

Beiträge zur Meereskunde

Contributions to Marine Scientific Research

Heft 52 · 1985

Contents

- ULRICH BRENNING
Structure and development of calanoid populations (Crustacea, Copepoda) in the upwelling regions off North West and South West Africa 3
- FRANK GEORGI
Distribution and nature of the seston in inner coastal waters of the GDR (Darss-Zingster Bodden) and of the western and middle Baltic Sea with special regard of the water exchange processes between both systems (in German) 35
- WOLFGANG MATTHÄUS
Analysis of long-term trends in the Baltic proper during the seventies 49
- GÜNTHER SAGER
Growth of cell numbers in marine algae cultures (in German)
- HERBERT SIEGEL and TORSTEN SEIFERT
Influence of the sea bottom on the spectral reflectance in the Oder bank region 65
- EBERHARD HAGEN and RUDOLF SCHEMAINDA
On the approximation of the vertical momentum exchange within the wind mixed layer (Short Note) (in German) 73

Beiträge zur Meereskunde

Contributions to Marine Scientific Research

Heft 52 · 1985



Akademie der Wissenschaften der DDR
Institut für Meereskunde

Beiträge zur Meereskunde

Contributions to Marine Scientific
Research

Die „Beiträge zur Meereskunde“ erscheinen in unregelmäßiger Folge und in fortlaufender Nummerierung ihrer Hefte. Publiziert werden Originalbeiträge zur wissenschaftlichen Meeresforschung, insbesondere zu meeresphysikalischen, -chemi-

Begründet von ERICH BRUNS
Herausgegeben von KLAUS VOIGT

unter Mitwirkung von HANS-JÜRGEN BROSN,
DIETER LANGE, WOLFGANG MATTHÄUS, DIETWART
NEHRING und KLAUS STRIGGOW

Seestr. 15, German Democratic Republic. Original contributions are accepted in German, English or Russian. 60 reprints of each article published will be supplied free of charge. See the last page for Note to Contributors which will be printed

Berichtigungen

S. 59, Tab. 1:

In der Spalte „weißes Licht, Exponential-Funktion“ sind im unteren Tabellenteil die Zahlen

1,300

0,31

54

jeweils um eine Zeile tiefer zu setzen.

S. 69: Gleichung (7) muß richtig lauten:

$$\pi L_{u0} = E_u(z_x = 0) = t_s \cdot E_s \cdot l_w / (1 - r_u \cdot l_w).$$

S. 74, Abb. 1:

Die Legenden zu a) und b) sind zu vertauschen.

763 441 4 (2105/52) Beiträge zur Meereskunde, Heft 52



Akademie der Wissenschaften der DDR
Institut für Meereskunde

Beiträge zur Meereskunde

Contributions to Marine Scientific Research

Akademie der Wissenschaften der DDR
Institut für Meereskunde
- Bibliothek -
Deutsche Demokratische Republik

Heft 52 · 1985

7985, 282

Inhalt

ULRICH BRENNING

Zur Struktur und Entwicklung von Calanoidenpopulationen (Crustacea, Copepoda) in den Aufquellgebieten vor NW- und SW-Afrika (in Englisch)

FRANK GEORGI

Verteilung und Beschaffenheit des Sestons in inneren Küstengewässern der DDR (Darß-Zingster Boddengewässer) sowie der westlichen und mittleren Ostsee unter besonderer Berücksichtigung der Wasseraustauschprozesse zwischen beiden Systemen 35

WOLFGANG MATTHÄUS

Die Analyse der Langzeittrends in der zentralen Ostsee in den siebziger Jahren (in Englisch) 49

GÜNTHER SAGER

Zum Wachstum der Zellzahl mariner Algenkulturen 57

HERBERT SIEGEL und TORSTEN SEIFERT

Der Einfluß des Meeresbodens auf die spektrale Remission im Bereich der Oderbank 65

EBERHARD HAGEN und RUDOLF SCHEMAINDA

Zur Approximation des vertikalen Impulsaustausches in der Windmischungsschicht (Kurzmittteilung) 73

явля-
емой
ориги-
наль-
но
физи-
ологи-
чести
морей.
адрес
лит
для
печати,
Респу-
блике,
ру вы-
пущено
на ин-
тер-
нет по-
сле по-
каза.

ULRICH BRENNING Structure and development of calanoid populations (Crustacea, Copepoda) in the upwelling regions off North West and South West Africa	3	УЛЬРИХ БРЕННИНГ Структура и формирование популяций каланоидов (Crustacea, Copepoda) в областях подъема глубинных вод [апвеллинга] у побережья северозападной и югозападной Африки (на английском языке)	3
FRANK GEORGI Distribution and nature of the seston in inner coastal waters of the GDR (Darss-Zingster Bodden) and of the western and middle Baltic Sea with special regard of the water exchange processes between both systems (in German)	35	ФРАНК ГЕОРГИ Распределение и качество сестона в водах внутренних прибрежных областей (Дарсс-Цингстер Бодден) и западных и средних районов Балтийского моря с особым учетом обмена водными массами между этими системами (на немецком языке)	35
WOLFGANG MATTHÄUS Analysis of long-term trends in the Baltic proper during the seventies	49	ВОЛЬФГАНГ МАТТЭУС Анализ многолетних изменений в центральной части Балтийского моря в 1970—1980 гг. (на английском языке)	49
GÜNTHER SAGER Growth of cell numbers in marine algae cultures (in German)	57	ГЮНТЕР ЗАГЕР О росте числа клеток культур морских водорослей (на немецком языке)	57
HERBERT SIEGEL and TORSTEN SEIFERT Influence of the sea bottom on the spectral reflectance in the Oder bank region	65	ХЕРБЕРТ СИГЕЛЬ и ТОРСТЕН ЗАЙФЕРТ Влияние морского грунта на спектральный коэффициент яркости в акватории банки Одры (на английском языке)	65
EVERHARD HAGEN, and RUDOLF SCHEMAINDA On the approximation of the vertical momentum exchange within the wind mixed layer (Short Note) (in German)	73	ЭБЕРХАРД ХАГЕН и РУДОЛЬФ ШЕМАЙНДА О приближении вертикального турбулентного обмена в однородном верхнем слое (Короткое сообщение) (на немецком языке)	73

Erschienen im Akademie-Verlag, DDR-1086 Berlin, Leipziger Straße 3—4

© Akademie-Verlag Berlin 1985

Lizenznummer: 202 · 100/443/85

P 200/84

Printed in the German Democratic Republic

Gesamtherstellung: VEB Druckerei „Thomas Müntzer“, 5820 Bad Langensalza

Lektor: Dipl.-Phys. Helga Tittel

Umschlaggestaltung: Michael Schmidt

LSV 1465

Bestellnummer 763 441 4 (2105/52)

02000

ULRICH BRENNING

Structure and development of calanoid populations (Crustacea, Copepoda) in the upwelling regions off North West and South West Africa

With 12 figures and 2 tables

Abstract: 152 zooplankton samples gathered during several voyages of the r/v “A. v. Humboldt” to the upwelling regions off North West and South West Africa are used to describe the structures of typical calanoid communities. Special attention is paid to finding features typifying the colonization of the different water types. Correlations between abiotic and biotic factors are used to draw conclusions regarding the development of the calanoid populations, and corresponding developmental series are established. Although species acting as genuine indicators are few in number, the abundances and dominances of certain species vary in a typical manner.

