



Meine Frau Karen hat großen Anteil an dieser Arbeit. In den verschiedenen Phasen ihrer Entstehung hat sie mich nicht nur entlastet, sondern mir auch mit Rat und Tat zur Seite gestanden. Mit herzlichem Dank, auch für die ständige Ermutigung, widme ich ihr diese Arbeit.

Mein tiefer Dank gilt Herrn Professor Zeitzschel, der mich in schwierigen Zeiten unterstützt und mir außerordentlich große Freiheit bei der Durchführung meiner Arbeiten gewährt hat.

Herrn Professor Gerlach danke ich für die gründliche Durchsicht dieser Schrift und für seine aufbauende Kritik.

Für die fruchtbaren Diskussionen und die Aufspürung mancher Anglizismen im Manuskript danke ich insbesondere Bodo von Bodungen, Rolf Peinert und Evi Nöthig.

Die anregende Atmosphäre auf dem "SFB-Korridor", zu der alle ehemaligen und jetzigen Mitbewohner beigetragen haben, hat mich beim Schreiben dieser Arbeit beflügelt.

Verbesserungsvorschläge zum Manuskript haben D. Barthel, H. Czytrich, S. Forster, S. Neuer, D. Pauly, U. Passow, F. Pollehne, J. Rumohr, P. Stegmann und M. Voss eingebracht.

## INHALT

VORWORT . . . . .	1
1.1. Verzeichnis der zur kumulativen Habilitation eingereichten Schriften . . . . .	2
1.2. Erklärung über den von mir geleisteten Anteil an den einge- reichten Schriften . . . . .	4
2. ABLEITUNG DER ERKENNTNISSE AUS DEN UNTERSUCHUNGSERGEBNISSEN	
2.1. Einleitung . . . . .	5
2.2. Jahresgänge des Planktons und der Umweltparameter im "Hausgarten"-Gebiet . . . . .	7
2.3. Untersuchung der Frühjahrsblüte in der Bornholmsee . . . . .	12
2.4. Planktonturn-Experimente . . . . .	14
2.5. Tankversuche mit natürlichem Plankton . . . . .	17
2.6. Die Jahresgänge der Sedimentation in der Kieler Bucht . . . . .	20
2.7. Produktion und Sedimentation in antarktischen Gewässern . . . . .	22
2.8. Die Rolle des Massenabsinkens im Lebenszyklus der Diatomeen . . . . .	26
2.9. Konzeptionelle Darstellung des pelagischen Lebensraums in der westlichen Kieler Bucht . . . . .	32
3. KRITISCHE AUSEINANDERSETZUNG MIT KONZEPTIONELLEN VORSTELLUNGEN IN DER PLANKTONÖKOLOGIE	
3.1. Einleitung . . . . .	36
3.2. Die Wandlung des Konzepts der Planktongruppe, SFB 95 . . . . .	40
3.3. Kontroversen über quantitativen Aspekte der pelagischen Ökologie . . . . .	53
3.4. Kontroversen über qualitativen Aspekte der pelagischen Ökologie . . . . .	65
3.5. Perspektiven . . . . .	78
4. LITERATUR . . . . .	82

ANHANG: Publikationsliste

## VORWORT

Die von mir für das kumulative Habilitationsverfahren eingereichten Arbeiten über verschiedene Aspekte des pelagischen Systems sind zum größten Teil im Rahmen des Sonderforschungsbereichs 95 der Universität Kiel ("Wechselwirkung Meer-Meeressboden") erstellt worden. In diesen Arbeiten habe ich mich vor allem mit den zwei Hauptaspekten der Wechselwirkung zwischen pelagischen und benthischen Systemen befaßt:

- a) die Nährsalzzufuhr vom Boden in die Wassersäule und
- b) die Sedimentation von Partikeln aus der Wassersäule zum Boden.

Die Beziehung zwischen diesen beiden Prozessen und ihre Auswirkung auf die Struktur pelagischer Systeme zieht sich daher als roter Faden durch die Arbeiten hindurch.

Die Ausrichtung der gemeinsamen Arbeiten des interdisziplinären SFBs erforderte die Erstellung von übergeordneten Konzepten, die sich wiederum in der Gestaltung der jeweiligen fachspezifischen Forschungsvorhaben niederschlugen. Der intensive Gedankenaustausch zwischen den Fächern förderte somit das kritische Nachdenken über die Inhalte und die Zielrichtung des eigenen Faches und lenkte die Aufmerksamkeit häufig auf wichtige Aspekte, die im Denkschema des engeren Faches eine nur geringe Rolle gespielt hatten.

Die planktologischen Untersuchungen des SFB 95 wurden in Gruppenarbeit durchgeführt, wobei jedes Mitglied jeweils ein spezielles Thema bearbeitete. Diese Teamarbeit brachte einen Hauptvorteil mit sich: Es stand wesentlich mehr Information zur Interpretation der Ergebnisse zur Verfügung, als es bei Einzeluntersuchungen der Fall gewesen wäre. Die Teamarbeit schuf somit die Möglichkeit, größere Fragenkomplexe zusammenhängend zu studieren und die gewonnenen Erkenntnisse zu übergreifenden Modellvorstellungen auszubauen.

Die vorliegende Schrift soll über eine Zusammenfassung meiner eingereichten Arbeiten hinausgehen. Im ersten Teil werden Erkenntnisse, die aus den Untersuchungsergebnissen abgeleitet wurden, erläutert und die daraus folgernden konzeptionellen Vorstellungen von pelagischen Systemen dargestellt. Im zweiten Teil wird eine kritische Auseinandersetzung mit dem Stand der Erkenntnisse in der Biologischen Meereskunde geführt und die von mir entwickelten Konzepte werden als ein alternativer Weg zum Verständnis pelagischer Systeme zur Diskussion gestellt.

1.1. Verzeichnis der zur kumulativen Habilitation eingereichtenSchriften

1. Bodungen, B.v., K.v. Bröckel, V. Smetacek and B. Zeitzschel (1981): Growth and sedimentation of the phytoplankton spring bloom in the Bornholm Sea (Baltic Sea). Kieler Meeresforsch. Sonderh. 5, 49-60.
2. Bodungen, B.v., V. Smetacek, M. Tilzer and B. Zeitzschel (Ms.): Primary production and sedimentation during austral spring in the Antarctic peninsula region. Deep-Sea Res., (soll nach geringfügigen Änderungen angenommen werden).
3. Osterroht, C. and V. Smetacek (1980): Vertical transport of chlorinated hydrocarbons by sedimentation of particulate matter in Kiel Bight. Mar. Ecol. Prog. Ser. 2, 27-34.
4. Schnack, S.B., V. Smetacek, B.v. Bodungen, P. Stegmann (1985): Utilization of phytoplankton by copepods in Antarctic waters during spring. In: J.S. Gray and M.E. Christiansen (Eds.), Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms. John Wiley & Sons, 65-81.
5. Smetacek, V. (1980a): Annual cycle of sedimentation in relation to plankton ecology in western Kiel Bight. Ophelia Suppl. 1, 65-76.
6. Smetacek, V. (1980b): Zooplankton standing stock, copepod faecal pellets and particulate detritus in Kiel Bight. Estuar. & Coast. Mar. Sci. 11, 477-490.
7. Smetacek, V. (1984a): Growth dynamics of a common Baltic protozooplankter: the ciliate genus Lohmanniella. Limnologica 15, 371-376.

8. Smetacek, V. (1984b): The supply of food to the benthos. In: M.J.R. Fasham (Ed.), Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice. Plenum Press, 517-548.
9. Smetacek, V. (1985a): Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. Mar. Biol. 84, 239-251.
10. Smetacek, V. (1985b): The annual cycle of Kiel Bight plankton: a long-term analysis. Estuaries, 8, 145-157.
11. Smetacek, V. (in press): Plankton characteristics. In: H. Postma and J.J. Zijlstra (Eds.), Ecosystems of the world: Continental shelves. Elsevier, North Holland.
12. Smetacek, V., B.v. Bodungen, B. Knoppers, H. Neubert, F. Pollehne and B. Zeitzschel (1980): Shipboard experiments on the effect of vertical mixing on natural plankton populations in the Central Baltic Sea. Ophelia Suppl. 1, 77-98.
13. Smetacek, V., B.v. Bodungen, B. Knoppers, F. Pollehne and B. Zeitzschel (1982): The plankton tower. IV: Interaction between water column and sediment in enclosure experiments in Kiel Bight. In: G. D. Grice and M. R. Reeve (Eds.), Marine mesocosms. Springer Verlag 205-216.
14. Smetacek, V., B.v. Bodungen, B. Knoppers, R. Peinert, F. Pollehne, P. Stegmann and B. Zeitzschel (1984): Seasonal stages characterising the annual cycle of an inshore pelagic system. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 183, 126-135.
15. Smetacek, V., B.v. Bodungen, E.-M. Nöthig and U. Bathmann (Ms.): Sedimentation of planktonic diatoms in the Antarctic: evidence of a mechanism for accelerating sinking rates.



1.2. Erklärung über den von mir geleisteten Anteil an den  
eingereichten Schriften

Die Zahlen entstammen dem Schriftenverzeichnis (1.1.).

- zu 1. Die Daten sind in gemeinsamer Arbeit gesammelt und ausgewertet worden; ich habe ca. ein Drittel des Textes geschrieben.
- zu 2. Die Daten sind in gemeinsamer Arbeit gesammelt und vor allem vom Erstautor ausgewertet worden. Ich habe ca. zwei Drittel des Textes geschrieben.
- zu 3. Die Daten über chlorierte Kohlenwasserstoffe stammen vom Erstautor, die übrigen Daten sind von mir. Ich habe die Arbeit geschrieben.
- zu 4. Die Zooplankton-Daten stammen vom Erstautor. Ich habe die Arbeit zu dreiviertel geschrieben.
- zu 5-11. Die Arbeiten habe ich selbständig angefertigt.
- zu 12-15. Die Daten sind in gemeinsamer Arbeit gesammelt und ausgewertet worden; ich habe alle Arbeiten konzipiert und geschrieben.

*W. J. J. J. J.*

Kiel, den 12. Juni 1985

## 2. ABLEITUNG DER ERKENNTNISSE AUS DEN UNTERSUCHUNGSERGEBNISSEN

### 2.1. Einleitung

Das ursprüngliche Ziel der Planktongruppe war es, den Kreislauf der Materie zwischen Wassersäule und Boden und den damit gekoppelten Energiefluß im Pelagial zu erfassen und zu quantifizieren. Die Daten sollten zur Erstellung deterministischer mathematischer Modelle dienen. Das Konzept, das dieser Herangehensweise zugrundeliegt, habe ich in einer SFB-internen Schrift: "Das mathematische Modell" 1972 ausführlich beschrieben. Die zugrundeliegenden Annahmen, die aus der Literatur stammten, ließen sich folgendermaßen zusammenfassen: Das "Wesen" eines Ökosystems ist das Wechselspiel zwischen dem Kreislauf der Materie und der hindurchfließenden Energie; die Randbedingungen werden durch die physikalische Umwelt gesetzt. Die Organismen des Ökosystems ordnen sich entsprechend ihrer Funktion an diesem Stoffkreislauf/Energiefluß und lassen sich daher zu funktionellen Einheiten zusammenfassen, die im Lichte des Energieflusses als Trophiestufen erscheinen. Die abiotische Umwelt, die Bühne, auf der das Spiel der Organismen stattfindet, bestimmt sowohl die Spieler als auch das Spiel. Die biologischen Komponenten des Ökosystems stehen eng miteinander in Wechselwirkung, wobei jede Komponente eine Maximierung ihrer Effizienz anstrebt. Es findet einen Kampf um Ressourcen statt: Die treibende Kraft für die Aufrechterhaltung bzw. Veränderung der Artenzusammensetzung ist die Konkurrenz zwischen den Arten und auch zwischen den Komponenten um diese Ressourcen.

Dieses Ökosystemkonzept setzte ich in ein detailliertes Kastenmodell um, in dem die bekannten und hypothetischen Beziehungen zwischen den quantitativ wichtigsten Ökosystem-Komponenten des Planktons und des Benthos mit Pfeilen dargestellt wurden. Dieses Modell diente als Organisations- und Koordinationsrahmen für die noch durchzuführenden Untersuchungen und sollte später, mit Zahlen ausgefüllt, als Grundlage für mathematische Modelle ausgebaut werden. Im Nachhinein kann ich die damals nicht näher reflektierten Voraussetzungen, auf denen dieses Konzept gründete, folgendermaßen zusammenfassen:

- 1) Die Zustandsvariablen des Ökosystems (z.B. Nährsalzkonzentration, Phyto- oder Zooplanktonbiomasse) und ihre quantitativen Beziehungen (Flußraten) seien grundsätzlich erfaßbar, und zwar mit den vorhandenen oder mit neu zu entwickelnden Methoden;
- 2) unmittelbare, quantitative Kausalbeziehungen zwischen den Komponenten seien vorhanden, die sich in Kohlenstoff- oder Energie-Einheiten darstellen lassen;
- 3) Ökosysteme seien im wesentlichen deterministisch organisiert und daher vorhersagbar;
- 4) weil Ökosysteme vorhersagbar seien, könne man die Einzelkomponente und ihre Flußraten auch nacheinander messen und die so gewonnenen Daten zu allgemeingültigen Modellen zusammenbauen.

Die Einsicht, daß diese Annahmen zu einseitig und mechanistisch waren, um der Komplexität der Natur gerecht zu werden, stellte sich schon im Laufe der ersten Untersuchungen heraus. Das Energieflußkonzept blieb als Rahmen für die Planung und Durchführung der Meßeinsätze bestehen, wurde aber bei der Interpretation der Meßergebnisse allmählich durch alternative Vorstellungen ergänzt.

Die ersten Untersuchungen wurden in der westlichen Kieler Bucht - vor allem im "Hausgarten"-Gebiet des SFB 95 - durchgeführt. Später fanden vergleichende Studien in anderen Meeresgebieten - in der Mittleren Ostsee, auf Bermuda, in der Antarktis, auf dem norwegischen Schelf - statt. Im Folgenden habe ich die wichtigsten Ergebnisse der meisten Untersuchungen und Expeditionen, an denen ich teilgenommen habe, zusammengefaßt und die wesentlichen Schlußfolgerungen, die sich jeweils ergaben, aus diesen abgeleitet. Neben den mit einem \* vermerkten Arbeiten, die für das Habilitationsverfahren eingereicht wurden, habe ich zum besseren Verständnis meiner wissenschaftlichen Entwicklung Ergebnisse früherer Arbeiten mit einbezogen. Der nachfolgende Abschnitt (2.1.) beschreibt die erste Phase meiner Entwicklung und beinhaltet noch keine der von mir eingereichten Schriften. Die übrigen acht Abschnitte befassen sich aber mit diesen Arbeiten; die in Klammern stehenden Zahlen (entnommen der Liste 1.2.) im Anschluß an die jeweiligen Titel bezeichnen die Arbeiten, die dort ausführlicher behandelt werden.

## 2.2. Jahresgänge des Planktons und der Umweltparameter im "Hausgarten"-Gebiet

Die ersten Untersuchungen der Arbeitsgruppe Planktologie begannen mit der Aufnahme von Jahresgängen des Planktons, der Sedimentation und der relevanten Umweltparameter im "Hausgarten"-Gebiet des SFB 95 in der westlichen Kieler Bucht. Die Probennahme erfolgte über 2 1/2 Jahre in wöchentlichen bis 2-wöchentlichen Abständen. Bei diesen Untersuchungen gingen wir vom überlieferten Bild der Planktonentwicklung in der Kieler Bucht aus: Biomassenmaxima des Phytoplanktons im Frühjahr und Herbst und niedrige Biomassen während der "Sommerstagnation", zur Zeit des Zooplanktonmaximums. Der Abbau der Frühjahrsblüte wurde durch Zooplanktonwegfraß und der Aufbau der Herbstblüte durch Nährsalzzufuhr von stagnierenden, bodennahen Wasserschichten als Folge der Herbststürme erklärt. Ausgehend von diesem Bild erwarteten wir erhöhte Sedimentation während des Aufbaus der Zooplanktonmaxima, da deren Kotballen als Hauptvehikel der Sedimentation im Meer vermutet wurden.

Die Bilanzierung der Hauptprozesse war Ziel dieser Untersuchungen. Wir erwarteten daher nicht, neue qualitative Erkenntnisse über Struktur und Funktion von pelagischen Ökosystemen zu gewinnen. Die Frühjahrsblüte 1972 bereitete uns aber eine große Überraschung. Sie erreichte ihren Höhepunkt zwischen dem 10. und 17. März 1972. Eine Woche später - am 24. März - war das Wasser ganz klar und die Blüte scheinbar ganz verschwunden; der Salzgehalt hatte sich aber kaum verändert, ein Zeichen dafür, daß wir es nicht unbedingt mit einem neuen Wasserkörper zu tun hatten. Mitglieder der wissenschaftlichen Tauchgruppe, die an diesem Tag am Boden gearbeitet hatten, berichteten uns von einem dicken grünen Teppich, der auf dem Meeresboden lag. Eine mikroskopische Untersuchung dieses Teppichs zeigte unzweifelhaft, daß es sich um die verschwundene Phytoplanktonblüte handelte, die offensichtlich in kurzer Zeit abgesunken war. Dieses Ereignis war ein Schlüsselerlebnis, aus dem eine Reihe von Konsequenzen abgeleitet wurden, die allmählich zu einem grundlegenden Wandel in meinen konzeptionellen Vorstellungen führten. Diesen Wandel habe ich im zweiten Teil dieser Schrift ausführlich geschildert.

Zu der Zeit hatten chemische Parameter (Chlorophyll, ATP, Eiweiß, organischer Kohlenstoff etc.) den größten Stellenwert in der marinen Produktionsbiologie. Die alte Methode der Biomassenermittlung durch mikroskopische Auszählung der dominanten Arten und die anschließende Berechnung des Kohlenstoffgehalts war eine vergleichsweise sehr mühsame und daher unpopuläre Methode geworden. Wir hatten uns aber vorgenommen, sowohl chemische als auch mikroskopische Meßmethoden einzusetzen.

Die spätere Auswertung der Daten des Jahresgangs brachte einige weitere Überraschungen, die zum Teil auf die Ergebnisse der quantitativen Mikroskopie zurückgingen. Die neuen Erkenntnisse wurden auf dem 1973 durchgeführten Symposium der Baltic Marine Biologists vorgetragen (v. Bodungen et al. 1975). Hier sind die wichtigsten Schlußfolgerungen aufgeführt:

- 1) Die während der Frühjahrsblüte aufgebaute Biomasse wurde vom Zooplankton wenig genutzt und war zum großen Teil sedimentiert. Das Massenabsinken setzte nach Verbrauch der Nährsalze ein und ließ daher durch die Entfernung von essentiellen Elementen eine verarmte Wassersäule zurück.
- 2) Zwei Monate später baute sich wieder eine hohe Phytoplanktonbiomasse auf, allerdings aus Dinoflagellaten statt Diatomeen bestehend. Die dazu notwendigen Nährsalze schienen vom Boden zu stammen, vermutlich durch den Abbau der Biomasse der Frühjahrsblüte. Die Zufuhrmechanismen blieben noch unklar.
- 3) Die mikroskopische Auswertung zeigte, daß die Phytoplanktonbiomasse während des Sommers relativ hoch lag, wobei sich verschiedene Phytoplanktonpopulationen ablösten; der niedrige Chlorophyllgehalt der Wassersäule ließ aber auf geringe Biomassen schließen. Hieraus schlossen wir, daß der Chlorophyllgehalt ein ungenaues, weil variables Maß für Phytoplanktonbiomasse darstellt.
- 4) Die sommerlichen Zooplanktonpopulationen waren zwar nicht nahrungslimitiert, allerdings stammte ihre Nahrung nicht von der Frühjahrsblüte, sondern vom Phytoplankton, das während des Sommers wuchs.
- 5) Das pelagische System erschien nun erheblich dynamischer als erwartet: Frühjahrs- und Herbstblüten stellten keineswegs die Hauptjahresproduktion dar und waren zudem nur von untergeordneter Bedeutung für das Zooplankton der Kieler Bucht. Entsprechend wuchs die Bedeutung der

Frühjahrs- und Herbstblüten für das Benthos; die Wechselwirkung zwischen Wassersäule und Boden war wesentlich intensiver als erwartet.

Die Rolle des Bodens als Nährsalzquelle für das Phytoplankton wurde schon im ersten Jahr der Untersuchungen deutlich, und zwar aus zwei Gründen:

- 1) Die direkte Sedimentation des Phytoplanktons mußte durch Nährsalzzufuhr vom Boden in die Wassersäule wieder kompensiert werden.
- 2) Zeitlich begrenzte Nährsalzanreicherungen in Bodennähe wurden öfter beobachtet; da sie am nächsten Probennahmetag wieder verschwunden waren, waren sie vermutlich in die Wassersäule vermischt worden.

Zu ähnlichen Schlußfolgerungen über die Bedeutung des Bodens für das Phytoplanktonwachstum, allerdings anhand anderer Meßmethoden, kamen auch Forschergruppen in den USA (Rowe et al. 1975).

Die von uns 1972 eingesetzte offene Trichterfalle zur Messung der Sedimentation lieferte Werte, die um eine Größenordnung niedriger lagen als die Verlustbilanzen, die anhand der Wassersäulenmessungen ermittelt wurden. Die Untersuchung der Fallenfangeffizienz zeigte, daß offene Trichter für die Messung der Sedimentation in flachen Küstengewässern ungeeignet waren (v. Bröckel 1975). Die Fallenform wurde daher modifiziert (Zeitzschel et al. 1978), um Störeinflüsse möglichst gering zu halten. Die neuen Fallen kamen dann erst ab 1975 zum Einsatz.

Die Ergebnisse der Jahresgänge 1972/73/74 wurden in einer Serie von Promotionsarbeiten mit folgenden Themen verarbeitet: Hydrographie, Nährsalze und Primärproduktion (v. Bodungen 1975); Berechnung und Bilanzierung des pelagischen Energieflusses (v. Bröckel 1975); Biomasse und Produktion des Metazooplanktons (Martens 1975); Energieflußmodell des Kieler-Bucht-Pelagials (Probst 1975); Arten- und Biomassenzusammensetzung des Phytoplanktons (Smetacek 1975). Das Ausgangsthema meiner Promotionsarbeit war die qualitative und quantitative Charakterisierung des Phytoplanktons anhand seiner Pigmente. Im Laufe der Arbeit erkannte ich aber die grundsätzlichen methodischen Schwierigkeiten, die mit den genauen Messungen von biologischen Zustandsgrößen des Ökosystems verbunden waren. Es ergab sich dadurch eine Schwergewichtsverlagerung der Arbeit aus zwei Gründen: a) von den verschiedenen neuentwickelten

Verfahren zur dünnschicht-chromatographischen Trennung von Planktonalgen-Pigmenten hatte sich keine als quantitative Meßmethode bewährt; b) die Variation im Pigmentgehalt innerhalb einer Gemeinschaft war ebenso groß wie zwischen verschiedenen Gemeinschaften.

Die erhoffte quantitative Unterscheidung zwischen Detritus und Phytoplanktonbiomasse sowie zwischen den Phytoplanktongruppen schien anhand von Pigmentmessungen allein illusorisch. Diese Schlußfolgerung war nur möglich, weil die Ergebnisse der chemischen Messungen durch die mikroskopische Analyse ergänzt werden konnten. So stellte ich fest, daß das Biomasse/Chlorophyll-Verhältnis von Diatomeenblüten sich plötzlich um den Faktor fünf beim Eintreten von Nährsalzmangel erhöhen konnte. Wachsende Dinoflagellatenpopulationen dagegen hatten dasselbe Verhältnis wie alternde Diatomeen. Im Vergleich zu der präzisen Chlorophyllbestimmung schien die mit Hilfe der mikroskopischen Auszählung errechnete Biomasse höchst unsicher, zumal ein fester Faktor verwendet werden mußte, um das Plasmavolumen der Zellen in Kohlenstoffeinheiten auszudrücken. Es ergab sich aber eine erstaunliche Übereinstimmung zwischen den errechneten Biomassenwerten und den Meßergebnissen des partikulären organischen Kohlenstoffs (POC), ermittelt mit dem CHN-Analyzer. Die Beziehung war statistisch hoch signifikant, besonders während der Blütenphasen, bei denen der Detritusanteil am POC am geringsten war (Smetacek und Hendrikson 1979). Auch die Primärproduktion korrelierte besser mit der errechneten Biomasse als mit Chlorophyll. Diese Erfahrungen machten mir klar, daß die verschiedenen von uns gemessenen Parameter zur Beschreibung des Phytoplanktons sich in ihrem Aussagegehalt deutlich unterschieden. Konstante quantitative Beziehungen zwischen den Parametern waren nicht vorhanden, und da die Variationen durch Ereignisse - wie das Eintreten von Nährsalzmangel - hervorgerufen wurden, mußte jede Veränderung eines Parameters im Rahmen des größeren Zusammenhangs spezifisch beurteilt werden. Beispielsweise konnte das Verhältnis zwischen Biomasse und Chlorophyllgehalt einer Population zur Charakterisierung des physiologischen Zustands herangezogen werden, weil die Zeitskalen der Veränderung dieser Parameter sich nicht deckten. Bei der Interpretation der Daten räumte ich der direkten mikroskopischen Beobachtung den höchsten Wert ein, weil der Zugang, den mir diese Methode zur Phytoplankton-Ökologie gewährte, als der informa-

tionsreichste von allen erschien.

Die intensive mikroskopische Auswertung der Wasserproben über den Verlauf von 2 1/2 Jahren hat meine konzeptionellen Vorstellungen von der Phytoplankton-Ökologie stark geprägt. Weil ich das Auf und Ab der Populationen mit eigenen Augen verfolgen und mit den Ergebnissen der übrigen Methoden vergleichen konnte, entwickelte ich anschauliche Vorstellungen vom Geschehen im Pelagial, die wegen der Biomassenberechnung anhand der Zählergebnisse zugleich quantitativer Natur waren. So lernte ich mit der Zeit, die Meßwerte der indirekten Methoden vor dem Hintergrund der anschaulichen Vorstellungen zu interpretieren, und gegebenenfalls letztere auch zu revidieren. Ich bin deshalb so ausführlich auf diese persönlichen Erfahrungen eingegangen, weil sie großen Einfluß auf meinen weiteren Werdegang hatten und mir die außerordentlich wichtige, aber generell nicht erkannte Rolle des subjektiven Faktors in der Biologischen Meereskunde klar vor Augen geführt haben. Um dies zu erläutern, führe ich hier das Beispiel des Protozooplanktons auf.

Bei der Auszählung der Phytoplanktonproben fiel mir die offensichtlich wichtige Rolle der Protozoen (vor allem heterotrophe Flagellaten und Ciliaten) im Jahresgang auf. Ich fand öfter Exemplare mit ingestierten Phytoplanktonzellen, die in der gleichen Größenklasse waren wie die Protozoen. Eine Literaturdurchsicht zeigte, daß quantitative Angaben über diese Organismen nur vereinzelt vorhanden waren. Außerdem herrschte die Meinung unter Planktologen, daß diese Tiere nur Bakterien und höchstens Nanoflagellaten fressen würden. Aus den Lehrbüchern der Protozoologie ging aber deutlich hervor, daß Protozoen Organismen fressen können, die ihre eigene Größe bei weitem übertreffen. Somit stellten meine Ergebnisse (Smetacek 1981) eine Neuigkeit nur für Planktologen dar. Die Mißachtung dieser wichtigen Gruppe schien ein methodisches Problem zu sein: Die mikroskopische Auswertung von Wasserproben wurde traditionsgemäß von Phytoplanktologen durchgeführt, die die Protozoen ignorierten, weil sie Tiere waren. Die Zooplanktologen andererseits untersuchten nur Netzproben, die diese kleinen, zarten Formen nicht zurückhielten. So fiel diese wichtige Gruppe buchstäblich zwischen den "Disziplinen" durch. Bisher wurde das Zooplankton nur nach Größenklassen unterteilt: Die Protozoen wurden zusammen mit kleinen Metazoen und

Larvenformen unter der Rubrik Mikrozooplankton abgehandelt. Eine Unterscheidung der Protozoen von den Metazoen erschien für quantitative pelagische Studien äußerst sinnvoll. Es wurde daher vorgeschlagen, das Plankton in vier Hauptkomponenten zu unterscheiden: Bakterio-, Phyto-, Protozoo- und Metazooplankton, die dann jeweils in Größenklassen weiter unterteilt werden sollten. Dieses Schema ist von Sieburth et al. (1978) ausführlich diskutiert worden und scheint jetzt allgemein akzeptiert zu sein.

