der Copepodenart, dem Stadium und über die Temperatur von der Vertikalverteilung abhängig.

8. Die aus den Daten des Biologischen Monitoring - Programms (BMP) berechnete mittlere potentielle Jahresproduktion betrug für das Meso- und vielzellige Mikrozooplankton je nach angewandter Methode für die Ermittlung der Copepodenproduktion  $22,1-35,3 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{y}^{-1}$  bei einem Anteil der Copepoden von 84,8%. Die Werte liegen höher, wenn man die verminderte Fängigkeit des WP 2 - Netzes in Betracht zieht.

9. Grundsätzlich erwies sich der Netzfang mit einer Schleppgeschwindigkeit von 3kn als nicht geeignet für die Bestimmung der Häufigkeit von Copepodeneiern, da eine Beschädigung der Eier durch die Fangbedingungen wahrscheinlich ist. Die gefundenen Eier waren nicht in einem bestimmten Tiefenbereich konzentriert. Der spezifischen Dichte der Eier kommt daher offensichtlich nur eine geringere Bedeutung zu. Eine sichere Abschätzung der Eimortalität war

nicht möglich. Sie betrug aber im Höchstfall 100% der Eiproduktion und 30% des Eibestandes. Die geringsten Eimortalitäten wurden im April ermittelt.

10. Anhand der Verhältnisse zwischen den trophischen Ebenen an den Tagen der Probennahme war die weitere Entwicklung des Zooplanktonbestandes im Verlauf des jeweiligen Jahres, wie aus den BMP - Daten ersichtlich, zumindest für April und Juli vorhersehbar. Hinsichtlich des aus der Primärproduktion abgeleiteten Nahrungsangebotes ist die Situation im April für das Zooplankton wesentlich entspannter als im Juli. Der Bestandsrückgang im Juli ist nicht allein auf das die Produktion limitierende Nahrungsangebot und den eher geringen Fraßdruck zurückzuführen.

---

6. Literaturverzeichnis

- ACKEFORS, H. (1966) Plankton and hydrography in the Landsort Deep (Northern Baltic Proper). Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., Sonderbd. 2, 381-385.
- ACKEFORS, H. (1969) Ecological zooplankton investigations in the Baltic Proper 1963-65. Inst. Mar. Res. Lysekil, Ser. Biol. Rep. 18, 1-139.
- ACKEFORS, H. (1981) Zooplankton. In: VOIPIO, A. (ed.) The Baltic Sea. Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam, pp. 238-274.
- ACKEFORS, H., L. HERNROTH, O. LINDAHL & F. WULFF (1978) Ecological production studies of the phytoplankton and zooplankton in the Gulf of Bothnia. Finn. Mar. Res. 244, 116-126.
- ACKEFORS, H. & O. LINDAHL (1979) Primary phytoplankton production in the Baltic Proper, 1973-1976, in relation to secondary zooplankton production. ICES, C.M. 1979/L:32 (mimeo.).
- AHLSTROM, E. H. (1959) Vertical distribution of pelagic fish eggs and larvae off California and Baja California. Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U. S. 60, 107-146.
- ANDERSSON, L., S. CARLBERG, L. EDLER, E. FOGELQVIST, S. FONSELIUS, L. FYRBERG, M. LARSSON, H. PALMÉN, B. SJÖBERG, D. ZUGRADKIN & B. YHLEN (1992): The conditions of the seas around Sweden. Report from the activities in 1991. SMHI Rep. Oceanogr. 14, 56 pp. (schwedisch).
- ARNDT, E. A. & H. STEIN (1973) Das Zooplankton von vier Terminfahrten während des Internationalen Ostseejahres 1969, 1970. Beitr. Meereskunde 32, 33-55.
- ARO, E., K. MYRBERG, A. SALLI, O. BAGGE & J. BAY (1992) Estimation of cod eggs and larvae drift in the southern Baltic in Juli- August 1991 by a two - layer, two dimensional linear flow model: sensitivity tests and verification of the model. ICES, C.M. 1992/J:5 (mimeo.).
- ARRHENIUS, F. & S. HANSSON (1992) Food consumption of herring and sprat in the Baltic Sea. ICES, C.M. 1992/J:7 (mimeo.).
- ARRHENIUS, F. & S. HANSSON (1993) Food consumption of larval, young and adult herring and sprat in the Baltic Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 96, 125-137.
- ARVOLA, L. (1981) Spectrophotometric determination of chlorophyll a and phaeopigments in ethanol extraction. Ann. Bot. Fennici 18, 221-227.
- AUF DEM VENNE (1994) Zur Verbreitung und ökologischen Bedeutung planktischer Ciliaten in zwei verschiedenen Meeresgebieten: Grönlandsee und Ostsee. Ber. Inst. Meereskunde Kiel 262, 160 pp..
- AYUKAI, T. (1987) Predation by *Acartia clausi* (Copepoda, Calanoida) on two species of tintinnids. Mar. Microb. Food Webs 2, 45-52.

- BAGGE, O., J. BAY & E. STEFFENSEN (1993) Fluctuations in abundance of the Baltic cod (*Gadus morhua*) stock in relation to changes in the environment and the fishery. NAFO Sci. Counc. Studies 18, 35-42.
- BAINBRIDGE, R. (1953) Studies on the interrelationships of zooplankton and phytoplankton. J. mar. biol. Ass. U. K. 32, 385-445.
- BANSE, K. (1959) Die Vertikalverteilung planktischer Copepoden in der Kieler Bucht. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch. 15, 357-390.
- BANSE, K. (1964) On the vertical distribution of zooplankton in the sea. Prog. Oceanogr. 2, 53-125.
- BARNES, H. & S. M. MARSHALL (1951) On the variability of replicate plankton samples and some applications of "contagious" series to the statistical distribution of the catches over restricted periods. J. mar. biol. Ass. U. K. 30, 233-263.
- BARY, B. M., J. G. DE STEFANO, M. FORSYTH & J. VAN DEN KERKHOFF (1958) A closing, high - speed plankton catcher for use in vertical and horizontal towing. Pacif. Sci. 12(1), 46-59.
- BEHRENDTS, G., M. VIITASALO, G. BREUEL, E. KOSTRICHKINA, O. SANDSTRÖM, F. MØHLENBERG & P. CISZEWSKI (1990) Zooplankton. In: HELCOM - Second periodic assessment of the state of the marine environment of the Baltic Sea 1984-1988. Background document. Balt. Sea Environ. Proc. 35B, pp. 153-210.
- BELEHRADEK, J. (1935) Temperature and living matter. Protoplasma - Monogr. 8, 277 pp..
- BELEHRADEK, J. (1957) Physiological aspects of heat and cold. A. Rev. Physiol. 19, 59-82.
- BERNER, M., H. MÜLLER & D. NEHRING (1989) The influence of environmental and stock parameters on the recruitment of cod stocks to the east and west of Bornholm, described by regression equations. Rapp. P. - v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 190, 142-146.
- BOIKOVA, E. (1984) Ecological character of protozoans (*Ciliata*, *Flagellata*) in the Baltic Sea. Ophelia, Suppl. 3, 23-32.
- BOYSEN, H. O. & A. MÜLLER (1985) Zooplankton investigation in Bornholm Basin, April 1975. 9th BMB Symposium Turku 1985, Poster.
- BRAFIELD, A. E. & M. J. LEWELLYN (1982) Animal energetics. Blackie, London.
- BRANDT, K. (1898) Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Planktons. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Kiel N.F. 3, 43-90.
- BRAUNS, A. (1942) Die Häufigkeit und vertikale Verteilung der Ceratien und Copepoden im Fehmarnbelt Juli - August 1937. Kieler Meeresforsch. 4, 70-84.
- BÜCKMANN, A. (1969) *Appendicularia*. Fich. Ident. Zooplankton 7, 9 pp..

- BURRIS, J. E. (1980) Vertical migration of zooplankton in the Gulf of Finland. *Am. Midland Nat.* 103, 316-322.
- CARTER, J. C. H. (1965) The ecology of the calanoid copepod *Pseudocalanus minutus* Krøyer in Tessiarsuk, a coastal meromictic lake of northern Labrador. *Limnol. Oceanogr.* 10, 345-353.
- CASSIE, R. M. (1963) Microdistribution of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1, 223-252.
- CASSIE, R. M. (1968) Sample design. In: Tranter, D. J. (ed.) *Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology.* UNESCO Press, Paris, pp. 105-122.
- CLUTTER, R. I. & M. ANRAKU (1968) Avoidance of samplers. In: Tranter, D. J. (ed.) *Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology.* UNESCO Press, Paris, pp. 57-76.
- COOMBS, S. H. & J. L. HÅKANSON (1991): Diel variation in lipid and elemental composition of sprat (*Sprattus sprattus*) larvae at mixed and stratified sites in the German Bight of the North Sea. *ICES, C.M.* 1991/L:49.
- COOMBS, S. H., J. H. NICHOLS, D. V. P. CONWAY, S. MILLIGAN & N. C. HALLIDAY (1992) Food availability for sprat larvae in the Irish Sea. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 72, 821-834.
- CORKETT, C. J. & I. A. McLAREN (1978) The biology of *Pseudocalanus*. *Adv. Mar. Biol.* 15, 1-231.
- CUSHING, D. H. (1962) Patchiness. *Rapp. P. - v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* 153, 152-163.
- CUSHING, D. H. (1975) *Marine ecology and fisheries.* Cambridge University Press, Cambridge [u.a.], 278 pp..
- CUSHING, D.H. & D. S. TUNGATE (1963) Studies of a *Calanus* patch I. The identification of a *Calanus* patch. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 43, 327-337.
- DAGG, M. (1977) Some effects of patchy food environments on copepods. *Limnol. Oceanogr.* 22, 99-107.
- DARO, M. H. (1988) Migratory and grazing behavior of copepods and vertical distribution of phytoplankton. *Bull. mar. sci.* 43(3), 710-729.
- DELLA CROCE, N. (1974) *Cladocera.* *Fich. Ident. Zooplankton* 143, 4 pp..
- DIETRICH, G., K. KALLE, W. KRAUSS & G. SIEDLER (1975) *Allgemeine Meereskunde.* Gebrüder Bornträger Verlag, Berlin, Stuttgart, 593 pp..

- DIETRICH, G. & R. KÖSTER (1974a) Geschichte der Ostsee. In: MAGAARD, L. & G. RHEINHEIMER (eds.) Meereskunde der Ostsee. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 5-10.
- DIETRICH, G. & R. KÖSTER (1974b) Bodengestalt und Bodenbedeckung. In: MAGAARD, L. & G. RHEINHEIMER (eds.) Meereskunde der Ostsee. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 11-18.
- DIETRICH, G. & F. SCHOTT (1974) Wasserhaushalt und Strömungen. In: MAGAARD, L. & G. RHEINHEIMER (eds.) Meereskunde der Ostsee. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 33-42.
- DIGBY, P. S. B. (1950) The biology of the small planktonic copepods of Plymouth. J. mar. biol. Ass. U. K. 29, 393- 438.
- DIGBY, P. S. B. (1954) The biology of the marine planktonic copepods of Scoresby Sound, East Greenland. J. Animal. Ecol. 23, 298-338.
- DRIVER, H. (1908) Das Ostseeplankton der vier deutschen Terminfahrten im Jahre 1905. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Kiel N.F. 10, 109-128.
- DUNCKER, G. (1928) *Gobiiformes*. In: Tierwelt der Nord- und Ostsee 12g. Grimpe & Wagler, Leipzig, pp. 121-148.
- EDMONDSON, W. T. & G. G. WINBERG (eds., 1971) A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters. IPB Handbook 17, 358 pp..
- ELLERTSEN, B., P. FOSSUM, P. SOLEMDAHL & S. SUNDBY (1989) Relation between temperature and survival of eggs and first - feeding larvae of northeast Arctic cod (*Gadus morhua* L.). Rapp. P. - v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 191, 209-219.
- ELMGREN, R. (1984) Trophic dynamics in the enclosed, brackish Baltic Sea. Rapp. P. - v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 183, 152-169.
- ENRIGHT, J. T. (1977) Diurnal vertical migration: Adaptive significance and timing. Part1. Selective advantage: A metabolic model. Limnol. Oceanogr. 22(5), 856-872.
- ENRIGHT, J. T. & H. - W. HONEGGER (1977) Diurnal vertical migration: Adaptive significance and timing. Part 2. Test of the model: Details of timing. Limnol. Oceanogr. 22(5), 873-886.
- ERIKSSON, S. (1973a) The biology of marine planktonic *copepoda* on the west coast of Sweden. Zoon 1, 37-68.
- ERIKSSON, S. (1973b) Preliminary zooplankton investigations in the Öregrund Archipelago (Southwestern Bothnian Sea) during the summer 1970. Zoon 1, 95-111.
- FARRAN, G. R. (1948a) *Copepoda: Calanoida*. Family: *Centropagidae*. Fich. Ident. Zooplancton 11, 4 pp..

- FARRAN, G. R. (1948b) *Copepoda: Calanoida*. Family: *Acartiidae*. Genus: *Acartia*. Fich. Ident. Zooplankton 12, 4 pp..
- FARRAN, G. R. & W. VERVOORT (1951) *Copepoda: Calanoida*. Family: *Pseudocalanidae*. Genus: *Pseudocalanus*, *Microcalanus*. Fich. Ident. Zooplankton 37, 4pp..
- FENAUX, R. (1976) Croissance et production chez *Fritillaria pellucida* (*Appendicularia*) dans la baie de Villefranche - sur - Mer, France. Mar. Biol. 34, 229-238.
- FLEMINGER, A. & R. I. CLUTTER (1965) Avoidance of towed nets by zooplankton. Limnol. Oceanogr. 10(1), 96-104.
- FLEMINGER, A. (1967) Taxonomy, distribution, and polymorphism in the *Labidocera jollae* group with remarks on evolution within the group (*Copepoda: Calanoida*). U. S. Natl. Mus. Proc. 120, 1-61.
- FOLKVORD, A., V. ØIESTAD & P. G. KVENSETH (1994) Growth patterns of three cohorts of Atlantic cod larvae (*Gadus morhua* L.) studied in a macrocosm. ICES J. mar. Sci. 51, 325-336.
- FONSELIUS, S. & D. NEHRING (1990) Regional assessment of oxygen conditions. Bornholm Basin. In: HELCOM - Second periodic assessment of the state of the marine environment of the Baltic Sea 1984-1988. Background document. Balt. Sea Environ. Proc. 35B, pp. 81.
- FRANCK, H. (1985) Zur jahreszeitlichen Variation des thermohalinen Geschehens im westlichen Bornholmbecken. Beitr. Meereskunde 53, 3-16.
- FRANSZ, H. G., S. R. GONZALES & W. C. M. GONZALES (1989) Fecundity as a factor controlling the seasonal population cycle in *Temora longicornis* (*Copepoda, Calanoida*). In: RYLAND, J. S. & P. A. TYLER (eds.) Reproduction, genetics and distributions of marine organisms. Olsen & Olsen, Fredensborg, pp. 83-90.
- FROST, B. W. (1989) A taxonomy of the marine calanoid copepod genus *Pseudocalanus*. Can. J. Zool. 67, 525-551.
- GAMBLE, J. C. & E. D. HOUDE (1984) Growth, mortality and feeding of cod (*Gadus morhua* L.) larvae in enclosed water columns and in laboratory tanks. In: DAHL, E., D. S. DANIELSSEN, E. MOKSNESS and P. SOLEMDAL (eds.) The propagation of cod *Gadus morhua* L.. Flødevigen rapportser. 1, 123-143.
- GAEDGE, U. (1990) Population dynamics of the calanoid copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia tonsa* in the Ems - Dollart Estuary: a numerical simulation. Arch. Hydrobiol. 118, 185-226.
- GEPTNER, M. V., A. N. ZAIKIN & Y. A. RUDYAKOV (1990) Dead copepods in plankton: facts and hypotheses. Oceanology 30, 99-102.