The biomass of the calanoids can increase 20-fold as a result of upwelling, the maximum value calculated being $750 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$.

Zusammenfassung: Anhand von 152 Zooplanktonproben, die während mehrerer Fahrten des FS „A. v. Humboldt“ in die Auftriebsgebiete vor NW- und SW-Afrika gewonnen wurden, wird die Struktur von typischen Calanoidengemeinschaften dargestellt. Besonderes Gewicht wird auf die Typisierung der Besiedlung der unterschiedlichen Wasserarten gelegt. Durch die Herstellung von Beziehungen zu abiotischen und biotischen Parametern können Aussagen über die Entwicklung der Calanoidenpopulationen gemacht und entsprechende Entwicklungsreihen aufgestellt werden. Während Indikatorarten weitgehend fehlen, verändern sich Abundanz und Dominanz bestimmter Arten.

Als Folge von Auftriebsprozessen kann sich die Biomasse der Calanoiden um das 20fache erhöhen, maximal wurden ca. 750 mg/m^3 errechnet.

Резюме: На основе 152 проб зоопланктона, взятых на некоторых рейсах научно-исследовательского судна „А. Ф. Хумбольдт“ в областях апвеллинга у побережий северозападной и югозападной Африки, описывается структура типичных сообществ каланоидов. Особое внимание уделяется типизации населения различных типов вод. Установление отношений к абиотическим и биотическим

показателям позволяет судить о формировании популяций каланоидов и установить соответственные ряды формирования. При отсутствии индикаторных видов изменяется численность и доминирование определенных видов.

В результате процесса апвеллинга биомасса каланоидов может увеличиваться в 20 раз; в максимуме она может достигать около 750 мг/м^3 .

1. Introduction

The upwelling regions situated principally off the west coasts of the different continents have been a subject of intensive research by virtually all branches of the marine sciences for over a decade on account of their tremendous economic importance. The purpose of all investigations has been to gain an insight into the structures and functions of the ecosystems existing in the upwelling regions, to obtain results of predictive value, and to apply the results to the benefit of the different national economies.

The copepods in general, and the calanoid copepods in particular, form very important components of these ecosystems. Usually very common and predominantly herbivorous, they are the most important nutritional link between phytoplankton and the fishes. In view of their prevalence and their different ecological requirements (also in respect of food) they appear to be a suitable object for studies contributing to the clarification of both structural and functional questions. Their principal drawback in this respect is the huge number of species encountered in tropical and subtropical waters.

Although the copepod fauna in certain parts of the West African waters has been the

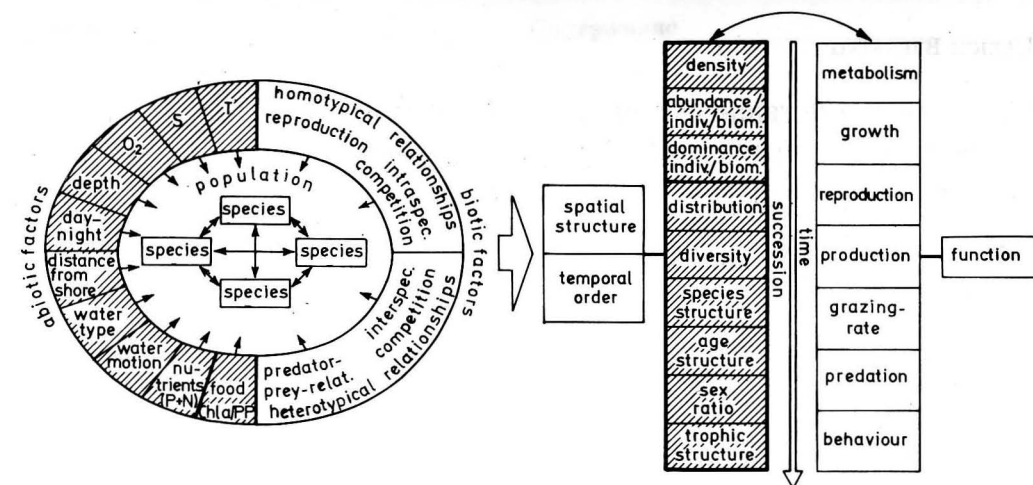


Fig. 1
Factors affecting the structure, development and function of calanoid populations

subject of quite detailed studies (e.g. the Ivory Coast — BINET 1970, 1972, 1973, 1977, 1978; BINET and DESSIER 1971, 1972; BINET and SUISE DE SAINT CLAIRE 1975; BINET et al. 1972a, 1972b; Gulf of Guinea — BAINBRIDGE 1960, 1972; MENSAH 1969, 1974), little has so far been published in respect of the upwelling regions: VIVES 1974, 1978 (Cap Blanc region — NW Africa); CHROMOW 1973 and SEGUIN 1966, 1970, 1973 (Daccar region — NW Africa); UNTERÜBERBACHER 1964 (SW Africa). A list of the most important publications dealing with the whole of the West Africa zooplankton was drawn up by THIRIOT (1977, 1978). A large number of publications of an exclusively taxonomical nature has also appeared.

Structural investigations are rendered difficult, and functional studies even more so, by the diversity of factors acting on pelagic life. The most important biotic and abiotic factors affecting and governing the structure, development and function of calanoid populations are summarized in Fig. 1. The factors and structural elements that the author has studied in some detail are shaded.

2. Materials and methods

The materials were gathered in the course of several expeditions undertaken by the r/v

“Alexander von Humboldt” belonging to the Institute of Oceanology of the Academy of Sciences of the GDR. These led to the regions off North West Africa (10° – 25° N) in June/July 1972 (4th Expedition), Dec. 72/Jan. 73 (5th Expedition, 1st sampling) and Feb./March 1973 (5th Expedition, 2nd sampling) and May 1974 (6th Expedition), and to the region of South West Africa (17° – 24° S) in Oct./Nov. 1976 (8th Expedition). The positions of the stations are shown in Fig. 2 and 3. Off North West Africa the stations closest to the shore were 5–46 km offshore and the distances between stations were 18.5 and 37 km respectively. The maximum distance from the coast was 300 km. During the expedition off South West Africa almost all stations were situated over the continental shelf.