### 2.3. Untersuchung der Frühjahrsblüte in der Bornholmsee (1)

Das rapide Absinken der Frühjahrsblüte zum Boden der Kieler Bucht konnte durch die geringe Tiefe leicht erklärt werden. Ob solche schnellen Absinkvorgänge auch in größeren Wassertiefen stattfanden, war unbekannt. Diese Frage haben wir im Frühjahr 1975 im Rahmen einer Expedition mit FS "METEOR" in die Bornholmsee (südliche Ostsee) untersucht. Die Sedimentation wurde über 6 Wochen mit 4 Ketten von je 3 Sinkstofffallen (die neue verbesserte Version), die auch mit Strommessern und Temperatursonden bestückt waren, verfolgt. Daneben wurden Messungen alle 8 Stunden in der freien Wassersäule über 10 Tage durchgeführt. Aus den Ergebnissen konnten eine Reihe von interessanten Schlußfolgerungen abgeleitet werden (Smetacek et al. 1978, \*v. Bodungen et al. 1981).

Zu Beginn der Untersuchung hatte sich die Frühjahrsblüte mit einer hohen Biomasse in den oberen 30 m bereits etabliert, obwohl noch keine Dichteschichtung in der 55 m Wasserschicht oberhalb der Halokline zu erkennen war. Die Biomassenschichtung blieb trotz eines starken Sturms bestehen, der unmittelbar vor der Untersuchung über das Gebiet gezogen war. In einem Tag nach der Wetterberuhigung verdoppelte sich die Phytoplanktonbiomasse in den oberen 5 m und verbrauchte die dort vorhandenen Nährsalze vollständig. Daraufhin setzte ein Absinken der Oberflächenzellen ein, das sich durch die gesamte Wassersäule hindurch fortsetzte

und auch durch die Dichtesprungschicht in ca. 55 m Tiefe nicht aufgehalten wurde. Der Absinkvorgang war in 1 1/2 Tagen abgeschlossen. Die niedrige Zooplanktonbiomasse blieb während der ganzen Zeit konstant. Folgende Schlußfolgerungen wurden aus diesen Beobachtungen gezogen:

- a) Die Entwicklung der Frühjahrsblüte geht in Schüben vor sich, die vom Wetter gesteuert werden;
- b) Phasen erhöhten Wachstums führen zu Nährsalzerschöpfung in der obersten Schicht und zum Absinken von Teilen der Population;
- c) die Sinkgeschwindigkeit der Zellen betrug während der Absinkereignisse ca. 40 m/Tag, ein Wert der erheblich höher liegt als alle in vitro ermittelten Werte;
- d) eine Dichteschichtung ist keine notwendige Voraussetzung für die Entwicklung der Blüte, entscheidend sind Durchmischungstiefe und -intensität.

Weil diese vom Wetter stark beeinflußt werden, ist die Entwicklung von Blüten kein kontinuierlicher Prozeß, sondern von stochastischen Faktoren abhängig: Produktions- und Sedimentationsereignisse wechseln sich ab bis zum vollständigen Verbrauch der Nährsalze in der Deckschicht (\*v. Bodungen et al. 1981).

Die Sinkstofffallenergebnisse bestätigten die Beobachtungen aus der Wassersäule und lieferten den ersten eindeutigen Nachweis dafür, daß rapide Sedimentation von Phytoplanktonzellen zum Ende der Frühjahrsblüte stattfindet. Große Mengen von intakten Zellen wurden auch von der Falle unterhalb der Halokline in 60 m Tiefe gesammelt; diese Zellen hatten die Falle nur durch Absinken erreichen können, da ein vertikaler oder horizontaler Transport durch Wasserbewegung völlig ausgeschlossen war. Das unterschiedliche Fangverhalten der übereinander angebrachten Fallen konnte auch mit Hilfe der Strommesserdaten erklärt werden. Diese Feldbeobachtungen lieferten somit wertvolle Hinweise über die in situ Fangeffizienz von Sinkstofffallen (Smetacek et al. 1978) und zeigten zugleich deutlich, welche methodischen Schwierigkeiten mit der Messung von scheinbar einfachen Prozessen, wie das Absinken von Partikeln, verbunden sind. Die tieferen Fallen fingen erheblich mehr Phytoplanktonzellen als die in mittleren Tiefen: Entweder hatten die oberen Fallen zu wenig oder die unteren zu viel gesammelt. Vor dem Hintergrund der hydrographischen Messungen konnte nachgewiesen werden, daß

die Ergebnisse der unteren Fallen als die zuverlässigeren zu betrachten waren; inwieweit auch diese Fallen den tatsächlichen vertikalen Fluß unterschätzt hatten, blieb eine offene Frage. Auf die Konsequenzen der Massensedimentation der Frühjahrsblüte sowohl für die Weiterentwicklung des pelagischen Systems als auch ihre vermutete Wirkung auf das Benthos haben wir zum ersten Mal hingewiesen (Smetacek et al. 1978).

Die Erfahrung mit der Interpretation der Fallenergebnisse führte mir deutlich vor Augen, daß grundsätzliche Probleme mit der Erfassung von Ökosystemprozessen verbunden sind, die nicht durch die technische Verbesserung der Methode allein gelöst werden können. Die Störung des Systems, die durch jeden methodischen Eingriff verursacht wird, sollte daher nicht heruntergespielt, sondern bei der Interpretation der Daten mitberücksichtigt werden. Angesichts der inhärenten Dynamik des natürlichen Systems kann die Verwendung von konstanten, methodenspezifischen "Korrekturfaktoren" eine sehr fragwürdige Lösung sein. Auf diese Problematik werde ich im zweiten Teil dieser Schrift ausführlicher eingehen.

#### 2.4. Planktonturm-Experimente (13)

Nach Abschluß der Untersuchungen von Jahresgängen in der Kieler Bucht wurden gezielte Experimente mit natürlichen Planktonpopulationen im Planktonturm durchgeführt. Eine befriedigende Bilanzierung der pelagischen Prozesse war uns bei den Freilanduntersuchungen nicht gelungen, zum Teil wegen des störenden Einflusses der lateralen Advektion. Im 16m hohen Stahlgerüst des Planktonturms, der im Hausgartengebiet aufgestellt war, konnten ganze Wassersäulen (Volumen 30 m<sup>3</sup>) von der Oberfläche bis zum Boden in Kunststoffolie eingefangen und über längere Zeit gehältert werden (v. Bodungen et al. 1976a). Da die Wassersäule im Kontakt mit der Bodenoberfläche stand, konnte die Wechselwirkung

zwischen diesen beiden Biotopen messend verfolgt werden. Zugleich wurde die Entwicklung in den Schläuchen mit der im umgebenden Wasser verglichen. Die Probennahme wurde in Intervallen von 1 - 2 Tagen durchgeführt und erfolgte von einer Landstation aus.

Der erste mehr-wöchige Versuch war insofern mißlungen, als der Schlauchinhalt öfter Wasser mit der Umgebung austauschte. Dieser Austausch fand ereignisartig statt, angetrieben durch Dichteunterschiede zwischen Schlauchinhalt und dem umgebenden Wasser; Ursache hierfür waren laterale Advektionen von Wassermassen unterschiedlicher Salzgehalte. Es zeigte sich, daß das Wasser durch den Boden in den Schlauch ein- und austrat, und dadurch zu einer Ausspülung des Porenwassers mit seinem hohen Nährsalzgehalt führte. Derselbe Prozeß fand auch außerhalb der Schläuche statt. Dieser bisher nicht bekannte Mechanismus des Porenwasseraustausches hat, wie nachgewiesen werden konnte, erhebliche Bedeutung sowohl für die pelagische als auch die benthische Ökologie: Einerseits werden Sauerstoff und organische Nährstoffe den benthischen Heterotrophen zugeführt und andererseits werden anorganische Nährsalze in die Wassersäule transportiert (Smetacek et al. 1976). Die Austauschereignisse korrelierten mit Phasen erhöhter Primär-Produktion in der Wassersäule auch außerhalb des Schlauchs (v. Bodungen et al. 1976b). Zu Zeiten der "Sommerstagnation" war dieser Mechanismus somit ein wichtiger Nährsalzlieferant für das Phytoplankton, der z.T. die hohen sommerlichen Biomassen erklärte. Dieser Mechanismus der Nährsalzzufuhr vom Benthos ins Pelagial ist von besonderer Bedeutung während der nährsalzarmen Sommermonate, weil in Flachwassergebieten jede Oszillation der Pyknokline, z.B. durch interne Wellen, die Deckschicht mit Nährsalzen versorgt. Hinzu kommen Vermischungsprozesse an der Pyknokline, wodurch nährsalzreiches Tiefenwasser der Deckschicht zugeführt wird. Die hohen sommerlichen Phytoplanktonbiomassen konnten somit durch diese Mechanismen der Nährsalzversorgung zumindest teilweise erklärt werden.

In späteren Versuchen gelang es uns, die Schläuche wasserdicht zu halten. In diesen Versuchen konnte die enge Verknüpfung zwischen Benthos und Pelagial nachgewiesen werden (\*Smetacek et al. 1982). Deutliche Verschiebungen in der Artenzusammensetzung des Phytoplanktons gingen

einher mit wechselnden Sauerstoff- und Nährsalzverhältnissen am Boden. Die Reaktionen der verschiedenen Arten auf Nährsalzzufuhr-Ereignisse waren recht unterschiedlich. Ein kleiner Dinoflagellat (Gymnodinium simplex) und einige Diatomeen reagierten mit Massenvermehrung gefolgt von einem Zusammenbruch der Population, während ein großer Dinoflagellat (Ceratium tripos) über mehrere Wochen ein konstantes Biomassenniveau aufrechterhielt. Offensichtlich war das Reaktionsmuster verschiedener Phytoplankter auf wechselnde Umweltbedingungen nicht gruppenspezifisch. Auch die Dynamik des Auf- und Abbaues der Populationen war beeindruckend: Die Verschiebungen in Artenzusammensetzung und Biomasse des Phytoplanktons, die wir bei der Aufnahme der Jahresgänge beobachtet hatten, konnten somit vollkommen durch die Entwicklungsdynamik der Pflanzen innerhalb derselben Wassersäule erklärt werden. Dies schließt jedoch nicht aus, daß auch der Advektion eine bedeutsame Rolle bei diesen Verschiebungen zukommt.

Ein weiterer interessanter Aspekt der pelagischen Ökologie, der in den Planktonturm-Experimenten zum Vorschein kam, war das Remineralisationsverhalten von pelagischen Heterotrophen. Es war schon allgemein bekannt, daß Bakterien anorganische Nährsalze aufnehmen und in Biomasse inkorporieren können, wenn sie organische Substanz, die an essentiellen Elementen verarmt ist, abbauen. Allerdings wurden Bakterien in der marinen Umwelt ausschließlich als Nährsalzlieferanten für das Phytoplankton angesehen; das Bestehen einer möglichen Konkurrenz um anorganische Nährsalze zwischen Auto- und Heterotrophen, wie von terrestrischen Systemen bekannt, wurde bisher als unbedeutend für das Pelagial erachtet. Der in den Schläuchen beobachtete Sauerstoffverbrauch, der nicht simultan mit Nährsalzfreisetzung korreliert war, deutete aber auf diesen Prozeß hin. Um diese Hypothese zu überprüfen, wurde natürliches Plankton in kleineren Behältern dunkel gelagert und mit Nährsalzen versorgt. Die rapide Aufnahme der letzteren, begleitet von Sauerstoffverbrauch und rapider Steigerung der Heterotrophenbiomasse zeigte deutlich, daß auch im Pelagial das bakterielle Wachstum durchaus vom Mangel an essentiellen Elementen kontrolliert sein kann. Unter solchen Bedingungen spielen die pelagischen Tiere (Proto- und Metazoen) die Hauptrolle bei der Nährsalzfreisetzung, da sie aufgrund ihres Stoffwechsels Nährsalze exkretieren müssen; Bakterien dagegen können Nährsalze fakul-

tativ in organische Substanz einbauen, eine Eigenschaft, die sie mit den Pflanzen gemeinsam haben (\*Smetacek et al. 1982).

Obwohl die Planktonturm-Experimente verschiedene neue Einsichten in funktionelle Abläufe pelagischer Systeme gewährten, war es uns nicht gelungen, die wichtigsten Prozesse - Nährsalzzufuhr, Primär- und Sekundärproduktion, Sedimentation - zu bilanzieren. Dies lag, bedingt zum Teil durch die vertikale Heterogenität, an der Komplexität der in den Schläuchen wachsenden Gemeinschaften. Deshalb beschloß ich, die Experimente mit natürlichem Plankton in einfacheren kleineren Behältern fortzuführen, die homogen gehalten werden konnten und auch leichter zu manipulieren waren als die großen Schläuche.

## 2.5. Tankversuche mit natürlichem Plankton (7, 12)

Für diese Versuche wurden 1000 l Heizöltanks aus neutralem Polyäthylen verwendet, von denen mehrere bequem auf dem Schiffsdeck unterzubringen waren. Nach erfolgreich verlaufenen Vorversuchen wurde der erste große Versuch während der internationalen Baltic Open Sea Experiment (BOSEX 77) durchgeführt (Smetacek et al. 1980). Ziel dieses Unternehmens war es, den Zusammenbruch der sommerlichen Schichtung und seine Wirkung auf Chemie und Biologie der Wassersäule während des Frühherbstes in der zentralen Ostsee zu untersuchen. Da wir nur ein kleines Schiff (FK "LITTORINA") zur Verfügung hatten, beschlossen wir, diesen Vorgang in den Tanks zu simulieren und dort zu studieren. Daher war es nicht nötig zu dieser stürmischen Jahreszeit am Untersuchungsort nach dem Füllen der Tanks zu bleiben.

Verschiedene Mischungsverhältnisse zwischen Wasser aus den drei Hauptschichten der Ostsee (Oberflächenwasser, Zwischenwasser und subhaloklines Wasser) wurden in den sechs Tanks hergestellt und die Entwick-

lung des Planktons über 3 Wochen studiert. Die Witterungsverhältnisse zwangen uns, Landschutz aufzusuchen, wo wir allerdings dann ungestört die Messungen zweimal am Tag durchführen konnten.

Das Wasser in den Tanks wurde mit motorgetriebenen Propellern ständig gerührt. Eine wahrscheinliche Folge dieser Art der Turbulenz war, daß die in den Tanks gewachsenen Phytoplanktonpopulationen im wesentlichen aus Flagellaten und nicht Diatomeen bestanden. Die Entwicklung des Planktons in den verschiedenen Tanks lief jeweils in etwa wie erwartet ab, allerdings gelang eine Bilanzierung des vorhandenen Gesamtstickstoffpools nicht. Dies lag vor allem an der unzureichenden Meßgenauigkeit der Methoden zur Ermittlung von gelöstem organischen Stickstoff. Es konnte nachgewiesen werden, daß während des Herbstes Phosphor und nicht Stickstoff das kritische Element für die Primärproduktion war. Dies wurde zurückgeführt auf die vorangegangene Stickstoffanreicherung der Oberflächenschicht durch das sommerliche Blaualgen-Wachstum.

In einem Tank mit hohem Anteil an Oberflächenwasser wurden in der Anfangsphase anorganische Nährsalze vor allem von Bakterien aufgenommen, die zunächst eine recht hohe Biomasse aufbauten. Dies zeigte, daß sich im nährsalzverarmten Oberflächenwasser gelöste organische Substanzen während des Sommers angereichert hatten, deren bakterieller Abbau durch die Knappheit an essentiellen Elementen verlangsamt war. Die Zufuhr von Nährsalzen aus tieferen Schichten ermöglichte nun einen raschen Abbau.

Eine ähnliche Beziehung zwischen Zusammensetzung und Abbaubarkeit von partikulärem Detritus zu der vorhandenen Nährsalzkonzentration wurde in der Spätphase des Experiments beobachtet. Trotz des ständigen Rührens des Wassers in den Tanks setzten sich immer mehr Partikel im Verlauf des Experiments, vor allem nach der Nährsalzerschöpfung, ab. Um die Zusammensetzung der sedimentierten von den suspendierten Partikeln zu unterscheiden, wurden Proben vor und nach kräftigem manuellen Rühren der Tankinhalte genommen. Es zeigte sich, daß die Partikel, die sich immer wieder nach dem manuellen Rühren absetzten, wesentlich weniger Stickstoff enthielten als die in Suspension gebliebenen. Es waren Detrituspartikel mit niedrigem Stickstoffgehalt, die unter nährsalzver-

armten Bedingungen als schwer abbaubare Abfallprodukte des pelagischen Systems der Deckschicht gedeutet wurden. Dieser Beziehung zwischen Sinkgeschwindigkeit und chemischer Zusammensetzung von Partikeln kommt im Hinblick auf die Sedimentation im Meer eine große Bedeutung zu: Nährsalzreiche und daher leicht abbaubare Partikel werden in Stoffwechselprozessen der Deckschicht einbezogen, während nährsalzverarmte, schwerabbaubare Partikel aus der Deckschicht heraussinken. Durch diesen Mechanismus werden essentielle Elemente in der Oberflächenschicht konserviert bei gleichzeitiger Zufuhr von organischer Substanz zu tieferen Schichten. Gelangen diese Partikel in nährsalzreichere tiefere Schichten, werden sie für den bakteriellen Abbau wieder zugänglich und für andere Heterotrophe verwertbar (\*Smetacek et al. 1980).

In allen Tanks entwickelte sich eine Population des häufigen planktischen Ciliaten Lohmanniella sp.. In einem der Tanks kam es innerhalb von wenigen Tagen zu einer Massenvermehrung der Ciliaten begleitet von einer fast vollständigen Aufzehrung des Phytoplanktons, aber nicht der Bakterien. Die Ciliaten teilten sich bis zu dreimal am Tag während der Wachstumsphase und verschwanden wieder, ebenso schnell wie sie gewachsen waren; danach erholte sich die Phytoplanktongemeinschaft rasch, allerdings mit veränderter Artenzusammensetzung. Diese Episode lieferte neue Einblicke in die bisher kaum bekannte Biologie planktischer Ciliaten und ihre potentielle Wirkung auf die Struktur pelagischer Systeme (\*Smetacek 1984a).

Die Untersuchung von natürlichen Planktongemeinschaften in Tanks ist seit diesem Experiment eine Routinemethode geworden, die von uns auf allen größeren Expeditionen mit Erfolg zur Ergänzung der Feldbeobachtungen durchgeführt wird. Tankexperimente eignen sich besonders für das Studium spezieller Fragen, die mit Freilandmessungen methodisch nicht zugänglich sind. Außerdem haben sich die Tanks für Lehrzwecke als besonders geeignet erwiesen, vor allem weil sie den Studenten ein Gefühl für die Zeitskalen pelagischer Prozesse vermitteln.



## 2.6. Die Jahrgänge der Sedimentation in der Kieler Bucht (3, 5, 6)

Vom Herbst 1975 bis Ende 1978 wurden mit den verbesserten Sinkstofffallen kontinuierliche Jahrgänge der Sedimentation im Hausgartengebiet des SFB 95 aufgenommen. Die "neue" Falle ist von Zeitzschel et al. (1978) beschrieben worden. Diese automatischen Sinkstofffallen sind mit 8 Sammelgläsern ausgestattet, die mit einem elektronisch geschalteten Schrittmotor in vorher bestimmten Zeitabständen unter dem Sammeltrichter weiter bewegt werden.

Die gemessenen Jahrgänge bestätigten das anhand der Wassersäulenmessungen vermutete Bild der Sedimentation: Maxima im Frühjahr und Herbst und Minima im Sommer. Die Zusammensetzung der Sinkstoffe zeigte deutlich, daß die Maxima aus intakten Phytoplanktonzellen und ihren unmittelbaren Derivaten bestanden; bei den sommerlichen Sinkstoffen dagegen handelte es sich um stark abgebautes Material. Eine Ausnahme bildeten die vereinzelt auftretenden höheren Sedimentationsraten vor allem im Spätsommer, die offensichtlich ebenfalls auf größere Mengen "frischen" Phytoplanktons zurückzuführen waren. Die hohen, aber stark streuenden Sedimentationsraten im Winter konnten durch sturmerzeugte Resuspension von Sediment erklärt werden, da der anorganische Anteil an den Sinkstoffen erheblich höher lag als im übrigen Jahr. Die hohe zeitliche Auflösung der Sedimentationsraten, die mit den verwendeten Fallen erzielt werden konnte, zeigte deutlich, daß die Sedimentation zum Boden nicht der bisher angenommene konstante Partikelregen war, sondern in klar abgegrenzten Ereignissen - also in Partikelschauern - vonstatten ging. Die auslösenden Faktoren für diese Schauer mußten im Verhältnis zwischen den Umweltbedingungen und dem Verhalten der planktischen Populationen zu suchen sein.

Das Massenabsinken der Diatomeenblüte im Frühjahr wurde offensichtlich durch Nährsalzmangel, vor allem von Stickstoff, ausgelöst. Da die Zusammensetzung der absinkenden Blüte identisch mit der von seneszenten, stickstoff-limitierten Kulturen war, wurde dieses Ereignis als Beweis für die Massenmortalität der Phytoplankter durch Nährsalzmangel angesehen. Die Gründe für die Sedimentation der Herbst-Blüte waren nicht so offensichtlich, da es sich um große Dinoflagellaten - Ceratium

spp. - handelte, über deren Verhalten bei Seneszenz wenig bekannt war. Beide Blüten wurden vom Zooplankton kaum verwertet: Die Wachstumsgeschwindigkeit der Frühjahrsblüte war höher als die der kleinen, überwinterten Zooplanktonpopulationen, und die Ceratien waren kein bevorzugtes Zooplanktonfutter (\*Smetacek 1980a).

Ein überraschendes Ergebnis des jährlichen Sedimentationsmuster war, daß die niedrigsten Sedimentationsraten mit dem ersten Copepoden-Maximum im April/Mai unmittelbar nach Beendigung der Sedimentation der Frühjahrsblüte zusammenfielen. Die von den Copepoden produzierten Kotballen waren also nicht sedimentiert, sondern in der Wassersäule weiter genutzt worden. Das Heraussinken der Kotballen hätte zu einer Verarmung der Oberflächenschicht an essentiellen Elementen geführt, was durch die Zurückhaltung des Kotmaterials verhindert wurde. Die ökologische Bedeutung der Retention des Kotmaterials für die wachsenden Copepodenpopulationen wurde daher hervorgehoben (\*Smetacek 1980b). Diese Ergebnisse widersprachen nicht nur den weitverbreiteten Ansichten über das Schicksal von Zooplankton-Kotballen, sondern deuteten auch die Existenz von Mechanismen an, die die Aufrechterhaltung von bestimmten Systemzuständen im Pelagial ermöglichten. Eine ähnliche Schlußfolgerung wurde auch anhand der Ergebnisse der Tankexperimente gezogen: Eingespielte planktische Gemeinschaften konservieren essentielle Elemente in der Deckschicht (\*Smetacek et al. 1980).

Im Rahmen dieser Sedimentationsuntersuchung wurde in Zusammenarbeit mit der Abteilung Meereschemie des Instituts für Meereskunde auch die Zufuhr von chlorierten Kohlenwasserstoffen aus der Wassersäule zum Boden im Jahresverlauf gemessen. Es zeigte sich, daß die Hauptzufuhr dieser Schadstoffe in den Sommermonaten stattfand. Wegen der geringeren Sedimentationsraten in diesen Monaten war der chlorierte Kohlenwasserstoff-Gehalt der absinkenden Partikel bei weitem höher als zu anderen Jahreszeiten. Die erhöhte Konzentration von Schadstoffen dürfte sicherlich für die benthischen Gemeinschaften von Bedeutung sein. Da Parallelmessungen in der Wassersäule fehlten, konnte der Grund für die hohen Zufuhrraten nicht mit Sicherheit festgestellt werden: Entweder wurden im Sommer mehr Schadstoffe in die Kieler Bucht eingeleitet oder die "Säuberung" der Wassersäule durch das Plankton war während dieser Zeit

effektiver. Der erste Grund wurde von uns als der wahrscheinlichere angesehen (\*Osterroht und Smetacek 1980).

## 2.7. Produktion und Sedimentation in antarktischen Gewässern (2, 4, 15)

Die Beziehungen zwischen Hydrographie, Primärproduktion, Struktur des Nahrungsnetzes und der Sedimentation unter den extremen Bedingungen der Antarktis wurden im Rahmen der Expedition Nr. 56 von FS "METEOR" 1980/81 untersucht. Diatomeenblüten waren auf früheren Expeditionen oft angetroffen worden, aber es herrschte wenig Klarheit über die Entstehungsbedingungen und das Schicksal ihrer Biomasse. Bekannt war nur, daß die Beendigung solcher Blüten nicht durch Nährsalzmangel hervorgerufen wurde. Ziel unserer Fahrt war es daher, eine Diatomeenblüte ausfindig zu machen, um dann den Werdegang der Blüte über mehrere Wochen zu verfolgen. Als Untersuchungszeitraum wurde November/Dezember - das Südfrühjahr - gewählt. Das Untersuchungsgebiet lag an der Spitze der antarktischen Halbinsel, am nordöstlichen Ausgang der Bransfield Straße.

Die Untersuchungen wurden von einem interdisziplinär zusammengesetzten Team des SFB 95 durchgeführt. Dabei kamen eine Vielzahl von verschiedenen Methoden zum Einsatz, mit denen physikalische, chemische und biologische Eigenschaften der Wassersäule gemessen wurden. Die Sedimentation wurde mit freitreibenden Sinkstofffallen verfolgt. Weil die Meßergebnisse, vor allem die der Sonden, recht schnell vorlagen, konnte die Untersuchungsstrategie flexibel gestaltet werden.

Oberflächenregistrierungen zeigten, daß im Untersuchungsgebiet verschiedene, voneinander scharf getrennte Wasserkörper vorhanden waren, die sich deutlich in Biomasse und Artenzusammensetzung des Phytoplank-

tons unterschieden. Im offenen Wasser der Drake-Passage war die durchmischte Schicht tief und die Biomasse gering (Zone I). Sehr hohe Biomassen in einer seichten Deckschicht charakterisierten das Wasser in der nördlichen Hälfte der Bransfield Straße (Zone II), während relativ hohe Biomassen in einer bis zum Boden durchmischten Schicht in der südlichen Hälfte – auf dem Schelf der Halbinsel – vorhanden waren (Zone III). Die 3 Zonen waren auch in Bezug auf Biomasse und Zusammensetzung des Zooplanktons verschieden. Copepoden stellten mit Abstand die Hauptbiomasse in allen 3 Zonen dar. Die größte Biomasse war in Zone I vorhanden und bestand vor allem aus Copepoditen, während die Biomasse in den anderen Zonen sehr viel niedriger und aus adulten Copepoden zusammengesetzt war (\*Schnack et al. 1985). Krill wurde vor allem in Zone II angetroffen, aber nur in geringen Mengen.

Das Wachstumsverhalten des Phytoplanktons der 3 Zonen war sehr ähnlich und unabhängig von der Artenzusammensetzung. Wegen der niedrigen Temperaturen lagen die maximalen Teilungsraten wesentlich niedriger als einmal pro Tag (Tilzer et al. 1985). Nährsalze waren überall im Überschuß vorhanden, und die Produktionsrate war daher nur eine Funktion des Lichtangebots und der vorhandenen Biomasse. Das Lichtangebot in dem relativ kleinen Gebiet konnte als flächenmäßig gleich verteilt angesehen werden. Die zonalen Unterschiede in der Biomassenverteilung mußten also auf entsprechende Unterschiede in den Akkumulationsraten der Zellen in der produktiven Schicht (ca. 20 m) zurückgeführt werden. Die Akkumulationsraten wiederum wurden durch Tiefe und Intensität der vertikalen Durchmischung bestimmt: Je flacher die Schicht, desto rapider der Biomassenaufbau, weil eine nennenswerte Produktion nur in den oberen ca. 20 m stattfand. Die Biomassenunterschiede zwischen den Zonen spiegelten somit die unterschiedlichen Vorgeschichten der jeweiligen durchmischten Schicht wider. Die unterschiedliche Alterszusammensetzung der Zooplanktonpopulationen in den 3 Zonen war ein zusätzlicher Beweis hierfür.

Aufgrund der exponierten Lage und der hohen Strömungsgeschwindigkeiten in Zone I war die Durchmischungstiefe vermutlich stets über 40 m gewesen, was einen nur langsamen Aufbau der Population gestattete. Der zunehmende Freßdruck der wachsenden Zooplanktonpopulation hat die Ent-

stehung einer Blüte in dieser Zone verhindert. Die geringe Durchmischungstiefe in Zone II dagegen ermöglichte den rapiden Aufbau der Phytoplanktonbiomasse, weil ein Großteil der Zellen in den produktivsten oberen 20 m verbleiben konnten. Der Blütenaufbau fand statt, bevor der Freßdruck zunehmen konnte. Die hohe Biomasse in der homogenen Wassersäule von Zone III konnte nur durch eine nachträgliche Durchmischung der Wassersäule erklärt werden; der Blütenaufbau mußte zunächst unter stratifizierten Bedingungen erfolgt sein. Eine Änderung der mesoskaligen Hydrographie, z.B. in Verbindung mit dem Rückzug des Packeises, muß danach eine tiefe Durchmischung der Wassersäule bewirkt haben (\*v. Bodungen et al. Ms.). Dieses Beispiel zeigt, daß der Entwicklungsgrad eines pelagischen Systems wertvolle Informationen über die hydrographische Vorgeschichte eines Wasserkörpers liefern kann.