- GIFFORD, D. J. & M. J. DAGG (1991) The microzooplankton - mesozooplankton link: consumption of planktonic protozoa by the calanoid copepods *Acartia tonsa* Dana and *Neocalanus plumchrus* Murukawa. Mar. Microb. Food Webs 5(1), 161-177.
- GLIWICZ, M. Z. & J. PIJANOWSKA (1988) Effect of predation and resource depth distribution on vertical migration of zooplankton. Bull. Mar. Sci. 43, 695-709.
- GRANDORI, R (1912) Studi sullo sviluppo larvale dei copepodi pelagici. Redia 8, 360-457.
- GRAUMANN, G. B. (1973) Investigations of factors influencing fluctuations in abundance of Baltic cod. Rapp. P. - v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 164, 73-76.
- GRAUMANN, G. B. (1974) Investigations on the spawning of Baltic cod in 1968 to 1970. Rapp. P. - v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 166, 7-9.
- GRICE, G. D. & N. H. MARCUS (1981) Dormant eggs of marine copepods. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 19, 125-140.
- GRIFFITHS, F. B., G. H. BROWN, D. D. REID & R. R. PARKER (1984) Estimation of sample zooplankton abundance from Folsom splitter sub-samples. J. Plankton. Res. 6(5), 721-731.
- GRØNKJÆR, P. (1994) Vertikal fordeling af torskelarver (*Gadus morhua* L.) i Bornholm Bassinet. Danish Marine Scientists meeting. Odense 1994, Poster.
- GRØNKJÆR, P. (in Vorb.) Vertical distribution, nutritional condition and growth of cod larvae in the Bornholm Basin. Progressionsbericht zur Dissertation, Universität Aarhus.
- GROSS, F. & J. E. G. RAYMONT (1942) The specific gravity of *Calanus finmarchicus*. Proc. R. Soc. Edinb. (Sect. B) 61, 288-296.
- GUERRERO, F., J. M. BLANCO & V. RODRIGUEZ (1994) Temperature - dependent development in marine copepods: a comparative analysis of models. J. Plankton Res. 16(1), 95-103.
- HANEY, J. F. (1988) Diel patterns of zooplankton behavior. Bull. Mar. Sci. 43(3), 583-603.
- HANSEN, F. C. (1992) Zooplankton - Grazing an *Phaeocystis* mit besonderer Berücksichtigung der calanoiden Copepoden. Ber. Inst. Meereskunde Kiel 229, 137 pp..
- HANSSON, S., L. G. RUDSTAM & S. JOHANSSON (1990) Are marine planctonic invertebrates food limited? The case of *Mysis mixta* (Crustacea, Mysidacea) in the Baltic Sea. Oecologia 84, 430- 432.
- HARDY, A. C. (1936) The continuous plankton recorder. Discovery Rep. 11, 457-510.

- HARRIS, R. P. (1988) Interactions between diel vertical migratory behavior of marine zooplankton and the subsurface chlorophyll maximum. *Bull. Mar. Sci.* 43(3), 663-674.
- HARRIS, R. P. & G. A. PAFFENHÖFER (1976a) Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Temora longicornis* Müller. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 56, 675-690.
- HARRIS, R. P. & G. A. PAFFENHÖFER (1976b) The effect of food concentration on cumulative ingestion and growth efficiency of two small marine planktonic copepods. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 56, 875-888.
- HAURY, L. R., J. A. MCGOWAN & P. H. WIEBE (1978) Patterns and processes in the time-space scales of plankton distribution. In: STEELE, J. H. (ed.) *Spatial pattern in plankton communities*. Plenum Press, pp. 277-327.
- HEERKLOSS, R., H. ARNDT, J. HELLWIG, U. VIETINGHOFF, F. GEORGI, B. WESSEL & W. SCHNESE (1984) Consumption and assimilation bei zooplankton related to primary production in the baltic coastal water inlet Barther Bodden. *Limnologica* 15(2), 387-394.
- HEERKLOSS, R., U. BRENNING & M. RING (1990) Secondary production of calanoids (*Copepoda*, *Crustacea*) in brackish waters of the southern Baltic. *Limnologica* 20(1), 65-69.
- HEERKLOSS, R. & VIETINGHOFF, U. (1981) Biomasseäquivalente planktischer und benthischer Organismen in der Darss - Zingster Boddenkette. *Wiss. Z. Univ. Rostock, Math. - nat. R.* 30(4/5), 31-36.
- HEINBOKEL, J. F., D. W. COATS, K. W. HENDERSON & M. A. TYLER (1988) Reproduction rates and secondary production of three species of the rotifer genus *Synchaeta* in the estuarine Potomac river. *J. Plankton Res.* 10(4), 659-672.
- HELCOM (1983) Guidelines for the Baltic Monitoring Programme for the second stage. *Balt. Sea Environ. Proc.* 12, 251 pp..
- HELCOM (1988) Guidelines for the Baltic Monitoring Programme for the third stage. *Balt. Sea Environ. Proc.* 27D, 164 pp..
- HELCOM (1991) Third biological intercalibration workshop. *Balt. Sea Environ. Proc.* 38, 153 pp..
- HENSCHEL, J. (1939) Vertikale Wanderungen und unperiodische Schwankungen des Copepoden - Planktons im Fehmarnbelt, Juni/ Juli 1936. *Kieler Meeresforsch.* 3, 99-113.
- HENSEN, V. (1887) Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. *Wiss. Meeresunters.* 5, 1-106.

- HENSEN, V. (1893) Das Plankton der östlichen Ostsee und des Stettiner Haffs. Sechster Bericht der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere, in Kiel für die Jahre 1887-1891. XVII.-XXI. Jahrgang, 104-137.
- HENTSCHEL, E. (1952) Untersuchungen über das Plankton des Bornholmbeckens. Ber. Deutsch. Wiss. Komm. N.F. 12, 215-315.
- HERMAN, A. W. (1988) Simultaneous measurement of zooplankton and light attenuation with a new optical plankton counter. Cont. Shelf Res. 8(2), 205-221.
- HERMAN, A. W. (1992) Design and calibration of a new optical plankton counter capable of sizing small zooplankton. Deep-sea Res. 39(3/4), 395- 415.
- HERNROTH, L. (1975) Zooplankton biomass estimation - a short description and comparison of two methods. Internal report, Inst. Mar. Res. Lysekil, 9 pp..
- HERNROTH, L. (ed., 1985) Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. - Mesozooplankton biomass assessment by the individual volume technique. BMB Publ. 10, 32 pp..
- HERNROTH, L. & ACKEFORS, H. (1979) The zooplankton of the Baltic Proper - a long-term investigation of the fauna, its biology and ecology. Rep. Fish. Bd. Sweden Inst. Mar. Res. 2, 1-60.
- HERRA, T. (1988) Recruitment variability of sprat in the southern Baltic - survival during the egg and larval stage. ICES, C.M. 1988/L:22 (mimeo.).
- HORWOOD, J. W. & R. M. DRIVER (1976) A note on the theoretical subsampling distribution of macroplankton. J. Cons. Int. Explor. Mer 36, 274-276.
- HOUDE, E. D. (1989) Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: Temperature and implied latitudinal effects. Fish. Bull. 87(3), 471-495.
- HOWELL, D. C. (1987) Statistical methods for psychology. 3rd ed..Duxbury Pr., Belmont/Calif., 693pp..
- HUMPHREYS, W. F. (1979) Production and respiration in animal populations. J. Animal. Ecol. 48, 427-453.
- HUNTLEY, M. E. & E. R. BROOKS (1982) Effects of age and food availability on diel vertical migration of *Calanus pacificus*. Mar. Biol. 71, 23-31.
- HUNTLEY, M. E. & F. ESCRITOR (1991) Dynamics of *Calanoides acutus* (Copepoda: Calanoida) in Antarctic coastal waters. Deep-sea Res. 38, 1145- 1167.
- HUNTLEY, M. E. & M. D. G. LOPEZ (1992) Temperature-dependent production of marine copepods: a global synthesis. Am. Nat. 140(2), 201-242.
- IANORA, A. & L. SANTELLA (1991) Diapause embryos in the neustonic copepod *Anomalocera patersoni*. Mar. Biol. 108, 387-394.

- IKEDA, T. (1977) The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. II. Effect of oxygen saturation on the respiration rate. *Bull. Plankton Soc. Japan* Vol. 24(1), 19-28.
- IKEDA, T. (1985) Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.* 85, 1-11.
- JANAS, U. & Z. WITEK (1993) The occurrence of medusae in the southern Baltic and their importance in the ecosystem, with special emphasis on *Aurelia aurita*. *Oceanologia* 34, 69-84.
- JOCHEM, F. (1990) Zur Struktur und Dynamik autotropher Ultraplankton - Gemeinschaften in marinen Warmwasser - Ökosystemen. *Ber. Inst. Meereskunde Kiel* 195, 220 pp..
- JOHNSON, J. K. (1980) Effects of temperature and salinity on production and hatching of dormant eggs of *Acartia californiensis* (Copepoda) in an Oregon estuary. *Fish. Bull.* 77, 567-584.
- JONSSON, P. R. & P. TISELIUS (1990) Feeding behaviour, prey detection and capture efficiency of the copepod *Acartia tonsa* feeding on planktonic ciliates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60, 35-44.
- KAHRU, M., S. NÖMMANN, M. SIMM & K. VILBASTE (1986) Plankton distributions and processes in the baltic boundary zones. In: NIHOUL, J. C. J. (ed.) *Marine Interfaces Ecohydrodynamics*. Elsevier Oceanography Series 42. Elsevier, Amsterdam [u.a.].
- KANKAALA, P. (1983) Resting eggs, seasonal dynamics, and production of *Bosmina longispina maritima* (P. E. Müller) (Cladocera) in the northern Baltic Proper. *J. Plankton Res.* 5(1), 53-69.
- KANKAALA, P. (1984) A quantitative comparison of two zooplankton sampling methods, a plankton trap and a towed net, in the Baltic. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 69(2), 277-287.
- KANKAALA, P., E. ALASAARELA & A. SUNDBERG (1984) Phytoplankton and zooplankton production in the northeastern and central Bothnian Bay - a review of studies carried out in 1968-1978. *Ophelia*, Suppl. 3, 69-88.
- KANKAALA, P. & S. JOHANSSON (1986) The influence of individual variation on length biomass regressions in three crustacean zooplankton species. *J. Plankton Res.* 8(6), 1027-1038.
- KANKAALA, P. (1987) Structure, dynamics and production of mesozooplankton community in the Bothnian Bay, related to environmental factors. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 72, 121-146.
- KIØRBOE, T., F. MØHLENBERG & P. TISELIUS (1988) Propagation in marine planktonic copepods: Production and mortality of eggs. In: BOXSHALL, G. A. & H. K. SCHMINKE (eds.) *Biology of copepods*. Kluwer Academic Publishers, Den Haag, pp. 219-225.

- KIØRBOE, T. & T. G. NIELSEN (1994) Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. I. Copepods. *Limnol. Oceanogr.* 39, 493-507.
- KIØRBOE, T. & M. SABATINI (1994) Reproductive and life cycle strategies in egg-carrying cyclopoid and free-spawning calanoid copepods. *J. Plankton Res.* 16(10), 1353-1366.
- KLEIN- BRETELER, W. C. M. (1982) The life stages of four pelagic copepods (*Copepoda*, *Calanoida*), illustrated by a series of photographs. *Neth. Inst. Sea Res. Publ. Ser.* 6, 32 pp..
- KLEPPEL, G. S., D. FRAZEL, R. E. PIEPER & D. V. HOLLIDAY (1988) Natural diets of zooplankton off southern California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 449, 231-241.
- KÖSTER, F.- W., W. SCHÖBER, A. KORVES & R. SCHNEIDER (1990) Tank experiments on board: a useful tool for the estimation of stomach evacuation rates? ICES, C.M. 1990/G:34 (mimeo.).
- KÖSTER, F.- W. (1992) Predation by herring and sprat on cod eggs and larvae in the Bornholm Basin - preliminary results. ICES, C.M. 1992/J:41.
- KÖSTER, F.- W. (1994) Der Einfluß von Bruträubern auf die Sterblichkeit früher Jugendstadien des Dorsches (*Gadus morhua*) und der Sprotte (*Sprattus sprattus*) in der zentralen Ostsee. *Ber. Inst. Meereskunde Kiel* 261.
- KOSTRICHKINA, E. M., A. K. YURKOVSKIS, V. BERZIN'SH & R. Ya. LINE (1985) On the influence of oceanographic conditions on the long-term abundance dynamics of zooplankton in the Gulf of Riga. ICES C.M. 1985/L:5 (mimeo.).
- KOSZTEYN, J. (1983) Differences in the species composition of mesozooplanktonic communities in the southern Baltic in July, 1981. ICES, C.M. 1983/L:11 (mimeo.).
- KOZOVA, O. M. & V. N. MELNIK (1978) Instruction how to treat samples of plankton by counting method. Irkutsk, 51 pp. (russ.).
- KRAEFFT, F. (1910) Über das Plankton in Ost- und Nordsee und den Verbindungsgebieten, mit besonderer Berücksichtigung der Copepoden. *Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel* 11, 29-99.
- KRAJEWSKA- SOLTYS, A. & T. B. LINKOWSKI (1994) Densities of potential prey for cod larvae in deep-water basins of the southern Baltic. ICES, C.M. 1994/J:17 (mimeo.).
- KRAUSS, W. & B. BRÜGGE (1991) Wind-produced water exchange between the deep basins of the Baltic Sea. *J. Phys. Oceanogr.* 21, 373-384.
- LAEVASTU, T. (1962) The adequacy of plankton sampling. *Rapp. P. - v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 153, 66-73.

- LAMPERT, W. (1993) Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: New evidence for the predator avoidance hypothesis. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 39, 79-88.
- LANDRY, M. R. (1978) Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon in San Juan Island, Washington. Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 63, 77-119.
- LANDRY, M. R. (1983) The development of marine calanoid copepods with comment on the isochronal rule. Limnol. Oceanogr. 28(4), 614-624.
- LASKER, R. (1975) Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. Fish. Bull. 73, 453-462.
- LASSIG, J. & A. NIEMI (1978) Vertical distribution and diurnal fluctuations of zooplankton in the Gotland Deep, June 1969, a Baltic Year study. Preliminary report. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 4, 188-193.
- LAST, J. M. (1978) The food of four species of pleuronectiform larvae in the eastern English Channel and southern North Sea. Mar. Biol. 45, 359-368.
- LAST, J. M. (1979) The food of larval turbot *Scophthalmus maximus* L. from the west central North Sea. J. Cons. Int. Explor. Mer 38(3), 308-313.
- LAST, J. M. (1980) The food of twenty species of fish larvae in the west-central North Sea. Fisheries Research Technical Report, MAFF Directorate of Fisheries Research, Lowestoft, no. 60, 44 pp..
- LEHMANN, A. (1992) Ein dreidimensionales baroklines wirbelauflösendes Modell der Ostsee. Ber. Inst. Meereskunde Kiel 231, 104 pp...
- LEMMETYINEN, R. & J. MANKKI (1975) The three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the food chains of the northern Baltic. Merentutkimuslait. Julk./ Havsforskningsinst. Skr. 239, 155-161.
- LENZ, J. (1977) On detritus as a food source for pelagic filter-feeders. Mar. Biol. 41, 39-48.
- LENZ, J., D. SCHNACK, D. PETERSEN, J. KREIKEMEIER, B. HERMANN, S. MEES & K. WIELAND (1995) The Ichthyoplankton Recorder: A video recording system for in-situ studies of small-scale plankton distribution patterns. ICES J. mar. Sci. (im Druck).
- LEPPÄNEN, J.- M. & J.- E. BRUUN (1988) Cycling of organic matter during the vernal growth period in the open northern Baltic Proper. IV. Ciliate and mesozooplankton species composition, biomass, food intake, respiration, and production. Finn. Mar. Res. 255, 55-78.