The samples were taken exclusively with the WP 2 closing net (TRANTER 1968). With a mesh size of 200 μ m this permits, according to TRANTER and SMITH (1978), almost quantitative sampling of organisms with diameters of 0.2–10 mm. Three vertical hauls were taken from each of the 0–25 m, 25–75 m and 75–200 m layers where the water depth permitted. Buffered 4% formalin was used as a fixative.

The samples were reduced to 100 ml in the laboratory and an average of 5×1 ml was

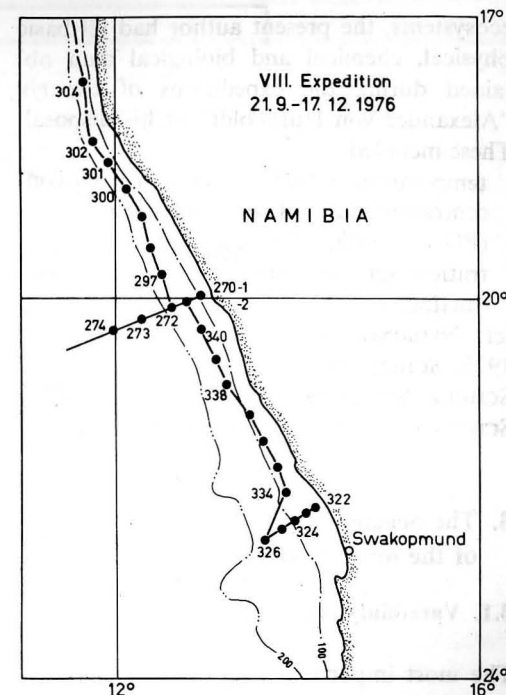
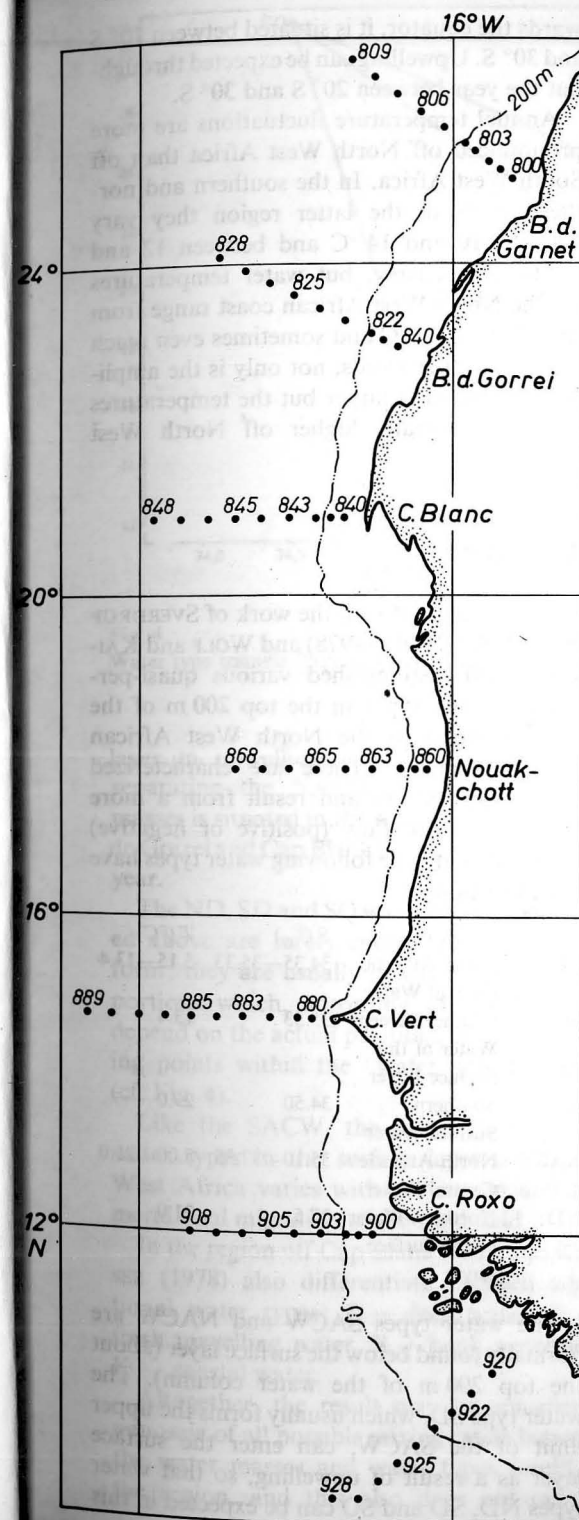


Fig. 3
Station network off South West Africa

taken from each sample by pipette. The whole samples were also briefly scrutinized in order to check them for rare species. Not only adult animals but also all copepodid stages were taken into account as far as they could be determined. The biomasses were calculated (fresh weight) for most of the samples by means of Tschislenko's (1968) standard tables. The values we calculated in this way were in good agreement with those obtained gravimetrically by Shmeleva (1965).

The total number of samples was 122 from North West Africa and 30 from South West Africa. The samples contained 136 calanoid species, three of which are restricted to the region off South West Africa. Some 19,000 specimens were studied, i.e. on average 123 per sample.

In contrast to many other authors investigating the structure and function of pelagic

Fig. 2
Station network off North West Africa

ecosystems, the present author had all basic physical, chemical and biological data obtained during the expeditions of the r/v "Alexander von Humboldt" at his disposal. These included

temperature, salinity, density, oxygen concentration, nutrient concentrations ($\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$), chlorophyll-a concentration and, in some cases, primary production

(cf. NEHRING, SCHEMAINDA, SCHULZ 1974, 1975; SCHEMAINDA, NEHRING, SCHULZ 1975; SCHULZ, SCHEMAINDA, NEHRING 1975, 1977; SCHULZ et al. 1977; WOLF and KAISER 1978).

3. The oceanography of the investigation areas

3.1. Variability of upwelling regions

The most important upwelling regions migrate, due to meridional movement of the wind field, with rhythmic seasonal regularity in both investigation regions. Off North West Africa upwelling occurs between $3\text{--}5^\circ\text{N}$ and 33°N but never takes place simultaneously over the whole of this range (HAGEN 1974; SCHEMAINDA, NEHRING, SCHULZ 1975). The upwelling region reaches its southmost position in February and then migrates north. The upwelling region is smallest in August, when it occupies an area extending from about $20^\circ 30'\text{N}$ to ca. 33°N .

Due to the specific hydrographic character of the area, the waters off North West Africa are characterized by an alternation of upwelling and accumulation, with their biological consequences, only in the regions off Nouakchott and Cap Vert (and Cap Roxo). Upwelling can be expected throughout the year off Cap Blanc, although it is less intensive during the winter.