Treibende Sinkstofffallen kamen nur in Zone II und III zum Einsatz, zeigten aber sehr deutliche Unterschiede zwischen den Zonen. In Zone II waren die Sedimentationsraten sehr niedrig bis auf eine Falle, die große Mengen von Krillkot sammelte; in Zone III dagegen wurden hohe Raten gemessen, und die Sinkstoffe bestanden vor allem aus intakten Diatomeenzellen. In allen Fällen wurden Klumpen von Thalassiosira-Zellen und Ruhesporen gefunden, die bei oberflächlicher Betrachtung als Kotballen von unbekanntem Zooplanktern identifiziert wurden. Die spätere genauere Untersuchung dieser Klumpen zeigte aber, daß es sich nicht um Zooplanktonkot handeln konnte. Erstens konnte kein Zooplankter ausfindig gemacht werden, der solche Kotballen hätte produzieren können, zweitens wurden in Wasserproben große Mengen von verschleimten Thalassiosira-Ketten gefunden, die sich als Vorstufe der Bildung solcher Klumpen deuten ließen. Da viele Übergangsstufen zwischen "normalen" Ketten und verschleimten Klumpen gefunden wurden, lag der Schluß nahe, daß die Klumpenbildung von den Diatomeen selbst bewerkstelligt wurde. Da größere Mengen von Klumpen in den Sinkstofffallen gefunden wurden, hatten diese offensichtlich eine höhere Sinkgeschwindigkeit als die offenen Ketten. (\* Smetacek et al. Ms).

Die Thalassiosira-Population von Zone III war im Begriff, Ruhesporen zu bilden, von denen besonders viele in den Fallen gefunden wurden. Nach der gängigen Meinung löst nur Stickstoffmangel die Ruhesporenbildung

aus; ebenfalls wurde generell angenommen, daß die Massensedimentation von Diatomeenblüten durch Stickstoffmangel ausgelöst wird. Die Verhältnisse in Zone III widersprachen diesen Annahmen, da Nitrat noch in hoher Konzentration vorhanden war, und es trotzdem zur Ruhesporenbildung und Massensedimentation gekommen war. Als möglicher Auslösemechanismus wurde die Auflösung der Deckschicht und die damit verbundene Verschlechterung des Lichtklimas für die Phytoplankter angesehen. Entscheidend an dieser Erkenntnis war, daß Ruhesporenbildung und Massensedimentation miteinander gekoppelt sind und durch verschiedene Umweltfaktoren hervorgerufen werden können. Gerade diese Beobachtungen aus der Antarktis zeigten deutlich, daß das Absinken von Diatomeenblüten nach einer Wachstumsphase einen Überlebensvorteil mit sich bringen muß und womöglich als eine Verhaltenseigenschaft der Diatomeen als Antwort auf sich verschlechternden Umweltbedingungen einzustufen ist (\*v. Bodungen et al. Ms.). Solches art- oder gruppenspezifisches Verhalten als eine inhärente Eigenschaft der Organismen könnte daher eine treibende Kraft bei der saisonalen Sukzession des Planktons sein, die zwar durch Umweltfaktoren ausgelöst, aber nicht durch diese bewerkstelligt wird. Die Saisonalität des antarktischen Phytoplanktons hat somit gewisse Ähnlichkeit mit der von borealen Gebieten der Nordhemisphäre, wird aber nicht von der Nährsalzverfügbarkeit gesteuert. Diese Erkenntnisse legten den Schluß nahe, daß komplexere Verhaltensmuster, die eine flexible Antwort auf Veränderungen der Umwelt erlaubten, auch dem scheinbar so passiven Phytoplankton zugestanden werden mußten.

## 2.8. Die Rolle des Massenabsinkens im Lebenszyklus der Diatomeen (8, 9)

Vor unseren Untersuchungen wurde gelegentlich von Massensedimentation im Anschluß an Diatomeenblüten berichtet, aber diesen Befunden wurde in der Literatur keine besondere Bedeutung beigemessen. Die allgemeine Meinung war, daß Kotballen von Zooplankton für die erhöhte Sedimentation verantwortlich waren, weil die Biomasse der Herbivoren nach Beendigung der Diatomeenblüte in der Regel stark anstieg. Der niedrige Sedimentationsverlust während des Blütenwachstums wurde auf den geringen Freßdruck in dieser Phase zurückgeführt und die rapide Zunahme der Sedimentationsrate gegen Ende der Blüte wurde mit der Verpackung der Zellen in großen, kompakten Kotballen, die die Sinkgeschwindigkeit der suspendierten Partikel erhöht, erklärt. Die Sedimentation von organischer Materie wurde daher als eine Art Abfallbeseitigung angesehen, die von keiner besonderen Bedeutung für das pelagische System war. Obwohl unsere Befunde über das Massenabsinken von Phytoplanktonblüten in der Ostsee auf großes Interesse stießen, wurden sie doch als ein Sonderfall für ein noch junges und daher noch nicht eingespieltes Ökosystem angesehen. Wir hatten unsere Beobachtungen ebenfalls mit dem Fehlen von großen überwinternden Zooplankton-Populationen in diesem Meeresgebiet erklärt (Smetacek et al. 1978, \*Smetacek 1980a).

Erst ab Ende der siebziger Jahre wurde bekannt, daß die Massensedimentation von intakten, also nicht von Herbivoren ingestierten Zellen ein weitverbreitetes Phänomen war (\*Smetacek 1984b). Anhand von Massenbilanzen stellte Walsh (1983) die globale Bedeutung dieses Prozesses dar. Da das Massenabsinken von Zellen infolge widriger Umweltbedingungen (Nährsalzerschöpfung) eintrat, wurde es einfach mit Massenmortalität erklärt. Was aber nicht erklärt werden konnte, war die hohe Geschwindigkeit, mit der die Zellen aus der Wassersäule absanken: Sie lagen etwa eine Größenordnung höher als die Maximalwerte, die unter Laborbedingungen gemessen worden waren. Die in der Natur vorkommenden hohen Sinkgeschwindigkeiten (ca. 100 m/Tag) standen aber außer Zweifel, da Ketten von Sinkstoffallen, die in 1000 m Abständen in der Tiefsee verankert waren, das Sedimentationsmaximum im Anschluß an der Blüte in allen tiefen Horizonten zeigten (Deuser et al. 1981, Honjo 1982). Ein möglicher Mechanismus zur Erklärung der erhöhten Sinkgeschwindigkeiten

wurde von mir in einem Vortrag 1982 vorgeschlagen: Beim Absinken könnten sich Diatomeenketten zu größeren Aggregaten verfilzen, vor allem während der Akkumulation an Dichtesprungschichten (\*Smetacek 1984b). Beobachtungen englischer Forscher, die mit in situ Kamerasystemen den Tiefseeboden fotografierten, schienen diese Erklärung zu bestätigen (Billett et al. 1983). Sie berichteten, daß eine Matte von intakten Diatomeenzellen relativ plötzlich auf dem Tiefseeboden erschien. Die Zellen waren in einer gallertigen Matrix verklumpt.

Beim Nachdenken über diese Beobachtungen kam mir der Gedanke, daß die für Blüten charakteristische Diatomeengattungen von ihrer Morphologie her geradezu für die Bildung von verfilzten Aggregaten gemacht waren: Die meisten Arten hatten entweder lange Borsten (Chaetoceros) oder lange, feine Chitinfäden (Thalassiosira, Skeletonema). Diese Fortsätze wurden früher für die Erhaltung der Schwebfähigkeit angesehen; moderne Untersuchungen hatten aber gezeigt, daß ihre Wirkung bei der Verringerung der Sinkgeschwindigkeit kaum von Bedeutung ist. Unbegreiflich im Kontext der Erhaltung der Schwebfähigkeit ist die Anwesenheit von schweren Mineralschalen oder -skeletten gerade bei den Gruppen, die nicht aktiv schwimmen können: Diatomeen, Palmelloidstadien von Coccolithophoriden, Foraminiferen, Radiolarien. In Zusammenfassungen über den Stand der Erkenntnisse stellten Sournia (1982) und Elbrächter (1984) fest, daß die Beziehung zwischen Form und Funktion bei Phytoplankton noch eine offene Frage sei. Da die Morphologie der Blütendiatomeen für die Aggregatbildung besonders geeignet zu sein schien, machte ich mir Gedanken über die mögliche Bedeutung einer solchen Funktion, wobei ich mich von der überlieferten Annahme eines ständigen Kampfes des Planktons gegen das Absinken löste und nach einem Sinn für die gelegentliche Erhöhung der Sinkgeschwindigkeit suchte.

Es war schon bekannt, daß die Sinkgeschwindigkeit von Diatomeen eine Funktion ihrer Wachstumsphysiologie war. Populationen in exponentiellen Wachstumsphasen hatten eine erheblich geringere Sinkgeschwindigkeit als während der Seneszenzphase. Allerdings waren die physiologisch wirksamen Mechanismen unzureichend bekannt. Der Sinn dieses Verhaltens wurde im Kontext der Nährsalzaufnahme erklärt: Nährsalzverarmte Zellen konnten durch eine Erhöhung ihrer Sinkgeschwindigkeit in tiefere, nähr-

salzreichere Schichten gelangen; daß sie schließlich aus der Oberflächenschicht herausfallen würden, ist nicht weiter berücksichtigt worden. Die Hauptaufmerksamkeit der Phytoplanktonökologen hatte sich bis dahin auf das Wachstum in der euphotischen Zone konzentriert, obwohl selbstverständlich bekannt war, daß jede Art nur vorübergehend dort anzutreffen war. Über den Verbleib in der übrigen Zeit wurde kaum nachgedacht, weil angenommen wurde, daß nur ein geringer Prozentsatz der Zellen dem Wegfraß von Zooplankton entging. Nach dieser Logik wäre schnelles Wachstum kaum von Vorteil, da die Individuen der verschiedenen Populationen nach der Wachstumsphase durch Zooplanktonwegfraß auf eine zufällige und geringe Zahl reduziert worden wären.

Hierzu habe ich eine alternative Hypothese (\*Smetacek 1985a) vorgeschlagen: Die Wachstumsphase in der euphotischen Zone stellt nur ein Stadium im Lebenszyklus der Blütendiatomeen dar; ein anderes ebenso wichtiges Stadium ist die Ruhephase, die in tieferen, und daher kälteren und dunkleren Schichten oder auf dem Meeresboden verbracht wird. Das rapide Absinken im Anschluß an die Blüte ist daher als der Übergang von einem wachsenden zu einem ruhenden Stadium im Lebenszyklus der Diatomeen zu betrachten.

Beide Phasen sind der Selektion durch physikalische, chemische und biologische Umweltfaktoren ausgesetzt. Die spezifischen Eigenschaften der verschiedenen Arten müßten daher unterschiedlich bewertet werden, da in den jeweiligen Phasen durchaus entgegengesetzte Ziele verfolgt werden können. Die Rolle der Fortsätze bei der Aggregat- bzw. Klumpenbildung und somit Erhöhung der Sinkgeschwindigkeit bei seneszenten Populationen wäre von größerer Bedeutung als die Erhöhung des Formwiderstands und somit Verringerung der Sinkgeschwindigkeit bei wachsenden Zellen oder Ketten. Demnach wären Borsten, Fäden und Stacheln eher als Sinkfortsätze und nicht, wie früher angenommen, als Schwebefortsätze zu bezeichnen. Verschiedene Indizien deuten daraufhin, daß ähnliche Lebenszyklen wie bei den Blütendiatomeen auch bei den Coccolithophoriden und Foraminiferen zu finden sind; über die Biologie von Radiolarien ist zu wenig bekannt. Alle diese Gruppen besitzen Mineralschalen oder -skelette, die offensichtlich eine Stützfunktion haben, aber in vielen Fällen zu mächtig sind, um nur diese Funktion zu haben. Ihre

Rolle als Ballast zur Regulierung der Sinkgeschwindigkeit scheint mir eine viel wahrscheinlichere Erklärung zu sein: Wachsende Zellen bleiben durch physiologische Mechanismen, wie die des selektiven Ionenaustausches zwischen Zellsaft und Umgebung, aktiv in Schwebelage; in Ruhe- oder Geschlechtsphase übergehenden Zellen lassen sich mit Hilfe ihres Ballasts passiv absinken. Die Beseitigung des Ballasts kann entweder durch Auflösung oder Verlassen des Mineralskeletts geschehen. Die großen, artspezifischen Variationen in den Auflösungsraten von Diatomeenschalen könnten vielleicht in diesem Rahmen eine Erklärung finden.

Es gibt eine Reihe von Gründen dafür, warum ein Ausweichen in Tiefenschichten für Ruhestadien von blütenbildenden Arten vorteilhafter sein kann als der ständige Verbleib in Oberflächennähe. Phytoplanktonblüten wachsen, wenn Wasser aus tieferen Schichten und mit hohem Nährsalzgehalt an die Oberfläche gebracht wird. Die frühere Deckschicht ist dann entweder zur Seite gedrängt (in Auftriebsgebieten) oder vertikal vermischt (im Winter) worden. Der ständige Aufenthalt von Zellen in Oberflächennähe sichert daher keine Wachstumsvorteile gegenüber Zellen, die vorher in die Tiefe ausgewichen sind. Außerdem stellt eine nährsalzverarmte, warme Deckschicht eher eine feindliche Umwelt für viele Diatomeen dar: Eine Vermehrung kann nicht mehr stattfinden, und der Zooplanktonfreßdruck ist in der Deckschicht am höchsten. Bei einigen Diatomeenarten ist nachgewiesen worden, daß sie viele Monate oder Jahre unter kalten, dunklen Bedingungen überleben können. Diese und zusätzliche Gründe für ein "freiwilliges" Absinken der Diatomeen habe ich ausführlich diskutiert (\*Smetacek 1985a).

Es ist selbstverständlich, daß die verschiedenen Phytoplanktonarten verschiedene Strategien zur Anpassung an die Umwelt entwickelt haben, die in ihren Lebenszyklen zum Ausdruck kommen. Die Arten, die unter stratifizierten, nährsalzarmen Bedingungen wachsen (vor allem Flagellaten), werden vermutlich versuchen, stets in der Deckschicht zu verbleiben. Diese Strategie ist in tropischen Gebieten mit stabiler Deckschicht am häufigsten vertreten, während das Ausweichen in tieferen Schichten in höheren Breiten weiter verbreitet ist. Ozeanische und neritische Formen könnten auch durch die Anwesenheit von benthischen Ruhestadien unterschieden werden; dieser Gedanke wurde zunächst von

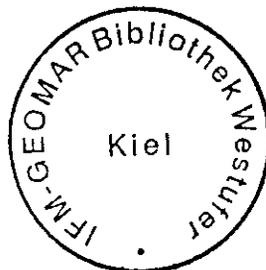
Hensen (1887) geäußert und von Karsten (1905) weiter ausgearbeitet. Leider ist diese Fragestellung seitdem in Vergessenheit geraten. Viele noch nicht geklärte Aspekte der geographischen Verbreitungsmuster von Phytoplanktonarten lassen sich anhand der Beziehung zwischen Hydrographie/Topographie und spezifischen Verhaltensmustern in Bezug auf Bildung und Positionierung von Ruhesporen erklären. Der Selektionsdruck der Umwelt wirkt somit nicht nur auf die Wachstums- sondern auch auf die Ruhephase; den Auslösemechanismen, die die Übergänge zwischen den beiden Phasen steuern, kommt eine besondere Bedeutung zu.

Die Konsequenzen des Massenabsinkens von Diatomeenblüten sind für die Biologie, Chemie und Geologie des Meeres von entscheidender Bedeutung. Es findet eine Massenverlagerung nicht nur von Nahrung, essentiellen Elementen und Mineralschalen statt, sondern auch von Schwermetallen und Tonmineralien, die mit den absinkenden Diatomeenaggregaten in die Tiefe transportiert werden. Es ist bekannt, daß Tonpartikel eine sehr langsame Sinkgeschwindigkeit haben; trotzdem ist der Gehalt an Ton im Meerwasser recht gering, wenn man von den Mengen ausgeht, die ins Meer durch Flüsse und Winde hineingetragen werden. Beim Massenabsinken von Diatomeenblüten wird die Wassersäule von einem dichten Schauer klebriger Partikelaggregate durchlaufen. Diese Schleimflocken "reinigen" die Wassersäule, indem sie kleinere Partikel an sich binden; ich habe daher das Absinken mit einem "Frühjahrsputz" verglichen. Daß der größte Eintrag von terrigenen Partikeln mit dem der pelagischen zusammenfällt, ist in mehreren Sinkstofffallenstudien gezeigt worden (\*Smetacek 1985a).

Ein weiterer Aspekt dieser Fragestellung ist die Reaktion des herbivoren Zooplanktons auf Phytoplankton-Lebensstrategien. Sinkstofffallenstudien haben gezeigt, daß Kotballen von Copepoden eine unerhebliche Rolle bei der Sedimentation im Meer spielen, im Gegensatz zu Kotballen von anderen Herbivoren, wie Salpen und Euphausiaceen. In Bezug auf die Biomasse stellen die Copepoden aber mit Abstand den größten Anteil der pelagischen Herbivoren; die Frage, warum ein so großer Lebensraum von einer einzelnen Gruppe so stark dominiert wird, ist nicht befriedigend beantwortet worden. Ein bislang nicht berücksichtigter Aspekt ihrer Biologie ist die Beziehung zum Verlust oder zur Retention von essentiellen Elementen in der Deckschicht, weil hierdurch die Nahrungskon-

zentration bestimmt wird. Diatomeen erhöhen ohnehin die Verlustrate durch ihr Absinkverhalten; eine Sedimentation der Copepodenkotballen würde diesen Effekt noch verstärken und zur rapiden Verarmung der Deckschicht an essentiellen Elementen führen.

Die Tatsache, daß Kotballen von Copepoden kaum absinken, läßt auf ihre Rolle bei der Retention von essentiellen Elementen in der Deckschicht schließen, entgegen dem Absinkverhalten der Diatomeen. Durch einen solchen Mechanismus könnten die überwinterten Copepoden Nahrung für ihre jeweiligen Nachkommen sichern, die durch das Massenabsinken der Diatomeen sonst verloren gehen würde. In Flachwassergebieten, wie in der Kieler Bucht, werden vom Sediment her Nährsalze häufiger der Deckschicht zugeführt; dies ist in ozeanischen Gebieten nicht mehr in diesem Umfang möglich. Ein Verhalten, das die Verarmung der Deckschicht an essentiellen Elementen verhindert, wäre daher eine Voraussetzung für den Aufbau von großen Herbivorenbiomassen, wie es gerade für die Copepoden typisch ist. Laborstudien haben aber gezeigt, daß Kotballen von Copepoden durchaus hohe Sinkgeschwindigkeiten haben, die denen der Diatomeenaggregaten vergleichbar sind. Die Mechanismen, die eine Zurückhaltung der Kotballen in der Deckschicht bewirken, sind noch nicht hinreichend bekannt: Coprophagie durch die Copepoden oder außergewöhnlich schneller Abbau durch Bakterien wären solche Erklärungsmöglichkeiten. Entscheidend aber ist die Tatsache, daß solche Mechanismen überhaupt vorhanden sind, weil sie neues Licht auf das Beziehungsgeflecht zwischen Organismen und pelagischer Umwelt wirft. Den Organismen selbst kommt nun eine sehr viel größere Bedeutung bei der Gestaltung ihrer Umwelt zu, als ihnen bislang zugetraut worden war. Dies gilt sowohl für das Retentionsverhalten der Copepoden als auch für das Absinken der Diatomeen.



## 2.9. Konzeptionelle Darstellung des pelagischen Lebensraums in der westlichen Kieler Bucht (10, 14)

Vom Februar bis Juni 1980 wurde eine intensive Untersuchung der Produktion, Sedimentation und Biomasse und Artensukzession des Phyto- und Zooplanktons von einem Diplomanden-Team im "Hausgarten" durchgeführt (\*Peinert et al. 1982, Stegmann und Peinert 1984). Die Studie bestätigte das Bild des jahreszeitlichen Verlaufs dieser Ökosystemprozesse, das durch die früheren, aber weniger vollständigen Untersuchungen zum Vorschein gekommen war. Die Ergebnisse aller dieser Untersuchungen zeigten, daß der Jahresgang anhand saisonal wiederkehrender Muster des Stoffkreislaufs, die die Beziehungen zwischen den pelagischen Ökosystemkomponenten widerspiegeln, charakterisiert werden konnte. Diese Muster werden durch physikalische Randbedingungen bestimmt. Eine ausführliche Zusammenfassung findet sich in \*Smetacek et al. (1984), hier soll nur das Wesentlichste erläutert werden.

In Anlehnung an Margalef (1978a) wurden die physikalischen Randbedingungen anhand der Energiezufuhr zum System definiert: a) Strahlungsenergie, die durch photosynthetische Prozesse in das System eintritt, und b) Bewegungsenergie, die die räumliche Struktur des Systems bestimmt und somit die Verteilung der biogenen Elemente in der Wassersäule. Die pelagische Biologie wird durch die Beziehung zwischen diesen Energieformen entscheidend geprägt: Gelöste Stoffe (Nährsalze), die durch Wasserbewegung in die Deckschicht gelangen, werden durch die Photosynthese und assoziierten heterotrophen Prozesse in Partikel verwandelt, die nun selektiv aus dieser Schicht herausfallen können. Die absinkenden Partikel führen zu einer Verarmung der trophogenen Schicht an essentiellen Elementen, was die weitere Partikelproduktion entscheidend beeinflusst. Werden keine "neuen" Nährsalze durch Wasserbewegung der trophogenen Schicht zugeführt, ist die pelagische Primärproduktion nur noch von der Remineralisation im Pelagial, also von "regenerierten" Nährsalzen, abhängig. In Anlehnung an Dugdale und Goering (1967) wurde daher "neue" von "regenerierter" Produktion unterschieden. Im Pelagial wechseln sich Phasen neuer und regenerierter Produktion im Jahresverlauf ab; die Struktur des pelagischen Systems ändert sich entsprechend grundlegend.

Während des Winters ist die Strahlungsenergie relativ zu der Wasserbewegung sehr gering und die Produktion daher entsprechend niedrig. Im übrigen Jahr reicht die Strahlungsenergie aus, um Phytoplanktonakkumulation in der Wassersäule zu ermöglichen. Die Übergänge zwischen Winter- und Wachstumsperiode werden durch einen Wechsel im Verhältnis Strahlungs-/Bewegungsenergie bestimmt. Die Wachstumsperiode wurde in vier Stadien unterteilt, die jetzt einzeln behandelt werden.

Frühjahrsblüte: Die während des Winters akkumulierten Nährsalze werden von einer Diatomeen-Population in Biomasse verwandelt. Da die Winterkonzentrationen dieser "neuen" Nährsalze jedes Jahr in etwa gleich sind, werden sie vermutlich von geochemischen Austauschprozessen an der Sediment/Wasser Grenzfläche festgelegt. Da die Frühjahrsblüte bis zur Nährsalzerschöpfung wächst, wird ihr Biomassenmaximum von den Ausgangskonzentrationen der Nährsalze bestimmt. Die geochemischen Verhältnisse des Gebiets stellen über diesen Weg ebenfalls eine Randbedingung für das Planktonwachstum. Die überwinternden Metazooplanktonpopulationen reagieren nur schwach auf diese Blüte im Gegensatz zum Protozoo-plankton, das relativ schnell heranwächst. Der Remineralisationsbeitrag der Protozoen ist trotzdem nicht ausreichend und der größte Teil der Produktion dieser Blüte bleibt neue Produktion. Die Phase wird durch das plötzliche Absinken der Diatomeen beendet.

Frühsommerphase: Die Sedimentation der vorangegangenen Blüte hinterläßt eine an Nährsalzen und organischer Substanz verarmte Wassersäule. Trotzdem wachsen die Copepoditen heran, die während der Frühjahrsblüte von den überwinternden Copepoden erzeugt wurden. Das Phytoplankton dieser Phase besteht aus kleinen Flagellaten, die ihre Biomasse allmählich aufbauen, trotz des hohen Weidedrucks der Copepoden. Die Nährsalze, die wieder ins pelagische System eintreten, stammen offensichtlich vom Boden. Da sich eine beständige Sprungschicht noch nicht entwickelt hat, steht die gesamte Wassersäule in enger Verbindung mit der Sedimentoberfläche. Die Nährsalzzufuhr ist aber ein allmählicher Prozeß, weil die aeroben benthischen Gemeinschaften, trotz hoher Aktivität, nur geringe Freisetzungsraten haben. Die Bedeutung von in der Wassersäule regenerierten Nährsalzen wächst mit dem Aufbau der Zooplanktonpopulationen, vor allem von Pseudocalanus. Die Sedimenta-

tionsverluste werden durch das Zooplanktonfressen sehr gering gehalten, und das pelagische Nahrungsnetz stabilisiert sich mit der Zeit. Die Höhe des Copepodenmaximums ist jedes Jahr in etwa gleich und scheint vom Nahrungsangebot unabhängig zu sein. Beendet wird diese Phase durch die Ausbildung der sommerlichen Sprungschicht, die zu einer Verschiebung des Artenspektrums führt. Das Schicksal der Zooplanktonbiomasse ist nicht klar definiert: Der Freßdruck der Quallenpopulation vergrößert sich zu dieser Zeit, aber natürliche Mortalität der Copepoden spielt sicherlich auch eine Rolle. Diese Phase kann auch als die des ersten Copepodenmaximums definiert werden.

Sommerphase: Diese Phase ist durch die starke Schichtung geprägt. Die Sauerstoffzufuhr zum Boden wird unterbunden, und es treten suboxische und anoxische Bedingungen im Bodenwasser auf. Dieser Wandel im Metabolismus der benthischen Gemeinschaft führt zu erhöhten Nährsalzfreisetzungsraten, die teilweise auf das Absterben von betroffenen aeroben Gemeinschaften zurückzuführen sind. Dementsprechend steigt der Nährsalzgehalt in tieferen Schichten erheblich an. Die Produktion und Biomasse in der obersten Schicht steigen im Verlauf des Sommers an. Neue Nährsalze werden durch Ausspülung der Sedimente in Sprungschichthöhe der Oberflächenschicht zugeführt und auch durch geringfügige vertikale Vermischung. Der größte Teil der Produktion wird aber von der Regeneration der pelagischen Heterotrophen bestritten. Das pelagische System befindet sich etwa im Gleichgewicht, und Sedimentationsverluste sind gering. Dies wird gestört durch gelegentliche Stürme, die starke Durchmischung erzeugen und große Mengen von Nährsalzen in die obere Schicht führen. Als Ergebnis entstehen kurzfristige Phytoplanktonblüten, deren Biomasse den Nahrungsbedarf der pelagischen Heterotrophen weit übersteigt. Diese Blüten werden auch durch Nährsalzerschöpfung beendet, und die "überschüssige" Biomasse sedimentiert zu Boden. Auf diese Weise entstehen die gelegentlichen hohen Sedimentationsraten des Sommers. Weil ein Teil der neuen Nährsalze durch den Biomassenzuwachs von pelagischen Heterotrophen zurückgehalten wird, vergrößert sich die Gesamtbiomasse im Verlauf des Sommers. Das Artenspektrum des Planktons ist sehr vielfältig, und verschiedene Arten wechseln sich ab. Zum Teil wegen des großen Zooplanktonfreßdrucks akkumulieren Arten, die kein bevorzugtes Futter darstellen. Es handelt sich hierbei um die großen,

sperrigen Ceratien, die trotz ihres langsamen Wachstums allmählich dominant werden. Die sommerliche Phase wird durch den Zusammenbruch der Schichtung beendet. Im Gegensatz zu den übrigen Phasen ist die Sommerphase nicht anhand der Entstehung und des Vergehens von einigen wenigen Arten zu definieren.