- LIGNELL, R., A.- S. HEISKANEN, H. KUOSA, K. GUNDERSEN, P. KUUPPO-LEINIKKI, R. PAJUNIEMI & A. UITTO (1993) Fate of a phytoplankton spring bloom: sedimentation & carbon flow in the planktonic food web in the northern Baltic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 94, 239-252.
- LINDAHL, O. (1977) Studies on the production of phytoplankton and zooplankton in the Baltic in 1976, and a summary of results from 1973-1976. *Medd. Havsfiskelab. Lysekil* 220, 1-30 (mimeo.).
- LINDAHL, J. A. (1986) Dormant eggs of calanoid copepods in sea-bed sediments of the English Channel and southern North Sea. *J. Plankton Res.* 8, 399-400.
- LINDQUIST, A. (1959) Studien über das Zooplankton der Bottensee II. Zur Verbreitung und Zusammensetzung des Zooplanktons. *Inst. Mar. Res. Lysekil, Ser. Biol. Rep.* 11, 1-136.
- LOHMANN, H. (1908) Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Kiel N.F.* 11, 129-370.
- LONGHURST, A. R. & D. L. R. SEIBERT (1967) Skill in the use of Folsom's plankton sample splitter. *Limnol. Oceanogr.* 12, 334-335.
- LONSDALE, D. J. (1981) Influence of age-specific mortality on the life history of two estuarine copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5, 333-340.
- LOZÁN, J. L. (1992) *Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler.* Paul Parey Verlag, Hamburg, 237pp..
- MACKAS, D. & R. BOHRER (1976) Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 25, 77-85.
- MADHUPRATAP, M. (1994) Studies on resting eggs of zooplankton (*Copepoda* and *Cladocera: Crustacea*) from the Kiel Bay and adjacent waters (western Baltic). Final Report, *Inst. f. Meereskunde Kiel* (mimeo.).
- MAMAIEVA, N. V. (1988) Ciliates as a component of planktonic communities in the open regions of the Baltic Sea. *Sov. J. Mar. Biol.* 14(4), 207-210.
- MANKOWSKI, W. (1947) Feeding and food of the sprat (*Clupea sprattus*) in the middle Baltic. *Arch. Hydrobiol. i Rybactwa Tom XIII* (polnisch).
- MANKOWSKI, W. (1951) Biological changes in the Baltic in the last fifty years. *Rep. of the Sea Fisheries Inst. Gdynia* 6 (polnisch).
- MARGONSKI, P. & K. HORBOWA (1994) Co-occurrence of medusae and cod eggs in the Bornholm Basin. *ICES, C.M.* 1994/J:18 (mimeo.).
- MARIN, V. (1987) The oceanographic structure of the eastern Scotia Sea - IV. Distribution of copepod species in relation to hydrography 1981. *Deep-Sea Res.* 34, 105-121.

- MARSHALL, S. M. (1949) On the biology of the small copepods in Loch Striven. J. mar. biol. Ass. U. K. 28, 45-122.
- MARSHALL, S. M. & A. P. ORR (1955) The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Oliver & Boyd, Edinburgh, 188 pp..
- MARTENS, P. (1976) Die planktischen Sekundär- und Tertiärproduzenten im Flachwasserökosystem der westlichen Ostsee. Kieler Meeresforsch. Sdh. 3, 60-71.
- MATTHÄUS, W. (1993) Major inflows of highly saline water into the Baltic Sea - A review. ICES, C.M. 1993/C:52 (mimeo.).
- MATTHÄUS, W. & S. CARLBERG (1990) Hydrographical conditions. Bornholm Basin. In: HELCOM - Second periodic assessment of the state of the marine environment of the Baltic Sea 1984-1988. Background document. Balt. Sea Environ. Proc. 35B, pp. 41-43.
- Mc EWEN, E. F., M. W. JOHNSON & T. R. FOLSOM (1954) A statistical analysis of the performance of the Folsom plankton sample splitter based upon test observations. Arch. Met. Geophys. Bioclimatol. Ser. A 7, 502-527.
- McGOWAN, J. A. & V. FRAUNDORF (1966) The relationship between size of net used and estimates of zooplankton diversity. Limnol. Oceanogr. 11(3), 456-469.
- McLAREN, I. A. (1963) Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration. J. Fish. Res. Bd. Canada 20(3), 685-727.
- McLAREN, I. A. (1978) Generation lengths of some temperate marine copepods: estimation, prediction, and implications. J. Fish. Res. Board Can. 35, 1330-1342.
- McLAREN, I. A., J.- M. SÉVIGNY & C. J. CORKETT (1989) Temperature-dependent development in *Pseudocalanus* species. Can. J. Zool. 67, 559-564.
- MILLER, C. B., J. K. JOHNSON & D. R. HEINLE (1977) Growth rules in the marine copepod genus *Acartia*. Limnol. Oceanogr. 22, 326-335.
- MILLER, D. (1961) A modification of the small Hardy plankton sampler for simultaneous high-speed plankton hauls. Bull. mar. Ecol. 5, 165-172.
- MEYERHÖFER, M. (1994) Plankton - Pigmente und deren Abbauprodukte als Biomarker zur Beschreibung und Abschätzung der Phytoplankton - Sukzession und -Sedimentation im Nordatlantik. Ber. Inst. Meereskunde Kiel 251, 188 pp..
- MØHLENBERG, F. (1987) A submersible net-pump for quantitative zooplankton sampling; comparison with conventional net sampling. Ophelia 27(2), 101-110.
- MÜLLER, A. & F. ZUZARTE (1989) Vertical distribution, seasonal composition and abundance of zooplankton in the Bornholm Basin, Baltic in 1987. 11th BMB Symposium, Szczecin 1987, Poster.

- MUNK, P. (1993) Differential growth of larval sprat *Sprattus sprattus* across a tidal front in the eastern North Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 99, 17-27.
- MUNK, P. & T. G. NIELSEN (1994) Trophodynamics of the plankton community at Dogger Bank: predatory impact by larval fish. J. Plankton Res. 16(9), 1225-1245.
- NICHOLS, J. H. & A. B. THOMPSON (1991) Mesh selection of copepodite and nauplius stages of four calanoid copepod species. J. Plankton Res. 13(3), 661-671.
- NIELSEN, T. G. & T. KIØRBOE (1991) Effects of a storm event on the structure of the pelagic food web with special emphasis on planktonic ciliates. J. Plankton Res. 13(1), 35-51.
- OBBERG, M. (1906): Die Metamorphose der Plankton - Copepoden der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. 9, 37-103.
- OGILVIE, H. E. (1953) Copepod nauplii (1). Fich. Ident. Zooplankton 50, 4 pp..
- OHLDA, S., D. SCHNACK & U. WALLER (1991) Development of Baltic cod eggs at reduced oxygen concentration levels. ICES, C.M. 1991/J:31 (mimeo.).
- OMORI, M. & T. IKEDA (1984) Methods in marine zooplankton ecology. John Wiley & Sons, New York, 332 pp..
- OSTROWSKI, J. (1993) Effects of sampling site on the herring food composition in the southern Baltic. ICES, C.M. 1993/J:12 (mimeo.).
- OTTEN, P. (1913) Quantitative Untersuchungen über die Copepoden des Fehmarnbeltes und ihre Entwicklungsstadien. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Kiel N.F. 15, 251-302.
- OTTERLIND, G. (1984) On fluctuations of the Baltic cod stock. ICES, C.M. 1984/J:14 (mimeo.).
- OTTERLIND, G. (1985) Cod migration and transplantation experiments in the Baltic. Z. Angew. Ichthyol. 1(1), 3-16.
- PAFFENHÖFER, G. A. & R. P. HARRIS (1979) Laboratory culture of marine holozooplankton and its contribution to studies of marine planktonic food webs. Adv. Mar. Biol. 16, 211-308.
- PAFFENHÖFER, G. A. & J. D. H. STRICKLAND (1970) A note of the feeding of *Calanus helgolandicus* on detritus. Mar. Biol. 5, 97-99.
- PAFFENHÖFER, G. A. & K. B. VAN SANT (1985) The feeding response of a marine planktonic copepod to quantity and quality of particles. Mar. Ecol. Prog. Ser. 27, 55-65.
- PAULI, H.- R. (1991) Estimates of rotifer productivity in Lake Constance: A comparison of methods. Verh. Internat. Verein. Limnol. 24, 850-853.

- PECHEN- FINENKO, G. A. (1987) The nutritive value of the detritus for the marine planktonic animals. Production et relations trophiques dans les écosystèmes marins. IFREMER Act. Coll. 5, 171-180.
- PESTA, O. (1940) *Copepoda non parasita*. In: Grimpe, G. & E. Wagner (eds.) Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Bd. X. Becker und Erler Kom. - Ges., Leipzig, pp. X.c29-X.c72.
- PETERS, R. H. & J. A. DOWNING (1984) Empirical analysis of zooplankton filtering and feeding rates. Limnol. Oceanogr. 29(4), 763-784.
- PETERSEN, D. (1991) Untersuchungen zur Nahrungsbiologie von Zooplanktonpopulationen in der mittleren Ostsee. Diplomarbeit Universität Kiel (mimeo.).
- PETERSON, W. T. & W. J. KIMMERER (1994) Processes controlling recruitment of the marine calanoid copepod *Temora longicornis* in Long Island Sound. Limnol. Oceanogr. 39(7), 1594-1605.
- PLATT, T., G. W. HARRISON, M. R. LEWIS, W. K. W. LI, S. SATHYENDRANATH, R. E. SMITH & A. F. VEZINA (1989) Biological production of the oceans: The case for a consensus. Mar. Ecol. Prog. Ser. 52, 77-88.
- PLIKSHS, M., M. KALEJS & G. GRAUMANN (1993) The influence of environmental conditions and spawning stock size on the year-class strength of the eastern Baltic cod. , C.M. 1993/J:22 (mimeo.).
- POLLEHNE, F. (1977) Aspekte der räumlichen und zeitlichen Verteilung von Zooplanktonpopulationen in abgeschlossenen Wasserkörpern in der Kieler Bucht. Diplomarbeit, Universität Kiel (mimeo.).
- PORUMB, F. I. (1971) Sur la biologie des copepodes pelagiques des eaux roumaines de la mer Noire. Cercetari marine 1, 129-147.
- POSTEL, A., L. POSTEL & H. HANTKE (1991) Untersuchungen zur raum - zeitlichen Verteilung der Heringslarvennahrung von April bis Juni 1988 im südlichen Greifswalder Bodden. Fischerei- Forsch. 29, 43-55.
- POULET, S. A. (1976) Feeding of *Pseudocalanus minutus* on living and non-living particles. Mar. Biol. 34, 117-125.
- POULET, S. A. (1983) Factors controlling utilization of non-algal diets by particle grazing copepods. A review. Oceanol. Acta 6(3), 221-234.
- RAYMONT, J. E. G. (1983) Plankton and productivity in the oceans. Vol. II. Zooplankton. 2nd ed.. Pergamon Press, Oxford, 824 pp..
- RENK, H., J. NAKONIECZNY, S. OCHOCKI & K. GROMISZ (1985) Long-term changes of phytoplankton and zooplankton biomass in southern Baltic. ICES, C.M. 1985/L:28 (mimeo.).

- RENK, H., J. NAKONIECZNY, S. OCHOCKI & Z. LORENZ (1988) Primary production and chlorophyll a in the Southern Baltic in 1987. ICES, C.M. 1988/L:21 (mimeo.).
- ROMAN, M. R. (1984) Utilization of detritus by the copepod *Acartia tonsa*. Limnol. Oceanogr. 29, 949-959.
- ROTHER, F. (1942) Quantitative Untersuchungen über die Planktonverteilung in der östlichen Ostsee. Ber. Deutsch. Wiss. Komm. N.F. 10, 291-368.
- RUDSTAM, L. G., K. DANIELSSON, S. HANSSON & S. JOHANSSON (1989) Diel vertical migration and feeding patterns of *Mysis mixta* (Crustacea, Mysidacea) in the Baltic Sea. Mar. Biol. 101, 43-52.
- RUDSTAM, L. G., S. HANSSON, S. JOHANSSON & U. LARSSON (1992) Dynamics of planktivory in a coastal area of the northern Baltic Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 80, 159-173.
- RUDSTAM, L. G., S. HANSSON & U. LARSSON (1986) Abundance, species composition and production of mysid shrimps in a coastal area of the northern Baltic Proper. Ophelia, Suppl. 4, 225-238.
- RYTHER, J.H. (1969) Photosynthesis and fish production in the sea. Science 166, 72-76.
- SALEMAA, H., K. TYYSTJÄRVI - MUURONEN & E. ARO (1986) Life histories, distribution and abundance of *Mysis mixta* and *Mysis relicta* in the northern Baltic Sea. Ophelia, Suppl. 4, 239-247.
- SALEMAA, H., I. VUORINEN & P. VÄLIPAKKA (1990) The distribution and abundance of *Mysis* populations in the Baltic Sea. Ann. Zool. Fenn. 27, 253-257.
- SALZEN, E. A. (1956) The density of the eggs of *Calanus finmarchicus*. J. mar. biol. Ass. U.K. 35, 549-554.
- SAMEOTO, D. D., L. O. JAROSZYNSKI & W. B. FRASER (1980) BIONESS, a new design in multiple net zooplankton samplers. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37, 722-724.
- SAMEOTO, D. D. (1984) Environmental factors influencing diurnal distribution of zooplankton and ichthyoplankton. J. Plankton Res. 6(5), 767-792.
- SARS, G. O. (1903) An account of the crustacea of Norway. *Copepoda calanoida*. Bergen Museum IV, 167 pp..
- SARVALA, J. (1971) Ecology of *Harmothoe sarsi* (Malmgren) (Polychaeta, Polynoidae) in the northern Baltic area. Ann. Zool. Fenn. 8, 231-309.
- SCHNACK, S. B. (1975) Untersuchungen zur Nahrungsbiologie der Copepoden (Crustacea) in der Kieler Bucht. Diss. Universität Kiel (mimeo.).
- SCHNACK, S. B. (1978) Seasonal change of zooplankton in Kiel Bay. III Calanoid copepods. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 4, 201-209.