SCHEMAINDA (1974) and SCHULZ et al. (1977) report that during the southern summer (February) the upwelling region off South West Africa extends from ca. 20°S to the southern tip of Africa, but in the southern winter (August), following its migration to-

wards the equator, it is situated between 10°S and 30°S . Upwelling can be expected throughout the year between 20°S and 30°S .

Annual temperature fluctuations are more pronounced off North West Africa than off South West Africa. In the southern and northern parts of the latter region they vary between 10 and 14°C and between 12 and 14°C , respectively, but water temperatures off the North West African coast range from ca. 17 to ca. 24°C and sometimes even reach 28°C . In other words, not only is the amplitude of variation larger but the temperatures are also generally higher off North West Africa.

3.2. Water types

Basing their results on the work of SVERDRUP et al. (1942), WOLF (1978) and WOLF and KAISER (1978) distinguished various quasi-permanent water types in the top 200 m of the water column in the North West African upwelling region. These are characterized by salinity indexes and result from a more or less uniform flow (positive or negative) of salt or heat. The following water types have been mentioned:

		S (‰)	T (°C)
SACW:	South Atlantic Central Water	34.35–35.33	5.15–13.4
SD:	Southern Deep Water of the Surface Layer	35.33	13.4
SO:	Southern Surface Water	34.50	29.0
NACW:	North Atlantic Central Water	35.10–37.35	8.00–21.0
ND:	Northern Water of the Surface Layer	37.5	21.0

The water types SACW and NACW are normally found below the surface layer (about the top 200 m of the water column). The water type SD, which usually forms the upper limit of the SACW, can enter the surface layer as a result of upwelling, so that water types ND, SD and SO can be expected in this

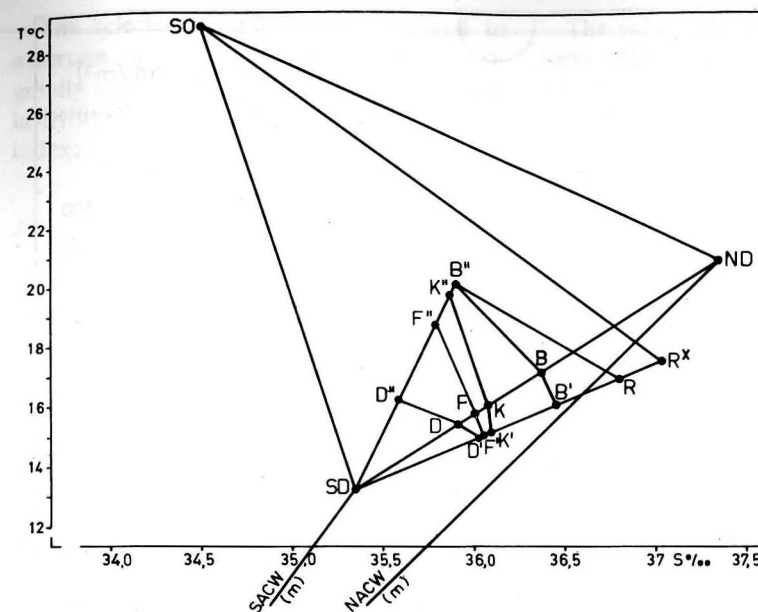


Fig. 4. Water type triangle (typical water types off North West Africa)

layer in upwelling regions. The boundary separating the NACW and SACW water masses is situated in the region between Bahia de Gorrei and Cap Blanc throughout the whole year.

The ND, SD and SO water masses mentioned above are rarely encountered in "pure" form; they are usually mixed in certain proportions which, according to WOLF (1978) depend on the actual positions of the measuring points within the "water type triangle" (cf. Fig. 4).

Like the SACW, the distribution of the water types in the surface layer off North West Africa varies with the season and the meridional migration of the wind field.

In the region off Cap Blanc WOLF and KAISER (1978) also differentiate between additional water types: D — deep water, F — fresh upwelling water, B — bank water and K — coastal water.

Altogether, the result may be considered a mosaic of all possible mixing ratios between the water masses and water types found in the region, and this also does not exactly

facilitate the interpretation of the biological situation there.

In this connection it should be pointed out that the SO mentioned by other authors is further differentiated into the TO (tropical surface water) and the TK (tropical coastal water), the latter being distinguished from the TO by its lower salinity due to the inflow of river water and shore run-off.

4. Colonization of the quasipermanent water types by calanoid communities

4.1. Methods

In conformity with the problem being discussed here, only samples with T—S values that can be considered characteristic of the different quasipermanent water types were selected from among the totality of our samples. Samples containing material from a discontinuity layer were rigorously excluded from our considerations.