Herbstphase: Die Zufuhr großer Mengen neuer Nährsalze durch die Auflösung der Sprungschicht führt zum Aufbau der Herbstblüte. Diese wird durch Ceratien gestellt, vermutlich weil sie die größte Ausgangsbio-masse aller vorhandenen Arten zu dieser Zeit haben. Das Metazooplankton geht zurück, und es kann deswegen zu einem erneuten Anwachsen der Protozoen kommen. Das Biomassenmaximum der Ceratienblüte ist dem der Frühjahrsblüte vergleichbar, obwohl andere Kontrollmechanismen herrschen müssen. Nährsalze sind stets im Überschuß vorhanden, und das Lichtangebot scheint auch ausreichend zu sein. Trotzdem kommt es zur Massenmortalität mit nachfolgender Sedimentation dieser Blüte. Vermutlich sind die Bedingungen, die für die Beendigung der Ceratienblüte verantwortlich sind, in der noch wenig bekannten Biologie dieser Organismen zu suchen. In den meisten Jahren wächst im Anschluß an die Ceratienblüte eine Diatomeenblüte heran, die recht hohe Biomassen aufzubauen vermag. Da das Maximum erst im November erreicht wird, also bei sehr geringem Lichtangebot, werfen die Entstehungsbedingungen dieser Blüte noch einige Rätsel auf. Die sehr hohe Effizienz der Lichtausbeute im Vergleich zu anderen Blüten kann vielleicht auf die noch relativ hohen Temperaturen zurückgeführt werden. Das Ende dieser Blüte ist sehr dem der Frühjahrsblüte ähnlich, obwohl Nährsalzerschöpfung nicht die entscheidende Rolle zu spielen scheint.

Zusammenfassend kann also festgestellt werden, daß eine direkte Beziehung zwischen neuer Produktion und Sedimentation besteht. Bei regenerierter Produktion wird der Sedimentationsverlust gebremst und essentielle Elemente werden innerhalb des Systems konserviert. Diese Feststellungen sind offensichtlich unabhängig von der Artenzusammensetzung, weil so verschiedene Gruppen wie die Diatomeen und Ceratien ähnliches Verhalten zeigen. Dies gilt auch für die regenerierenden Systeme, die sich ebenfalls aus vielen verschiedenen Gruppen - sowohl Phyto- als auch Zooplankton - rekrutieren.

### 3. KRITISCHE AUSEINANDERSETZUNG MIT KONZEPTIONELLEN VORSTELLUNGEN IN DER PLANKTONÖKOLOGIE

#### 3.1. Einleitung

Trotz des rapiden Wachstums der Biologischen Meeresforschung in den letzten Jahrzehnten hat unser Verständnis von der Ökologie des Meeres noch keine wesentliche Erweiterung erfahren (Longhurst 1983). So schreibt Pomeroy (1981) in der Rezension eines von vielen Experten geschriebenen Lehrbuchs (Analysis of Marine Ecosystems, Longhurst 1981): "The study of ecosystems as such, rather than simply of component species, is still in a formative stage in which investigators are exploring in many directions with no generally agreed-upon approach". Dies ist ein unbefriedigender Zustand, bedenkt man, daß die quantitative Planktologie bereits vor hundert Jahren begründet wurde (Hensen 1887). So schreibt Pomeroy (1981) weiter: "The exposition leaves the reader to accept or resolve some contradictions. The unevenness and contradiction from one chapter to another accurately reflect the state of marine ecosystem research. Indeed, no general agreement exists about such basic questions as the structure of food webs, the interaction of their component populations, or whether current methods successfully measure rates of ecosystem processes." Diese Zeilen hätten auch zur Charakterisierung des Standes der Forschung der zwanziger Jahre gepaßt, aber von einem Stillstand des Wissens kann, angesichts der Informationsflut der letzten Jahrzehnte, nicht die Rede sein. Es ist indes die Vielzahl von Kontroversen und die noch geringe Aussicht auf eine sinnvolle Integration der angehäuften Information, die die Gründe für das Unbehagen liefern. Die Unzufriedenheit mit den bisherigen Forschungstrends kommt in der Zunahme von kritischen Beiträgen in der Literatur seit Ende der siebziger Jahre verstärkt zum Ausdruck. Ich werde weiter unten ausführlich auf diese kritischen Beiträge eingehen, zunächst möchte ich kurz schildern, wie es meines Erachtens zu der gegenwärtigen Lage gekommen ist.

In den siebziger Jahren beherrschten zwei Forschungsrichtungen das Feld der Biologischen Meereskunde: die Methodenentwicklung - sowohl experi-

menteller als auch meßtechnischer Art – und die Aufstellung quantitativer Modelle von ökologischen Prozessen und Ökosystemen. Diese Strömungen verstärkten sich gegenseitig und führten zur Verdrängung der traditionellen Sichtweise der Ökologie, die die Biologie der Organismen im Mittelpunkt sieht. Die neuen Meßmethoden stammten aus den sogenannten exakten Wissenschaften und lieferten daher Zahlen über physikalische bzw. chemische Größen zur Beschreibung des Planktons und seiner Umwelt. Diese Methoden versprachen eine viel schnellere und präzisere Erfassung von Organismen und Prozessen als die traditionelle, aber viel mühsamere Methode ihrer direkten Beobachtung und Zählung. Die rapide Entwicklung dieser Methoden und ihre gezielte Anwendung auf spezifische Fragestellungen (z.B. die in vitro Ermittlung von art-spezifischen, physiologischen Grunddaten oder die in situ Messung bestimmter Prozesse) führten in Folge zur Entstehung verschiedener Forschungsschwerpunkte innerhalb der physiko-chemischen Richtung. Diese Schwerpunkte, die sich in ihrer methodischen Herangehensweise grundlegend unterschieden, entwickelten sich relativ unabhängig voneinander. Dabei wurde allgemein angenommen, daß die Beziehungen zwischen den verschiedenen Herangehensweisen im Rahmen von übergreifenden mathematischen Modellen herzustellen seien. Das Energieflußkonzept eignete sich hervorragend als Gesamtrahmen zur Einordnung der Meßergebnisse und war daher das vorherrschende Konzept bei der Modellerstellung. Die zunehmende Mathematisierung der Planktonforschung gipfelte in den vielen mathematischen Modellen von ökologischen Prozessen bis hin zu ganzen Ökosystemen, die in den spät-siebziger Jahren erstellt wurden. Die Entwicklung dieser Modelle wurde anfangs mit großer Euphorie betrieben; inzwischen ist aber eine gewisse Ernüchterung eingetreten, weil deutlich geworden ist, daß trotz des Einsatzes der vielen neuen Methoden unser Verständnis von Ökosystemprozessen kaum vorangekommen ist (Pomeroy 1981). Der heutige Stand der Forschung in der Biologischen Meereskunde, insbesondere der pelagischen Ökosystemforschung, ist deshalb durch Kontroversen und Widersprüche gekennzeichnet, da sich das Ausgangskonzept, die unterschiedlichen physiko-chemischen Ansätze in einem Energieflußmodell zu vereinigen, als nicht geeignet erwiesen hat.

Der geringe Erfolg von mathematischen Modellen bei der Entschlüsselung der pelagischen Ökologie gründet meiner Meinung nach auf der weitver-

breiteten, aber meistens nicht näher reflektierten Annahme, daß unsere Kenntnisse der Antriebskräfte (driving forces) und ihrer Wirkungen auf die Struktur von pelagischen Systemen ausreichend seien, um diese nun in Zahlenbeziehungen umzusetzen. Implizit ist in dieser Annahme die Vorstellung enthalten, daß im gesamten Pelagial die qualitativen und quantitativen Beziehungen der Ökosystemprozesse zueinander ähnlich sind, und daß die regionalen und saisonalen Unterschiede im wesentlichen mengenmäßiger Natur sein müssen. Die Entstehung dieser Annahmen ist dem Umstand zuzuschreiben, daß der Zugang zu pelagischen Systemen primär über zahlenerzeugende Hilfsmittel und nicht mit Hilfe der unmittelbaren Wahrnehmung bewerkstelligt wird; die Folge ist eine Überbewertung der quantitativen Aspekte gegenüber den qualitativen: Bei jeder Untersuchung entstehen Zahlen in Hülle und Fülle, und die pelagischen Systeme werden zunehmend als Zahlen- und Kurvengerüste visualisiert, während anschauliche Vorstellungen vom Wechselspiel der Organismen untereinander und mit ihrer Umwelt in den Hintergrund gedrängt werden. Die Zahlengerüste entwickeln eine eigenständige Dynamik, die den Aspekt der strukturellen Vielschichtigkeit und Komplexität der Natur in Vergessenheit geraten läßt. Die Komplexität, die die Meßdaten widerspiegeln, wird als scheinbar aufgefaßt, die es durch den Einsatz geeigneter mathematischer Verfahren zu überwinden gilt. Eine statistische oder eine mathematische, prozeßorientierte Bearbeitung der Daten kann jedoch nur das Ausgangskonzept bestätigen oder ablehnen. Noch nicht entdeckte Kausalzusammenhänge, auch wenn sie zentral für die jeweilige Fragestellung sind, können hiermit nicht zutage gefördert werden. Mathematische Verfahren sind Hilfsmittel zur Überprüfung der eigenen Vorstellungen von ökologischen Zusammenhängen beziehungsweise des Aussagegehaltes der verwendeten Methoden; ihre Nützlichkeit steht und fällt mit dem dahinter stehenden Konzept, eine Tatsache, die in letzter Zeit zu wenig berücksichtigt worden ist. In einem von SCOR im Auftrag gegebenen Bericht über den Stand der Forschung auf dem Gebiet der mathematischen Modelle in der Biologischen Meereskunde schließen die Autoren (Platt et al. 1981) mit folgender Mahnung: "Let us be clear that mathematical modelling is just another tool that can be helpful in the right hands. Let us also be equally clear that its misuse is just as shameful as the misapplication of any kind of analysis, whether it be chemical, physical or whatever. Used well it can save in time, money

and effort. Used badly it will lead only to waste."

Seit einigen Jahren sind von verschiedenen Seiten Vorschläge zur Überwindung der jetzigen Lage gemacht worden (Margalef 1978a, Hedgpeth 1979, Harris 1980a, Platt et al. 1981, Omori und Hamner 1982, Longhurst 1983, 1984, Fasham 1984, Colebrook 1985). Allen diesen Aufrufen gemeinsam ist die Forderung nach der kritischen Überprüfung von Ausgangskonzepten und -vorstellungen. Allerdings gehen die Meinungen über den Weg auseinander. So befürworten Hedgpeth (1979), Harris (1980a) und Omori und Hamner (1982) in der Ökosystemforschung, der Phytoplanktonbeziehungsweise Zooplanktonökologie eine verstärkte Hinwendung zur Biologie und "natural history". In seinem Perspektivartikel mit dem Titel: "Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models, management" schreibt Harris (1980a): "I recommend that N. America pay less heed to the creed of systems engineering and move to the (European) tradition of basic biology. Let the large scale models wait until we have the necessary biological skills to model, process, and pattern at realistic scales." Longhurst (1984) dagegen fängt seinen Beitrag mit folgendem Satz an: "In a few decades we have come from natural history to the beginnings of predictive ecology, and probably the greatest advance is that we now know what has to be done even if we are not yet very good at it."

Platt et al. (1981) bemängeln, daß die reduktionistische Herangehensweise bisher vorherrschend gewesen ist; sie stellen fest, daß "work on the holistic properties of ecosystems will have to be accepted as one of the major activities of biological oceanography", bevor wir imstande sein werden, "valid predictions about the working of marine ecosystems" zu treffen. Anders ausgedrückt: Wir sollen nun unsere Aufmerksamkeit mehr auf das Ganze anstatt nur auf die Teile richten. Platt et al. sind der Meinung, daß unsere größten Kenntnislücken im Bereich der Raten und Flüsse liegen, eine Meinung, die von Longhurst (1984) mit Nachdruck vertreten wird. Longhurst (1984) schreibt: "If the greatest need in ecology is that we obtain a more integrated understanding of rates and flows, then the most rapid move in that direction can be achieved by a greater general concern for ecological synthesis". Die Analysen des Standes der Forschung von Platt et al. und Longhurst

gründen auf der impliziten Annahme, daß die gegenwärtigen Kontroversen durch mehr und besser aufeinander abgestimmte Messungen aufgelöst werden können. Ich meine jedoch, daß das bestehende Gedankengerüst, das den Kontext für diese Kontroversen darstellt, der Überprüfung bedarf. Im Folgenden werde ich versuchen, anhand einer ausführlichen Analyse meiner eigenen Entwicklung konzeptioneller Vorstellungen einen Weg aufzuzeigen, auf dem die gegenwärtige verworrene Lage entwirrt werden könnte.

### 3.2. Die Wandlung des Konzepts der Planktongruppe, SFB 95

(8, 9, 11, 14)

#### Die Ursachen und Grundlagen des Wandels

Wie ich am Anfang des ersten Kapitels ausführlich dargestellt habe, wurden die Arbeiten der Planktongruppe SFB 95 zunächst anhand des Energieflußkonzepts geplant. Im Laufe der Untersuchungen wurde mir aber klar, daß im Rahmen dieses Konzepts viele beobachtete Vorgänge nicht in unmittelbare Beziehung miteinander zu bringen waren. Die Schwierigkeiten beruhten nicht nur darauf, daß das verfügbare Methodenarsenal noch nicht den wünschenswerten Stand erreicht hatte; vielmehr sind Widersprüche grundsätzlicher Art aufgetaucht, welche die gängigen Vorstellungen von qualitativen und somit auch quantitativen Beziehungen in marinen Ökosystemen in Frage stellten. Ein Schlüsselerlebnis war die Feststellung, daß ein Großteil der Frühjahrsblüte sedimentierte anstatt vom Zooplankton gefressen zu werden. Warum wurde diese jährlich wiederkehrende Ressource vom Zooplankton so wenig genutzt? Daß die geringe

Zahl der überwinternden Copepoden die Blütenbiomasse nicht bewältigen konnten, war zwar verständlich, unklar aber war, warum nicht andere pelagische Herbivore, z.B. aus den Reihen der schnell wachsenden Protozoen, Rotatorien oder Cladoceren, diese Funktion übernommen hatten. Ein weiteres Problem war die Erklärung für das plötzliche Absinken der Blüte. Bis dahin wurde das Schweben als das größte Problem für das Phytoplankton aufgefaßt, eine Ansicht, die bis ins vorige Jahrhundert zurückreicht. Seit Smaydas (1970) fundamentaler Abhandlung über das Schweben und Absinken von Phytoplankton wurde die Turbulenz allgemein als der wichtigste Mechanismus betrachtet, der dem Phytoplankton den Aufenthalt in der Deckschicht ermöglichte. Feldbeobachtungen aber zeigten, daß das Massenabsinken nicht immer von einer Verminderung der Turbulenz begleitet wurde, vielmehr schienen die Phytoplankter den Vorgang des Absinkens selbst zu steuern. Wenn die Phytoplankter über solche Fähigkeiten verfügen sollten, wären sie nicht mehr ihrer Umwelt hilflos ausgeliefert - die gängige Meinung seit Hensens Tagen - sondern mit einem komplexeren Verhaltensmuster ausgestattet, das über die bloße Abhängigkeit von günstigen Wachstumsbedingungen weit hinausgeht. Diese Erkenntnisse ermunterten mich dazu, das überlieferte Bild von der Beziehung zwischen Struktur und Funktion von marinen Ökosystemen zu überdenken und quantitative Gesichtspunkte, die sich aus dem Energieflußkonzept ergeben, mit qualitativen zu verbinden, die sich aus der Biologie der Organismen ableiten lassen. Die Synthese zwischen diesen beiden Herangehensweisen ist vor allem von Margalef (1958, 1967) und Smayda (1963, 1970) auf unterschiedlichen Ebenen betrieben worden; beide Forscher haben intensiv Phytoplanktonjahresgänge untersucht und Ideengebäude entwickelt, die das Phänomen der Sukzession erklären helfen; ihre Arbeiten haben großen Einfluß auf mein Denken gehabt.

Die Weiterentwicklung und Verbindung ihrer Ansätze wurden durch die besonders günstigen Möglichkeiten in der Kieler Gruppe gefördert. Dies waren:

- 1) Die Teamarbeit, die die gleichzeitige Erfassung vieler Ökosystemprozesse über verschiedene Herangehensweisen erlaubt.
- 2) Die intensive Beschäftigung mit den verschiedenen Zeitskalen von Stunden bis zu Jahren eines Ökosystems.
- 3) Der Einsatz von in situ Geräten, insbesondere Sinkstofffallen, im

Hausgartengebiet.

4) Die Möglichkeit, gezielte Meßeinsätze in anderen Gebieten durchzuführen, um unsere Ergebnisse aus der Kieler Bucht mit denen aus anderen Ökosystemen zu vergleichen.

5) Der enge Austausch mit anderen Disziplinen, der im SFB 95 gepflegt wurde.

Aufgrund dieser Möglichkeiten konnten wir ein zusammenhängendes Konzept zur Beschreibung und Erklärung der beobachteten Abläufe in der Kieler Bucht entwickeln, das qualitative und quantitative Aspekte von Ökosystemprozessen miteinander in Beziehung bringt und ihre zeitliche Abfolge in den Mittelpunkt stellt (\*Smetacek et al. 1984). Weil wir bei der Erstellung solcher anschaulichen Modellvorstellungen eigene Wege gegangen sind, werde ich zunächst etwas ausführlicher die dahinter stehende Gedankenentwicklung darstellen und ihre Beziehungen zu verschiedenen Meinungen und Strömungen in der Literatur aufzeigen.

#### Abwendung von Energieflußmodellen

Frühere Verfahren zur quantitativen Darstellung von Ökosystemen verwendeten entweder Jahresmittelwerte oder führten Computer-Simulationen von Prozessen durch, welche mit konstanten Kontrollfunktionen (z.B. Raten und Umrechnungsfaktoren) arbeiten. Unsere Untersuchungen hatten uns aber gerade die Variabilität als inhärente Eigenschaft des Pelagials vor Augen geführt; diese Variabilität interpretierten wir als Ausdruck eines unerwartet komplexen Verhaltens des Planktons in Bezug auf seine Umwelt. Die sich offenbarende Komplexität des pelagischen Systems verdrängte die Hoffnung auf eine modellmäßige Quantifizierung der Ökosystemprozesse, solange entscheidende qualitative Fragen bezüglich der Systemstruktur und die Mechanismen ihrer Wandlung beziehungsweise ihrer Aufrechterhaltung noch offen waren. Die Fragen, die sich stellten, waren folgender Art: Warum konnte das erste Copepodenmaximum in der mageren Zeit nach der Frühjahrsblüte so prächtig heranwachsen? War das Verschwinden der herbivoren Copepoden auf Wegfraß (wenn ja, durch welche Carnivore) oder auf Altersmortalität zurückzuführen? Die zweite Möglichkeit war in den engen Verknüpfungen (tight gearing) der mathema-

tischen Vorstellungen nicht zulässig. Das Schicksal der Diatomeen- und Ceratienblüte hat uns aber gezeigt, daß Massenmortalität im Pelagial doch vorkommen kann. Weshalb stellen die langsam wachsenden Ceratien und nicht die schnell wachsenden Diatomeen nach der Herbsdurchmischung die Blüte? Die Frage war vor allem für das Zooplankton von Belang. Welche Vorteile kann der Aufbau von hohen Biomassen im Pelagial mit sich bringen?

Mir wurde klar, wie dürftig unsere Vorstellungen von den Antriebskräften, die die Struktur pelagischer Systeme bestimmen, waren. Wie am Anfang des ersten Kapitels aufgeführt, mußten unmittelbare, quantitative Beziehungen zwischen den Komponenten als treibende Kräfte bei der Modellerstellung angenommen werden, die in der Natur offensichtlich nicht stets wirksam sind. Die Umwandlung unserer Ergebnisse in Jahresmittelwerte oder die Aufstellung von summarischen Jahresbilanzen schienen besonders sinnlos vor dem Hintergrund des differenzierten Bildes vom Jahresablauf, das wir anhand unserer Untersuchungen gewonnen hatten. So entfernte ich mich gedanklich relativ frühzeitig von den mathematischen Energieflußmodellen und widmete mich der Lösung der aufgetauchten Fragen.

#### Entstehung von anschaulichen Vorstellungen

Wie im vorigen Kapitel ausführlich dargestellt, erzeugte der Vergleich der Ergebnisse von physiko-chemischen Messungen mit denen von quantitativ ausgewerteten mikroskopischen Beobachtungen des Planktons anschauliche Vorstellungen quantitativer Art über den jeweiligen Entwicklungszustand des Systems. Diese Synthese zwischen der Visualisierung von Zahlen- und Kurvengerüsten einerseits und dem optischen Eindruck von Mengen von Organismen und Detritus andererseits erwies sich als sehr fruchtbar. Die "harten Zahlen" wurden in biologischen Schattierungen aufgeweicht; die Spitzen und Täler der Kurven verwandelten sich in anschauliche Bilder vom Werden und Vergehen von Einzelpopulationen. Durch diese Art, mit Zahlen umzugehen, entstand die Vorstellung von Lebensstrategien im Pelagial. Indem ich mir den Absinkvorgang der Diatomeenblüten im bildlichen Ablauf vorstellte, kam ich darauf, daß

dabei Aggregatbildung entstehen muß. Eine kurze Berechnung bestätigte die Richtigkeit der visuellen Vorstellung. So war es mir gelungen, die Diskrepanz zu überbrücken zwischen den unter Laborbedingungen gemessenen niedrigen Sinkgeschwindigkeiten des Phytoplanktons (Bienfang 1981) mit den hohen Sinkgeschwindigkeiten, welche die Felduntersuchungen andeuteten. Inzwischen ist die visuelle Vorstellung einer Beziehung zwischen Zellkonzentration und Sinkgeschwindigkeit (\*Smetacek 1984b, 1985a) experimentell bestätigt worden (Bienfang, pers. Mitt.).

Ich bin deshalb so ausführlich auf meine persönliche Entwicklung eingegangen, weil ich klarstellen will, was ich unter dem oft verwendeten Begriff der "anschaulichen Vorstellungen" verstehe. Diese Art zu denken ist für Biologen eigentlich selbstverständlich, aber ich habe die Erfahrung gemacht, daß die meisten Kollegen nicht dazu neigen, über ihre anschaulichen Vorstellungen von marinen Systemen zu diskutieren. Die intensive Beschäftigung mit Zahlen und Kurven hat vergessen lassen, daß diese physiko-chemische Herangehensweise auf Annahmen beruht, die im intuitiven Denken des jeweiligen Forschers verankert sind. Eine solche weitverbreitete Annahme ist die eines Gleichgewichts (steady state) im Pelagial. Seit bekannt ist, daß pelagische Systeme bisweilen grössere Mengen organische Substanz an benthische Systeme "verlieren", ist diese Vorstellung des Gleichgewichts ins Wanken gekommen (Glasser 1985). Warum müssen aber die Prozesse in einem bestimmten Wasservolumen im Gleichgewicht stehen? Warum soll das Gleichgewicht sich nicht über Raum- und Zeitskalen erstrecken, die wir bisher kaum berücksichtigt haben? Longhurst (1983) schreibt, in einer bewußt sehr optimistisch gehaltenen Zusammenfassung des Stands der Forschung in der Biologischen Meereskunde, daß das Maß der Unsicherheiten im Hinblick auf unser Verständnis von biologischen Prozessen im Ozean in den letzten Jahren erheblich gewachsen sei. Ich meine, daß diese sich ausbreitende Unsicherheit Anlaß für uns sein sollte, verstärkt Diskussionen ebenso über unsere Annahmen zu führen wie über unsere Daten. Wir sollten daran denken, daß letztere "nur" die Linien liefern mit denen wir unsere Bilder von der Natur umreißen. Mit Strichen allein können wir sie in ihrer Komplexität nicht einfangen.

## Betonung der zeitlichen Entwicklung

In unserer Interpretation des Jahresganges der Kieler Bucht haben wir in einer Zeit, die die räumliche Heterogenität (patchiness) in den Mittelpunkt der Aufmerksamkeit stellte, vom Anfang an die zeitliche Entwicklung pelagischer Systeme betont. Diese Einstellung ergab sich zunächst aus der Mitgliedschaft in einem meeresbodenbezogenen Sonderforschungsbereich. Wir hatten es daher vorgezogen, anstatt extensive Messungen über ein weites Gebiet zu betreiben, intensive Untersuchungen des Stoffkreislaufs an einem Ort, an dem sich in situ Meßgeräte befanden, durchzuführen. Die gesteigerte Probenhäufigkeit gegenüber früheren Untersuchungen, gekoppelt mit der Artenanalyse des Planktons, ermöglichte die Erstellung von zeitlichen Bezügen zwischen den Meßtagen. Die Meßergebnisse einzelner Tage erschienen daher als Augenblickszustände eines sich entwickelnden Systems. Dieser Eindruck wurde durch die Beobachtungen an eingeschlossenen Wasserkörpern in den Experimenten verstärkt. Uns wurde deutlich vor Augen geführt, daß die Entwicklung des Systems nicht nur stetig ablief, sondern von Ereignissen durchzogen war, die in kurzer Zeit große Veränderungen bewirkten, so zum Beispiel die Entstehung und Sedimentation von Blüten. Solche Ereignisse, die zwischen Meßtagen stattfanden, könnten auch mit der advektiven Ablösung verschiedener Wasserkörper erklärt werden: räumliche statt zeitliche Dynamik zur Erklärung der jeweiligen Beobachtung. Die Entscheidung zugunsten einer zeitlichen Dynamik fiel aber gleich zu Anfang unserer Untersuchungen, bedingt durch das oft zitierte Schlüsselereignis der Sedimentation der Frühjahrsblüte.

## Die Besonderheiten der Kieler Bucht

Aufgrund der Lage der Kieler Bucht im dynamischen Austauschgebiet zwischen zwei sehr verschiedenen Wasserkörpern - Ost- und Nordsee - und aufgrund ihrer nur wenige Jahrtausende währenden Vorgeschichte hätten unsere Befunde als Sonderfall eines instabilen Systems aufgefaßt werden können. Der niedrige Salzgehalt und die Artenarmut der Bucht erschweren den Vergleich mit vollmarinen Systemen. Zudem sind entscheidende Glieder der pelagischen Nahrungskette - Ctenophoren, Chaetognathen und

Euphausiaceen - entweder selten oder ganz abwesend. Gespräche mit ausländischen Kollegen zeigten die weite Verbreitung der Meinung, die Kieler Bucht als Kuriosität einzustufen. So stießen unsere Untersuchungsergebnisse zwar auf Interesse, wurden aber zunächst nicht als Vergleichsmodell für pelagische Systeme im allgemeinen akzeptiert.

Der zuerst von uns beschriebene Mechanismus der Dichteausspülung der Sedimente (Smetacek et al. 1976) und die damit verbundenen Auswirkungen auf pelagischen Systeme fand zwar Eingang in Lehrbücher (Parsons et al. 1977, Raymont 1980), wurde aber von anderen Gruppen nicht näher verfolgt. Dagegen ist die allgemeine Rolle des Meeresbodens als bedeutende Nährsalzquelle für das Phytoplankton etwa zur gleichen Zeit wie von uns in verschiedenen anderen Flachwassergebieten nachgewiesen worden (Rowe et al. 1975, Kremer und Nixon 1978). Die meisten in Flachwassergebieten arbeitenden Forschergruppen haben den chemischen Ansatz - Nährsalzfreisetzung - bei ihren Untersuchungen betont. Der Sedimentationsprozeß und sein Zusammenhang mit der Struktur pelagischer Systeme ist erst in den letzten Jahren in das Bewußtsein der biologischen Meereskundler gerückt, insbesondere seit dem Einsatz von Sinkstofffallen in der Tiefsee. In diesem Lichte werden unsere Befunde aus der Kieler Bucht nun durchaus auch für andere Gebiete als relevant angesehen: für Küstenregionen (Hargrave 1980), für Schelfgebiete (Walsh 1981) und sogar für die Tiefsee (Billett et al. 1983).

Studien in einem Umfang vergleichbar mit dem in der Kieler Bucht, sind nur in wenigen Gebieten durchgeführt worden, die entscheidenden Prozesse wie die Sedimentation sind nicht mit derselben hohen zeitlichen Auflösung verfolgt worden. Die Erfassung von Jahregängen unter Berücksichtigung sowohl der qualitativen als auch der quantitativen Aspekte des Ökosystems ist bislang selten gemacht worden. Die vorhandenen Ergebnisse aus anderen, vollmarinen Gebieten zeigen aber, daß die Kieler Bucht keineswegs als Sonderfall in Bezug auf den Ablauf der Prozesse angesehen werden kann. Erstaunliche Übereinstimmungen mit unseren Befunden sind in vergleichbaren Studien an einem norwegischen Fjord (Skjoldal und Wassmann, Ms.) und einer kanadischen Bucht (Hargrave et al. 1985) gefunden worden.

Die in der Kieler Bucht entwickelte Meßstrategie und der damit verbundene konzeptionelle Rahmen zur Bewertung der Ergebnisse wurde mit Erfolg in Flachwassergebieten von Bermuda (Odebrecht 1983, v. Bodungen et al. 1982) und den Philippinen (v. Bodungen et al. 1985, Pollehne et al. 1985), aber auch in der Antarktis (\*Schnack et al. 1985, \*v. Bodungen et al. Ms.) und dem norwegischen Schelf (Peinert in Vorb.) eingesetzt. Die vergleichende Auswertung der Ergebnisse dieser Meßeinsätze ermöglichte eine Relativierung der Befunde aus der Kieler Bucht und zeigte auf, welche Aspekte in pelagischen Systemen von besonderem Interesse waren. Nicht alle von uns gefundenen Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen den untersuchten Systemen konnten anhand der sehr verschiedenen physiko-chemischen Umweltbedingungen erklärt werden. Hierdurch wandelte sich unsere Vorstellungen von den kontrollierenden Faktoren und ihrer Wirkungsweise auf pelagische Systemabläufe. Es stellte sich somit die Frage nach der Vorhersagbarkeit von pelagischen Systemen.