- SCHNACK, S. B. (1982) The structure of the mouth parts of copepods in Kiel Bay. Meeresforsch. 29, 89-101.
- SCHNACK, D. (1992) Comparative measurements of flow profile across the mouth opening of a Gulf III type sampler. ICES, C.M. 1992/L:35 (mimeo.).
- SCHNEIDER, G. (1989) Estimation of food demands of *Aurelia aurita* medusae populations in the Kiel Bight/ western Baltic. Ophelia 31(1), 17-27.
- SCHNEIDER, G. (1989) Carbon and nitrogen content of marine zooplankton dry material; a short review. Plankton Newsletter 11, 4-7.
- SCHNEIDER, G. & BEHRENDTS, G. (1994) Population dynamics and the trophic role of *Aurelia aurita* medusae in the Kiel Bight and western Baltic. ICES J. mar. Sci. 51, 359-367.
- SCHWARTZER, T. (1992) Regionale und vertikale Verteilung des Mesozooplanktons in der südwestlichen und zentralen Ostsee. Diplomarbeit Universität Kiel (mimeo.).
- SHVETSOVA, G., F. SHVETSOV & S. HOZIOSKY (1992) Distribution, abundance and annual production of *Mysis mixta* Lilljeborg in eastern and southeastern Baltic. ICES, C.M. 1992/L:29 (mimeo.).
- SIEBURTH, J. McN., V. SMETACEK & J. LENZ (1978) Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. Limnol. Oceanogr. 23, 1256-1263.
- SMETACEK, V., B. v. BODUNGEN, B. KNOPPERS, R. PEINERT, F. POLLEHNE, P. STEGMANN & B. ZEITZSCHEL (1984) Seasonal stages characterizing the annual cycle of an inshore pelagic system. Rapp. P. - v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 183, 117-140.
- SOLBERG, T. & S. TILSETH (1984) Growth, energy consumption and prey density requirements in first feeding larvae of cod (*Gadus morhua* L.). In: DAHL, E., D. S. DANIELSSEN, E. MOKSNESS and P. SOLEMDAL (eds.) The propagation of cod *Gadus morhua* L.. Flødevigen rapportser. 1, pp. 145-166.
- SOUTHWARD, A. J. & R. L. BARRETT (1983) Observations on the vertical distribution of zooplankton, including post-larval teleosts, off Plymouth in the presence of a thermocline and a chlorophyll-dense layer. J. Plankton Res. 5(4), 599-618.
- STEARNS, D. E. & R. B. FORWARD (1984) Copepod photobehavior in a simulated natural light environment and its relation to nocturnal vertical migration. Mar. Biol. 82, 91-100.
- STEEDMAN, H. F. (1976) Zooplankton fixation and preservation. Monographs on oceanographic methodology. UNESCO Press, 349 pp..
- STEELE, J. H. (1976) Patchiness. In: CUSHING, D. H. and J. J. WALSH (eds.) The ecology of the seas. Blackwell, Oxford, pp. 98-115.

- STEELE, J. H. & E. W. HENDERSON (1992) A simple model for plankton patchiness. *J. Plankton Res.* 14, 1397-1403.
- STIGEBRANDT, A. (1987) Computation of the flow of dense water into the Baltic Sea from hydrographical measurements in the Arkona Basin. *Tellus* 39A, 140-177.
- STOECKER, D. K. & D. A. EGLOFF (1987) Predation by *Acartia tonsa* Dana on planktonic ciliates and rotifers. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 110, 53-68.
- STOECKER, D. K. & J. M. CAPUZZO (1990) Predation on protozoa: its importance to zooplankton. *J. Plankton Res.* 12(5), 891-908.
- STOECKER, D. K. & N. K. SANDERS (1985) Differential grazing by *Acartia tonsa* on a dinoflagellate and a tintinnid. *J. Plankton Res.* 7(1), 85-100.
- STRICKLAND, J. D. H. (1965) Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. In: RILEY, J. P. & G. SKIRROW (eds.) *Chemical oceanography* 1. Academic Press, London, pp. 478-610.
- STRONG, D. R. (1992) Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology* 73, 747-754.
- TAUTI, M. (1925) *J. Imp. Fish Inst. Tokyo* 21 (zitiert in GUERRERO et al. 1994).
- THEEDE, H. (1974) Die Tierwelt I. Ökologie. In: MAGAARD, L. & G. RHEINHEIMER (eds.) *Meereskunde der Ostsee*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 171-188.
- THORSON, G. (1946) Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). *Medd. Komm. Danm. Fisk. o. Havundersøg.*, Ser. Plankton 4, 1-523.
- THUROW, F. (1980) The state of fish stocks in the Baltic. *Ambio* 3-4, 153-157.
- THUROW, F. (1984) Growth production of the Baltic fish community. *Rapp. P.- v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 183, 170-179.
- TISELIUS, P. (1989) Contribution of aloricate ciliates to the diet of *Acartia clausi* and *Centropages hamatus* in coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 56(1-2), 49-56.
- TRANTER, D. J. (1967) A formula for the filtration coefficient of a plankton net. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.* 18, 113-121.
- TRANTER, D. J. & A. C. HERON (1967) Experiments on filtration in plankton nets. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.* 18, 89-111.
- TRANTER, D. J. & P. E. SMITH (1968) Filtration performance. In: Tranter, D. J. (ed.) *Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology*. UNESCO Press, Paris, pp. 27-56.

- UNSTAD, K. H. & K. S. TANDE (1991) Depth distribution of *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis* in relation to environmental conditions in the Barents Sea. Norsk Polarinst. Oslo 10(1-2), 409-420.
- UYE, S.- I. (1982) Population dynamics and production of *Acartia clausi* Giesbrecht (*Copepoda: Calanoida*) in inlet waters. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 57, 55-83.
- UYE, S., H. KUWATA & T. ENDO (1986): Standing stocks and production rates of phytoplankton and planktonic copepods in the Inland Sea of Japan. J. Oceanogr. Soc. Jpn. 42, 421-434.
- VÄLIPAKKA, P. (1990) Zur Verbreitung, Biologie und Ökologie von *Mysidacea* (*Crustacea, Malacostraca*) in der Mecklenburger Bucht und in den küstenfernen Gebieten der eigentlichen Ostsee (1985-1988). Diss. Universität Rostock (mimeo.).
- VAN GUELPEN, L., D. F. MARKLE & D. J. DUGGAN (1982) An evaluation of accuracy, precision, and speed of several zooplankton subsampling techniques. J. Cons. Int. Explor. Mer 40, 226-236.
- VANNUCCI, M. (1968) Loss of organisms through the meshes. In: Tranter, D. J. (ed.) Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology. UNESCO Press, Paris, pp. 77-86.
- VIITASALO, M. (1992) Calanoid resting eggs in the Baltic Sea: implications for the population dynamics of *Acartia bifilosa* (*Copepoda*). Mar. Biol. 114, 397-405.
- VIITASALO, M. (1994) Seasonal succession and long-term changes of mesozooplankton in the northern Baltic Sea. Finn. Mar. Res. 263, 3-39.
- VINOGRADOV, M. E., E. G. ARASHKEVICH & S. V. IL'CHENKO (1992) The ecology of the *Calanus ponticus* population in the deeper layer of its concentration in the Black Sea. J. Plankton Res. 14(3), 447- 458.
- VINOGRADOV, M. E., M. V. FLINT & E. A. SHUSHKINA (1985): Vertical distribution of mesoplankton in the open Black Sea. Mar. Biol. 89, 95-107.
- VINOGRADOV, M. E., E. I. MUSAYEVA & T. N. SEMENOVA (1990) Factors determining the position of the lower layer of mesoplankton concentration in the Black Sea. Oceanol. Acad. Sci. USSR 30(2), 217-224.
- VUCETIC, T. (1961) Vertical distribution of zooplankton in the bay Veliko Jezero on the island of Mljet. Acta Adriatica 6, 1-20.
- WALDMANN, J. (1959) Quantitative Planktonuntersuchungen in der mittleren Ostsee 1954/55. Z. f. Fischerei N.F. 8, 371-436.
- WEIGELT, M. (1987) Auswirkungen von Sauerstoffmangel auf die Bodenfauna der Kieler Bucht. Ber. Inst. Meereskunde Kiel 176, 299 pp..

- WELSCH, W., K.- G. BARTHEL, R. FROESE, B. HERMANN, J. LENZ, S. MEES, D. SCHNACK & U. WALLER (1991) A high speed video recording system for in-situ studies on small-scale distribution of zooplankton and ichthyoplankton; preliminary results on the distribution of plankton in the Bornholm Basin (Central Baltic). ICES, C.M. 1991/L:82 (mimeo.).
- WHEELER, A. (1978) Key to the fishes of northern Europe. A guide to the identification of more than 350 species. F. Warner & Co. Ltd., London, 380 pp..
- WIADNYANA, N. N. & F. RASSOULZADEGAN (1989) Selective feeding of *Acartia clausi* and *Centropages typicus* on microzooplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 53, 37-45.
- WIEBE, P. H. & W. R. HOLLAND (1968) Plankton patchiness: effects of repeated net tows. Limnol. Oceanogr. 13, 315-321.
- WIEGHARDT, K. E. G. (1953) On the resistance of screens. Aeronaut. Q. 4, 186-192.
- WIELAND, K. (1987) Distribution and mortality of cod eggs in the Bornholm Basin (Baltic Sea). ICES, C.M. 1987/G:56 (mimeo.).
- WIELAND, K. (1988) Distribution and mortality of cod eggs in the Bornholm Basin (Baltic Sea) in May and June 1986. Kieler Meeresforsch. 6: 331-340.
- WIELAND, K. (1989a) Small scale vertical distribution and mortality of cod and sprat eggs in the Bornholm Basin (Baltic Sea) during two patch studies in 1988. ICES, C.M. 1989/J:19 (mimeo.).
- WIELAND, K. (1989b) Vertical distribution of cod and sprat eggs in the central Bornholm Basin (Baltic Sea) related to different hydrographic conditions in 1986 and in 1988. ICES, C.M. 1989/J:20 (mimeo.).
- WIELAND, K. (1992) On the feasibility of the Optical Particle Counter for detecting the fine-scale distribution of pelagic fish eggs in the Central Baltic. Internal Report, Inst. f. Meereskunde Kiel (mimeo.).
- WIELAND, K. (1995) Einfluß der Hydrographie auf die Vertikalverteilung und Sterblichkeit der Eier des Ostseedorsches (*Gadus morhua callarias*) im Bornholmbecken, südliche zentrale Ostsee. Ber. Inst. Meereskunde Kiel 266, 105 pp..
- WIELAND, K. & ZUZARTE, F. (1991) Vertical distribution of cod and sprat eggs and larvae in the Bornholm Basin (Baltic Sea) 1987- 1990. ICES, C.M. 1991/J:37 (mimeo.).
- WILLIAMS, R., D. V. P. CONWAY & N. R. COLLINS (1987) Vertical distributions of eggs, nauplii and copepodites of *Calanus helgolandicus* (Copepoda: Crustacea) in the Celtic Sea. Mar. Biol. 96(2), 247-252.
- WOOTTON, R. J. (1992) Fish ecology. Tertiary level biology. Blackie and Son Ltd., New York, 212 pp..

## 7. Anhang

### Liste der verwendeten Abkürzungen

Tab. A: Zooplankton- Abundanz

Tab. B: Individuelle C- Gehalte

Tab. C: Vergleich der mittleren Tiefen in saisonaler und ontogenetischer Hinsicht

Tab. D: Deskriptive Statistik der Vertikalverteilungen

Tab. E: Prozentuale Zusammensetzung der Abundanz und Biomasse in Abhängigkeit von der Tiefe und für die ganze Wassersäule

Tab. F: Biomasse und Produktion auf der Basis der Vertikalaufnahmen

Tab. G: Chlorophyll a- Konzentrationen im Zusammenhang mit den Vertikalaufnahmen

Tab. H: Abundanz, Biomasse und Produktion des Zooplanktons nach den Monitoring-Aufnahmen

Tab. I: Chlorophyll a- Gehalt und Produktion des Phytoplanktons nach den Monitoring-Aufnahmen

Tab. J: Individualgewichte von Hering und Sprotte

Tab. K: Tageskonsumption durch die Herings- und Sprottenpopulation

Tab. L: Altersspezifische Populationsanzahlen von Hering und Sprotte

## Abkürzungen

Tab. A, C, D, E:

P	<i>Pseudocalanus minutus</i>
A(b/l)	<i>Acartia (bifilosa/ longiremis)</i>
T	<i>Temora longicornis</i>
C	<i>Centropages hamatus</i>
O	<i>Oithona similis</i>
F	<i>Fritillaria borealis</i>
Clad	Cladoceren
E	<i>Evadne nordmanni</i>
Bos	<i>Bosmina coregoni</i>
Biv	<i>Bivalvia</i>
N	Naupliusstadium
C	Copepoditstadium
m	männlich
w	weiblich
CalE	Eier von <i>Acartia</i> sp. und <i>Temora longicornis</i>
CE	<i>Centropages</i> - Eier

Tab. B, H1:

Arten, abgekürzt nach RUBIN Code List Ö1 Baltic Invertebrates

SYNCHAE	<i>Synchaeta</i>
Z	sp.
KERATEL	<i>Keratella</i>
HARM SAR	<i>Harmothoe sarsi</i>
POLYCHAE	<i>Polychaeta</i>
BO CO.MA	<i>Bosmina coregoni maritima</i>
PODO INT	<i>Podon intermedius</i>
PODO LEU	<i>Podon leuckarti</i>
PODO POL	<i>Podon polyphemoides</i>
PLEO POL	<i>Pleopsis polyphemoides</i>
EVAD NOR	<i>Evadne normanni</i>

COP	<i>Copepoda</i>
CENT HAM	<i>Centropages hamatus</i>
PS MIEL	<i>Pseudocalanus minutus elongatus</i>
ACAR LON	<i>Acartia longiremis</i>
ACAR BIF	<i>Acartia bifilosa</i>
EURY AFF	<i>Eurytemora affinis</i>
EURYTEM	<i>Eurytemora</i>
TEMO LON	<i>Temora longicornis</i>
OITH SIM	<i>Oithona similis</i>
HARPACTI	<i>Harpacticoida</i>
GASTROPO	<i>Gastropoda</i>
FRIT BOR	<i>Fritillaria borealis</i>

Entwicklungsstadien

E	Ei
N	Nauplius
1	CI-III
2	CIV-V
3	Weibchen
4	Männchen
L	Larve
J	juvenil

Tab. C:

A	April 1992
J	Juli 1991
O	Oktober 1988
s	signifikant
ns	nicht signifikant

Tab. D:

(?) für Angabe der Verteilung zu geringe Abundanzen; quantitativ besetzte Tiefen liegen mind. 40m auseinander.