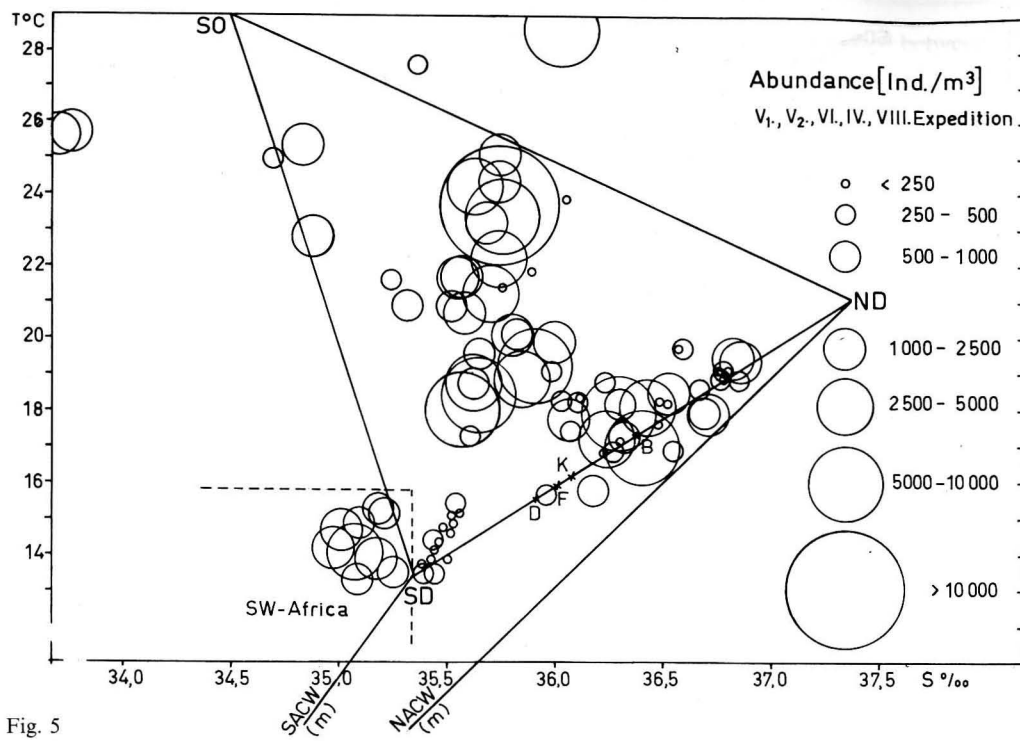


Fig. 5
Relationship between abundance and water type

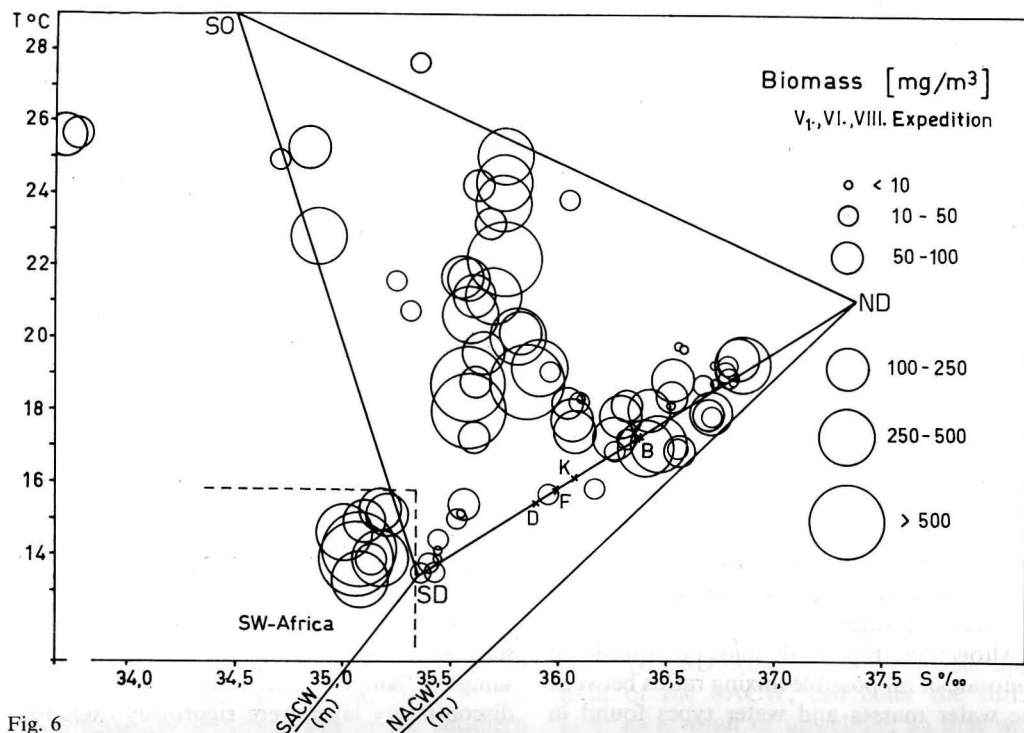


Fig. 6
Relationship between biomass and water type

The selected samples were compared to ascertain their similarity by a method originally applied by botanists. Degrees of similarity were expressed by the so called JACCARD index:

$$J = \frac{c}{a + b - c}$$

c — number of species found at both of two stations,
a — total number of species found at station A,
b — total number of species found at station B.

Ten stations per water type were studied. They were first compared with each other in respect of the species they contained (Fig. 7), whereupon the affinity indexes were calculated between the groups of species found in the different water bodies (Fig. 8a—h). Only species found in at least two samples were taken into account when comparing the 10 samples per water type.

The values obtained were arranged in the form of TRELIS diagrams, and degrees of affinity were graded into four classes:

- 0—24%
- 25—49%
- 50—74%
- 75—100%

Affinities in the range 75—100% were considered to be very good or very firm, from 50 to 74% they were considered good or firm, from 25—49% they were considered moderate or weak, and below 25% was considered tenuous.

For a variety of reasons we decided to carry the differentiation between water types even further. In Fig. 5 and 6 all abundances and biomasses found are plotted in the water type triangle after WOLF (1980). This approach reveals certain salient points. One point of concentration, for instance, is the region governed by the ND and NACW and containing stations off Cap Blanc and further north.

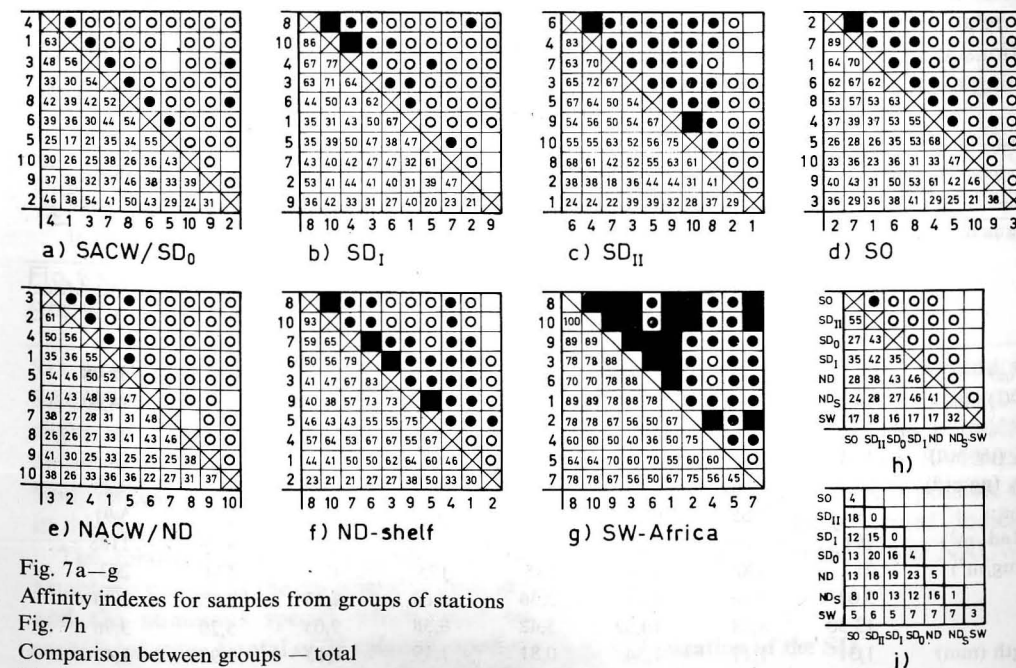


Fig. 7a—g
Affinity indexes for samples from groups of stations
Fig. 7h
Comparison between groups — total
Fig. 7i
Number of joint and of stenotopic species
□ < 25%, ▨ 25—49%, ▩ 50—75%, ■ > 75%

i)

Another salient point is situated near the SD, where low abundances and biomasses indicate the presence of deep stations. We have denoted this group as SACW/SD₀ because it is not unusual for water with typical SACW properties to be found there. Quite nearby we find a complex that is very important in terms of biomass and abundance and consists of the samples taken off South West Africa. Further biomass and abundance concentrations are situated almost vertically above the SACW/SD₀. Since in this direction only the temperature increases while the salinity remains virtually constant, we have denoted these points SD_I and SD_{II}, the boundary between the two being situated at 19 to 20 °C. A further rise in temperature leads to the SO, which must be further split into the TO (tropical surface water) and TK (tropical coastal water) on account of both its abiotic parameters and the population structures of the calanoid communities.