#### Die Vorhersagbarkeit von pelagischen Systemen

In einer Analyse verschiedener Jahrgänge des Planktons aus der Kieler Bucht (\*Smetacek 1985b) wurde zwischen den wiederkehrenden und den variablen Erscheinungen unterschieden. Es zeigt sich, daß Biomasse und Artenzusammensetzung des Metazooplanktons von Jahr zu Jahr ähnlich sind, anscheinend schon seit der Jahrhundertwende. Die Ceratienblüte im Herbst stellt ebenfalls eine wiederkehrende Erscheinung dar. Im Gegensatz dazu schwankt die Artenzusammensetzung der Frühjahrsblüte erheblich, während ihre Biomasse relativ konstant bleibt, bedingt durch die gleichbleibenden Winternährsalzwerte. Die Diatomeenblüten im Sommer und Herbst zeigen den höchsten Grad an Variabilität im jährlichen Erscheinungsbild des Planktons der Bucht. In manchen Jahren fehlt die Herbstdiatomeenblüte ganz. Die Variabilität der Diatomeenblüten kann leicht mit der des Wetters erklärt werden, obwohl dies im Falle der Herbstdiatomeenblüte noch nachgewiesen werden muß. Ein Diplomandenteam, das die Herbstblüten der Kieler Bucht untersucht hat, konnte zeigen, daß die Entstehungsbedingungen dieser Diatomeenblüte komplexer sind als in meinen Arbeiten angenommen (Passow 1985).

Noch wesentlich schwerer ist eine Erklärung für die stets wiederkehrenden Erscheinungen des Jahresganges zu finden. Vor allem die Biomasse der Copepoden scheint vom jeweils vorhandenen Nahrungsangebot oder Räuberbestand relativ unabhängig zu sein. Ich habe deshalb die Vermutung geäußert, daß interne Regelmechanismen vorhanden sein könnten, die von der Populationsdichte gesteuert werden (\*Smetacek 1985b). Die Erhaltung einer hohen Biomasse auch bei geringem Nahrungsangebot wurde mit der Wiederverwertung vom Kotmaterial erklärt (\*Smetacek 1985a). Solche Erklärungen stellen aber das Verhalten der Organismen als Ausdruck einer langfristigen Adaptation an die Umwelt an die Stelle einer unmittelbaren Regulierung durch die Umwelt. Anhand der Auswertung von langfristigen Beobachtungen der Artenzusammensetzung und Abundanz des Zooplanktons des Nordostatlantiks und der Nordsee kommt Colebrook (1985) zu einer ähnlichen Schlußfolgerung. Die Vorhersagbarkeit pelagischer Systeme erscheint noch schwieriger als angenommen, weil Informationen über die physiko-chemischen Umweltbedingungen hierfür nicht ausreichen. Benötigt werden zusätzliche Kenntnisse über die verschiedenen Anpassungsmuster der Plankter, die in ihren Lebensstrategien zum Ausdruck kommen. Auf diese Frage werde ich weiter unten öfter zurückkommen.

Die Entwicklungsphasen des pelagischen Jahresganges.

Die Beziehungen zwischen den Jahresgängen der Nährsalze, Primärproduktion, Phytoplanktonbiomasse und vor allem der Sedimentation zeigten, daß pelagische Systeme grundsätzlich zwei Typen angehören: Systeme mit neuer und mit regenerierter Produktion. Diese Erkenntnis fußt auf den Gedanken von Margalef (1978a) unter Verwendung der von Dugdale and Goering (1967) geprägten Begriffe. Das unterschiedliche Verhalten dieser beiden Systemtypen ist unabhängig von der Artenzusammensetzung; diese Typisierung ist somit auf einer übergeordneten Ebene angesiedelt, vergleichbar mit den terrestrischen Begriffen "Wald" oder "Steppe". Im Gegensatz zu terrestrischen Systemen, die räumlich voneinander getrennt sind und sich nach Plankton-Maßstäben nur sehr langsam entwickeln, wechseln sich die pelagischen Systeme im selben Gebiet im

Jahresverlauf ab. Pelagische und terrestrische Systeme werden in der Literatur oft miteinander verglichen, um allgemeine ökologische Gesetzmäßigkeiten von Systemabläufen zu ermitteln (Hensen 1887, Brandt 1920, Margalef 1958, 1967, Steele 1974, 1985, Colinvaux 1978). Solche Vergleiche regen die Phantasie an, aber eine durchgängige systematische Diskussion ist bislang noch nicht geführt worden.

In einem Vergleich (\*Smetacek, im Druck) zwischen pelagischen und terrestrischen Systemen zeigte ich auf, daß strukturelle Unterschiede zwischen den Ökosystemen beider Biome kategorisiert werden können, und zwar anhand der Wechselbeziehung zwischen Angebot an Strahlungsenergie und der Zu- und Abfuhr einer Ressource, die durch physikalische Transportprozesse (bedingt durch kinetische Energie und Schwerkraft) bewerkstelligt werden. Bei dieser Ressource handelt es sich um Wasser in terrestrischen Systemen (Zufuhr durch Regen, Abfuhr durch Ablauf und Verdunstung) und um Nährsalze im Pelagial (Zufuhr durch vertikalen Wassertransport und Abfuhr durch Sedimentation). Ein direkter Vergleich der Nährsalze in beiden Biomen ist nicht so ergiebig wie der hier angestrebte Vergleich, da der laterale Transport von Nährsalzen in terrestrischen Systemen, wenn nicht von Menschen beeinflußt, eher in geologischen Zeitskalen abläuft. Der wesentliche Unterschied zwischen beiden Biomen ist auf den selektiven Transport des Wassers an Land im Gegensatz zur unselektiven Zufuhr der Nährsalze im Pelagial zurückzuführen, weil die Zufuhr von Nährsalzen in die Deckschicht jeweils mit einer Erneuerung der Umwelt verbunden ist, die dann neu besiedelt werden muß. Die Abfuhr der Nährsalze aus dem Pelagial (durch absinkende Partikel) ist dagegen ein selektiver Prozeß, durch den die Umwelt des Planktons an essentiellen Ressourcen verarmt, ohne daß es zu einer Verlagerung der Umwelt in Beziehung zur Strahlungsenergie kommt, wie bei der Zufuhr. Während Wasser zwischen Auto- und Heterotrophen an Land nicht zirkuliert wird, geschieht dies mit den Nährsalzen im Pelagial. Deshalb kommt den Austauschprozessen zwischen Auto- und Heterotrophen für die Aufrechterhaltung der Systemstrukturen im Pelagial ein ganz anderer Stellenwert als in Landsystemen zu. So wächst die Bedeutung der Austauschprozesse zwischen den Primär- und Sekundärproduzenten mit zunehmender Nährsalzverarmung. Im Gegensatz zu den terrestrischen Wüsten niederer Breiten, in denen die Organismen die begrenzende Res-

source (Wasser) einzeln für sich konservieren, können die Organismen pelagischer "Wüsten" (mittelozeanische Wirbel) die Konservierung ihrer begrenzenden Ressourcen (Nährsalze) auch durch eine Steigerung der Austauschraten zwischen den Organismen erreichen. Die engste Form dieses Austausches stellen Symbiosen zwischen Auto- und Heterotrophen dar (Foraminiferen, Korallen etc.), die gerade in den "Wüsten" häufiger als anderswo vorkommen. Dementsprechend sind die Antriebskräfte, welche die Beziehungen zwischen Auto- und Heterotrophen in terrestrischen und pelagischen Systemen bestimmen, grundsätzlich verschieden: Die Trennung zwischen neuer und regenerierter Produktion, in terrestrischen Systemen nur vom landwirtschaftlichem Belang, eignet sich jedoch vorzüglich für die Kategorisierung pelagischer Systeme (\*Smetacek, im Druck).

Neue und regenerierende Systeme kommen sowohl räumlich getrennt (mittelozeanische Wirbel, Auftriebsgebiete) als auch zeitlich disjunkt (Frühjahrsblüte, sommerlich stratifizierte Wassersäulen) vor. Der Übergang vom ersten zum zweiten Systemtyp wird von erhöhten Sedimentationsraten angezeigt, die nach der Etablierung des regenerierenden Systems wieder abnehmen. Diese Überlegungen sind implizit in den Gedanken Margalefs (1978) enthalten und werden von Eppley and Peterson (1979) zum erstenmal explizit formuliert. Ich habe dieses Konzept zur Charakterisierung der verschiedenen Systemtypen, die auf Kontinentalschelfen vorkommen, verwendet (\*Smetacek, im Druck). Ebenfalls anhand dieses Konzepts habe ich mögliche Muster in der regionalen und saisonalen Nahrungszufuhr zum Benthos dargestellt und diskutiert (\*Smetacek 1984a).

Dieses Schema hat sich für die Analyse des Jahresgangs im Pelagial der Kieler Bucht als besonders nützlich erwiesen (\*Smetacek et al. 1984). Die Einbeziehung des Zooplanktons ermöglicht eine weitere Unterteilung aus folgenden Gründen: Die Höhe des Verlustes der Deckschicht an essentiellen Elementen im Verhältnis zum Anteil des zurückgebliebenen Pools wird durch den Bestand und Freßdruck der herbivoren Copepoden geregelt: Je geringer ihr Einfluß, desto höher die Verlustraten und umgekehrt. Anhand dieses modifizierten Schemas wurde die Einteilung des Jahresgangs in verschiedenen Phasen unter Berücksichtigung der Nährsalzzufuhr, des Sedimentationsverlusts und der Biomassen-Beziehungen der

Hauptsystemkomponenten (Phyto-, Bakterio-, Protozoo- und Metazooplankton) zueinander vorgenommen. Das Verhältnis zwischen der Retention und dem Verlust von essentiellen Elementen entscheidet über den Verlauf der Entwicklung pelagischer Systeme und wird daher als eine wesentliche makroskopische Systemeigenschaft im Sinne von Platt et al. (1981) aufgefaßt. Weitere Eigenschaften zur Einordnung von pelagischen Systemen, die sich von dieser übergeordneten Eigenschaft ableiten lassen, haben wir in der Analyse des Kieler-Bucht-Jahresgangs aufgeführt (\*Smetacek et al. 1984).

Neu an diesem Schema ist die Unterscheidung zwischen zeitlich diskreten, aber aufeinanderfolgenden Systemtypen, die anhand der quantitativen Beziehungen zwischen den Ökosystemkomponenten charakterisiert werden. So wurden, in Abweichung von gängigen Verfahrensweisen, die ersten Jahresmaxima der Biomasse des Phyto- und Zooplanktons getrennt behandelt. Eine scheinbare Schwierigkeit bei diesem Schema ist die methodische Trennung neuer von regenerierter Produktion. Sie ist deshalb nur scheinbar, weil ähnliche Probleme bei der Unterscheidung von fast allen Ökosystemkomponenten und -prozessen auftreten, aber nicht immer wahrgenommen werden. Die hohe Präzision der modernen Meßmethoden hat von ihrer inhärenten Ungenauigkeit abgelenkt; ich empfand es daher als dringlich, ein neues Verhältnis zu den Zahlengerüsten zur Beschreibung pelagischer Systeme herzustellen.

Der Aufruf von Platt et al. (1981), holistische Wissenschaft zu betreiben und dabei innovative Herangehensweisen zu entwickeln, hat uns bei diesem Vorgehen ermutigt. Wir unterzogen unserer Datenpakete bewußt einer intuitiven anstatt einer statistischen Analyse; die Parameter zur Beschreibung der entscheidenden Prozesse bzw. Zustandsvariablen wurden daher abgeschätzt und ihre Jahresgänge schematisch dargestellt. Anhand dieser Abschätzungen, die auf einer Vielzahl von gemessenen Daten beruhen, stellten wir quantitative Schemata zur Charakterisierung der Stadien auf. Voraussetzung hierfür war die Umwandlung des Datenmaterials in anschauliche und zugleich quantitative Vorstellungen von den Abläufen in den jeweiligen Systemen. Diese Herangehensweise ist seit Einführung der modernen, "exakten" Meßmethoden verpönt gewesen, weil man stets bemüht ist, sich auf einer möglichst "objektiven" Grundlage

zu bewegen, die von den Zahlen- und Kurvengerüsten vorgespiegelt wird.

Obwohl es noch viele offenen Fragen bezüglich des Ökosystems Kieler Bucht gibt, konnten wir mit diesem differenzierten Gedankengerüst ein übergeordnetes Konzept anbieten, das sich für die Lösung von vielen heutigen und überlieferten Kontroversen bezüglich der Struktur und Funktion pelagischer Systeme eignet (\*Smetacek 1985b). Im Folgenden werde ich auf einige dieser Kontroversen und ihre Entstehungsgeschichten eingehen, um Möglichkeiten für ihre Lösung aufzuzeigen. Die Kontroversen lassen sich in zwei Hauptkategorien einteilen, je nachdem ob quantitative oder qualitative Aspekte der Ökologie überwiegen. Diese werde ich nacheinander behandeln.

### 3.3. Kontroversen über quantitative Aspekte der pelagischen Ökologie

Die quantitative Planktonforschung nahm ihren Anfang mit den Untersuchungen von Hensen (1887) in der Kieler Bucht. Hensen wollte den potentiellen Fischereiertrag des Meeres abschätzen und ging bei seinen Untersuchungen von der Annahme aus, daß die Biomasse der Fische eine direkte Funktion der Primärproduktion des Planktons sein müsse. Diese Überlegungen stammten, wie er selbst schreibt, aus der Landwirtschaft und basierten nicht auf Kenntnissen der marinen Ökosysteme, zumal quantitative Vorstellungen über das Plankton zu der Zeit kaum vorhanden waren. Hensen mußte daher Meßmethoden entwickeln, die seinen Vorstellungen von den Abläufen pelagischer Systeme entsprachen, um zu Produktionsabschätzungen in diesem fremden Milieu zu kommen. Die Biomasse des Planktons bestimmte Hensen durch Auszählung von Netzproben unter dem Mikroskop. Umsatzraten im Pelagial wurden anhand des zeitlichen Erscheinens verschiedener Planktonpopulationen in der Bucht abgeschätzt. Basierend auf diesen sehr groben Vorstellungen errechnete Hensen eine jährliche Primärproduktion des Planktons in der Bucht von  $137 \text{ g C m}^{-2}$ ; er hielt diese Zahl jedoch für eine Unterschätzung. Fast ein Jahrhundert später lag der erste mit der  $^{14}\text{C}$ -Methode gemessene Wert vor:  $158 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  (v. Bodungen 1975). Die erstaunliche Übereinstimmung muß als ein Zufall betrachtet werden, bedenkt man, daß Hensens Abschätzung auf fehlerhaften Daten und rein subjektiven Annahmen basiert. Der von ihm geprägte quantitative Ansatz hat sich seitdem aber wenig verändert. Heute, trotz des gewaltig erweiterten personellen Aufwands und des riesigen Methodenarsenals, sind wir Hensens Ziel - nämlich der Abschätzung des potentiellen Fischereiertrags anhand der Planktonproduktion - nicht näher gekommen. Die einzige gesicherte Zahl ist die des Fischereiertrags; um wie viele Größenordnungen höher die Primärproduktion liegt, ist noch eine offene Frage. Wie zu Hensens Zeiten, werden die vorhandenen Messungen nachwievon von den meisten Forschern als Unterschätzungen angesehen.

## Die Höhe der Primärproduktion

Eine der Kontroversen der letzten Jahre bezieht sich auf die Produktivität der zentral-ozeanischen Wirbeln: Die Abschätzungen unterscheiden sich um eine Größenordnung (Longhurst 1983). Dieser Streit wird mit dem Titel: "Are the ocean's deserts blooming?" (Kerr 1983) treffend charakterisiert. Die Kontroverse wurde durch Gieskes et al. (1979) ausgelöst, die anhand der  $^{14}\text{C}$ -Methode, aber unter Verwendung größerer Inkubationsvolumina als üblich, sehr hohe Primärproduktionsraten im zentralen Ozean ermittelten. Diese Ergebnisse stießen auf großes Interesse, zumal frühere Produktionszahlen zu niedrig erschienen, um die Bedürfnisse der Heterotrophen zu befriedigen. Eine Wiederholung der Messungen brachte aber keine Bestätigung mit sich, und inzwischen wird der Aussagegehalt der verwendeten Methoden einer kritischen Überprüfung unterzogen (Gieskes and Kraay 1984, Laws et al. 1984). Die Frage nach der wirklichen Höhe der Primärproduktion im Meer bleibt nun offen, die Kontroverse konzentriert sich weiterhin nur auf die zentral-ozeanischen Wirbel. Über die Höhe der neuen Produktion ist Einigkeit relativ leicht zu erzielen: Sie muß wegen der stabilen Stratifikation sehr niedrig sein. Die Kontroverse dreht sich also um die Höhe der regenerierten Produktion (Laws et al. 1984).

Es ist klar, daß die Unterscheidung zwischen neuer und regenerierter Produktion keine absolute ist, sondern stets unter Berücksichtigung bestimmter Raum- und Zeitskalen relativiert werden muß. Veranschaulicht man sich die Prozesse, die in 100 ml über 4 Stunden, in einem Plastikbehälter über einige Tage oder in der gesamten "Warmwasserlinse" über ein Jahr ablaufen, wird man feststellen müssen, daß jeweils verschiedene Raum-Zeit-Ebenen angesprochen werden, die nach unterschiedlichen Kriterien zu beurteilen sind. Anhand einer Serie von Beispielen werde ich versuchen, diesen Sachverhalt zu veranschaulichen:

- 1) Die Kohlenhydrate, die im Stundenbereich im Chloroplasten akkumulieren und mit der  $^{14}\text{C}$ -Methode registriert werden, werden vielleicht schnell wieder in der Zelle respiriert: Der Austausch hat nur zwischen Organellen und nicht zwischen Organismen stattgefunden.
- 2) Von den zwei Phytoplankton Tochterzellen nach einer Teilung wird

alsbald eine von einem benachbarten Protozoen aufgeessen, von ihm respiriert, der Bestand an essentiellen Elementen exkretiert und gewissermaßen der übriggebliebenen Tochterzelle zurückgegeben, damit sie sich nochmals teilen kann. Der Austausch findet zwischen Organismen im Meter- und Stundenbereich statt, aber die Struktur des Systems in der Deckschicht ändert sich nicht.

3) Eine vertikalwandernde Zooplanktonpopulation frißt nachts ein "Loch" in die Biomasse der Deckschicht, das tags darauf wieder "repariert" wird, vorausgesetzt, daß die Zooplankter ihre Exkretionsprodukte in der Deckschicht hinterlassen. Der Austausch findet zwischen zwei Schichten derselben Wassersäule statt, das Erscheinungsbild der Deckschicht ändert sich im Tagesrhythmus.

4) Ein Schwarm von zooplanktivoren Fischen frißt eine Schneise durch den Zooplanktonbestand und hinterläßt dort auch Nährsalze; hierdurch erhöht sich die Phytoplanktonbiomasse, die im Wochenbereich wieder vom Zooplankton eingeholt wird, das System kehrt zum ursprünglichen Zustand zurück und verharnt dort, bis derselbe oder der nächste Fischschwarm wieder vorbeikommt. Es findet ein lateraler Austausch innerhalb des Systems im Kilometer- und Wochen- bis Monatsbereich statt, in welchem mehrere Trophieebenen involviert sind.

5) Absinkende Partikel werden in der Schicht zwischen der saisonalen und der permanenten Thermokline abgebaut und die essentiellen Elemente der Partikel dort angereichert. Ein Teil dieser Nährsalze wird der neuen Deckschicht nach der saisonalen Konvektion wieder zugeführt, es entsteht eine Blüte, gefolgt von einem Sedimentationsereignis; danach baut sich wieder eine regenerierende Gemeinschaft auf. Der Austausch findet im Jahresbereich zwischen zwei Schichten und Systemtypen, aber innerhalb desselben Wasserkörpers (die Warmwasserlinse) statt.

6) Essentielle Elemente werden der Warmwasserlinse durch Vermischung an den Rändern, vor allem aus den Auftriebsgebieten im Osten, zugeführt, wodurch die Verarmung durch Sedimentation zu tieferen Schichten wieder ausgeglichen wird. Hier findet ein lateraler und vertikaler Austausch über Jahre und zwischen Systemen verschiedener Wasserkörper statt.

7) Die essentiellen Elemente, die endgültig im Sediment begraben werden, können nur durch die Zufuhr vom Land, über die Atmosphäre oder durch lateralen Wassertransport wieder kompensiert werden. Die Raum- und Zeitskalen der Veränderungen sind entsprechend groß.

Der Vergleich zwischen den Raum/Zeitebenen dieser 7 Beispiele zeigt, daß es auch verschiedene Ebenen der Primärproduktion gibt, die anhand des Schicksals der produzierten Materie definiert werden können. Die Unterscheidung zwischen neuer und regenerierender Produktion erscheint nur noch als eine Definitionsfrage: Je nach der Fragestellung wird man sich für eine bestimmte Raum/Zeitskala der Produktion mehr interessieren als für die anderen (Postma et al. 1984). So ist das erste Beispiel primär von physiologischer, das letzte von geologischer, und die dazwischenliegenden von ökologischer Relevanz. Eine Erhöhung der Produktion im Beispiel 1) und auch sogar im Beispiel 2) hat kaum Auswirkung auf die Systemstruktur: Man wird deswegen nicht mehr Fische fangen können oder eine höhere Sedimentation erwarten dürfen. Der Fischbestand und die Sedimentation werden von der Menge der Stoffe, die dem System zur Verfügung stehen beziehungsweise zugeführt werden, betroffen, und nicht nur durch die Energiemenge, die durch die vorhandenen Stoffe hindurchfließt. Eine Bewertung der Produktion in Kategorien wie "hoch, niedrig" ist nur sinnvoll, wenn der Raum/Zeitkontext der Bewertung klar definiert ist. Es ist z.B. theoretisch denkbar, daß die absolute Höhe der Primärproduktion in einem ozeanischen "Wüstensystem" der in einem benachbarten Auftriebsgebiet gleich ist; die Systemstrukturen und die damit verbundenen Konsequenzen für die Fischerei, den Sauerstoffhaushalt am Meeresboden oder die Ablagerungsrate auf dem Meeresgrund werden aber gänzlich verschieden sein. Die Frage, ob die ozeanischen Wüsten nun blühen oder nicht, ist nur relevant, wenn zugleich gefragt wird: "Für wen?".

Wegen der Diskrepanz zwischen den Produktionsabschätzungen, die anhand der  $^{14}\text{C}$ -Methode und der Verteilung von Sauerstoff in der Warmwasserlinse ermittelt worden sind, vermuten Smith et al. (1984), daß der größte Anteil der in der Deckschicht produzierten organischen Substanz dort auch respiriert wird, und zwar von Mikroheterotrophen. Über die Populationsgröße und Respiration der Mikroheterotrophen gibt es allerdings kaum zuverlässige Information (Banse 1984). Nun haben die herkömmlichen Methoden der Biomassenbestimmung des Phytoplanktons sehr niedrige Werte in diesen Gebieten ermittelt. Angesichts der mit der  $^{14}\text{C}$ -Methode gemessenen hohen Produktionswerte müßten diese Phytoplank-

ter also eine extrem hohe Assimilationseffizienz aufweisen. Um diese Diskrepanz zu erklären, wurde postuliert, daß die herkömmlichen Methoden die kleinste Größenfraktion des Phytoplanktons, das Picoplankton, unterschätzt hätten, und daß gerade diese Fraktion in den Wirbeln von besonderer Bedeutung seien (Li et al. 1983). Interessanterweise ist dieselbe Art der Argumentation von Lohmann (1911) verwendet worden, als es um die gleiche Frage wie heute ging. Die Kontroverse wurde damals mit Brandt (1920) geführt; Lohmann (1911) führte das Nanoplankton ins Feld, das von den damals verwendeten Netzen nicht erfaßt wurde. Auf diese Kontroverse bin ich weiter unten ausführlicher eingegangen.

Wie ich anhand der Beispiele schon gezeigt habe, kann die Frage nach der Höhe der Produktion im Meer nur unter Berücksichtigung verschiedener Raum/Zeitskalen gelöst werden. Die heutige Verwirrung ist darauf zurückzuführen, daß Meßergebnisse, die im Liter- und Stundenbereich gewonnen sind, auf den Ozean- und Jahresbereich unkritisch übertragen werden. Smith and Horner (1981) weisen darauf hin, daß große Unsicherheiten mit der Verwendung der  $^{14}\text{C}$ -Methode in regenerierenden Systemen verbunden sind. Die Methode wird an wachsenden Kulturen geeicht: ein System mit neuer Produktion. Eine Eichung in einem regenerierenden System setzt aber Kenntnisse über die Populationsgrößen und spezifischen Wachstumsraten der beteiligten Heterotrophen sowie über deren Austauschraten untereinander und mit den Autotrophen voraus. Diese Information ist sehr schwer zu erhalten, und außerdem, hätte man sie, bräuchte man die Primärproduktion nicht mehr zu messen, da sie sich aus den anderen Daten ergeben würde. Gieskes and Kraay (1984) schließen einen Übersichtsartikel über den Stand der  $^{14}\text{C}$ -Methodik zur Messung der Primärproduktion mit den folgenden Bemerkungen: "Decisions on the type of method by which primary production should be measured must depend on knowledge of the structure and function of the ecosystem that is sampled. Only when the task of measuring primary production is undertaken by a team of scientists from a variety of disciplines, ranging from physical oceanography through microbiology to plant physiology, real progress will be made in the field of primary production research." Das Produkt dieser Arbeit wäre sicherlich nicht mehr in der Form einer farbigen Weltkarte mit Flächen gleicher Primärproduktion zu kondensieren. Es stellt sich die Frage, ob der Begriff "Jahresprimär-

produktion" im Pelagial überhaupt noch einen Sinn hat.

#### Das Konzept der Kritischen Tiefe von Sverdrup (1953)

Sverdrups (1953) Modell von der Beziehung zwischen Phytoplanktonwachstum und Durchmischungstiefe wird als das erste quantitative Modell der pelagischen Ökologie angesehen (Parsons et al. 1984) und ist in allen Lehrbüchern mehr oder weniger kritiklos aufgeführt. Das Modell basiert auf dem Konzept der kritischen Tiefe, die durch das Verhältnis zwischen Produktion und Respiration des Phytoplanktons im 24 Stunden-Bereich definiert ist: Erst wenn die kritische Tiefe von der Durchmischungstiefe unterschritten wird, findet Nettoproduktion in der Wassersäule statt und das Biomassenwachstum kann beginnen. Über die Respirationsrate des Phytoplanktons gibt es kaum sichere quantitative Angaben, obwohl diese Rate eine entscheidende Größe für die Bestimmung der kritischen Tiefe ist. Die praktische Nutzenanwendung des Modells der kritischen Tiefe steht und fällt mit unserer Kenntnis von Phytoplanktonrespiration, die häufig als "etwa 10 % der Produktionsrate" geschätzt wird. Demnach dürfte die kritische Tiefe in etwa 70 - 100 m Tiefe, je nach den Lichtverhältnissen, zu suchen sein (Parsons et al. 1984). Feldbeobachtungen von Phytoplanktonblüten zeigen aber, daß solche Blüten erst bei Verringerung der Durchmischungstiefe auf weniger als 40 m zur Entfaltung kommen (Kaiser und Schulz 1978, \*v. Bodungen et al. 1981, Sakshaug und Holm-Hansen 1984, \*v. Bodungen et al. Ms.). Nimmt man eine höhere Respirationsrate als 10% an, um diese Beobachtungen im Rahmen des Modells der kritischen Tiefe zu erklären, tauchen andere Schwierigkeiten auf. So würden Blüten, die in der Entstehungsphase durch Stürme unterbrochen werden, in einigen Tagen empfindliche Verluste an Biomasse aufgrund ihrer Respiration erleiden. Die Erfahrung zeigt aber, daß dies nicht der Fall ist. Das Verhältnis Produktion:Respiration muß daher anders bewertet werden.