Tab. H1:

Bearbeitung der Monitoring- Proben in

P Polen

SF Finnland

D Warnemünde

Tab. K:

(MS)VPA (Multispecies) Virtual Population Analysis

Tab. A: Zooplankton- Abundanz [Ind./m<sup>3</sup>]

9.4.1992.12:03-13:39.47um

Tiefe [m]	PNI-III	PNIV-VI	PCI	PCII	PCIII	PCIVm	PCIVw	PCVm	PCVw	PCVIm	PCVIw	ANI-III	ANIV-VI	ACI	ACII	ACIII	ACIV-Vm	ACIVw	ACVw	AICVIm	AICVw	AbCVIm	AbCVIw	
10	2736	5948	714	119	0	0	0	0	0	0	0	0	6067	5829	2379	3093	1428	1071	357	238	0	357	119	1428
15	2143	6933	882	378	0	0	0	0	0	0	0	0	9454	7563	3655	2395	2521	882	252	252	126	2017	882	504
20	1542	5448	2159	411	0	0	0	0	0	103	0	0	9252	6990	3187	3290	2056	720	411	514	0	1953	617	925
25	3294	9882	4118	1765	471	235	0	0	0	0	0	0	13177	11765	4941	3647	1765	1765	588	824	0	941	1294	706
30	3655	8319	4286	2647	252	0	0	0	0	0	0	0	8571	9076	4286	1387	1008	126	0	378	0	1261	0	756
35	1998	4895	3796	2597	1099	200	0	0	0	0	0	0	6293	3796	1598	1199	300	100	100	100	0	699	100	200
40	1970	5171	4186	2093	1477	123	0	0	0	123	123	123	6279	3201	2832	123	123	123	0	0	0	369	0	123
50	504	252	252	252	126	0	0	0	0	0	0	0	378	252	126	252	126	0	0	378	0	126	630	0
70	122	974	487	365	852	122	0	0	0	0	0	0	1826	609	365	243	122	243	0	0	0	243	0	0
[Ind./m <sup>2</sup> ]	123353	323516	134906	70911	49528	8641	0	0	0	1437	923	417109	314862	152162	110256	62560	39573	11218	18985	630	48888	17844	43679	

13.7.1991.9:00-10:38.47um

Tiefe [m]	PNI-III	PNIV-VI	PCI	PCII	PCIII	PCIVm	PCIVw	PCVm	PCVw	PCVIm	PCVIw	ANI-III	ANIV-VI	ACI	ACII	ACIII	ACIV-Vm	ACIVw	ACVw	AICVIm	AICVw	AbCVIm	AbCVIw	
5	536	536	536	804	804	134	0	0	0	0	0	0	13671	12867	5093	3083	2144	804	536	670	134	0	7238	4825
15	1489	4136	827	496	165	0	0	0	0	0	0	0	10754	5129	1158	1324	2647	1324	993	662	2316	496	10754	4963
25	2229	3622	1254	1115	4598	975	279	279	0	139	0	0	3204	557	139	279	836	1254	1393	1254	3065	6130	1811	5851
35	825	963	1100	3850	9901	2200	1375	413	0	0	0	138	2200	963	550	138	275	688	688	413	550	9076	1238	2063
45	1059	303	605	2420	6353	1210	605	0	0	0	0	0	1664	1059	454	151	151	303	151	303	303	3025	756	908
55	271	136	136	1900	4887	1222	1357	271	407	0	1222	271	0	0	0	0	0	0	136	407	1222	407	0	0
75	316	0	0	158	790	1896	1738	1106	948	0	316	0	158	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
[Ind./m <sup>2</sup> ]	73355	97632	45259	119313	311266	110931	86409	38640	29814	1393	27603	319003	209692	73943	49736	60537	43717	37608	35045	69787	205598	224072	186099	

13.10.1988.10:00-10:36.47um

Tiefe [m]	PNI-III	PNIV-VI	PCI	PCII	PCIII	PCIVm	PCIVw	PCVm	PCVw	PCVIm	PCVIw	ANI-III	ANIV-VI	ACI	ACII	ACIII	ACIV-Vm	ACIVw	ACVw	AICVIm	AICVw	AbCVIm	AbCVIw	
10	90	90	0	0	90	180	451	180	180	0	0	0	5684	2887	722	992	992	1083	90	451	271	90	1353	1534
20	228	0	0	0	152	0	0	76	152	0	0	0	7446	3343	988	1216	988	456	380	152	0	152	608	684
30	147	0	0	0	0	587	147	0	0	0	0	0	4184	1468	807	440	587	294	147	147	147	220	587	587
40	0	76	0	152	304	456	836	304	76	0	0	0	3039	684	456	0	152	152	0	76	228	152	912	988
50	0	0	0	77	1469	1160	1933	773	155	0	0	0	696	155	0	77	0	0	77	0	155	541	696	619
60	0	0	0	0	299	2091	2987	3733	4032	0	0	0	4181	2389	448	747	597	597	75	299	224	224	1045	1045
70	0	0	0	0	160	481	481	401	321	0	80	1845	722	321	401	160	160	160	160	80	80	561	241	0
80	0	0	0	0	155	77	155	77	0	0	0	0	155	155	0	155	0	0	0	0	0	77	0	0
[Ind./m <sup>2</sup> ]	5101	2113	0	2293	27516	51617	72925	56743	50061	0	802	301491	133235	41025	46018	39733	32832	9744	14303	11594	15050	65556	64641	

9.4.1992

Tiefe [m]	TNI-III	TNIV-VI	TCI	TCII	TCIII	TCIVm	TCIVw	TCVm	TCVw	TCVIm	TCVIw	CNI-III	CNIV-VI	CCI	CCII	CCIII	CCIV	CCVm	CCVw	CCVIm	CCVIw	
10	9874	2379	0	0	0	0	0	0	119	119	7733	0	0	0	0	0	0	0	0	0	357	0
15	15126	2647	252	0	0	0	0	0	126	0	9706	126	0	0	0	0	0	0	0	0	126	0
20	10177	1953	0	0	0	0	0	0	206	308	7196	308	0	0	0	0	0	0	0	0	206	0
25	19529	3765	118	118	0	0	0	0	706	235	12706	235	0	0	0	0	0	0	0	0	118	118
30	9580	1765	0	0	0	0	0	0	378	0	9328	126	0	0	0	0	0	0	0	0	126	0
35	7192	400	200	100	0	0	0	0	499	0	4695	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	8003	0	0	0	0	0	0	0	369	0	5048	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50	1261	126	0	0	0	0	0	0	0	0	756	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
70	2312	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1460	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
[Ind./m <sup>2</sup> ]	579753	84279	2848	1088	0	0	0	0	499	13833	4206	407831	3979	0	0	0	0	0	0	0	7338	588

13.7.1991

Tiefe [m]	TNI-III	TNIV-VI	TCI	TCII	TCIII	TCIVm	TCIVw	TCVm	TCVw	TCVIm	TCVIw	CNI-III	CNIV-VI	CCI	CCII	CCIII	CCIV	CCVm	CCVw	CCVIm	CCVIw	
5	8310	4289	268	0	536	402	0	134	134	938	268	268	0	134	0	0	134	0	0	134	0	0
15	18860	1654	331	662	2151	1985	1158	2151	165	2482	165	662	0	0	331	0	0	165	0	0	827	165
25	5851	279	139	836	1811	4737	3065	2508	2229	6130	2786	0	0	0	139	279	697	279	0	2647	1115	0
35	6325	275	0	275	550	1100	3438	2750	2888	10726	10176	0	0	0	0	275	0	0	0	1100	825	756
45	3479	454	0	0	605	1059	908	1210	1361	9681	9983	0	0	0	151	0	0	0	0	151	0	0
55	2851	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
75	316	158	0	0	0	0	0	0	0	0	158	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
[Ind./m <sup>2</sup> ]	478922	73459	7383	17727	56531	92832	85684	87528	67776	299564	237739	9298	0	1340	6215	5537	8306	4441	0	48596	28614	

13.10.1988

Tiefe [m]	TNI-III	TNIV-VI	TCI	TCII	TCIII	TCIVm	TCIVw	TCVm	TCVw	TCVIm	TCVIw	CNI-III	CNIV-VI	CCI	CCII	CCIII	CCIV	CCVm	CCVw	CCVIm	CCVIw	
10	7218	7218	992	632	180	451	541	541	451	722	632	1083	541	361	0	0	0	0	0	0	0	0
20	13676	5926	380	152	76	456	380	76	304	456	684	1747	380	76	0	0	0	0	0	0	0	76
30	10276	5285	1468	514	147	587	1248	220	514	881	220	1028	294	367	73	0	0	0	0	0	73	0
40	6686	2887	4863	5015	988	912	1747	76	380	380	532	684	228	304	608	228	0	0	0	0	76	0
50	1315	387	928	1315	2397	3403	4949	851	619	1160	696	77	0	77	0	232	0	0	0	0	155	0
60	8661	4928	1269	1344	597	1941	2613	597	896	971	747	1269	373	75	299	0	0	0	0	0	0	0
70	3529	3048	802	160	401	722	802	160	401	80	80	160	0	80	0	0	0	0	0	0	0	0
80	619	155	309	0	232	155	155	232	0	77	155	0	0	0	0	0	0	0	0	0	155	77
[Ind./m <sup>2</sup> ]	558983	335196	116626	94468	52249	89294	127840	31406	37900	51262	41381	65901	20868	15204	9799	4599	0	0	0	5361	1920	

Tab. A: Fortsetzung

9.4.1992

Tiefe [m]	ONI-III	ONIV-VI	OCI	OCII	OCIII	OCIV	OCV	OCVIm	OCVlw	Microsetella	Nauplien	Copepodite	Copepoden	CalE(intak)	CalE(ges.)	CE	Evadne	Podon	Boemina	Balanus	Bivalvia	Gastropoda	Polychaeta	Fritillaria	Individuen	Zählvol. [l]	
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40569	11897	52465	6543	18559	2379	238	119	0	0	0	238	12135	65195	8.41	
15	128	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	53824	15252	69076	10482	39076	3529	504	126	0	252	0	126	17899	87983	7.93	
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	42867	17065	59932	9252	29195	4112	308	0	0	103	0	0	31868	92210	9.73	
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	74353	24471	98824	16708	46353	6824	235	0	0	353	0	118	27785	127295	8.50	
30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50546	16891	67437	24706	42605	5420	252	0	0	252	252	0	24706	92899	7.93	
35	100	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	29367	13088	42453	19179	39157	8992	0	100	0	100	100	200	17980	61032	10.01	
40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29672	12312	41984	9111	49740	9357	0	123	0	0	123	123	246	10342	52941	8.12
50	504	126	0	0	126	0	126	126	126	0	0	3855	2521	6176	2143	10840	1891	252	0	0	0	126	252	882	7311	7.93	
70	1460	1704	122	243	122	0	0	0	609	0	0	10467	4138	14605	9128	40771	2434	0	0	0	0	243	0	3164	18012	8.22	
[Ind./m2]	52508	53007	3651	7302	5542	0	1891	1891	20648	0	2353263	836823	3190087	857824	2972703	335691	13256	3540	0	0	6223	11876	10820	938504	4169133		

13.7.1991

Tiefe [m]	ONI-III	ONIV-VI	OCI	OCII	OCIII	OCIV	OCV	OCVIm	OCVlw	Microsetella	Nauplien	Copepodite	Copepoden	CalE(intak)	CalE(ges.)	CE	Evadne	Podon	Boemina	Balanus	Bivalvia	Gastropoda	Polychaeta	Fritillaria	Individuen	Zählvol. [l]	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40477	29888	70365	21177	201043	17692	2413	0	804	1608	268	0	0	134	75592	7.46
15	0	165	0	0	0	0	0	0	0	0	0	42849	40864	83714	28787	336839	31434	1985	0	0	662	0	0	0	86361	6.04	
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15743	60047	75790	26471	447772	30093	836	0	0	279	0	0	0	76904	7.18	
35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11551	68617	80168	31352	587993	32727	550	0	550	275	138	0	275	0	81956	7.27
45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8017	43563	51580	6050	317951	16639	0	0	0	151	0	0	0	51580	6.61	
55	1629	1088	136	407	679	679	679	679	271	0	0	6244	16425	22670	3529	304073	5568	0	0	0	407	0	136	2579	26471	7.37	
75	316	158	0	0	158	316	0	0	158	0	0	1422	7744	9168	0	152977	2054	0	0	0	158	0	316	5669	15013	6.33	
[Ind./m2]	32338	21895	2038	8109	14132	18083	10181	0	8023	0	1315592	2869771	4185362	1191309	27301504	1420693	57838	0	13542	18834	25032	0	12688	182259	4496321		

13.10.1988

Tiefe [m]	ONI-III	ONIV-VI	OCI	OCII	OCIII	OCIV	OCV	OCVIm	OCVlw	Microsetella	Nauplien	Copepodite	Copepoden	CalE(intak)	CalE(ges.)	CE	Evadne	Podon	Boemina	Balanus	Bivalvia	Gastropoda	Polychaeta	Fritillaria	Individuen	Zählvol. [l]	
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24812	14165	38977	6316	18767	1083	1263	0	541	0	722	0	0	90	42044	11.08
20	0	0	0	0	0	0	76	0	0	0	0	32747	9193	41940	11397	27352	2279	304	0	532	0	988	0	0	152	43991	13.16
30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22681	11010	33692	10130	25104	1174	73	0	1101	0	220	0	0	0	35086	13.62
40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14284	21350	35834	6688	30999	684	0	0	228	0	78	0	0	76	36090	13.16
50	0	0	0	0	0	0	77	0	0	0	0	2629	24670	27299	2784	17323	77	77	0	77	0	0	0	0	155	27609	12.93
60	1269	597	0	0	747	2688	1568	523	0	0	0	23670	36737	80408	9110	35691	523	224	0	597	0	224	0	0	1195	62497	13.39
70	80	0	0	0	321	80	80	0	80	0	0	9383	8421	17804	3388	13473	241	0	0	180	0	0	0	0	80	18045	12.47
80	77	0	0	0	0	77	0	0	0	0	0	1160	2320	3480	464	1858	0	0	0	77	0	0	0	0	0	3557	12.93
[Ind./m2]	14656	5973	0	0	10675	28843	18015	0	6029	0	1443516	1361087	2804603	536437	1808764	86022	25734	0	36239	0	25906	0	0	17928	2917203		

Tab. B: Verwendete Individualgewichte [ $\mu\text{g C/Ind.}$ ]

	April-Juni	Juli-Sept	Okt-Dez		April-Juni	Juli-Sept	Okt-Dez
<b>Rotatorien</b>							
SYNCHAEZ	0.230	0.230	0.230	ACARTIAZ N	0.160	0.160	0.160
SYNCHAEZE	0.005	0.005	0.005	ACARTIAZ 1	0.350	0.350	0.350
KERATELZ	0.015	0.015	0.015	ACARTIAZ 2	0.860	0.820	0.740
				ACARTIAZ 3	1.560	1.760	1.760
<b>Polychaeten</b>				ACARTIAZ 4	1.370	1.370	1.370
HARM SARJ	0.344	0.344	0.344	ACARTIAZ 3+4	1.465	1.565	1.565
POLYCHAE	0.765	0.765	0.765	ACAR LON 2	0.940	0.860	0.700
				ACAR LON 3	1.560	1.560	1.560
<b>Cladoceren</b>				ACAR LON 4	1.170	1.170	1.170
BO CO.MA 3	0.595	0.595	0.595	ACAR LON 3+4	1.365	1.365	1.365
BO CO.MA 4	0.595	0.595	0.595	ACAR BIF 2	0.780	0.780	0.780
BO CO.MA	0.595	0.595	0.595	ACAR BIF 3	1.560	1.960	1.960
PODO INT 3	1.190	1.190	1.190	ACAR BIF 4	1.560	1.560	1.560
PODO INT	1.190	1.190	1.190	ACAR BIF 3+4	1.560	1.760	1.760
PODO LEU	1.190	1.190	1.190	EURY AFF N	0.160	0.160	0.160
PODO POL	1.190	1.190	1.190	EURYTEMZ1	0.390	0.390	0.390
PODONZ	1.190	1.190	1.190	EURYTEMZ2	1.090	1.090	1.020
PLEO POL	0.060	0.060	0.060	EURYTEMZ3	3.910	1.960	1.960
EVAD NOR 3	0.595	0.595	0.595	EURYTEMZ4	3.130	1.560	1.560
EVAD NOR	0.595	0.595	0.595	TEMO LON N	0.230	0.230	0.230
				TEMO LON 1	0.470	0.470	0.310
<b>Copepoden</b>				TEMO LON 2	1.170	1.170	1.090
COP N	0.196	0.196	0.196	TEMO LON 3	5.080	3.130	3.910
CENT HAM N	0.200	0.200	0.200	TEMO LON 4	4.300	3.520	3.910
CENT HAM 1	0.470	0.470	0.470	TEMO LON 3+4	4.690	3.325	3.910
CENT HAM 2	11.170	1.170	1.330	OITH SIM N	0.120	0.120	0.120
CENT HAM 3	3.910	3.520	3.910	OITH SIM 1	0.310	0.310	0.310
CENT HAM 4	3.130	3.130	3.520	OITH SIM 2	0.310	0.310	0.310
CENT HAM 3+4	3.520	3.325	3.715	OITH SIM J	0.310	0.310	0.310
PS MI.EL N	0.230	0.230	0.230	OITH SIM 1+2	0.310	0.310	0.310
PS MI.EL 1	0.630	0.780	0.780	OITH SIM 3	0.790	0.790	0.790
PS MI.EL 2	1.560	1.560	1.560	OITH SIM 4	0.610	0.610	0.610
PS MI.EL 3	3.520	3.910	4.300	OITH SIM 3+4	0.700	0.700	0.700
PS MI.EL 4	2.350	2.740	3.910	HARPACTI	0.626	0.626	0.626
PS MI.EL 3+4	2.935	3.325	4.105				
				<b>Mollusken</b>			
				GASTROPCL	0.153	0.153	0.153
				BIVALVIA L	0.077	0.077	0.077
				<b>Appendicularien</b>			
				FRIT BOR	0.971	0.971	0.971