Fig. 7a—g shows the affinity indexes for the samples taken from the different water types. The indexes show that in areas containing relatively few species similarity between stations is much greater than in areas containing a considerably larger number of spe-

cies and a correspondingly great diversity. This is particularly striking in groups of stations belonging to the NACW/ND and SACW/SD₀, respectively. It is evident from Fig. 7h, on the other hand, that there is a certain degree of affinity between groups of stations, although this with one exception can be considered only moderately firm. As was expected, the most tenuous affinities were observed between the stations off North West Africa and those off South West Africa, although several species were found in both regions.

Table 1 presents the means of the following parameters for the different water types: salinity, temperature, oxygen concentration, nutrient concentration (phosphate and nitrate), chlorophyll-a concentration, abundance, biomass, diversity (*H'* and *d*), and length of calanoids.

4.2. Colonization of the SACW/SD₀ (Fig. 8a)

All samples for this category were taken from depths between 75 and 200 m. Since the SD borders the SACW at the top and a number of samples were obtained from this SACW/

Table 1
The most important parameters of the different water types and the calanoid populations inhabiting them

Parameter	Water type							
	SACW/SD ₀	SD _I	SD _{II}	SO (TK)	SO (TO)	NACW/ND	ND-shelf	SW-Africa
S (‰)	35,56	35,65	35,64	35,22	35,17	36,55	36,34	35,08
T (°C)	14,35	18,97	21,73	24,9	24,9	18,42	17,31	14,20
O ₂ (%)	28,0	105,2	103,8	88,3	94,1	87,4	103,6	—
PO ₄ (µg-at/l)	1,61	0,66	0,29	0,71	0,12	0,32	0,22	0,83
NO ₃ (µg-at/l)	22,48	5,50	1,04	3,35	0,12	4,01	2,71	9,23
Chl-a	—	3,65	0,62	1,72	0,48	0,29	2,87	5,91
A (Ind./m ³)	161	3494	2850	4470	1318	593	4508	1188
B (mg/m ³)	21	430	350	135	175	47	134	263
H'	5,03	2,96	4,01	2,36	3,63	4,33	1,85	2,25
d	13,30	8,28	10,52	5,42	8,58	9,05	5,20	3,96
length (mm)	1,31	1,17	1,34	0,81	1,19	1,13	0,97	1,47

A = Abundance
B = Biomass

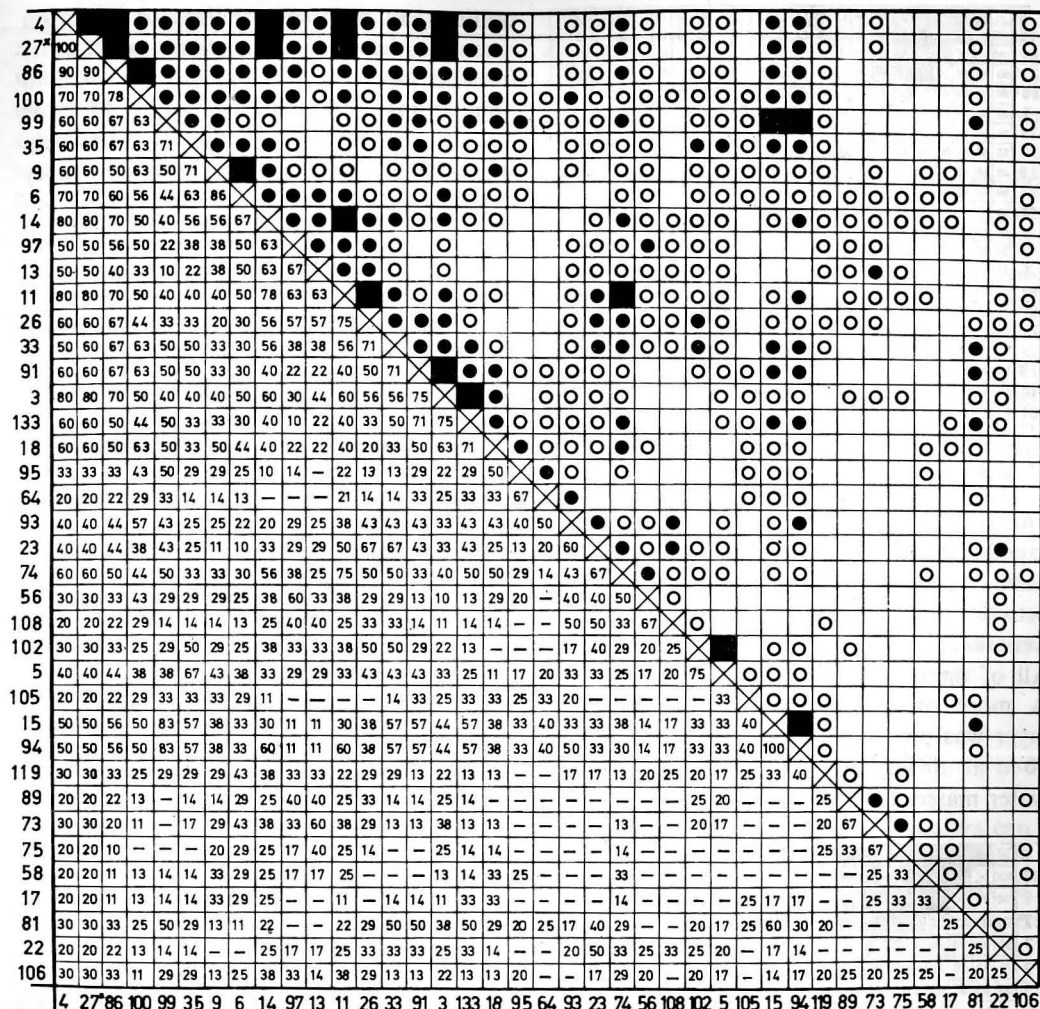


Fig. 8a
SACW / SD₀

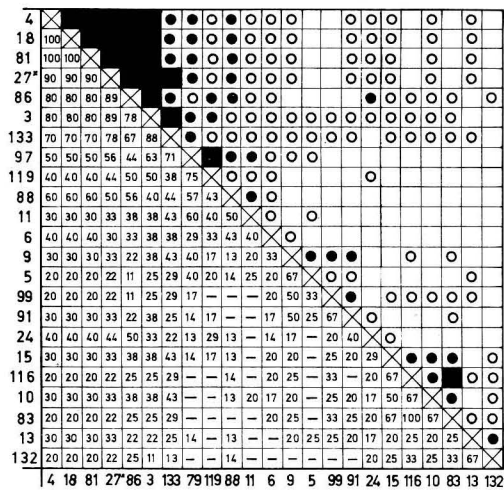
SD interface, the category has been named SACW/SD₀ although some samples contained slight, and in exceptional cases considerable, amounts of ND water. The type of water being discussed here does not reach the surface in this form even as a result of upwelling.