Es ist klar, daß Biomassenzuwachs gleich Produktion minus Respiration ist. Das Modell der kritischen Tiefe steht somit auf einer sicheren theoretischen Grundlage. Es geht hier lediglich darum, ob die wirkliche Größe der kritischen Tiefe von Relevanz beim Aufbau von Phytoplankton-

blüten ist. Eine Erhöhung der Wachstumsrate kann sowohl durch die Erhöhung der Produktionsrate wie auch durch die Verminderung der Respirationrate erreicht werden. Obwohl keine genauen Angaben vorliegen, steht fest, daß Flagellaten höhere Respirationraten pro Biomasse haben als Diatomeen (Parsons et al. 1984). Man kann daher annehmen, daß das Verhältnis Produktion:Respiration und somit auch die kritische Tiefe artspezifisch schwanken wird. Weiter kann angenommen werden, daß Arten mit einer größeren kritischen Tiefe gegenüber solchen mit einer geringeren Tiefe durch die Umweltbedingungen, die für Blütensituationen typisch sind, bevorzugt werden. Die Tatsache, daß großräumige Phytoplanktonblüten in der Regel von Diatomeen gestellt werden, deutet daraufhin, daß die kritische Tiefe bei diesen Arten am größten sein dürfte.

Es gibt indirekte Beweise dafür, daß die Dunkelrespiration bei Diatomeen doch sehr niedrig ist. So haben vegetative Zellen, die aus einer exponentiell wachsenden Population entnommen wurden, unter dunklen und kalten Bedingungen etliche Monate in Laborversuchen überlebt (Garrison 1984). Es ist denkbar, daß diese Fähigkeit der Diatomeen, ihre Respiration in Abwesenheit von Licht drastisch zu reduzieren auch kurzfristig im Tagesrhythmus wirksam ist. Dann wären die Verluste durch Respiration während der Nacht zu vernachlässigen. Bereits eine Halbierung der Respiration über 24 Stunden (z.B. von 10% auf 5% der Tagesprimärproduktion) würde zu erheblich mehr als einer Verdoppelung der kritischen Tiefe führen. Angesichts dieser Überlegungen und der großen Unsicherheiten bei der Bestimmung der Phytoplanktonrespiration muß die Nützlichkeit dieses Modells zur Beschreibung der Entstehungsbedingungen von Blüten ernsthaft in Frage gestellt werden.

Das Vorhandensein einer Beziehung zwischen Durchmischungstiefe und Phytoplanktonwachstum steht außer Zweifel. Ich meine aber, daß statt der Respiration die Aufenthaltsdauer der Zellen in der obersten Schicht (10 - 20m) für die Entstehung einer Blüte entscheidend ist. Die Lichtintensität nimmt mit der Tiefe exponentiell ab; maximale Teilungsraten im Frühjahr können nur in einer relativ flachen Oberflächenschicht aufrechterhalten werden. Exponentielles Wachstum kann sich nur dann entfalten, wenn diese oberste Schicht zumindest vorübergehend stabili-

siert wird und die Tochterzellen einer vorangegangenen Teilung dort verbleiben und sich weiter teilen können. Bei einer großen Durchmischungstiefe werden die Teilungsprodukte der Zellen, die in der obersten Schicht entstanden sind, in einem großen Wasservolumen verdünnt: Der Teilungserfolg des vorangegangenen Tages hat kaum Auswirkung auf das Wachstum des nächsten Tages. Aus diesen Überlegungen wird klar, daß die entscheidenden Bedingungen für den Blütenaufbau in der obersten 10 - 20 m Schicht zu suchen sind und von der Durchmischungstiefe, -intensität und -häufigkeit relativ zum Lichtangebot gestellt werden. Diese Bedingungen können sich, je nach den Wetterverhältnissen, von Tag zu Tag ändern, und der Aufbau einer Blüte ist in der Regel ein dynamischer und von Ereignissen durchsetzter Prozeß. Hinzu kommt auch der Zooplanktonfreßdruck, dessen Auswirkung relativ zur Wachstumsrate der Blüte zu bewerten ist (Sakshaug und Holm-Hansen 1984).

#### Die Beziehung zwischen Phyto-, Bakterio- und Zooplankton

Die vorherrschende Meinung bis vor wenigen Jahren war, daß Phytoplankton vom Zooplankton quantitativ weggefressen wird. Seitdem bekannt wurde, daß Sedimentation von Phytoplankton eine quantitativ wichtige Rolle im Meer spielt, scheint sich diese Meinung zu ändern (Longhurst 1983, Walsh 1983, Mann et al. 1984). Die Vorstellungen über die Beziehung zwischen Phyto-, Bakterio- und Zooplankton haben sich in den letzten hundert Jahren mehrmals gewandelt. Die Geschichte dieses Wandels ist aufschlußreich, weil sie beispielhaft für die Entstehung und Etablierung von "Lehrmeinungen" in der Meereskunde ist; deshalb möchte ich auf sie kurz eingehen.

Hensen (1887) vertrat die Ansicht, daß Diatomeen von Zooplankton nicht gefressen werden. Er meinte, die Diatomeen hätten aufgrund ihres Kiesel skelettes einen nur geringen Nährwert. Karsten (1899) versuchte diese Meinung zu widerlegen indem er Beweise aufführte, daß Diatomeen doch gefressen werden und daß sie einen hohen Nährwert besitzen. Folgendes Zitat von Karsten (1899) spiegelt den damaligen Stand der Diskussion wider: "Der Hensen'sche Gedanken ist besonders unterstützt worden durch Frenzel, welcher die Frage jedoch erheblich einschränkt

und lediglich den Verleib der Diatomeenschalen zum Gegenstande seines Aufsatzes macht. Es ist daher weit über das Ziel hinausgeschossen, wenn er am Schlusse seine Ansicht folgendermassen zusammenfasst: 'So also scheinen die Diatomeen insgesamt weiter nichts vorzustellen, als ein Bakterienfutter und ein Baumaterial für ihre Nachkommen'." Der Aufsatz von Frenzel (1897) hatte den vielversprechenden Titel "Die Diatomeen und ihr Schicksal". Hensen ließ sich aber von Karstens Beweisführung nicht überzeugen, wie folgendes Zitat, das am Schluß der Karstenschen Arbeit (1899) zu finden ist, deutlich zeigt:

"Ich darf wohl folgende Erklärung hier anfügen. Es würde mir erfreulich sein, wenn ich mich durch vorstehende Mittheilungen davon überzeugt erklären könnte, dass die Diatomeen ein wesentlicher Nahrungsbestandtheil der etwas höher organisirten Planktonthiere seien. Es behindert mich daran der Umstand, dass ich die Menge, die Larven und die Eiproduktion z.B. der Copepoden bisher eher in inverser als in direkter Beziehung zu dem, oft so massenhaften Auftreten der Diatomeen gefunden habe."

Den Abschluß dieser Kontroverse um den Nährwert von Diatomeen für Metazoen scheint die Arbeit von Rauschenplat (1900) ergeben zu haben. In dieser umfangreichen Untersuchung der Nahrung verschiedener Tiere der Kieler Bucht betont er immer wieder, daß Diatomeen sehr wohl von einer Reihe von Tieren gefressen werden.

Die quantitative Beziehung zwischen Phyto- und Zooplankton wurde im Jahresverlauf von Lohmann (1908) in der Kieler Außenförde untersucht. Ausgehend von der Biomasse und von angenommenen Produktionszahlen, kam er zum Schluß, daß, bis auf den Monat Februar, immer ausreichend Nahrung für das Zooplankton vorhanden war. Er stellte die Bedeutung der Diatomeen als Copepodennahrung nicht mehr in Frage. Aufgrund seiner Befunde billigte er dem Zooplankton eher eine sekundäre Rolle zu bei der Kontrolle der Phytoplanktonbiomasse. Lohmann (1908) beschrieb die Sedimentation der Frühjahrsblüte, zog aber aus dieser Beobachtung keine besonderen Konsequenzen für die Planktonökologie.

Das Problem der inversen Beziehung zwischen Diatomeen und Copepoden wurde von Hardy nochmals aufgegriffen. Aufgrund seiner Beobachtungen in der Nordsee und in antarktischen Gewässern formulierte er seine Hypo-

these der "animal exclusion" (Hardy und Gunther 1935). Hardy zweifelte nicht mehr an dem Nährwert der Diatomeen; stattdessen vermutete er, daß Tiere - sowohl Zooplankton als auch Fische - sich im Wasser mit hohem Phytoplanktongehalt nicht wohl fühlten, "possibly because of some antibiotic effect" (Hardy 1956). Diese Hypothese fand in der Fachwelt keinen großen Anklang und das Phänomen der inversen Beziehung wurde als eine nur kurzfristige Erscheinung bei rapidem Phytoplanktonwachstum bewertet, die durch einen nachfolgenden Zooplanktonfraß beendet wird.

Die Auffassung, daß Phytoplankton vom Zooplankton quantitativ aufgefressen wird, ist in den dreißiger Jahren in der sogenannten Plymouth Schule (Mills 1982) entstanden. Diese Vorstellung setzte sich in den darauffolgenden Jahrzehnten durch (Steemann-Nielsen 1957) und war Grundlage für die meisten mathematischen Modelle der siebziger Jahre (Steele 1974). Diese Modelle basierten auf dem Energieflußkonzept; die Transfereffizienz zwischen Trophiestufen wurde mit ca. 10% angenommen. Anhand dieser Modelle wurde festgestellt, daß die Primärproduktion im Meer nicht ausreichte, um den errechneten Nahrungsbedarf des Metazooplanktons zu decken. Damals wurden die angenommenen Transfereffizienzen nicht in Frage gestellt, sondern Schlußfolgerungen über Struktur und Funktion pelagischer Systeme gezogen. Eine davon war, daß das Metazooplankton, weil offensichtlich nahrungslimitiert, auch die Biomasse des Phytoplanktons kontrollieren muß. Weiter schien für die übrigen Heterotrophen im System nicht genug Nahrung vorhanden zu sein: Das Benthos mußte sich mit Herbivorenkot zufrieden geben (Steele 1974), und die Deckung des Bedarfs der pelagischen Protozoen und Bakterien wurde zum ernsthaften Problem (Williams 1981). So wurden Protozoen als Energieverschwender im System angesehen, weil sie mit Metazoen konkurrierten.

Diese Vorstellung von der Struktur pelagischer Systeme, die von der überwältigenden Bedeutung des Metazooplanktons geprägt war, hatte weitreichende Folgen für die Ausrichtung der Forschung während der siebziger Jahre, zumal zur gleichen Zeit die Rolle der Bakterien im Pelagial zunehmend Betonung fand (Pomeroy 1974). Zum einen wurden alle Messungen, die auf einer höheren als bisher geglaubten Primärproduktion hindeuteten, unkritisch übernommen. Auf die damit verbundene Problematik bin ich bereits ausführlich eingegangen. Zum anderen wurde nach

alternativen Quellen zur Deckung des Bedarfs der Mikroheterotrophen gesucht. Ich vermute, daß die intensive Beschäftigung mit der Exsudation des Phytoplanktons und ihre Verwertung durch Mikroheterotrophen, die in den siebziger Jahren eine Eigendynamik entwickelte, auf der weiten Verbreitung der Vorstellung von Nahrungslimitation der Heterotrophen im Meer zurückzuführen ist. So ist z.B. Harris (1980b) der Meinung, daß der Umfang der Literatur über diesen Prozeß nicht durch seine ökologische Bedeutung gerechtfertigt werden kann. Jensen (1984) faßt die bisherigen Kenntnisse über das Problem der Exsudation von Phytoplankton zusammen und kommt zur folgenden Schlußfolgerung: "If we think we need to know how much organic matter is provided through phytoplankton excretion in natural water we must establish rates for the algal species involved as function of the physiological state of the algae, the nutrient levels in the water and other environmental factors such as temperature, light, turbulence, etc., and the way these vary." Dieser Satz erinnert sehr an den von Gieskes und Kraay (1984) über die Primärproduktion, den ich am Ende des Abschnitts über die Primärproduktion zitiert habe.

Einen ausgezeichneten Überblick über den damaligen Stand der Forschung in Bezug auf die Bilanzierung von pelagischen Prozessen gibt Williams (1981). Er stellt als gesichert fest, daß Mikroheterotrophe eine entscheidende Rolle im Pelagial spielen. Das Problem der Konkurrenz zwischen Bakterien und Protozoen einerseits und Metazooplankton andererseits bleibt offen. Ein paar Jahre später (Williams 1984) deutet er darauf hin, daß die Rolle der Mikroheterotrophen vielleicht vor dem Hintergrund der Konservierung von Materie in der Deckschicht zu sehen ist und nicht wie bisher üblich, als Verlust an Energie für höhere Glieder der pelagischen Nahrungskette. Aus dieser Vermutung zieht er die Konsequenz, daß: "This type of argument of course presupposes that community evolution in the oceans is ultimately more powerful than species evolution." In dieser Schlußfolgerung kommt eine grundlegende Annahme des herrschenden Energieflußkonzepts zum Vorschein, die aber bislang in der Literatur selten explizite Erwähnung gefunden hat: Die Struktur pelagischer Systeme wird primär durch die Konkurrenz der Arten um begrenzte Ressourcen innerhalb der Trophiestufen bestimmt, und biologisch eingespielte Gemeinschaften, in denen komplexe Mechanismen zur

Aufrechterhaltung der beteiligten Komponenten wirksam sind, stellen die Ausnahme dar. Wie Banse (1984) feststellt ist die Rolle der Protozoen in pelagischen Systemen noch unklar.

In meinen Arbeiten (\*Smetacek 1984b, \*Smetacek et al. 1984) habe ich darauf hingewiesen, daß sich im Jahresverlauf pelagische Systeme mit grundlegend verschiedenen Strukturen abwechseln. Die regenerierenden Systeme sind als biologisch eingespielte Gemeinschaften anzusehen, in denen die Organismenbeziehungen Vorrang bei der Artenselektion haben müssen, gerade weil die Stabilisierung der physikalischen Umwelt Voraussetzung für die Entstehung dieser Systeme ist. Die Organismen, die für regenerierende Systeme charakteristisch sind, treten in neuen Systemen kaum auf; somit gibt es keine Konkurrenz um Ressourcen zwischen ihnen. Folglich werden die Adaptationen der Organismen an beide Systemtypen unterschiedlich und nicht mit demselben Maß zu messen sein. So können in neuen Systemen essentielle Elemente und in regenerierenden Systemen Energie "verschwendet" werden, ohne daß es den jeweiligen Organismen zum Nachteil gereicht. Es ist daher zu erwarten, daß die Transfereffizienzen zwischen Auto- und Heterotrophen in beiden Systemen gänzlich verschieden sein werden. Vor diesem differenzierten Hintergrund, meine ich, sind die gegenwärtigen Kontroversen bezüglich der Bilanzierung pelagischer Prozesse zu lösen.

Ein Beispiel für eine differenzierte Herangehensweise an die Bilanzierung pelagischer Systeme ist das von Pace et al. (1984) aufgestellte Simulationsmodell, das auf verschiedenen Transfereffizienzen basiert. Sie schreiben: "A serious impediment to understanding the flux of energy through ecosystems has been the concept that the efficiency of energy transfer between trophic levels is 10% (Slobodkin 1961). In the continental shelf system as we model it, the concept of trophic levels is so blurred as to be useless, considering the magnitude of the activities of micro-organisms and their versatile use of materials from multiple sources. We have avoided the term, trophic level, and we defined ecological efficiency in terms of the efficiency of predation by specific sets of populations. In those terms it is highly variable, 1 to 73%, and to assign it a constant value of 10% makes modeling unrealistic, if not impossible." Dieser Ansatz bietet einen geeigneten

Rahmen für die Bilanzierung pelagischer Prozesse.

### 3.4. Kontroversen über qualitative Aspekte der pelagischen Ökologie

Die Vorstellung, daß das Phytoplankton Opfer und zugleich Produkt seiner unmittelbaren Umwelt ist, hat die Ausrichtung der Forschung auf dem Gebiet der Artenselektion im Pelagial sehr stark geprägt. Diese Denkweise kommt deutlich in dem von Hutchinson (1958) aufgestellten "Paradoxon des Planktons" zum Ausdruck, das immer wieder in der Literatur angesprochen wird. Das Paradoxon besteht darin, daß in dem offensichtlich so homogenen Pelagial, das deswegen nur eine einzige ökologische Nische darstellt, es trotzdem so viele Phytoplanktonarten gibt. Das Prinzip des konkurrenzmäßigen Ausschlusses (competitive exclusion) müßte zur Entstehung einer besonders gut adaptierten Art führen, die alle anderen verdrängt. In diesem Paradigma werden die Lebensbedingungen des Planktons als ein ständiger Kampf um Ressourcen visualisiert, wobei der Erfolg mit Erhöhung des Wachstums belohnt wird. Die Wachstumsphysiologie der Organismen mit ihren kurzen Raum/Zeitskalen rückt in den Mittelpunkt der Aufmerksamkeit, ihre Biologie wird an den Rand gedrängt. Begriffe wie Konkurrenz, Assimilationseffizienz und  $K_s$ -Werte (ein Begriff aus der Nährsalz-Aufnahmekinetik) beherrschen die Diskussion, während Verhaltensrepertoire und Lebenszyklen kaum Erwähnung finden.

Die Informationsflut über physiologischen Größen verschiedener Arten hat unsere Kenntnisse über die Gründe für die charakteristischen räumlichen und zeitlichen Verteilungsmuster der Phytoplanktonarten nicht wesentlich vorangebracht. Margalef (1978a) erweiterte die Raum/Zeitskalen, in denen das Phytoplankton überwiegend betrachtet wurde, indem er das Vorhandensein von bestimmten Lebensformen postulierte, die jeweils an bestimmte Umweltbedingungen angepaßt sind. Vergleichbare Kategorisierungen wurden von Malone (1980) und Davis (1982) vorgeschlagen. Die übermäßige Beschäftigung mit den Feinheiten der Physiologie kritisierend, fühlte sich Margalef (zit. bei Legendre 1984) im Rahmen einer Diskussion über Phytoplanktonökologie zu der Bemerkung genötigt, daß "organisms are not only carriers or molecules, but they are subject to natural selection". Aber auch in diesem erweiterten Modell der Phytoplankton-Lebensformen bleibt die Wachstumsarena nach wie vor als das Feld bestehen, in dem die Selektion der Arten entschieden wird.

Es ist indes erstaunlich, daß die einseitige Beschäftigung mit der Wachstumsphysiologie so lange dauerte, denn es gibt genug Indizien aus Feldbeobachtungen, daß viel größere Raum/Zeitskalen für die Phytoplanktonökologie von Bedeutung sein müssen. So berichteten Gieskes und Kraay (1977), daß parallele Langzeit-Veränderungen im Jahresgang der Phytoplanktonartenzusammensetzung über weite Gebiete - von der Deutschen Bucht über die Nordsee bis hin zum offenen Nordatlantik - festzustellen waren. Die betroffenen Gebiete sind in ihren Umweltbedingungen so verschieden, daß die Synchronizität des Trends in der Artendominanz des Phytoplanktons unmöglich mit der unmittelbaren Kontrolle des Wachstums durch die Umwelt erklärt werden kann. Auch die charakteristischen Muster der Jahresukzession des Phytoplanktons, die sich gebietsspezifisch von Jahr zu Jahr in etwa wiederholen, weisen daraufhin, daß die im Jahresbereich zu beobachtenden Wetterschwankungen nur für manche Erscheinungen oder Abweichungen von einem "Standardbild" verantwortlich gemacht werden können. Es scheint viel eher der Fall zu sein, daß die meisten Arten des Phytoplanktons sich an die längeren Zeitskalen des Klimas angepaßt haben. Diese langfristige Anpassung an ein Gebiet und eine bestimmte Saison kommt in den Lebenszyklen der Arten zum Ausdruck, wie am Beispiel des red-tide Dinoflagellaten Prorocentrum marie-lebouriae in der Chesapeake Bay zu ersehen ist (Tyler und Seliger

1981).

Ich habe anhand des speziellen Falls der Blütendiatomeen aufgezeigt, daß solche Lebenszyklen sich in Ruhe- und Wachstumsstadien gliedern, die auf sehr verschiedene Weise auf den Selektionsdruck durch die Umwelt reagieren. Der Grund, daß Überlebensstrategien des Phytoplanktons bislang so wenig Beachtung gefunden haben, ist vermutlich auf die oben bereits diskutierte Annahme zurückzuführen, daß das Phytoplankton jedes Jahr durch das Zooplankton bis auf einen unbedeutenden Rest vollständig gefressen wird. Nach diesen Vorstellungen fängt das Planktonjahr mit einer zufälligen Anzahl von "Saatzellen" an; Kilham und Kilham (1980) haben den Ausdruck "Flüchtlingszellen" (fugitive cells) dafür benutzt. Dementsprechend können die charakteristischen saisonalen Muster nur durch Wachstumserfolg beziehungsweise -mißerfolg der zufällig übriggebliebenen Reste des Phytoplanktons vom Vorjahr erzeugt werden.

Margalef (1958, 1978a) hat sich am ausführlichsten mit der Gestaltung der Phytoplankton sukzession unter der Annahme einer unmittelbaren Kontrolle des Wachstums durch die Umwelt beschäftigt. Da sich jedes Jahr ähnliche Muster ergeben, müssen diese eine gerichtete Abfolge (directionality) der Prozesse im Pelagial widerspiegeln. So vergleicht Margalef (1958, 1967) pelagische mit terrestrischen Sukzessionen, da letztere "offensichtlich zielgerichtet" ablaufen, wobei der Entwicklungsablauf anhand charakteristischer Gemeinschaften in diskrete Stadien unterteilt werden kann. Aus der terrestrischen Praxis nimmt Margalef die Berechtigung dafür, pelagische Sukzessionen auch in zeitliche Etappen, die durch spezifische floristische Assoziationen charakterisiert sind, zu unterteilen. Er unterscheidet vier Etappen der Sukzession, allerdings sind diese ausschließlich nach den Eigenschaften der dominanten Phytoplankter (große - kleine Zellen; nicht-mobile - mobile Formen) definiert, im Unterschied zu unserer Klassifizierung des Kieler-Bucht-Systems, die sich eher am quantitativ wechselnden Muster des Stoffkreislaufs aufbaut. Margalef (1958) war der Meinung, daß der beobachtete Sukzessionsablauf relativ unabhängig von Biomasse und Produktivität sei. Die grundlegende Bedeutung der gerichteten im Gegensatz zu ungerichteten Sukzession für den Ablauf pelagischer Systeme stellt

Smayda (1980) folgendermaßen dar: "Succession, if directional, would then represent a coordinated pathway for energy flow, for trophic interactions, biogeochemical cycling and stability. Non-directional succession, in contrast, would be either unpredictable, irregular or, even, stochastic; that is favor uncoordinated pathways, interactions and cycling."

Im Gegensatz zu der Vorstellung von gerichteter Entwicklung aufeinanderfolgender Gemeinschaften ist die Meinung Sandgrens (1983) zu bewerten, die allerdings auf Seen bezogen ist: "It is certainly conceivable that much of the population dynamics of phytoplankton that we interpret as seasonal succession patterns are, in fact, a reflection of species-specific differences in the germination strategies of benthic resting cell populations." In derselben Weise wie Sandgren argumentiert auch Colebrook (1985), der anhand einer langjährigen Analyse der Zusammensetzung und Abundanz des Zooplanktons in der Nordsee und im Nordatlantik zu der Schlußfolgerung kommt, daß die Größe der Sommerpopulation durch die der überwinternden Population bestimmt wird. Die Konsequenzen dieses Befundes stellt Colebrook folgendermaßen dar: "It tends to support evidence (Colebrook 1978, 1984) that the system consists of an assemblage of species responding individually to environmental influences as opposed to being an integrated community. It suggests that rates of population increase involving generation times, fecundity and survival play a major role in the differences between the species. It also suggests that there may be a relatively weak link between average levels of primary and secondary production."

Während Sandgren und Colebrook meinen entdeckt zu haben, daß pelagische Systeme nicht aus eingespielten Gemeinschaften bestehen, die mehrere Trophieebenen umgreifen, ist Williams (1984) zu der Meinung gekommen, daß die Evolution von Gemeinschaften vielleicht wichtiger sei als die der Arten. Eine sehr entschiedene Meinung zu dieser Fragestellung äußern Platt et al. (1981) in der Definition der von ihnen empfohlenen holistischen Herangehensweise: "Implicit in this is the view that ecosystems, like organisms, have a hierarchy of structures, and that at each level in the hierarchy there are properties that are characteristic of that level. The series of hierarchical levels that included

molecules, cells, organs, organisms and populations is well understood and accepted, but there has been a reluctance to recognize that an ecosystem is a level of organization higher than that of populations, and that it has emergent properties." Als Beispiele hierfür nennen Platt et al. thermodynamische oder statistische Eigenschaften, Zusammensetzung des Größenspektrums und verschiedene Aspekte der Struktur von Nahrungsnetzen.

Die Frage nach der Gestaltung struktureller Zusammenhänge im Ökosystem, die in der terrestrischen Ökologie schon seit dem letzten Jahrhundert intensiv diskutiert wird und zunehmend in der benthischen Ökologie an Bedeutung gewinnt, hat in der pelagischen Ökologie bisher verhältnismäßig wenig Beachtung gefunden. Die Vernachlässigung dieser zentralen Frage ist ebenfalls auf die eingangs erwähnte Annahme der prinzipiellen Homogenität pelagischer Systeme zurückzuführen. So wird die Frage, ob Ökosysteme von "unten" (physikalische Umwelt - Pflanzen) oder von "oben" (Carnivore - Herbivore) kontrolliert werden, überwiegend so entschieden, daß das pelagische Ökosystem entweder nur von "unten" oder nur von "oben" gesteuert werden kann. Die Möglichkeit, im Jahresgang abfolgende Systemtypen anhand dieser Kontrollmechanismen zu unterscheiden, wird dabei übersehen. Auch diese Frage kann nur unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Raum/Zeitskalen, in denen die entscheidenden Prozesse ablaufen, geklärt werden. So schreiben Platt et al. (1981): "We have also been impressed with the value of keeping constantly in mind the idea of scales in time and space." Wie ist es dazu gekommen, daß dieser selbstverständliche Aspekt der Ökologie erst jetzt für das Pelagial mit Nachdruck betont wird? Vor allem, welche Folgen kann die konsequente Anwendung dieser Erkenntnis mit sich bringen? Auf diese Fragen werde ich jetzt eingehen und mit einem kurzen geschichtlichen Überblick anfangen.



## Die Homogenität des Pelagials

In seiner bahnbrechenden Arbeit stellte Hensen (1887) fest, daß das pelagische System sich für quantitative Untersuchungen zur Ermittlung von ökologischen Gesetzmäßigkeiten sehr viel besser eignen würde als das terrestrische, da er von einer über sehr weite Gebiete gegebene Homogenität des Pelagials ausging. Die oben erwähnte Kontroverse zwischen Brandt und Lohmann (Brandt 1920) ist auf diese Vorstellung zurückzuführen: Lohmanns (1908) Untersuchungen wurden in der Kieler Außenförde durchgeführt, die schon damals gegenüber der offenen Bucht stark eutrophiert war; deshalb beobachtete er das Biomassen-Maximum im Hochsommer. Aus diesem Befund schloß Lohmann, daß das Plankton zur größten Entfaltung während der warmen, lichtreichen Periode kommt. Brandt dagegen war der Meinung, daß das Nährsalzangebot die Biomasse des Planktons kontrolliert, und daß im Sommer und in den niederen Breiten geringe Biomassen wegen Nährsalzerschöpfung die Regel seien. Die Befunde, aus denen Brandt seine These ableitete, stammten aber aus anderen Gebieten als die von Lohmann. Die Kontroverse hätte leicht über die Einsicht, daß pelagische Systeme auch räumlich heterogen sind, geklärt werden können; stattdessen wurde der methodische Aspekt in den Mittelpunkt der Diskussion gestellt. So zweifelten Lohmann (1911) und Brandt (1920) gegenseitig ihre Methoden an. Dieses Beispiel ist deshalb so lehrreich, weil dieselbe konzeptionelle Verwirrung sich bis heute gehalten hat.

In einem anregenden Beitrag über die Struktur pelagischer Systeme diskutiert Steele (1974) die Problematik ihrer räumlichen Ausdehnung im Vergleich zu terrestrischen Systemen. Er weist darauf hin, daß, im Gegensatz zu der Vielfalt der Lebens- und Reproduktionsstrategien von Landherbivoren, die Herbivoren im marinen Pelagial im wesentlichen von einer einzelnen Gruppe - Copepoden - gestellt werden. Er entschied sich für die Annahme einer bedingten räumlichen Homogenität, weil diese eine Grundvoraussetzung für die Erstellung von gebietsspezifischen Ökosystemmodellen ist, welche sich zu der Zeit einer großen Popularität erfreuten. Das Scheitern dieses Ansatzes wurde nachträglich zum Teil mit der Heterogenität des Pelagials erklärt, als quantitative Unterschiede im kleineren Skalenbereich. In den letzten zehn Jahren ist das

Bewußtsein einer räumlichen Heterogenität des Planktons (patchiness) gewachsen, vorangetrieben unter anderen von Steele selbst (Steele 1978). Die Erforschung von Fronten - räumliche Brüche in der pelagischen Kontinuität - ist inzwischen eine zentrale Forschungsrichtung geworden.