Tab. C1: Vergleich der saisonalen Verteilungsschwerpunkte

a) Arten mit Stadien, die in jedem untersuchten Monat auftraten (Ergebnisse NEMENYI- Test)

Art/ Stadium vgl. Monate	Prüfgröße	0,1%-Limit	1%-Limit	5%-Limit	Ergebnis
PCI-III	A-J	62.8		61.9	s
	A-O	252.4	149.9		s
ANI-III	J-O	189.6	145.5		s
	A-J	375.0	121.6		s
ANIV-VI	A-O	9.6		67.4	ns
	J-O	384.6	119.1		s
ACI-III	A-J	247.3	89.0		s
	A-O	28.6		53.5	ns
ACVI	J-O	275.8	96.6		s
	A-J	209.7	89.5		s
ACI-III	A-O	44.3		52.7	ns
	J-O	254.0	98.0		s
ACVI	A-J	6.8		84.7	ns
	A-O	191.0	142.3		s
TNI-III	J-O	197.8	95.2		s
	A-J	169.7	161.7		s
TNIV-VI	A-O	218.6	133.1		s
	J-O	388.3	149.9		s
CE	A-J	83.3		100.9	ns
	A-O	156.7	103.3		s
ONI-VI	J-O	240.0	125.7		s
	A-J	369.3	135.4		s
ONI-VI	A-O	477.6	244.9		s
	J-O	108.3		146.7	ns
Fritillaria	A-J	84.4	39.3		s
	A-O	76.6	43.3		s
	J-O	7.9		31.7	ns

b) Arten mit Stadien, die nur in zwei der drei untersuchten Monate auftraten.  
(Ergebnisse Mediantest)

Art/ Stadium vgl. Monate	X <sup>2</sup>	p[%],2-seitig
PNIV-VI	A-J	18.8 <0.1
PCII	A-J	10.9 <0.1
PCIV	J-O	1.0 ns
ACI	A-J	58.1 <0.1
ACII	A-J	26.6 <0.1
ACIV-V	A-J	1.3 ns
AbCVI	J-O	76.2 <0.1
TCI-III	J-O	126.6 <0.1
TCIVm	J-O	133.7 <0.1
TCIVw	J-O	144.8 <0.1
TCV	J-O	41.0 <0.1
TCVI	J-O	0.5 ns
CNI-III	A-O	1.1 ns
OCI-VI	J-O	3.5 ns
Fritillaria	A-J	189.9 <0.1

Tab. C2: Vergleich der Verteilungsschwerpunkte in der Ontogenese

a) Arten in Monaten, in denen sie mit mehr als drei Stadien auftraten  
(Ergebnisse NEMENYI-Test)

Art/ Monat	vgl. Stadien	Prüfgröße	0,1%-Limit	1%-Limit	5%-Limit	Ergebnis
P/April	NI-III,NIV-VI	6.3			70.3	ns
	NIV-VI,CI	154.5	97.2			s
P/Juli	CI,CII	68.9			96.2	ns
	NIV-VI,CII	303.7	127.9			s
Pm/Okt.	CII,CIII	14.8			70.3	ns
	CIII,CIV	170.5	89.1			s
Pw/Okt.	CI-III,CIVm	38.1			35.6	s
	CIVm,CVm	35.9			29.7	s
A/April	CI-III,CIVw	39.5			37.1	s
	CIVw,CVw	60.1	47.5			s
Ab/Juli	NI-III,NIV-VI	105.8			117.6	ns
	NIV-VI,CI	70.5			154.9	ns
AI/Juli	CI,CII	219.7			198.1	s
	CII,CIII	23.3			256.3	ns
Tm/J	CIII,CIV-V	71.6			280.2	ns
	CIV-V,CVI	46.3			241.5	ns
Tw/J	NI-III,NIV-VI	125.2			113.3	s
	NIV-VI,CI	27.5			175.8	ns
T/Okt.	CI,CII	0.7			237.7	ns
	CII,CIV-V	393.9		149.2	292.4	s
O/Okt.	CIV-V,CVI	155.7				s
	NI-III,NIV-VI	92.6			102.1	ns
T/Okt.	NIV-VI,CI	16.8			158.5	ns
	CI,CII	13.1			214.2	ns
T/Okt.	CII,CIV-V	313.1	263.6			s
	CIV-V,CVI	224.6	163.3			s
T/Okt.	NI-III,NIV-VI	26.4			90.3	ns
	NIV-VI,CI-III	8.4			107.7	ns
T/Okt.	CI-III,AbCVI	94.7			108.3	ns
	NI-III,NIV-VI	251.5	222.8			s
T/Okt.	NIV-VI,CI-III	217.0			205.2	s
	CI-III,CIVm	109.9			185.0	ns
T/Okt.	CIVm,CVm	73.7			179.5	ns
	CVm,CVIm	171.7		170.8		s
T/Okt.	NI-III,NIV-VI	217.4	203.9			s
	NIV-VI,CI-III	176.0			187.8	ns
T/Okt.	CI-III,CIVw	206.5		201.6		s
	CIVw,CVw	88.6			179.9	ns
T/Okt.	CVw,CVlw	139.7			152.4	ns
	NI-III,NIV-VI	86.2			180.8	ns
O/Okt.	NIV-VI,CI	471.5	368.4			s
	CI,CII	69.4			357.6	ns
O/Okt.	CII,CIII	399.6			446.5	ns
	CIII,CIV	90.3			400.0	ns
O/Okt.	CIV,CV	300.0			360.2	ns
	CV,CVI	230.4			416.9	ns
O/Okt.	NI-VI,CIV	16.9			31.9	ns
	CIV,CV	19.7			33.0	ns

b) Arten in Monaten, in denen sie mit zwei Stadien auftraten  
(Ergebnisse Mediantest)

Art/ Monat	vgl. Stadien	X <sup>2</sup>	p[%],2-seitig
T/April	NI-III,NIV-VI	31.3	<0.1
O/Juli	NI-VI,CI-VI	0.4	ns

Tab. D: Deskriptive Statistik der Vertikalverteilungen

Ar-/ Stadium	Monat	n	Mittl. Tiefe	Stdabw.	Median	25% Quartil	75% Quartil	Min	Max
FN1-III	A	192	26.0	15.3	25.0	15.0	35.0	5	80
FNIV-VI	A	505	27.2	16.8	25.0	15.0	35.0	5	80
	J	131	22.0	10.0	20.0	15.0	25.0	5	60
PCI	A	216	34.3	15.1	35.0	25.0	40.0	5	80
	O	74	48.4	14.4	50.0	45.0	55.0	5	80
PCII	A	113	38.2	15.3	35.0	30.0	45.0	5	80
	J	158	40.7	15.2	40.0	30.0	50.0	5	80
PCIII	J	409	42.1	14.3	40.0	30.0	50.0	5	80
PCI-III	A	398	38.6	17.1	35.0	28.8	45.0	5	80
	J	631	40.2	15.1	40.0	30.0	50.0	5	80
	O	74	48.4	14.4	50.0	45.0	55.0	5	80
PCIVm	O	129	51.6	14.9	55.0	45.0	60.0	5	80
PCIVw	O	181	51.0	16.0	55.0	45.0	60.0	5	80
PCIV	J	231	55(?)	18.0	55.0	40.0	70.0	5	80
	O	310	51.3	15.5	55.0	45.0	60.0	5	80
PCVm	O	142	56.0	12.7	60.0	55.0	61.3	5	80
PCVw	O	125	56.8	13.1	60.0	55.0	65.0	5	75
ANI-III	A	648	29.0	18.2	25.0	15.0	35.0	5	80
	J	388	17.1	12.4	15.0	10.0	20.0	5	65
	O	729	30.9	20.3	25.0	15.0	45.0	5	80
ANIV-VI	A	494	24.9	14.9	25.0	15.0	30.0	5	80
	J	241	14.7	13.5	10.0	5.0	15.0	5	80
	O	320	30.5(?)	21.6	25.0	15.0	55.0	5	80
ACI	A	240	26.9	15.7	25.0	15.0	35.0	5	80
	J	83	14.0	12.7	10.0	5.0	15.0	5	50
ACII	A	168	22.2	16.2	20.0	10.0	25.0	5	80
	J	57	13.0	10.3	10.0	5.0	15.0	5	50
ACIII	A	91	22.7	15.0	20.0	15.0	25.0	5	80
ACI-III	A	506	24.3	15.9	20.0	15.0	30.0	5	80
	J	218	14.5	11.0	10.0	5.0	20.0	5	50
	O	305	29.9	21.3	25.0	15.0	45.0	5	80
ACIV-V	A	108	25.7	18.9	22.5	10.0	28.8	5	80
	J	151	23.3	11.9	25.0	15.0	30.0	5	60
AbCVIm	J	279	17.2	12.0	15.0	10.0	20.0	5	65
AbCVIw	J	237	20.5	11.0	20.0	10.0	30.0	5	50
AbCVI	J	518	18.7	11.7	15.0	10.0	25.0	5	65
	O	313	34.4	21.5	35.0	15.0	55.0	5	80
AICVIm	J	94	25.9	12.9	25.0	15.0	30.0	5	65
AICVlw	J	280	34.9	10.6	35.0	26.3	40.0	10	65
AICVI	J	376	32.8	12.0	30.0	25.0	40.0	5	65
ACVI	A	173	26.0	17.0	20.0	15.0	30.0	5	80
	J	894	24.6	13.7	25.0	15.0	35.0	5	65
	O	376	35.3	21.1	35.0	15.0	55.0	5	80
TNI-III	A	899	28.3	18.4	25.0	15.0	35.0	5	80
	J	622	24.8	16.4	20.0	15.0	35.0	5	80
	O	1367	33.6	19.8	30.0	20.0	50.0	5	80
TNIV-VI	A	131	19.0	10.5	20.0	10.0	25.0	5	55
	J	84	17.1	17.1	10.0	5.0	20.0	5	80
	O	806	32.0	21.7	25.0	15.0	55.0	5	80
TCI	O	286	40.4	17.2	40.0	33.8	50.0	5	80
TCII	O	237	41.4	13.9	40.0	35.0	50.0	5	75
TCIII	O	128	49.0	14.1	50.0	45.0	55.0	5	80
TCI-III	J	107	22.4	10.5	20.0	15.0	30.0	5	50
	O	639	42.4	15.9	40.0	35.0	50.0	5	80
TCIVm	J	126	25.7	10.2	25.0	20.0	30.0	5	50
	O	224	47.5	16.5	50.0	40.0	60.0	5	80
TCIVw	J	116	29.7	9.3	30.0	25.0	35.0	10	50
	O	319	47.1	15.2	50.0	40.0	55.0	5	80
TCIV	O	543	47.3	15.8	50.0	40.0	55.0	5	80
TCVm	J	120	28.2	10.9	30.0	20.0	35.0	5	50
TCVw	J	92	32.9	9.2	35.0	25.0	40.0	5	50
TCV	J	211	30.2	10.5	30.0	25.0	40.0	5	50
	O	167	42.0	21.5	50.0	25.0	60.0	5	80
TCVIm	J	406	33.9	10.8	35.0	25.0	40.0	5	50
TCVlw	J	320	38.4	8.8	40.0	35.0	45.0	10	80
TCVI	J	728	35.8	10.3	40.0	20.0	55.0	5	80
	O	225	37.7	20.1	40.0	20.0	55.0	5	80
CNI-III	A	629	27.3	17.9	25.0	15.0	35.0	5	80
	O	162	31.1	19.3	25.0	15.0	45.0	5	75
ONI-VI	A	123	69.8	9.4	70.0	65.0	75.0	15	80
	J	68	58.2	12.0	60.0	55.0	65.0	10	80
	O	51	60.9	5.1	60.0	60.0	65.0	55	80
OCIV	O	55	62.5	4.0	60.0	60.0	65.0	60	80
OCV	O	45	59.6	7.6	60.0	55.0	65.0	20	75
OCI-VI	J	73	60.6	8.0	60.0	55.0	65.0	50	80
	O	196	60.7	5.6	60.0	60.0	65.0	20	80
Frillaria	A	1476	27.9	16.5	25.0	20.0	35.0	5	80
	J	191	68.7(?)	10.0	70.0	65.0	75.0	5	80
CE	A	519	38.6	19.3	35.0	25.0	50.0	5	80
	J	1859	29.0	15.9	30.0	15.0	40.0	5	80
	O	163	27.5	17.2	25.0	15.0	35.0	5	75
CaIE	A	2190	43.7	22.4	40.0	25.0	65.0	5	80
	J	17511	38.2	19.5	35.0	25.0	55.0	5	80
	O	2230	39.0	19.7	40.0	20.0	55.0	5	80

Tab. E: Prozentuale Zusammensetzung der Abundanz und Biomasse in Abhängigkeit von der Tiefe und für die ganze Wassersäule

**Abundanz-Anteile der Gattungen in [%] April 1992**

	P	A	T	C	O	F
10m	14,60	34,31	19,16	12,41	0,00	18,61
15m	11,75	34,67	20,63	11,32	0,14	20,34
20m	10,48	32,44	13,71	8,36	0,00	34,56
25m	15,53	32,53	19,22	10,35	0,00	21,81
30m	20,62	28,90	12,62	10,45	0,00	26,59
35m	23,90	23,73	13,91	7,69	0,33	29,46
40m	28,84	24,88	15,81	9,53	0,00	19,53
50m	20,69	31,03	18,97	10,34	3,45	12,07
70m	16,22	20,27	12,84	8,11	23,65	17,57

**Abundanz-Anteile der Gattungen in [%] Juli 1991**

	P	A	T	C	O	Clad	F
5m	4,43	67,55	20,21	0,89	0,00	4,26	0,18
15m	8,24	49,23	36,78	2,49	0,19	2,30	0,00
25m	18,84	33,51	39,49	6,70	0,00	1,09	0,00
35m	25,34	22,99	46,98	2,52	0,00	1,34	0,00
45m	24,34	17,89	55,72	2,05	0,00	0,00	0,00
55m	44,62	9,23	10,77	0,00	21,03	2,56	9,74
75m	48,42	1,05	4,21	0,00	7,37	0,00	37,89