The relatively great heterogeneity of the samples is caused by the considerable diversity and the numerous species which must be considered rare. A total of 75 calanoid species were found in the 10 subsamples, but only 39 of them were taken into account when calculating the affinity indexes.

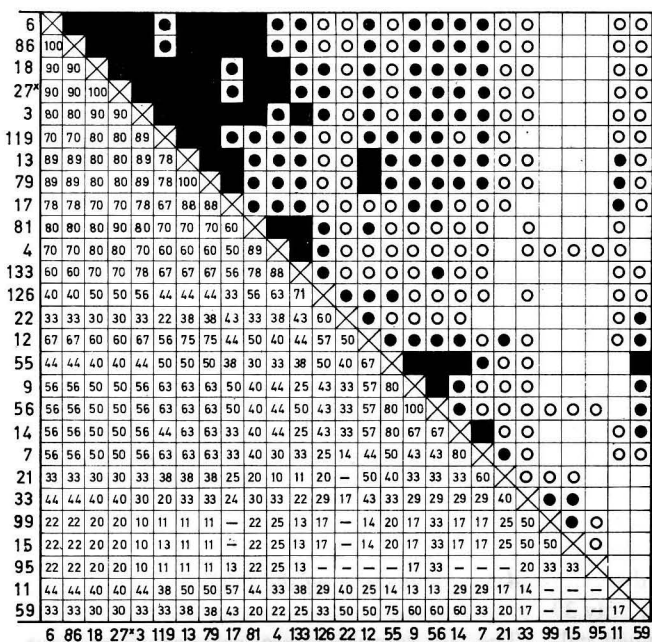
Taking the dominances into account, the TRELIS diagram reveals the species composition shown in Fig. 9. The number of species common to both the SACW/SD₀ and the NACW/ND is 23. It is possible that species, which we have termed indicator species, also appear in the cooler NACW.

4.3. Colonization of the SD_I

The 10 samples were selected from four different samplings performed during three

Fig. 8b: SD_I 27°Clausocal. spec.

expeditions of the r/v "Alexander von Humboldt". The samples stem from the region between Nouakchott and Cap Roxo and were taken at both shelf and offshore stations. All of them are surface samples (0–25 m). A more or less pronounced discontinuity layer was present at depths between 15 and 50 m at all stations, this indicating that the water masses conveyed to the surface by up-

Fig. 8c: SD_{II}

welling had become stabilized to a certain extent, which is an important prerequisite for the vigorous development of calanoid populations. The number of species found is 36. The population structure is completely different to that of the SACW/SD₀ category even though 16 species are common to both water types. Apart from the absence of several species (mainly those living in deeper water layers), the relative frequencies of other species were completely different. The much greater prevalence (both relative and absolute) of *Paracalanus "parvus"*, *Calanoides carinatus* and *Centropages chierchiae* is striking, while *Metridia lucens* has dropped to a position of relative insignificance.

4.4. Colonization of the SD_{II}

The SD_I water can still be considered relatively cold, but SD_{II} water is warmer. The 10 samples selected stemmed from the same region as those for the preceding water type. A very pronounced discontinuity layer was again present at depths between 25 and 60 m at almost all stations.

Despite several points of similarity with SD_I in terms of species composition (15 species were common to both water types), the dominances and abundances were sometimes significantly different. *Calanoides carinatus* and *Centropages chierchiae*, for instance, had lost their dominant position, whereas *Clausocalanus* sp. (almost certainly a different species to the one dominating in the SACW/SD₀) and *Temora stylifera* had gained in importance. A few species that prefer colder water have vanished, but others such as *Nannocalanus minor*, *Paracalanus aculeatus* and *Eucalanus subtenis*, which prefer warmer water, appear in increasing numbers.

4.5. Colonization of the SO, i.e. the TO and TK

As already mentioned, the SO is relatively often split into the tropical surface water (TO), which is found in the more offshore regions, and the tropical coastal water (TK), which is found nearer the coast. This subdivision is also reflected in the biological colonization situation, and the TRELIS diagram consequently shows two salient points with quite a clear distinction between the shelf stations proper and the stations situated over the shelf slope and in offshore waters (Fig. 8d).

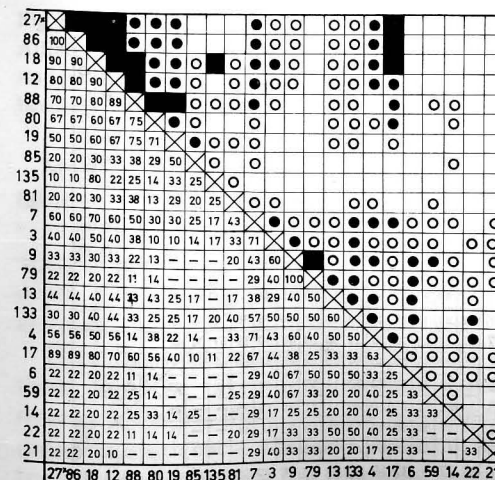


Fig. 8d: SO

There was a distinct discontinuity layer at depths from ca. 40 to 60 m at all offshore stations, whereas none was found at most of the very shallow (minimum depth: 12 m) shelf stations.

The total number of species found in the SO was 32. The community inhabiting the TK included four stenotopic species, i.e. *Paracalanus scotti*, *Centropages furcatus*, *Pseudodiaptomus serricaudatus* and *Acartia plumosa*, all of which prefer the inshore region. Dominances (and abundances) of some species — particularly *Temora turbinata* and *Paracalanus scotti* — can be very high in this zone and may reach values between 50% and 80%.

SD_{II} and TO water have many features in common. Quantitatively the thermophilic species such as *Centropages furcatus*, *Eucalanus pileatus* and *Paracalanus aculeatus* gain in importance. *Undinula vulgaris* seems to be the typical representative of this water type.

4.6. Colonization of the NACW/ND

Although typical SACW and SD waters can be distinguished without major difficulty, this is more complicated in the case of NACW and ND because these two types were found almost always in more or less mixed form, both being mixed predominantly with the South Atlantic water masses. An additional difficulty was encountered in the region off Cap Blanc due to water from the Banc d'Arguin (denoted as bank water B in this work) leading to salinity inversions at different depths and thus disturbing the "normal" mixing process. Samples taken from the 2nd and 3rd depth ranges had to be consulted for comparison in addition to surface samples.