Die Diskussion über die räumliche Eingrenzung von pelagischen Systemen ist von Boje and Tomczak (1978) und von Margalef (1978b) eröffnet worden, indem sie das Für und Wider abwägen, ob Auftriebssysteme als eigenständige Ökosysteme zu betrachten sind. Während Boje und Tomczak für diskrete Ökosysteme plädieren, die eine gewisse räumliche Homogenität besitzen, vertritt Margalef die Meinung, daß diese räumlichen Strukturen kontinuierlich ineinander übergehen und daher als zeitliche Stadien entlang einer "Reifungsachse" (axis of maturity) zu betrachten sind. Anhand dieses Standpunkts stellt Margalef sein Konzept von "ökologischen Feldern" im ozeanischen Maßstab vor. Ich empfinde diese Betrachtungsweise als anschaulich attraktiv, sehe jedoch keinen Widerspruch zu den Ansichten von Boje und Tomczak, weil beide Ansichten unter Berücksichtigung verschiedener Raum/Zeitskalen miteinander zu vereinbaren sind. Ich meine, daß die Kriterien zur Definition von Ökosystemen, die dann räumlich oder auch zeitlich voneinander getrennt werden können, der eigentliche Diskussionsgegenstand sein sollte: bevor entschieden wird wo bzw. wann getrennt werden kann, muß erst geklärt werden was getrennt wird. Diese Frage ist keineswegs so trivial wie sie klingt; dies werde ich weiter unten verdeutlichen.

Im Raum/Zeit Kontinuum des marinen Pelagials sind bestimmte Abgrenzungen leichter zu vollziehen als andere. So unterscheidet Parsons (1979) zwei grundsätzlich verschiedene Systeme: Die Auftriebs- oder Divergenzsysteme an den Westküsten der Kontinente und die stratifizierte oder Konvergenzsysteme an deren Ostküsten. Die heute üblichen Begriffe 'neue' und 'regenerierende Systeme' können als gebietsunabhängige Synonyme für Parsons Definitionen betrachtet werden. Parsons leitet seine Überlegungen von den Margalefschen Konzepten der Strahlungsenergie auf der einen und kinetischen Energie auf der anderen Seite ab. Er weist daraufhin, daß beide Systeme sich in ihren Strukturen grundlegend unterscheiden. Die neuen Systeme sind charakterisiert durch hohe Pro-

duktivität und Nahrungsketten von Blütendiatomeen, Crustaceen und Vertebraten im Gegensatz zu regenerierenden Systemen mit ihrer niedrigeren Produktivität und mit Nahrungsnetzen von Blaualgen, Flagellaten, Protozoen und Coelenteraten. Die Unterschiede zwischen beiden Systemen habe ich weiter oben auf die Nährsalzsituation zurückgeführt und den Übergang des einen Systemtyps zum anderen durch die abnehmenden Sedimentationsverluste aus der Deckschicht definiert. Da dieser Vorgang mit der Ausbildung einer Sprungschicht zusammenfällt, ist die räumliche bzw. zeitliche Trennung beider Systemtypen in diskreten Einheiten klar definierbar. Die Entfaltung von neuen Systemen ist primär eine Funktion des Energieeintrags; schnelles Wachstum bei gleichzeitig herabgesetzter Respiration ermöglichen die effiziente Umwandlung und Konservierung von Strahlungsenergie in Biomasse. In regenerierenden Systemen dagegen ist Strahlungsenergie in der Deckschicht im Überschuß vorhanden; solche Systeme kommen durch den Ausbau von Mechanismen zur Konservierung der begrenzenden Elemente zur Entfaltung. Die Wachstumsphysiologie der Organismen neuer und regenerierender Systeme unterscheidet sich entsprechend und wird vor allem im Verhältnis Produktion:Respiration zum Ausdruck kommen. Unter Bedingungen der neuen Produktion können schnelle Wachstumsraten vom Vorteil sein: Kleine Organismen erzeugen eine möglichst große Anzahl von Ruhestadien, während größere, langlebige Organismen sich Reservestoffe für eine Überbrückung der nahrungsarmen Zeit zulegen. In regenerierenden Systemen stehen den Organismen andere Wege zur Sicherung ihres Bestandes offen (Margalef 1978a). Da es sich hier nicht um Pionierarten handelt, ist schnelles Wachstum nicht unbedingt vom Vorteil, wie das Beispiel der Ceratien zeigt. Die Entwicklung von Abwehrmechanismen zum Schutz gegen Herbivorenfraß wäre hier eine nützliche Strategie, die durchaus mit langsamen Vermehrungsraten gekoppelt sein kann. Eine weitere energieverbrauchende Strategie ist eine Vertikalwanderung zwischen der euphotischen und tiefer gelegenen, nährsalzreichen Schichten, die von vielen großen, mobilen Phytoplanktern praktiziert wird (Sournia 1982). "Red-tide" Dinoflagellaten und Zooplankter mit benthischen Ruhestadien (z.B. die Cladocere Penilia avirostris und die Copepodengattung Acartia), nehmen eine Sonderstellung bei den Organismen regenerierender Systeme ein (\*Smetacek, im Druck).

Eine Kategorisierung der Ozeane in nur zwei Systemtypen ist aber an

sich genauso unbefriedigend, als wenn man terrestrische Systeme in nur "dicht-bewachsene" und "karge" Systemtypen unterteilen würde. Gibt es Unterschiede innerhalb der Systemtypen, die als Kriterien für eine weitere, prozeßorientierte Unterteilung verwendet werden könnten? Über diese Frage können wir zur Zeit nur spekulieren. Meines Erachtens wird die Frage dann zu beantworten sein, wenn wir wesentlich mehr Information über die Lebensstrategien der beteiligten Organismen, d.h. über die Kombination von Vermehrungs- und Überlebensstrategien und ihre Verzahnung miteinander gesammelt haben. Selbstverständlich müssen die Lebensstrategien als Anpassung an spezifische Umweltbedingungen definiert werden, und es ist denkbar, daß pelagische Systeme anhand von Mustern miteinander verknüpfter Lebenszyklen ihrer dominanten Organismen, eingebettet in spezifische physiko-chemische Randbedingungen, charakterisiert werden können.

Als Beispiel ist das Massenabsinken von Blütendiatomeen zu nennen, die ihren Nachfolgern im Pelagial eine grundlegend veränderte Umwelt hinterlassen. Andere Verhältnisse herrschen in eingespielten Systemen mit einer großen Zahl von verknüpften Lebenszyklen, wie sie in den Korallenriffen anzutreffen sind. Es ist wahrscheinlich, daß solche eingespielten Gemeinschaften ebenfalls im Pelagial der Korallenriffregionen vorkommen.

Die neuen Kategorien zur Unterteilung von zeitlich und räumlich getrennten Systemtypen müssen nach den Mechanismen definiert werden, durch die sie entstehen und wieder vergehen; die heute gebräuchlichen Einteilungen in biogeographischen Zonen sind statischer Natur, weil wir dadurch nichts über Prozesse erfahren. Kenntnisse über die Lebenszyklen reichen allein nicht: Wir müssen uns auch Gedanken über die wechselnden Eigenschaften der Systeme machen, in denen diese Lebenszyklen eingebettet sind. Beispielsweise kennen wir die Lebenszyklen vieler marinen Organismen, aber wir wissen häufig nicht, welche Faktoren ihre Populationsgrößen bestimmen. So könnten die Bestände vieler Nutzfische natürlichen Schwankungen unterworfen sein, die Ausdruck einer von uns noch nicht verstandener Strategie sind. Gerade in terrestrischen Systemen gibt es langjährige Zyklen in der Biomasse vieler dominanter Arten, die erhebliche Auswirkung auf "ihre" Ökosysteme haben. Die Regelmäßigkeit

dieser Zyklen läßt keinen Zweifel bestehen, daß sie Ausdruck einer Anpassungsstrategie sind, die ihnen das Überleben der Art ebenso, aber auf andere Weise ermöglicht, wie die Organismen, die eine flexiblere Reaktion gegenüber ihrer Umwelt eingenommen haben und daher keinen langjährigen Zyklen unterworfen sind.

Eine wichtige Frage in diesem Zusammenhang betrifft die Gründe für den Übergang von einem Systemtyp in den anderen. So stellt sich Parsons (1979) die Frage, warum geologisch junge Tier- und Pflanzengruppen (Diatomeen, Euphausiaceen, Fische, Säuger) in den neuen Systemen eine so große Rolle spielen, d.h. warum ist die Evolution hier schneller abgelaufen als in den regenerierenden Systemen? Parsons sucht die Antwort ausschließlich im Energiehaushalt beider Systeme. Er meint, daß neue Systeme einen höheren Energieverbrauch haben als die regenerierenden, eine Ansicht, die er aus den unterschiedlichen Größenspektren der Organismen dieser Systeme ableitet. Eine zusätzliche Erklärung könnte auf folgenden Überlegungen fußen. Die neuen Systeme sind diskontinuierlich, weil sie saisonal begrenzt sind; dies gilt sowohl für Frühjahrsblüten als auch für den Auftrieb. Weil der Aufbau von neuen Systemen sehr wetterabhängig ist, müssen die Phytoplankter einen hohen Grad an Flexibilität bezüglich ihrer Anforderungen an die Umwelt besitzen, d.h. sie müssen euryök sein. Dies drückt sich in der weiten Verbreitung der meisten Blütendiatomeenarten aus. Außerdem, wegen der inhärenten Vergänglichkeit ihres Systems, muß der Lebenszyklus von Organismen neuer Systeme ein Überlebens- oder Wanderstadium beinhalten. Der Selektionsdruck der Umwelt lastet eben auf diesem Ruhe- oder Abwesenheitsstadium, während die Wachstumsphase durch Üppigkeit der materiellen Ressourcen gekennzeichnet ist.

Anders verhält es sich in den regenerierenden Systemen, denen, zumindest in der Warmwassersphäre, der zeitliche Bestand gesichert ist. Hier lastet der Selektionsdruck auf der Beschaffung und Konservierung von begrenzenden Elementen in der aktiven Phase. Diese Situation kommt auch in der Häufigkeit der Symbiosen zwischen stickstoff-fixierenden Organismen und Autotrophen und zwischen Auto- und Heterotrophen (z.B. Foraminiferen) zum Ausdruck, die charakteristisch für die Warmwassersphäre ist. Die Organismen der regenerierenden Systeme stellen deswegen biolo-

gisch eingespielte Gemeinschaften dar, weil die physikalischen Umweltbedingungen eine zeitliche Kontinuität garantieren. Solche Systeme werden naturgemäß störungsanfälliger gegenüber Umweltveränderungen sein als solche, die sich auf einen begrenzten Zeitraum eingestellt haben und deren Organismen ungünstige Bedingungen überleben können.

Die regenerierenden Systeme der höheren Breiten nehmen eine Zwischen- oder Sonderstellung ein, weil sie zeitlich begrenzt sind. Wie entstehen sie jedes Jahr erneut? Handelt es sich hier auch um Organismen, die im Sinne von Sandgren (1983) einfach erscheinen, um wieder zu vergehen, oder gehen sie aus den neuen Systemen hervor? Hier können vergleichende Studien an ähnlichen Systemen in verschiedenen Gebieten wesentlich zur Erhellung des Sachverhalts beitragen. Beispielsweise entstehen sogar in den stets nährsalzreichen antarktischen Gewässern regenerierende Systeme, die zumindest im Bereich des Nano- und Mikroplanktons starke Ähnlichkeiten mit solchen aus warmen, nährsalzarmen Gewässern haben. Sakshaug und Holm-Hansen (1984) weisen auf "the apparent paradox of oligotrophic communities in nutrient-rich waters" hin. Die Lösung dieses Paradoxons wird vermutlich weitreichende Folgen für unser heutiges Verständnis von den Antriebskräften pelagischer Systeme mit sich bringen.

#### Die Rolle des subjektiven Faktors

An dieser Stelle ist es notwendig, sich einige grundsätzliche Gedanken über die Besonderheiten der Beziehung zwischen Biologischen Meereskundlern und ihrem Forschungsobjekt zu machen, weil gerade dieser fundamentale Aspekt viel zu wenig berücksichtigt wird. Als terrestrische Wesen haben wir im Pelagial arbeitenden Forscher nur indirekten Zugang zu "unserem" Forschungsgegenstand (Hardy 1956, Parsons et al. 1984). Dieser Tatbestand tritt besonders eindrucksvoll in den Worten von D'Arcy W. Thompson (1917, in der deutschen Fassung von 1983) zutage, den ich hier deshalb ausführlich zitieren möchte:

"Der Mensch wird durch die Schwerkraft beherrscht und verharret auf der

Mutter Erde. Für einen Wasserkäfer bedeutet die Oberfläche eines Teiches etwas über Leben und Tod Entscheidendes, ein gefährliches Hindernis oder eine unentbehrliche Stütze. In einer dritten Welt, in der der Bazillus lebt, ist die Schwerkraft vergessen, und die Viskosität der Flüssigkeit, der durch das Stokessche Gesetz bestimmte Widerstand, die molekularen Stöße der Brownschen Bewegung und zweifellos auch die elektrischen Ladungen des ionisierten Mediums bilden die physikalische Umgebung und üben ihren mächtigen und unmittelbaren Einfluß auf den Organismus aus. Die vorherrschenden Faktoren sind nicht mehr die unseres eigenen Maßstabes; wir sind an den Rand einer Welt gelangt, über die wir keinerlei Erfahrung besitzen und wo alle unsere früheren Begriffe umgestaltet werden müssen."

Der Zugang zu der Welt des Bazillus, d.h. auch der des Planktons, verschaffen wir uns, wie eingangs ausführlich dargestellt, über Hilfsmittel, weil es für uns auch heute kaum möglich ist, diese Welt als Gesamteindruck zu erfahren. Weil wir darauf angewiesen sind einzelne Teile herauszugreifen und diese gesondert zu studieren, oder nur bestimmte Aspekte eines größeren Zusammenhangs zu berücksichtigen, neigen wir besonders leicht dazu, den Wald vor lauter Bäumen nicht mehr wahrzunehmen (Haken 1980). Wir Biologischen Meereskundler müssen aber "unseren Wald" anhand von diskreten Messungen mühsam "zusammenpflanzen". Dabei werden sehr verschiedene Analogien zur Hilfe herangezogen, deren bedeutsame Rolle bei der Beeinflussung von induktiven Gedankengängen von den einzelnen Forschern viel zu wenig beachtet wird. Die Analogie aus der Atmosphäre - Wolkenbildung und Niederschlag = durch Photosynthese bewerkstelligter Übergang vom gelösten in den partikulären Zustand mit nachfolgender Sedimentation - wird z. B. von Zeitzschel (1978) benutzt. Andere Autoren neigen dazu, terrestrische Systeme - Nahrungsnetze, Organismenverhalten - als Analogien zu betrachten (Steele 1974, 1985). Wo beobachtbare Prozesse als Analogien genommen werden, entstehen lebendige Begriffe, die für die weitere Interpretation und Differenzierung offen sind. Anders verhält es sich häufig bei den prinzipiell nicht beobachtbaren Prozessen wie dem Einbau von  $^{14}\text{C}$ ; erst wenn die Meßergebnisse sich um das 10- bis 100-fache unterscheiden, wird die Methode an sich ernsthaft in Frage gestellt: Anhand einer Studie, in der gängige Methoden zur Messung der Produktion des

Phytoplanktons miteinander verglichen wurden, stellen Laws et al. (1984) den Aussagegehalt ihrer Methodologie in Frage; sie schreiben: "It is our conviction that related measures of biomass, material flux, and specific growth rates must be consistent if the production estimates are to be considered valid. This stringent criterion remains to be met in any existing study; it may be in fact beyond our reach unless we define the word consistent rather loosely. For example, the present growth rate estimates are 'consistent' only to a factor of approximately three." Laws et al. (1984) deuten hier an, daß wir unseren Meßergebnissen mit einer erheblichen Portion Mißtrauen begegnen müssen. Wir dürfen uns nicht mehr auf einer gesicherten "objektiven Grundlage" wähnen; stattdessen müssen wir lernen, die Maßstäbe, mit denen wir die Zahlen beurteilen, flexibel zu halten. Wie ich dieses Problem für mich persönlich bewältigt habe, ist zu Anfang dieses Kapitels ausführlich erläutert worden.

In der terrestrischen Ökologie werden auch viele fundamentale Fragen diskutiert, allerdings stehen die Raum- und Zeitskalen von zentralen Prozessen und dominierenden Strukturen kaum im Vordergrund, weil diese unmittelbar erlebt werden können und nicht erst über Zahlen gewonnen werden müssen. Beispielsweise ist die qualitative Unterscheidung zwischen Pflanzenbiomasse und Detritus auf den ersten Blick zu klären. Im Gegensatz dazu ist in pelagischen Systemen selbst diese grundlegende Unterscheidung mit großen Problemen behaftet und kann erst über ein Zahlengerüst zugänglich gemacht werden. Auch die Kategorisierung der terrestrischen Ökosysteme und ihrer Organismen stellt nicht das Problem dar, wie wir es in der Meereskunde haben. Die Unterscheidung zwischen Herbivoren, Carnivoren und Detritivoren ist offenkundig und selbst in der terrestrischen Welt der Bakterien - vor allem im Boden - können anschauliche Vorstellungen von Abbauraten gewonnen werden, z.B. anhand der Zahl der Blätterschichten im Waldboden. Vergleichbare anschauliche Begriffe von Ökosystemen wie Tundra, Nadelwald oder Savanne, die eine Fülle von qualitativen und quantitativen Information in einer umfassenden anschaulichen Vorstellung zusammenfassen, sind in der Meereskunde nur im rudimentären Zustand vorhanden. Weil die Differenziertheit der terrestrischen Ökosysteme für uns so offensichtlich ist, wird kein Ökologe auf den Gedanken kommen, globale quantitative Verallgemei-

nerungen über Ökosystemprozesse anhand einiger weniger Messungen aus bestimmten Gebieten aufzustellen. Dies geschieht aber fortwährend in der Meereskunde, und zwar schon seit Hensens Tagen. Die grundsätzliche Natur der Kontroversen, von denen einige ebenfalls aus der Jahrhundertwende stammen, spiegelt die weite Verbreitung dieser Tendenz wider.

### 3.5. Perspektiven

Ich habe hier die Meinung vertreten, daß ein wesentliches Hindernis für die Weiterentwicklung der Biologischen Meereskunde der rudimentäre Zustand unserer anschaulichen Vorstellungen ist, die wir vom Leben im Meer haben. Als Voraussetzung für die Überwindung der gegenwärtigen Lage halte ich es für dringend notwendig, die vorhandenen anschaulichen Vorstellungen von marinen Systemen zu überdenken und ihre Differenzierung voranzutreiben. Wir müssen lernen, aus unseren Zahlengerüsten solche anschauliche Vorstellungen zu entwickeln, die anderen Forschern mitteilbar sind. Diese Vorstellungen sollen in möglichst expliziter Form als Ausgangskonzept für Meßeinsätze dienen. Im Verlauf der weiteren Forschung muß dann eine Wechselwirkung zwischen den quantitativen Befunden, dem Ausgangskonzept und unseren anschaulichen Vorstellungen von den ökologischen Prozessen stattfinden. Dies wird aber, wie Thompson (1917) fordert, eng mit der Entwicklung und Verfeinerung von neuen

Begriffen einhergehen müssen. Bereits vorhandene Begriffe müssen stets mit der Erweiterung unserer Erkenntnisse relativiert werden.

Die meisten modernen Begriffe sind von der physiko-chemischen Forschungsrichtung geprägt worden und entstammen mathematischer Formulierungen von physiologischen Prozessen; solche abstrakte Begriffe bekommen nur einen ökologischen Sinn, wenn sie sich zu einem kohärenten Bild zusammenfügen lassen und dabei Feldbeobachtungen erklären helfen. Die bisherige Anwendung dieser Begriffe hat aber keinen großen Erfolg gezeitigt. Wie ich am Beispiel des Begriffs der kritischen Tiefe aufgezeigt habe, darf die Physiologie der Organismen nicht als Summe artspezifischer, starrer Eigenschaften aufgefaßt werden: So verfügen Diatomeen offensichtlich über physiologische Mechanismen, die eine kurzfristige, drastische Herabsetzung ihrer Respirationsrate erlauben. Ähnliches gilt in Bezug auf ihre Schwebfähigkeit. Solche Flexibilität der physiologischen Leistungen in Bezug auf wechselnde Umweltbedingungen sind auch von Dinoflagellaten bekannt (Tyler und Seliger 1981). Diese Beispiele zeigen, daß physiologische Begriffe im Kontext der Lebensstrategien von Organismen relativiert und beurteilt werden müssen. Dies gilt ebenso für die vielen ökologischen Begriffe zur räumlichen Einteilung der Organismen (z.B. neritisch/ozeanisch, Sonnen- und Schattenflora), die um die Jahrhundertwende geprägt wurden, aber bislang wenig zur Erklärung der beobachteten Verteilungsmuster der Organismen beigetragen haben (Smayda 1958, Sournia 1982, Elbrächter 1984).

Unsere größten Kenntnislücken liegen im Bereich der Biologie der Organismen; mit der Erweiterung unserer Kenntnisse ist zu erwarten, daß viele neue Begriffe in diesem Sektor geprägt werden. Beispielsweise rufen Omori und Hamner (1982) zur Schaffung neuer Begriffe auf, mit denen verschiedene, von ihnen beobachtete Verhaltensmuster pelagischer Tiere beschrieben werden könnten. Sie betonen jedoch, daß es noch zu früh sei, ein Katalog von Begriffen festzulegen: "Definitions are designed to describe, not proscribe. They come after the facts, not before."

Die Ermittlung solcher Information setzt umfangreiche Felduntersu-

chungen voraus, die anders als die bisherigen Expeditionen geplant werden müssen. Die Messung von Beständen, Raten und Flüssen reicht nicht, wenn die zu erwartenden Ergebnisse nicht im Rahmen größerer, qualitativer Muster interpretiert werden, die die Biologie der Organismen berücksichtigen. Diese a priori Muster sollten aus Serien von alternativen Hypothesen zusammengesetzt sein, die in "wenn-dann" Beziehungen miteinander verflochten sind. Die Durchführung der Untersuchungen soll mit einem möglichst hohen Grad an Flexibilität geplant werden. Die großen Vorteile, die die modernen "on-line" Meßsysteme bieten, sollen in den Meßprogrammen ihren Niederschlag finden: Viele Entscheidungen können und sollen vor Ort getroffen werden. Begleitende in vitro Untersuchungen sollten dem natürlichen Wechsel der Umweltbedingungen Rechnung tragen, wenn Information über die Biologie der Organismen und ihre Anpassung an bestimmten Kombinationen von Faktoren gesammelt werden soll. Diese Art der Untersuchung ist nur mit integrierter Teamarbeit möglich.

In ihrem sehr anregenden Beitrag beschreiben Omori und Hamner (1982) ihre beim Tauchen gemachten Beobachtungen über das komplexe Verhalten von Zooplanktern, das in deren räumlichen Verteilung zum Ausdruck kommt. Sie beobachteten, daß selbst Einzeller wie Noctiluca soziales Freßverhalten haben, das mit Hilfe der gebräuchlichen Methoden zur Erfassung von Zooplankton nicht entdeckt werden konnte, obwohl solches Verhalten von großer ökologischer Relevanz ist. Direkte Beobachtungen des Freßvorgangs bei Copepoden durch die Entwicklung spezieller Techniken haben viel zur Lösung der langwierigen Kontroversen über ihr Freßverhalten beigetragen (Parsons et al. 1984). Weitere Methoden zur Beobachtung und quantitativer Erfassung von Zooplanktonpopulationen werden von Omori und Hamner (1982) aufgeführt. Eine in situ Beobachtung des Phytoplanktons ist viel schwerer, aber neuentwickelte Instrumente wie der "Planktonsammler" nach Kroebel (Baumann 1984) in Kombination mit herkömmlichen optischen Sonden bieten vielversprechende Möglichkeiten für zukünftige Untersuchungen. Die von Satelliten ermittelten großskaligen Aufnahmen können wertvolle Information als Ergänzung zu solchen detaillierten Studien liefern.

Anregende Perspektiven für eine neue Beurteilung lebender Systeme wer-

den uns seit einigen Jahren von physiko-chemischen Richtungen geboten, die Wert darauf legen, das mechanistische Weltbild Newtons überwunden zu haben, in dem wir empirischen Ökologen noch stecken. Bei diesen Richtungen geht es um die Entstehung und Selbstorganisation von makroskopischen Strukturen in der unbelebten Natur (Abraham 1976, Zeleny und Pierre 1976, Haken 1980, Prigogine und Stengers 1981, 1984). Sowohl Haken als auch Prigogine verstehen es sehr gut, ihre mathematischen Ableitungen in anschaulichen Vorstellungen zu präsentieren. Die Anwendung dieser Modelle in der Biologie, und speziell in der Ökologie, steckt noch in den Kinderschuhen (Allen 1985), aber wichtige Impulse für die theoretische Ökologie sind von diesen Richtungen auf jeden Fall zu erwarten. Auch aus der Mathematik werden neue Ansätze zur Charakterisierung von formalen und natürlichen Komplex-Systemen angeboten (Rosen 1985, und 2 noch unveröffentlichte Manuskripte), deren Tragweite für die Ökologie noch lange nicht abzusehen ist. Eine Verbindung dieser neuen formalen Ansätze mit ebenfalls neuen anschaulichen Vorstellungen, die wir Biologen noch entwickeln müssen, könnte vielleicht den langersehnten Durchbruch in der Ökologie herbeiführen.

Wir Biologischen Meereskundler schulden der Öffentlichkeit den Zugang zu den Ergebnissen unserer Arbeiten. Die Vermittlung unserer Erkenntnisse kann nur über anschauliche Vorstellungen geschehen, die an das Vorverständnis der Laien anknüpfen können. Sollte es uns gelingen, Klang und Farbe in diese Vorstellungen hineinzubringen, könnten wir das ohnehin vorhandene Interesse der Öffentlichkeit am Meer fördern und somit zur eigenen Existenzberechtigung beitragen.



## 4. LITERATUR

- Abraham, R. (1976): Vibrations and the realization of form. In: E. Jantsch and C.H. Waddington (Eds.), Evolution and consciousness. Addison-Wesley Publ. Comp., 134-149.
- Allen, P.M. (1985): Dissipative structures in ecosystems. In: R.E. Ulanowicz and T. Platt (Eds.), Ecosystem theory in relation to biological oceanography. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. (in press).
- Banse, K. (1984): Book review: Bougis, P. (Ed.) Marine pelagic protozoa and microzooplankton ecology. Limnol. Oceanogr. 29, 445-446.
- Baumann, H. (1984): Der Planktonsammler: Methodische und apparative Entwicklung eines flexiblen Probennahmegerätes für in situ Messungen und exemplarische Feldeinsätze sowie Perspektiven der Anwendung. Diss. Univ. Kiel, 107 pp.
- Bienfang, P.K. (1981): Sinking rates of heterogeneous, temperate phytoplankton populations. J. Plankt. Res. 3, 235-253.
- Billett, D.S.M., R.S. Lampitt, A.L. Rice and R.F.C. Mantoura (1983): Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos. Nature, 302, 520-522.
- Bodungen, B.v. (1975): Der Jahresgang der Nährsalze und der Primärproduktion des Planktons in der Kieler Bucht unter Berücksichtigung der Hydrographie. Diss. Univ. Kiel, 116 pp.
- Bodungen, B.v., K.v. Bröckel, V. Smetacek and B. Zeitzschel (1975): Ecological studies on the plankton in Kiel Bight. I. Phytoplankton. Merentutkimuslait. Julk./Havsforskningsinst. Skr. 239, 179-186.
- Bodungen, B.v., K.v. Bröckel, V. Smetacek and B. Zeitzschel (1976a): The plankton tower. I. A structure to study water/sediment interactions in enclosed water columns. Mar. Biol. 34, 369-372.
- Bodungen, B.v., K. Gocke, V. Smetacek and B. Zeitzschel (1976b): The plankton tower. III. The effect of sediment flushing by density displacement of interstitial water on pelagic primary production and microbial activity. Kieler Meersforsch. Sonderh. 3, 87-95.
- \*Bodungen, B.v., K.v. Bröckel, V. Smetacek and B. Zeitzschel (1981): Growth and sedimentation of the phytoplankton spring bloom in the Bornholm Sea (Baltic Sea). Kieler Meersforsch. Sonderh. 5, 49-60.