Tab. E: Fortsetzung

**Abundanz-Anteile der Gattungen in [%] Okt. 1988**

	P	A	T	C	O	Clad
10m	3,00	38,41	46,57	4,72	0,00	5,15
20m	1,38	37,31	51,30	5,18	0,17	1,90
30m	2,51	27,41	60,88	5,23	0,00	3,35
40m	6,11	18,95	67,79	5,89	0,00	0,84
50m	20,17	10,92	65,27	1,96	0,28	0,56
60m	21,03	19,00	39,31	3,23	13,98	1,08
70m	10,67	26,22	56,44	1,33	4,00	0,89
80m	13,04	15,22	58,70	6,52	4,35	2,17

**Abundanz-Anteile der Gattungen in der Wassersäule in [%]**

	P	A	T	C	O	E	Bos	Biv	F
April 92	17,06	29,69	16,47	10,08	3,19				22,51
Juli 91	20,94	33,69	33,48	2,47	2,51	1,29			4,05
Okt. 88	9,23	26,58	52,69	4,24	3,38	0,88	1,24	0,89	0,61

Tab. E: Fortsetzung

**Biomasse-Anteile der Gattungen in [%] April 1992**

	P	A	T	C	O	F
10m	8,43	29,16	13,16	8,91	0,00	39,39
15m	7,19	30,52	11,85	5,89	0,04	43,37
20m	6,37	22,88	9,63	3,94	0,00	56,84
25m	11,83	23,88	15,51	5,46	0,00	43,09
30m	15,59	18,72	9,07	4,95	0,00	51,35
35m	19,52	13,32	12,25	2,77	0,24	51,49
40m	29,18	13,59	13,44	3,96	0,00	39,35
50m	19,16	40,48	7,96	3,78	1,97	21,38
70m	19,93	16,23	7,00	3,84	12,58	40,41

**Biomasse-Anteile der Gattungen in [%] Juli 1991**

	P	A	T	C	O	Clad	F
5m	4,89	69,92	18,86	1,59	0,00	4,44	0,30
15m	3,72	55,77	33,13	5,54	0,03	1,81	0,00
25m	9,28	30,77	46,31	13,16	0,00	0,49	0,00
35m	14,17	17,44	63,04	4,85	0,00	0,50	0,00
45m	11,03	9,86	75,73	3,38	0,00	0,00	0,00
55m	65,60	13,55	2,80	0,00	5,62	1,74	10,69
75m	62,83	0,15	3,47	0,00	1,81	0,00	31,74

Tab. E: Fortsetzung

**Biomasse-Anteile der Gattungen in [%] Okt. 1988**

	P	A	T	C	O	Clad
10m	6,86	37,61	46,87	2,04	0,00	6,25
20m	2,84	32,91	56,53	4,09	0,13	2,71
30m	6,36	24,64	61,25	3,94	0,00	3,80
40m	13,78	22,37	57,91	4,55	0,00	1,05
50m	23,53	11,15	62,26	2,22	0,08	0,29
60m	41,25	13,61	35,47	1,03	5,64	0,64
70m	28,39	22,81	44,32	0,64	2,26	0,88
80m	16,77	6,24	51,24	23,54	0,92	1,29

**Biomasse-Anteile der Gattungen in der Wassersäule in [%]**

	P	A	T	C	O	E	Bos	F
April 92	13,84	22,69	11,56	5,28	1,49			44,63
Juli 91	18,08	26,27	45,44	5,31	0,54	0,67		3,41
Okt. 88	20,25	21,96	50,04	3,00	1,62	0,80	1,13	0,90

Tab. F: Biomasse und Produktion der Nauplien und Copepodite nach EDMONDSON & WINBERG (1971)

a) Biomasse und Produktion der Nauplien und Copepodite nach EDMONDSON & WINBERG (1971)

Biomasse [mg C/m <sup>2</sup> ]				Produktion [mg C/(m <sup>2</sup> *d)]			
Art/Stadium	April 1992	Juli 1991	Okt. 1988	Art/Stadium	April 1992	Juli 1991	Okt. 1988
PN	102.78	39.33	1.66	PN	5.21	4.28	0.21
PC	179.78	897.54	387.60	PC	18.00	78.30	34.73
AN	117.12	84.59	69.56	AN	3.86	7.66	4.56
AC	345.99	1276.59	352.47	AC	32.33	165.42	49.09
TN	152.73	127.05	205.66	TN	4.90	8.89	8.10
TC	83.28	2227.53	756.09	TC	4.68	198.99	169.41
CN	82.49	1.86	17.35	CN	2.04	0.12	0.85
CC	25.27	273.25	40.29	CC	0.33	27.05	9.37
ON	11.75	6.51	2.48	ON	0.22	0.11	0.06
OC	18.61	21.28	28.69	OC	1.33	1.04	1.86
Summe	1119.80	4955.52	1861.84	Summe	72.89	491.87	278.23

b) Biomasse und Produktion der Copepoden nach HUNTLEY & LOPEZ (1992) und der übrigen Gruppen des Mesozooplanktons

Biomasse [mg C/m <sup>2</sup> ]				Produktion [mg C/(m <sup>2</sup> *d)]			
	April 1992	Juli 1991	Okt. 1988		April 1992	Juli 1991	Okt. 1988
Copepoden	1119.80	4955.52	1861.85	Copepoden	80.36	574.37	221.76
Cladoceren	0	48.94	42.75	Cladoceren	0	3.48	2.64
Fritillaria	910.35	176.79	17.39	Fritillaria	128.76	27.73	3.17
Summe	2030.15	5181.25	1921.99	Summe	209.12	605.58	227.57

Tab. G: Chlorophyll a- Konzentration [mg C/m<sup>3</sup>]

9.4.1992		13.7.1991	
Tiefe [m]	Chl a	Tiefe [m]	Chl a
0	1.66	0	2.17
5	4.46	5	1.93
10	6.60	10	2.43
15	2.24	15	2.34
20	1.57	20	1.90
25	1.57	25	1.49
30	1.42	30	0.77
40	0.84	40	0.67
50	0.63	50	0.34
		65	0.65











Tab. H2: Biomasse aus den BMP- Daten 1988- 1992 von der Station BMP-K2

a) Biomasse der Copepodite der Gattungen [mg C/m<sup>2</sup>]

Pseudocalanus minutus		1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	144.62	75.63	101.26	26.73	131.15	95.88	47.01
	4	113.66	73.59		113.95	52.18	88.35	30.67
	5			220.67	180.54		200.61	28.37
	6	686.17	815.74	135.87	187.13	244.39	413.86	313.47
	7				289.72		289.72	0.00
	8	503.36	233.60	249.15		151.10	284.30	152.24
	9		74.19	232.18	112.30	496.97	228.91	190.97
	10	198.32			183.26		190.79	10.65
	11		271.02	183.55	269.25	101.07	206.22	61.12
Acartia sp.		1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	13.51	13.49	101.68	24.43	130.14	56.65	55.20
	4	9.14	16.16		78.13	90.03	48.37	41.62
	5			393.42	109.97		251.69	200.43
	6	181.51	219.90	191.28	402.99	1028.77	404.89	380.20
	7				341.08		341.08	0.00
	8	58.49	170.17	206.89		124.37	139.98	63.96
	9		224.76	203.62	178.35	363.00	242.43	82.59
	10	140.74			100.02		120.38	28.79
	11		185.52	194.92	75.75	139.15	148.84	54.48
Temora longiremis		1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	50.64	37.52	52.67	37.38	52.63	46.17	8.00
	4	8.36	57.82		16.10	22.24	26.13	21.88
	5			335.80	199.17		267.48	96.62
	6	849.35	1102.18	309.62	991.17	1344.91	919.44	386.12
	7				583.04		583.04	0.00
	8	402.77	533.36	374.04		124.29	358.61	170.91
	9		149.71	269.11	314.65	721.32	363.70	248.35
	10	358.93			124.04		241.48	166.09
	11		458.43	357.39	127.14	360.70	325.91	140.56
Centropages hamatus		1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	6.22	4.95	90.64	13.61	23.38	27.76	35.91
	4	2.49	30.28		0.00	18.52	12.82	14.24
	5			650.11	2.89		326.50	457.65
	6	111.09	334.69	28.70	773.49	965.19	442.64	410.93
	7				26.48		26.48	0.00
	8	18.43	31.88	160.25		52.08	65.66	64.56
	9		30.39	132.11	18.17	155.88	84.14	69.97
	10	36.18			8.54		22.36	19.54
	11		64.52	60.47	27.09	111.86	65.98	34.88
Oithona similis		1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	11.28	3.74	0.80	0.53	6.15	4.50	4.44
	4	12.29	2.64		2.10	2.48	4.88	4.95
	5			0.55	0.00		0.27	0.39
	6	5.34	29.85	0.68	5.37	10.06	10.26	11.44
	7				5.80		5.80	0.00
	8	14.37	2.82	0.48		5.24	5.73	6.08
	9		4.26	1.45	0.30	17.07	5.77	7.72
	10	1.77			1.85		1.81	0.06
	11		1.76	0.33	4.64	1.21	1.99	1.86

b) Biomasse der Mesozooplankton-Gruppen [mg C/m<sup>2</sup>]

Copepoda (mit nicht quan. Nauplien)		1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	232.64	166.80	570.03	156.25	538.03	332.75	204.42
	4	165.88	330.87		293.65	239.03	257.36	71.71
	5			1747.51	613.30		1180.40	802.00
	6	1866.11	2612.46	704.73	2394.56	3651.28	2245.83	1073.31
	7				1335.18		1335.18	0.00
	8	1000.67	979.95	1007.81		488.47	869.22	254.11
	9		623.71	847.55	707.70	1867.75	1011.68	578.13
	10	850.84			465.34		658.09	272.59
	11		1080.23	892.01	598.46	735.18	826.47	207.37
Cladoceren		1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	0.02	0.00	0.03	0.30	0.09	0.09	0.13
	4	0.04	0.00		6.93	2.72	2.42	3.26
	5			76.12	18.28		47.20	40.90
	6	75.97	41.80	20.30	72.03	61.63	54.35	23.18
	7				40.27		40.27	0.00
	8	629.78	1421.39	619.24		53.78	681.05	562.14
	9		78.20	455.19	54.35	64.49	163.06	195.00
	10	10.70			2.18		6.43	6.04
	11		3.75	1.31	0.26	5.29	2.65	2.29
Rotatorien		1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	0.11	0.00	2.30	1.13	1.34	0.97	0.95
	4	0.58	1.56		110.74	7.22	30.02	53.89
	5			185.06	1049.91		617.48	611.54
	6	107.33	606.20	0.28	0.00	58.54	154.47	256.48
	7				2.00		2.00	0.00
	8	0.06	0.11	0.44		0.59	0.30	0.28
	9		0.00	0.11	0.92	39.02	10.01	19.34
	10	3.95			15.05		9.50	7.85
	11		28.08	111.98	10.25	9.04	39.84	48.87
Appendicularien		1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	45.84	41.77	207.77	63.15	56.96	83.10	70.21
	4	87.12	198.69		426.36	167.51	219.92	145.43
	5			14.47	178.89		96.68	116.26
	6	29.60	102.84	3.81	3.43	16.00	31.14	41.49
	7				4.76		4.76	0.00
	8	2.23	5.80	1.08		2.38	2.87	2.04
	9		4.31	16.03	5.91	10.92	9.29	5.30
	10	8.81			9.34		9.07	0.37
	11		74.79	42.55	26.23	1.62	36.30	30.68
Polychaeten		1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	1.29	4.71	10.56	2.72	17.92	7.44	6.84
	4	2.94	8.16		1.79	9.79	5.67	3.90
	5			6.27	5.76		6.01	0.36
	6	3.69	16.58	0.23	0.81	14.25	7.11	7.74
	7				0.36		0.36	0.00
	8	0.29	0.21	0.21		0.91	0.41	0.34
	9		0.09	0.62	4.84	12.14	4.42	5.57
	10	0.00			1.49		0.74	1.05
	11		4.13	1.58	1.39	5.14	3.06	1.86
Bivalvia		1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	0.00	0.03	0.01	0.07	0.17	0.05	0.07
	4	0.00	0.00		0.00	0.40	0.10	0.20
	5			3.29	3.50		3.40	0.15
	6	1.85	5.18	0.33	1.74	1.72	2.16	1.80
	7				0.30		0.30	0.00
	8	0.47	4.05	1.37		2.46	2.09	1.54
	9		1.71	1.72	0.17	1.83	1.36	0.79
	10	0.28			0.29		0.29	0.01
	11		0.35	0.39	0.15	0.47	0.34	0.14
total		1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	279.88	213.31	788.41	222.50	613.17	423.46	261.89
	4	255.98	537.72		728.73	440.67	490.77	197.03
	5			1847.66	819.73		1333.69	726.86
	6	1977.21	2778.87	729.56	2472.57	3744.88	2340.62	1107.81
	7				1380.95		1380.95	0.00
	8	1633.44	2411.50	1629.85		569.67	1561.12	756.32
	9		708.02	1321.10	773.02	1957.13	1189.82	580.76
	10	870.63			478.62		674.63	277.19
	11		1163.24	938.01	626.50	748.06	868.95	234.36

Produktion aus den BMP- Daten 1988-1992 von der Station BMP-K2

Phytoplankton (ohne Eurytemora und Harpacticoida), nach EDMONDSON & WINBERG (1971)

Species	1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
<i>Scenedesmus minutus</i>	3.53	1.41	3.75	0.90	2.28	2.43	1.19
	3.21	3.91		6.13	4.09	4.34	1.09
			15.83	9.92	12.87	2.95	
	44.74	48.11	9.49	11.48	16.73	26.11	16.79
				21.67	21.67	0.00	
	39.88	17.83	20.17		12.65	22.63	10.32
		6.53	18.72	10.39	44.37	20.00	14.74
	17.33			14.98		16.15	1.18
		22.48	15.36	24.70	9.05	17.90	6.16

Species	1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
	0.43	0.41	7.37	1.39	4.57	2.83	2.73
	0.62	1.46		5.44	6.50	3.50	2.51
			44.21	7.12	25.67	18.54	
	7.11	7.69	10.71	22.78	59.15	21.49	19.66
				23.78	23.78	0.00	
	3.40	9.43	12.67		8.05	8.39	3.33
		14.33	12.89	11.31	21.11	14.91	3.73
	8.09			9.07		8.58	0.49
		12.73	20.66	7.19	7.86	12.11	5.38

Species	1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
<i>Scenedesmus comis</i>	1.01	0.82	0.61	0.57	0.84	0.77	0.16
	0.11	1.02		2.06	0.48	0.92	0.73
			27.75	17.43	22.59	5.16	
	24.35	29.42	11.26	36.26	31.02	26.46	8.50
				28.96	28.96	0.00	
	10.64	13.75	18.67		6.44	12.37	4.46
		18.87	9.99	18.41	89.05	34.08	31.93
	72.84			29.77		51.30	21.54
		37.59	45.76	17.04	56.43	39.20	14.44

Species	1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
<i>Scenedesmus hamatus</i>	0.15	0.45	2.83	0.30	0.99	0.95	0.99
	0.07	0.75		0.00	0.16	0.24	0.30
			59.08	0.98	30.03	29.05	
	5.92	7.90	0.82	14.97	22.43	10.41	7.53
				1.38	1.38	0.00	
	0.96	1.02	10.70		3.69	4.09	3.97
		6.27	6.60	2.01	22.36	9.31	7.75
	3.30			3.05		3.18	0.12
		16.57	16.54	6.78	22.00	15.48	5.49