- Bodungen, B. v., T.D. Jickells, S.R. Smith, J.A.D. Ward and G.B. Hillier (1982): The Bermuda marine environment. Vol. III. Berm. Biol. Stat. Spec. Publ. No. 18, 123 pp.
- Bodungen, B.v., W. Balzer, M. Bölter, G. Graf, G. Liebezeit and F. Pollehne (1985): Investigations of the pelagic system of the Hilutangan Channel (Philippines). Philipp. Scient. (in press).
- \*Bodungen, B.v., V. Smetacek, M. Tilzer and B. Zeitzschel (Ms.)  
Primary production and sedimentation during austral spring in the Antarctic peninsula region. Deep-Sea Res. (submitted).
- Boje, R. and M. Tomczak (1978): Ecosystem analysis and the definition of boundaries in upwelling regions. In: R. Boje and M. Tomczak (Eds.), Upwelling ecosystems. Springer-Verlag, 3-11.
- Brandt, K. (1920): Über den Stoffwechsel im Meere. Wiss. Meeresunters. Kiel N.F. 18, 185-429.
- Brandt, K. (1920): Vorwort zu W. Busch, Über das Plankton der Kieler Förde im Jahre 1912/13. Wiss. Meeresunters, Kiel N.F. 18, 25-40.
- Bröckel, K.v. (1975): Der Energiefluß im pelagischen Ökosystem vor Boknis Eck (westl. Ostsee). Diss. Univ. Kiel 96 pp.
- Colebrook, J.M. (1978): Continuous plankton records: zooplankton and environment, north-east Atlantic and North Sea, 1948-1975. Oceanol. Acta 1, 9-23.
- Colebrook, J.M. (1984): Continuous plankton records: relationships between species of phytoplankton and zooplankton in the seasonal cycle. Mar. Biol. 83, 313-323.
- Colebrook, J.M. (1985): Continuous plankton records: overwintering and annual fluctuations in the abundance of zooplankton. Mar. Biol. 84, 261-265.
- Colinvaux, P. (1978): Why big fierce animals are rare: An ecologist's perspective. Princeton University Press, 256 pp.
- Davis, C.O. (1982): The importance of understanding phytoplankton life strategies in the design of enclosure experiments. In: G.D. Grice and M.R. Reeve (Eds.), Marine Mesocosms. Springer Verlag, 323-332.
- Deuser, W.G., E.H. Ross and R.F. Anderson (1981): Seasonality in the supply of sediment to the deep Sargasso Sea and implications for the rapid transfer of matter to the deep ocean. Deep-Sea Res. 28, 495-505.

- Dugdale, R.C. and J.J. Goering (1967): Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* **12**, 196-206.
- Elbrächter, M. (1984): Functional types of marine planktonic primary producers and their relative significance in the food web. In: M.J.R. Fasham (Ed.), *Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice*. Plenum Press, 191-222.
- Eppley, R.W. and B.J. Peterson (1979): Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature*, **282**, 677-680.
- Fasham, M.J.R., (Ed.) (1984): *Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice*. Plenum Press, 733 pp.
- Frenzel, J. (1897): *Die Diatomeen und ihr Schicksal*. *Naturwiss. Wochenschr.* **12** (zitiert bei Karsten 1899).
- Garrison, D.L. (1984): Planktonic diatoms. In: K.A. Steidinger and L.M. Walker (Eds.), *Marine plankton life cycle strategies*. CRC Press, 1-17.
- Gieskes, W.W.C. and G.W. Kraay (1977): Continuous plankton records: Changes in the plankton of the North Sea and its eutrophic southern Bight from 1948 to 1975. *Neth. J. Sea Res.* **11**, 334-364.
- Gieskes, W.W.C., G.W. Kraay and M.A. Baars (1979): Current  $^{14}\text{C}$  methods for measuring primary production: gross underestimates in oceanic waters. *Neth. J. Sea Res.* **13**, 58-78.
- Gieskes, W.W.C. and G.W. Kraay (1984): State-of-the-art in the measurement of primary production. In: M.J.R. Fasham (Ed.), *Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice*. Plenum Press, 171-190.
- Glasser, J.W. (1985): Changing oceanic paradigms. *Ecology* **66**, 314-315.
- Haken, H. (1980): *Erfolgsgeheimnisse der Natur*. Deutsche Verlags-Anstalt, 255 pp.
- Hardy, A.C. (1956): *The open sea, its natural history: The world of plankton*. Collins, 355 pp.
- Hardy, A.C. and E.R. Gunther (1936): Plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters, 1926-1927. *Discovery Repts.* **11**, 1-456.

- Hargrave, B.T. (1980): Factors affecting the flux of organic matter to sediments in a marine bay. In: K.R. Tenore and B.C. Coull (Eds.), *Marine benthic dynamics*. Univ. South Caroline Press, 243-263.
- Hargrave, B.T., G.C. Harding, K.F. Drinkwater, T.C. Lambert and W.G. Harrison (1985): Dynamics of the pelagic food web in St. George's Bay, southern Gulf of St. Lawrence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **20**, 221-240.
- Harris, G.P. (1980a): Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models and management. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* **37**, 877-900.
- Harris, G.P. (1980b): The measurement of photosynthesis in natural populations of phytoplankton. In: I. Morris (Ed.), *The physiological ecology of phytoplankton*. Blackwell Scientific Publ., 129-187.
- Hedgpeth, J.W. (1978): As blind men see the elephant: The dilemma of marine ecosystem research. In: M.L. Wiley (Ed.), *Estuarine interactions*. Academic Press, 3-15.
- Hensen, V. (1887): Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. *Ber. Komm. wiss. Unters. dt. Meere* **5**, 1-108.
- Holligan, P.M. (1979): The productive oceans. *Nature* **279**, 191.
- Honjo, S. (1982): Seasonality and interaction of biogenic and lithogenic particulate flux at the Panama Basin. *Science*, **218**, 883-884.
- Hutchinson, G.E. (1961): The paradox of the plankton. *Amer. Nat.* **95**, 137-145.
- Jensen, A. (1984): Excretion of organic carbon as function of nutrient stress. In: O. Holm-Hansen, L. Bolis and R. Gilles (Eds.), *Marine phytoplankton productivity*. Springer Verlag, 61-72.
- Kaiser, W. and S. Schulz (1978): On the causes for the differences in space and time of the commencement of the phytoplankton bloom in the Baltic. *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* **4**, 161-170.
- Karsten, G. (1899): Die Diatomeen der Kieler Bucht. *Wiss. Meeresunters.* N.F. **4**, 17-205.
- Karsten, G. (1905): Das Phytoplankton des antarktischen Meeres nach dem Material der deutschen Tiefsee-Expedition 1898-1899. *Wiss. Erg. dt. Tiefsee-Exped.* **2**, 1-136.

- Kerr, R.A. (1983): Are the ocean's deserts blooming? *Science* 220, 397-398.
- Kremer, J.N. and S.W. Nixon (1978): A coastal marine ecosystem, simulation and analysis. *Ecological Studies* 24, Springer-Verlag, 217 pp.
- Kilham, P. and S.S. Kilham (1980): The evolutionary ecology of phytoplankton. In: I. Morris (Ed.), *The physiological ecology of phytoplankton*. Blackwell Scientific Publ., 571-597.
- Laws, E.A., D.G. Redalje, L.W. Haas, P.K. Bienfang, R.W. Eppley, W.G. Harrison, D.M. Karl and J. Marra (1984): High phytoplankton growth and production rates in oligotrophic Hawaiian coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 29, 1161-1169.
- Legendre, L., Y. Collos, M. Elbrächter, M.J.R. Fasham, W.W.C. Gieskes, A. Herbland, P.M. Holligan, R. Margalef, M.J. Perry, T. Platt, E. Sakshaug and D.F. Smith (1984): Studies on marine autotrophs: Recommendations for the 1980s. In: M.J.R. Fasham (Ed.), *Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice*. Plenum Press, 629-639.
- Li, W.K.W., D.V. Subba Rao, W.G. Harrison, J.C. Smith, J.J. Cullen, B. Irwin and T. Platt (1983): Autotrophic picoplankton in the tropical ocean. *Science* 219, 292-295.
- Lohmann, H. (1908): Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresunters.* Kiel N.F. 10, 129-370.
- Lohmann, H. (1911): Über das Nannoplankton und die Zentrifugierung kleinster Wasserproben zur Gewinnung desselben in lebendem Zustand. *Int. Rev. gesamten Hydrobiol. Hydrogr.* 4, 1-38.
- Longhurst, A.R. (1983): Summary - biological oceanography. CNC/SCOR. 1983. *Proceedings of the Joint Oceanographic Assembly 1982 - General Symposia*. Canadian National Committee/Scientific Committee on Oceanic Research, Ottawa, Ont., 143-146.
- Longhurst, A.R. (1984): Importance of measuring rates and fluxes in marine ecosystems. In: M.J.R. Fasham (Ed.), *Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice*. Plenum Press, 3-22.
- Malone, T.C. (1980): Algal size. In: I. Morris (Ed.), *The physiological ecology of phytoplankton*. Blackwell Scientific Publ., 433-463.

- Margalef, R. (1958): Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In: A.A. Buzzati-Traverso (Ed.), Perspectives in marine biology. Univ. Calif. Press, 145-158.
- Margalef, R. (1967): The food web in the pelagic environment. Helgoländer wiss. Meeresunters. 15, 548-559.
- Margalef, R. (1978a): Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. Oceanol. Acta 1, 493-509.
- Margalef, R. (1978b): What is an upwelling ecosystem? In: R. Boje and M. Tomczak (Eds.), Upwelling ecosystems. Springer Verlag, 12-14.
- Martens, P. (1975): Über die Qualität und Quantität der Sekundär- und Tertiärproduzenten in einem marinen Flachwasserökosystem der westlichen Ostsee. Diss. Univ. Kiel. 111 pp.
- Mann, K.H., B. Frost, L. Guglielmo, M. Huntley, B.O. Jansson, A.R. Longhurst, G. Radach and R. Williams (1984): Herbivory. In: M.J.R. Fasham (Ed.), Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice. Plenum Press, 671-684.
- Mills, E.L. (1982): Saint-Simon and the oceanographers: patterns of change in the study of plankton dynamics 1897-1946. In: J.S. Wroblewski (Ed.), Selected works of Gordon A. Riley. Dalhousie Univ., 3-18.
- Odebrecht, C. (1981): Der Jahreszyklus des Planktons im Harrington Sound, Bermuda. Diss. Univ. Kiel, 135 pp.
- Omori, M. and W.M. Hamner (1982): Patchy distribution of zooplankton. Behavior, population assessment and sampling problems. Mar. Biol. 72, 193-200.
- \*Osterrocht, C. and V. Smetacek (1980): Vertical transport of chlorinated hydrocarbons by sedimentation of particulate matter in Kiel Bight. Mar. Ecol. Prog. Ser. 2, 27-34.
- Pace, M.L., J.E. Glasser and L.R. Pomeroy (1984): A simulation analysis of continental shelf food webs. Mar. Biol. 82, 47-63.
- Parsons, T.R. (1979): Some ecological, experimental and evolutionary aspects of the upwelling ecosystem. J. S. Afr. Sci. 75, 536-540.
- Parsons, T.R., M. Takahashi and B.T. Hargrave (1977): Biological oceanographic processes, (second edition). Pergamon Press 332 pp.
- Parsons, T.R., M. Takahashi and B.T. Hargrave (1984): Biological oceanographic processes (third edition). Pergamon Press, 330 pp.

- Fassow, U. (1985): Wechselwirkungen zwischen Pelagial und Benthos während der Herbstblüte in der Kieler Bucht: Hydrographie, Phytoplankton-Sukzession und Primärproduktion. Dipl. Arb., Univ. Kiel, 95 pp.
- Feinert, R., A. Saure, P. Stegmann, C. Stienen, H. Haardt and V. Smetacek (1982): Dynamics of primary production and sedimentation in a coastal ecosystem. *Neth. J. Sea Res.* 16, 276-289.
- Feinert, R. (in Vorb.): Saisonale und regionale Aspekte der Produktion und Sedimentation von Partikeln im Meer. Diss. Univ. Kiel.
- Platt, T., K.H. Mann and R.E. Ulanowicz, (Eds.) (1981): *Mathematical models in biological oceanography*. The Unesco Press, 156 pp.
- Pollehne, F., W. Balzer, B.v. Bodungen (1985): Sedimentation of organic matter in Hilutangan Channel, vertical fluxes and transport processes from adjacent areas. *Philipp. Scient.* (in press).
- Pomeroy, L.R. (1974): The ocean's food web, a changing paradigm. *Bioscience* 24, 499-504.
- Pomeroy, L.R. (1981): *Marine ecology: status report*. *Science* 213, 1368-1369.
- Postma, H., W.M. Kemp, J.M. Colebrook, J. Horwood, I.R. Joint, R. Lampitt, S.W. Nixon, M.E.Q. Pilson and F. Wulff (1984): Nutrient cycling in estuarine and coastal marine ecosystems. In: M.J.R. Fasham, (Ed.), *Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice*. Plenum Press, 651-661.
- Prigogine, I. und I. Stengers (1981): *Dialog mit der Natur*. Piper Verlag, 314 pp.
- Prigogine, I. and I. Stengers (1984): *Order out of chaos: Man's new dialogue with nature*. Bantam Books, 349 pp.
- Probst, B. (1975): Ein Modell zur Darstellung des pelagischen Kreislaufs in einem marinen Flachwasserökosystem der westlichen Ostsee. Diss. Univ. Kiel, 53 pp.
- Raymont, J.E.G. (1980): *Plankton and productivity in the oceans*. Vol. 1 Phytoplankton. Pergamon Press, 489 pp.
- Rauschenplat, H. (1900): Über die Nahrung von Thieren aus der Kieler Bucht. *Wiss. Meeresunters.* N.F. 5, 85-151.
- Rosen, R. (1985): On information and complexity. In: R.E. Ulanowicz and T. Platt (Eds.), *Ecosystem theory in relation to biological oceanography*. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* (in press).

- Rosen, R. (Ms.): Complex systems: Some preliminary considerations on an entirely new approach to natural and formal systems.
- Rosen, R. (Ms.): Complex systems: Causality and complexity.
- Rowe, G.T., C.H. Clifford, K.L. Smith, Jr. and P.C. Hamilton (1975): Benthic nutrient regeneration and its coupling to primary productivity in coastal waters. *Nature*, **255**, 215-217.
- Sakshaug, E. and O. Holm-Hansen (1984): Factors governing pelagic production in polar oceans. In: O. Holm-Hansen, L. Bolis and R. Gilles (Eds.), *Marine phytoplankton and productivity*. Springer Verlag, 1- 18.
- Sandgren, C.D. (1983): Survival strategies of chrysophycean flagellates: reproduction and the formation of resistant resting cysts. In: G. A. Fryxell (Ed.), *Survival strategies of the algae*, Cambridge Univ. Press, 23-48.
- \*Schnack, S.B., V. Smetacek, B.v. Bodungen and P. Stegmann (1985): Utilization of phytoplankton by copepods in Antarctic waters during spring. In: J.S. Gray and M.E. Christiansen (Eds.), *Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms*. John Wiley & Sons, 65- 81.
- Sieburth, J. M., V. Smetacek and J. Lenz (1978): Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* **23**, 1256-1263.
- Skjoldal, H.R. and P. Wassmann (subm.): Sedimentation of particulate organic matter and silicium during spring and summer in Lindaspollene, western Norway. *Mar. Biol.*
- Slobodkin, L.B. (1961): Energy in animal ecology. *Advances Anim. Ecol.* **4**, 69-101.
- Smayda, T.J. (1958): Biogeographical studies of marine phytoplankton. *Oikos* **9**, 158-191.
- Smayda, T.J. (1963) Succession of phytoplankton and the ocean as an holocoenotic environment. In: C.H. Oppenheimer (Ed.), *Symposium on marine microbiology*, C.C. Thomas, Springfield, Ill., 260-274.
- Smayda, T.J. (1970): The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. mar. Biol. A. Rev.* **8**, 353-414.



- Smayda, T.J. (1980): Phytoplankton species succession. In: I. Morris (Ed.), The physiological ecology of phytoplankton. Blackwell Scientific Publ., 493-570.
- Smetacek, V. (1975): Die Sukzession des Phytoplanktons in der westlichen Kieler Bucht. Diss. Univ. Kiel, 151 pp.
- \*Smetacek, V. (1980a): Annual cycle of sedimentation in relation to plankton ecology in western Kiel Bight. *Ophelia* Suppl. 1, 77-98.
- \*Smetacek, V. (1980b): Zooplankton standing stock, copepod faecal pellets and particulate detritus in Kiel Bight. *Estuar. & Coast. Mar. Sci.* 11, 477-490.
- Smetacek, V. (1981): The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. *Mar. Biol.* 63, 1-11.
- \*Smetacek, V. (1984a): Growth dynamics of a common Baltic protozooplankton: the ciliate Lohmanniella sp.. *Limnologica* 15, 371-376.
- \*Smetacek, V. (1984b): The supply of food to the benthos. In: M.J.R. Fasham (Ed.), Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice. Plenum Press, 517-548.
- \*Smetacek, V. (1985a): Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Mar. Biol.* 84, 239-251.
- \*Smetacek, V. (1985b): The annual cycle of Kiel Bight plankton: a long-term analysis. *Estuaries*, 8, 145-157.
- \*Smetacek, V. (in press): Plankton characteristics. In: H. Postma and J.J. Zijlstra (Eds.), Ecosystems of the world: Continental shelves. Elsevier, North Holland.
- Smetacek V. and P. Hendrikson (1979): Composition of particulate organic matter in Kiel Bight in relation to phytoplankton succession. *Oceanol. Acta* 2, 287-298.
- Smetacek, V., B.v. Bodungen, K.v. Bröckel and B. Zeitzschel (1976): The plankton tower. II. Release of nutrients from sediments due to changes in density of bottom water. *Mar. Biol.* 34, 373-378.
- Smetacek, V., K.v. Bröckel, B. Zeitzschel and W. Zenk (1978): Sedimentation of particulate matter during a phytoplankton spring bloom in relation to the hydrographical regime. *Mar. Biol.* 47, 211-226.

- \*Smetacek, V., B.v. Bodungen, B. Knoppers, H. Neubert, F. Pollehne and B. Zeitzschel (1980): Shipboard experiments on the effect of vertical mixing on natural plankton populations in the Central Baltic Sea. *Ophelia* Suppl. 1, 65-76.
- \*Smetacek, V., B.v. Bodungen, B. Knoppers, F. Pollehne and B. Zeitzschel (1982): The plankton tower. IV: Interaction between water column and sediment in enclosure experiments in Kiel Bight. In: G.D. Grice and M.R. Reeve (Eds.), *Marine mesocosms*. Springer Verlag, 205-216.
- \*Smetacek, V., B.v. Bodungen, B. Knoppers, R. Peinert, F. Pollehne, P. Stegmann and B. Zeitzschel (1984): Seasonal stages characterising the annual cycle of an inshore pelagic system. *Rapp. P.-v. R un. Cons. int. Explor. Mer* **183**, 126-135.
- \*Smetacek, V., B.v. Bodungen, E.-M. N thig and U. Bathmann (Ms.): Sedimentation of planktonic diatoms in the Antarctic: evidence of a mechanism for accelerating sinking rates.
- Smith, R.E.H., R.J. Geider and T. Platt (1984): Microplankton productivity in the oligotrophic oceans. *Nature* **311**, 252-254.
- Smith, D.F. and S.M.J. Horner (1981): Tracer kinetic analysis applied to problems in marine biology. In: T. Platt (Ed.), *Physiological bases of phytoplankton ecology*. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* **210**, 113-129.
- Sournia, A. (1982): Form and function in marine phytoplankton. *Biol. Rev.* **57**, 347-394.
- Steele, J.H. (1974): *The structure of marine ecosystems*. Harvard University Press, 128 pp.
- Steele, J.H., (Ed.) (1978): *Spatial pattern in plankton communities*. Plenum Press, 470 pp.
- Steele, J.H. (1985): A comparison of terrestrial and marine ecological systems. *Nature* **313**, 355-358.
- Steemann-Nielsen, E. (1958): The balance between phytoplankton and zooplankton in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer* **23**, 178-198.
- Stegmann, P. and R. Peinert (1984): Interrelationships between herbivorous zooplankton and phytoplankton and their effect on production and sedimentation of organic matter in Kiel Bight. *Limnologica* **15**, 487-495.
- Sverdrup, H.U. (1953): On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Explor. Mer* **18**, 287-295.

- Thompson, D.W. (1983): Über Wachstum und Form. Suhrkamp Taschenbuch Verlag, 412 pp.
- Tilzer, M.M., B.v. Bodungen and V. Smetacek (1985): Light dependence of phytoplankton photosynthesis in the Antarctic Ocean: Implications for regulating productivity. In: R. Siegfried, M. Condy and B. Laws (Eds.), Antarctic nutrient cycles and food webs, Springer Verlag, 60-69.
- Tyler, M.A. and H.H. Seliger (1981): Selection for a red tide organism: Physiological responses to the physical environment. *Limnol. Oceanogr.* 26, 310-324.
- Walsh, J.J. (1981): Shelf-sea ecosystems. In: A.R. Longhurst (Ed.), Analysis of marine ecosystems, Academic Press, 159-196.
- Walsh, J.J. (1983): Death in the sea: enigmatic phytoplankton losses. *Progr. Oceanogr.* 12, 1-86.
- Williams, P. J. leB. (1981): Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* 5, 1-28.
- Williams, P.J. leB. (1984): Bacterial production in the marine food chain: The emperor's new suit of clothes? In: M.J.R. Fasham (Ed.), Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice. Plenum Press, 271-299.
- Zeitzschel, B. (1978): Regnet es im Meer? *Umschau* 18, 573-574.
- Zeitzschel, B., P. Diekmann and L. Uhlmann (1978): A new multisample sediment trap. *Mar. Biol.* 45, 285-288.
- Zeleny, M. and N.A. Pierre (1976): Simulation of self-renewing systems. In: E. Jantsch and C.H. Waddington (Eds.), Evolution and consciousness. Addison-Wesley Publ. Comp., 150-165.

PUBLIKATIONSLISTE

- Smetacek, V. (1971): Zur Leistungsfähigkeit der bei produktionsbiologischen Untersuchungen verwendeten Filtersorten. Kieler Meeresforsch. **27**, 171-179.
- Nestroy, H. and V. Smetacek (1972): The elephants of the Haldwani Forest Division. Indian Forester **98**, 577-588.
- Bröckel, K.v., V. Smetacek and B. Zeitzschel (1973): Ecological studies of the plankton in Kiel Bight. Field studies and large-scale in situ experiments. Symposium on modelling of marine systems 1, Ofir, Portugal, 11pp.
- Smetacek, V. (1974): Hydrographical factors influencing the seasonal cycle of plankton in Kiel Bight. Proceed. 9th Conf. Baltic Oceanogr, Kiel, 8 pp.
- Smetacek, V. (1975): Die Sukzession des Phytoplanktons in der westlichen Kieler Bucht. Diss. Uni. Kiel, 151 pp.
- Smetacek, V. (1975): On the increasing occurrence of typically plains birds in the Kumaon Hills. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **71**, 299-302.
- Bodungen, B.v., K.v. Bröckel, V. Smetacek and B. Zeitzschel (1975): Ecological studies on the plankton in Kiel Bight. I. Phytoplankton. Merentutkimuslait./Julk. Havsforskningsinst. **239**, 179-186.
- Bodungen, B.v., K.v. Bröckel, V. Smetacek and B. Zeitzschel (1976): The planktontower. I. A structure to study water/sediment interaction in enclosed water columns. Mar. Biol. **34**, 369-372.
- Smetacek, V., B.v. Bodungen, K.v. Bröckel and B. Zeitzschel (1976): The planktontower. II. Release of nutrients from sediments due to changes in the density of bottom water. Mar. Biol. **34**, 373-378.

- Bodungen, B.v., K. Gocke, V. Smetacek and B. Zeitzschel (1976): The plankton tower. III. The effect of sediment flushing by density displacement of interstitial water on pelagic primary production and microbial activity. Kieler Meeresforsch. Sonderheft 3, 87-95.
- Smetacek, V. (1978): Die Jahressukzession des Planktons: Ursache und Bedeutung für das marine Ökosystem. Verh. Gesellsch. Ökol. Kiel 1977, 23-28.
- Smetacek, V., K.v. Bröckel, B. Zeitzschel and W. Zenk (1978): Sedimentation of particulate matter during a phytoplankton spring bloom in relation to the hydrographical regime. Mar. Biol. 47, 211-226.
- Sieburth, J. M., 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. and P. Hendrikson (1979): Composition of particulate organic matter in Kiel Bight in relation to phytoplankton succession. Oceanol. Acta 2, 287-298.
- Smetacek, V. (1980): Zooplankton standing stock, copepod faecal pellets and particulate detritus in Kiel Bight. Estuar. & Coast. Mar. Sci. 11, 477-490.
- Smetacek, V. (1980): Annual cycle of sedimentation in relation to plankton ecology in western Kiel Bight. Ophelia Suppl. 1, 65-76.
- Smetacek, V., B.v. Bodungen, B. Knoppers, H. Neubert, F. Pollehne and B. Zeitzschel (1980): Shipboard experiments on the effect of vertical mixing on natural plankton populations in the Central Baltic Sea. Ophelia Suppl. 1, 77-98.
- Osterroht, C. and V. Smetacek (1980): Vertical transport of chlorinated hydrocarbons by sedimentation of particulate matter in Kiel Bight. Mar. Ecol Prog. Ser. 2, 27-34.

- Smetacek, V. (1981): The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. *Mar. Biol.* **63**, 1-11.
- Bodungen, B.v., K.v. Bröckel, V. Smetacek and B. Zeitzschel (1981): Growth and sedimentation of the phytoplankton spring bloom in the Bornholm Sea (Baltic Sea). *Kieler Meeresforsch. Sonderheft* **5**, 49-60.
- Smetacek, V., B.v. Bodungen, B. Knoppers, F. Pollehne and B. Zeitzschel (1982): The plankton tower. IV. Interaction between water column and sediment in enclosure experiments in Kiel Bight. In: G.D. Grice and M.R. Reeve (Eds.), *Marine mesocosms*. Springer Verlag, 205-216.
- Smetacek, V., B. v. Bodungen, K.v. Bröckel, B. Knoppers, R. Peinert, F. Pollehne, P. Stegmann and B. Zeitzschel (1982): Phytoplankton primary production and species succession in relation to the environment in Kiel Bight. *ICES C.M.* 1982, no. 23 (mimeo) 30 pp.
- Peinert, R., A. Saure, P. Stegmann, C. Stienen, H. Haardt and V. Smetacek (1982): Dynamics of primary production and sedimentation in a coastal ecosystem. *Neth. J. Sea Res.* **16**, 276-289.
- Smetacek, V. (1983): Im Blick des Meeresforschers. *Wechselwirkung* **18**, 8-11.
- Smetacek, V. (1984): The supply of food to the benthos. In: M.J.R. Fasham (Ed.), *Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice*. Plenum Press, 517-548.
- Smetacek, V. (1984): Growth dynamics of a common Baltic protozooplankton: the ciliate genus Lohmanniella. *Limnologica* **15**, 371-376.
- Smetacek, V., B.v. Bodungen, B. Knoppers, R. Peinert, F. Pollehne, P. Stegmann and B. Zeitzschel (1984): Seasonal stages characterising the annual cycle of an inshore pelagic system. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* **183**, 126-135.

- Smetacek, V. (1985): Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Mar. Biol.* **84**, 239-251.
- Smetacek, V. (1985): The annual cycle of Kiel Bight plankton: a long-term analysis. *Estuaries* **8**, 145-157.
- Schnack, S.B., V. Smetacek, B.v. Bodungen and P. Stegmann (1985): Utilization of phytoplankton by copepods in Antarctic waters during spring. In: J.S. Gray and M.E. Christiansen (Eds.), *Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms*. John Wiley & Sons, 65-81.
- Tilzer, M.M., B.v. Bodungen and V. Smetacek (1985): Light dependence of phytoplankton photosynthesis in the Antarctic Ocean: Implications for regulating productivity. In: R. Siegfried, M. Condy and E.A. Laws (Eds.), *Antarctic nutrient cycles and food webs*, Springer-Verlag, 60-69.
- Smetacek, V. (in press): Plankton characteristics. In: H. Postma and J.J. Zijlstra (Eds.), *Ecosystems of the world: Continental shelves*. Elsevier, North Holland.
- Smetacek, V., B. v. Bodungen, K.v. Bröckel, B. Knoppers, R. Peinert, F. Pollehne, P. Stegmann and B. Zeitzschel (Manuscript): The pelagic system. To be published in: E. Walger, B. Zeitzschel and J. Rumohr (Eds.), *Sea water/sediment interaction: An interdisciplinary study in Kiel Bight*. Springer-Verlag.
- Bodungen, B.v., V. Smetacek, M.M. Tilzer and B. Zeitzschel (Manuscript): Primary production and sedimentation during austral spring in the Antarctic peninsula region. *Deep-Sea Res.* (subm.).
- Smetacek, V., B.v. Bodungen, E.-M. Nöthig and U. Bathmann (Manuscript): Sedimentation of planktonic diatoms in the Antarctic: Evidence for a mechanism accelerating sinking rates.