Species	1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
	0.41	0.14	0.01	0.02	0.10	0.14	0.14
	0.41	0.12		0.08	0.05	0.16	0.14
			0.02	0.00	0.01	0.01	0.01
	0.22	1.01	0.02	0.18	0.21	0.33	0.35
				0.20	0.20	0.20	0.00
	0.63	0.11	0.01	0.01	0.12	0.22	0.24
		0.17	0.06	0.01	0.45	0.17	0.17
	0.11			0.05		0.08	0.03
		0.06	0.02	0.25	0.04	0.09	0.09

Species	1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
	5.82	3.23	14.58	3.17	8.77	7.11	4.26
	4.42	7.26		13.70	11.27	9.16	3.58
			146.89	35.45	84.80	91.17	55.72
	82.35	94.13	32.29	85.67	129.55	84.80	31.16
				75.99	75.99	0.00	
	55.50	42.14	62.22		30.95	47.70	12.07
		46.17	48.26	42.14	177.34	78.47	57.12
	101.67			56.92		79.30	22.37
		89.42	98.35	55.97	95.37	84.78	16.94

Species	1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
	14.74	14.07	18.12	12.84	22.21	16.40	3.39

b) Produktion des Mesozooplanktons [mg C/(m<sup>2</sup>d)], für Copepoden nach HUNTLEY & LOPEZ (1992)

Copepoden (mit nicht quant. Nauplien)	1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	14.67	10.42	37.34	10.11	34.21	21.35
	4	13.01	24.35		21.09	17.55	19.00
	5			209.50	49.29	129.40	113.29
	6	173.84	250.12	68.18	241.47	361.82	219.09
	7				192.47	192.47	0.00
	8	96.70	97.73	123.51		66.92	96.21
	9		82.67	104.38	82.20	206.48	118.93
	10	96.82			53.03	74.93	30.96
	11		120.72	114.95	72.35	85.19	98.30

Cladoceren	1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	4	0.00	0.00		0.09	0.05	0.04
	5			4.12	0.72	2.42	2.40
	6	4.30	2.43	1.25	3.98	2.45	2.88
	7				3.93	3.93	0.00
	8	55.53	137.77	60.88		5.47	64.91
	9		4.48	34.78	3.89	4.51	11.91
	10	0.56			0.10	0.33	0.32
	11		0.21	0.08	0.01	0.27	0.14

Appendicularien	1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	6.02	5.56	27.92	8.45	7.90	11.17
	4	12.68	28.76		58.47	24.68	31.15
	5			2.44	27.47	14.95	17.69
	6	5.15	16.68	0.58	0.52	2.69	5.12
	7				0.76	0.76	0.00
	8	0.34	1.52	0.18		0.25	0.57
	9		0.72	3.35	0.97	2.01	1.76
	10	0.39			1.59	0.99	0.85
	11		13.30	8.07	4.78	0.29	6.61

total (ohne Polychaeten, Mollusca, Hydrozoa)	1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
Monat	3	20.70	15.98	65.25	18.56	42.12	32.52
	4	25.70	53.10		79.66	42.28	50.18
	5			216.06	77.48	146.77	98.00
	6	183.29	269.24	70.00	245.97	366.95	227.09
	7				197.16	197.16	0.00
	8	152.57	237.02	184.57		72.64	161.70
	9		87.87	142.51	87.06	213.00	132.61
	10	97.76			54.73	76.24	30.43
	11		134.23	123.10	77.14	85.74	105.05
Summe		27.79	39.68	36.07	29.40	41.90	34.97
							6.20

Tab. I: BMP- Daten über das Phytoplankton

a) Chlorophyll a- Gehalt [mg chl a/m<sup>2</sup>]

Monat	1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
3	26.40			67.20		46.80	28.85
4		93.00	18.20	69.80	45.10	56.53	32.18
5	59.80	63.30	45.60	54.80		55.88	7.69
6							
7				54.50	66.40	45.00	55.30
8	49.20	48.70	40.45	54.70	49.75	48.56	5.13
9							
10	169.30			44.10		106.70	88.53
11	217.20	122.20	51.50		33.50	106.10	83.38

b) Primärproduktion [mg C/(m<sup>2</sup>d)]

Monat	1988	1989	1990	1991	1992	Mittel	Stdabw
3	319.68			766.17		542.93	315.72
4		1500.18	300.82	778.73	546.15	781.47	517.35
5	1067.22	1256.87	1015.62	1655.95	443.08	1087.75	439.51
6							
7				964.29	1067.48	1227.75	370.58
8	1245.62	945.61	1114.24	675.94	1467.75	1089.83	299.91
9							
10	666.75			82.92		374.84	412.83
11	993.10	517.32	123.28		262.10	473.95	382.64
Summe		247.65	259.06	176.88	204.29	222.62	222.10
							33.09

Die Phytoplankton- Probenahme fand zu anderen Terminen statt wie die Zooplanktonfänge.

Tab. J: Altersspezifische Naßgewichte von Hering und Sprotte in der zentralen Ostsee pro Quartal und Altersklasse in [kg] nach KÖSTER (1994).

	1988				1991				1992					
	Alter	q	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Hering in Subdiv. 25-27	0		.0001	.0001	.0100	.0141	.0001	.0001	.0100	.0121	.0001	.0001	.0199	.0134
	1		.0106	.0162	.0345	.0364	.0128	.0159	.0365	.0335	.0117	.0128	.0318	.0348
	2		.0341	.0366	.0555	.0587	.0304	.0377	.0497	.0391	.0389	.0319	.0507	.0506
	3		.0577	.0568	.0710	.0762	.0449	.0510	.0569	.0526	.0531	.0438	.0576	.0578
	4		.0693	.0755	.0739	.0726	.0613	.0680	.0661	.0630	.0594	.0556	.0626	.0609
	5		.0729	.0812	.0685	.0667	.0576	.0700	.0668	.0617	.0714	.0681	.0623	.0678
	6		.0974	.0941	.0824	.0691	.0658	.0749	.0735	.0700	.0716	.0778	.0643	.0695
	7		.0862	.0937	.0880	.0734	.0679	.0760	.0793	.0672	.0739	.0815	.0712	.0684
	8		.1246	.1159	.1102	.0900	.0706	.0868	.0828	.0829	.0888	.0841	.0797	.0890
	9		.1246	.1159	.1102	.0900	.0838	.0898	.0989	.0995	.0851	.0863	.0876	.0866

	1988				1991				1992					
	Alter	q	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Sprotte in Subdiv. 25-28	0		.0000	.0000	.0030	.0043	.0000	.0000	.0032	.0035	.0000	.0000	.0039	.0045
	1		.0037	.0044	.0110	.0119	.0041	.0069	.0102	.0106	.0038	.0045	.0096	.0111
	2		.0101	.0103	.0125	.0143	.0122	.0123	.0134	.0137	.0113	.0110	.0121	.0142
	3		.0116	.0119	.0139	.0150	.0143	.0142	.0143	.0146	.0143	.0138	.0143	.0161
	4		.0133	.0142	.0158	.0165	.0153	.0159	.0158	.0158	.0149	.0151	.0153	.0166
	5		.0151	.0159	.0160	.0169	.0159	.0168	.0161	.0162	.0168	.0165	.0165	.0184
	6		.0149	.0162	.0165	.0171	.0177	.0177	.0168	.0173	.0169	.0168	.0166	.0184
	7		.0160	.0168	.0166	.0173	.0186	.0176	.0177	.0178	.0177	.0178	.0196	.0191

Tab. K: Tageskonsumtionen an Biomassen taxonomischer Großgruppen in [t Naßgewicht] durch die Herings- und Sprottenpopulation im Bornholm- Becken (Gebiet mit Wassertiefen >60m), abgeschätzt auf Basis von MSVPA- und VPA- Ergebnissen nach KÖSTER (1994).

Monat/Jahr	Copepoda		Cladocera		Mysidacea		Polychaeta		Pisces		Sonstiges	
	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA
März 1988	3	3	0	0	29	32	3	3	1	2	2	2
April 1991	57	51	8	7	1	1	3	3	8	7	1	1
Mai 1991	792	697	497	437	19	16	1	1	54	47	0	0
Juni 1990	2190	1857	215	183	1	1	1	1	37	31	0	0
Juli 1987	4937	5504	174	194	658	734	145	162	3	4	16	18
Juli 1988	2648	2704	6	6	73	74	0	0	6	6	31	31
Juli 1991	2924	2500	71	60	2	2	91	78	97	83	0	0
August 1988	817	761	42	39	78	73	0	0	5	4	103	96
August 1991	1010	854	418	353	21	18	40	34	18	16	0	0

Monat/Jahr	Copepoda		Cladocera		Mysidacea		Polychaeta		Pisces		Sonstiges	
	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA	MSVPA	VPA
März 1988	544	591	0	0	0	0	0	0	40	43	1	1
April 1988	479	529	1	1	0	0	0	0	294	325	0	0
April 1991	2308	1419	130	80	0	0	0	0	814	501	0	0
Mai 1991	4829	2830	2244	1372	0	0	0	0	785	480	0	0
Juni 1990	3650	1971	282	152	5	3	2	1	832	449	0	0
Juli 1991	3825	2301	860	517	0	0	0	0	200	120	0	0
August 1988	116	128	494	543	0	0	0	0	0	0	0	0
August 1991	1414	839	1774	1053	0	0	0	0	1	1	0	0

Tab. L: Altersspezifische Populationsanzahlen [ $n \cdot 10^6$ ] von Heringen und Sprotten im Bornholm- Becken (Gebiete mit Wassertiefen  $>60\text{m}$ ) zu Beginn der Jahre 1988, 1991 und 1992 und im Verlauf der Laichzeit von Dorsch und Sprotte (Mitte März- Mitte August), bestimmt mittels VPA und Horizontalverteilungen aus internationalen Hydroakustik-Aufnahmen in Subdiv. 25 sowie Einheitsfängen aus dem Bornholm- Becken nach KÖSTER (1994).

Altersklasse	01.01.88	15.03.88	15.04.88	15.05.88	15.06.88	15.07.88	15.08.88
1	666.7	38.2	36.5	309.8	295.5	436.6	416.3
2	528.3	30.7	29.4	251.1	240.6	357.3	342.5
3	323.1	18.6	17.7	150.8	144.0	212.9	203.3
4	282.7	16.2	15.4	131.3	125.2	184.9	176.3
5	192.2	10.9	10.3	87.5	83.0	122.1	115.9
6	99.2	5.5	5.2	43.6	41.0	59.8	56.4
7	64.2	3.6	3.4	28.9	27.4	40.2	38.1
8	26.8	1.4	1.3	11.1	10.3	14.8	13.8
9	7.5	0.4	0.4	3.3	3.1	4.5	4.2
10+	5.9	0.3	0.3	2.6	2.4	3.5	3.3
Summe	2196.5	125.9	120.0	1019.9	972.5	1436.7	1370.0

Altersklasse	01.01.91	15.03.91	15.04.91	15.05.91	15.06.91	15.07.91	15.08.91
1	444.7	26.7	26.0	225.1	218.8	329.5	320.2
2	446.5	26.8	26.0	224.7	216.1	328.0	318.3
3	399.7	23.4	22.4	192.2	184.7	274.9	264.2
4	150.1	8.4	7.9	66.9	63.2	92.5	87.4
5	94.5	5.2	4.9	40.8	38.3	55.7	52.3
6	50.6	2.7	2.5	20.6	19.1	27.5	25.5
7	26.0	1.3	1.2	9.7	8.8	12.4	11.2
8	13.9	0.7	0.6	4.7	4.1	5.7	5.1
9	6.1	0.3	0.3	2.3	2.0	2.9	2.6
10+	3.3	0.2	0.2	1.2	1.1	1.6	1.4
Summe	1635.3	95.6	91.9	788.2	758.3	1130.6	1088.2

Altersklasse	01.01.92	15.03.92	15.04.92	15.05.92	15.06.92	15.07.92	15.08.92
1	533.9	32.5	31.8	276.5	270.1	408.8	399.3
2	315.9	18.9	18.3	157.9	153.1	229.9	222.8
3	312.1	18.3	17.6	150.9	145.1	216.3	208.1
4	247.5	14.1	13.4	113.2	107.6	158.4	150.5
5	75.9	4.3	4.0	33.8	31.9	46.7	44.2
6	44.1	2.4	2.2	18.2	16.9	24.3	22.6
7	20.2	1.1	1.0	8.1	7.4	10.6	9.8
8	8.1	0.4	0.4	3.0	2.7	3.9	3.5
9	3.3	0.2	0.2	1.3	1.2	1.7	1.6
10+	1.0	0.1	0.0	0.4	0.4	0.5	0.5
Summe	1562.1	92.1	88.8	763.3	736.4	1101.1	1062.7

Altersklasse	01.01.88	15.03.88	15.04.88	15.05.88	15.06.88	15.07.88	15.08.88
1	1115.8	1467.6	1395.6	1327.1	1262.0	438.7	417.1
2	1406.2	1871.9	1788.6	1709.1	1633.1	570.4	545.0
3	501.5	667.5	637.7	609.3	582.2	203.3	194.2
4	371.6	484.3	458.9	434.8	412.0	142.7	135.2
5	280.3	354.3	331.5	310.3	290.4	99.3	93.0
6	146.7	180.2	166.8	154.3	142.8	48.3	44.7
7	38.6	48.8	45.6	42.7	39.9	13.7	12.8
8+	7.1	9.0	8.4	7.9	7.4	2.5	2.4
Summe	3867.9	5083.6	4833.1	4595.5	4369.8	1518.8	1444.4

Altersklasse	01.01.91	15.03.91	15.04.91	15.05.91	15.06.91	15.07.91	15.08.91
1	3335.0	4589.3	4443.7	4302.9	4166.5	1474.7	1427.9
2	1794.1	2472.5	2395.4	2320.9	2248.6	796.3	771.5
3	675.7	903.2	864.5	827.4	791.9	277.0	265.2
4	264.5	363.5	351.8	340.5	329.6	116.6	112.8
5	320.6	447.4	435.7	424.2	413.1	147.0	143.2
6	100.0	139.0	135.2	131.4	127.8	45.4	44.2
7	48.0	66.4	64.5	62.6	60.8	21.6	20.9
8+	31.1	43.1	41.9	40.6	39.5	14.0	13.6
Summe	6569.0	9024.5	8732.6	8450.5	8177.7	2892.6	2799.3

Altersklasse	01.01.92	15.03.92	15.04.92	15.05.92	15.06.92	15.07.92	15.08.92
1	3071.3	4189.7	4042.6	3900.8	3764.0	1327.6	1281.0
2	2265.7	3054.2	2933.0	2816.7	2705.0	949.5	911.9
3	1227.3	1610.9	1530.5	1454.2	1381.7	479.9	455.9
4	399.3	523.2	496.8	471.8	448.0	155.5	147.6
5	178.7	225.9	211.4	197.8	185.2	63.3	59.3
6	232.9	317.9	306.8	296.1	285.8	100.8	97.3
7	71.4	93.6	88.9	84.4	80.1	27.8	26.4
8+	54.3	71.2	67.6	64.2	61.0	21.2	20.1
Summe	7500.9	10086.6	9677.5	9286.0	8910.8	3125.6	2999.6