The relative lack of uniformity in the samples from the central and northern parts of this area is reflected in the TRELIS diagram (Fig. 8e). Apart from a central group containing typical and ubiquitous species there are several more or less distinct groups.

The 10 selected samples contained altogether 60 species, but only 37 of them could

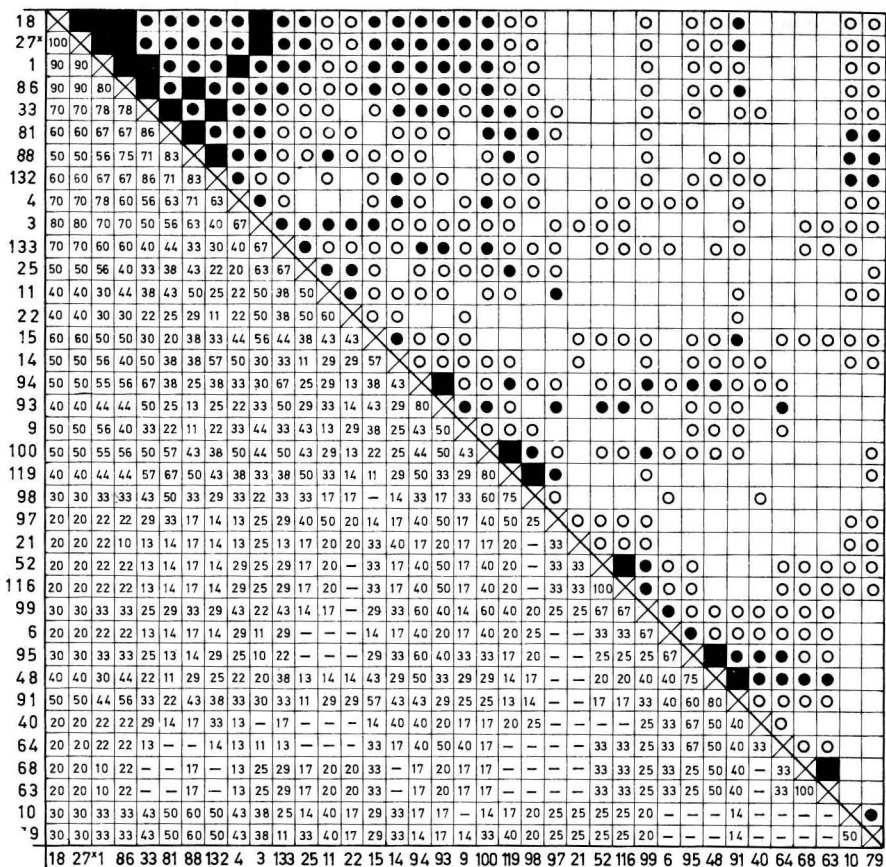


Fig. 8e: NACW/ND

be taken into account when calculating the affinity indexes. In other words, almost 50% of the species were present in only one sample.

Calanus helgolandicus, *Mecynocera clausi*, *Pleuromamma piseki* and *Candacia armata* (cf. also Fig. 9) proved to be typical of this water type.

4.7. Colonization of the ND shelf water

The samples for this water type stem exclusively from shelf stations in the northern part of the investigation area (sections A, B and C). Mixed water was probably involved in most cases. Using the further classification of water types off Cap Blanc as WOLF and KAISER (1978), some stations were situated near K

(coastal water) and others near B (bank water). In all cases the water was old water of different ages.

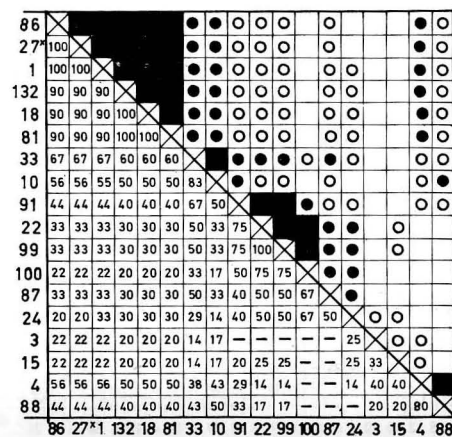


Fig. 8f: ND-shelf

18 of the 25 species found could be taken into account in the TRELIS diagram (Fig. 8f). While NACW/ND and ND shelf water have 16 species in common, only *Temora longicornis* can be considered typical of the latter water type (Fig. 9).

4.8. Colonization of the SACW/SD off South West Africa

Comparison of the TRELIS diagrams for the samples from North West Africa with those from South West Africa shows distinctly that the degrees of affinity between the latter are much higher although both the abiotic and biotic parameters are subject to major variations in this region, too. The great affinity is caused i.a. by the relatively small number of species and the fact that the species compositions vary only slightly.

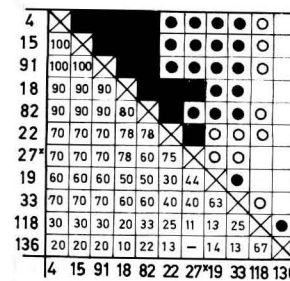


Fig. 8g: SW-Africa

Fig. 8a-g

Affinity indexes for species within the groups of stations (numbers at edge correspond to species numbers in Table 2; symbols cf. Fig. 7)

Most of the samples we investigated were taken at shelf stations because the r/v "Alexander von Humboldt" visited no typical offshore stations in this region. The sampling depth off South West Africa was 30 m in all cases.

17 calanoid species were found, and 11 of these could be taken into account. Apart from two species, these were all very closely associated with each other and yielded a uniform group formed by the following species (cf. also Fig. 8g):

<i>Calanoides carinatus</i>	<i>Calocalanus styliremis</i>
<i>Rhincalanus nasutus</i>	<i>Clausocalanus</i> sp.
<i>Metridia lucens</i>	<i>Paracalanus scotti</i>
<i>Paracalanus "parvus"</i>	<i>Ctenocalanus vanus</i>
<i>Centropages brachiatus</i>	

These are listed below in the order of their dominances:

Species	Dominance
<i>Calanoides carinatus</i>	36.2
<i>Paracalanus "parvus"</i>	21.0
<i>Metridia lucens</i>	8.5
<i>Paracalanus scotti</i>	8.0
<i>Rhincalanus nasutus</i>	7.7
<i>Centropages brachiatus</i>	7.7
<i>Clausocalanus</i> sp.	3.6
<i>Calocalanus styliremis</i>	3.6
<i>Ctenocalanus vanus</i>	2.9

The species *Candacia cheirura* and *Acartia africana*, which are typical of this region in addition to *Centropages brachiatus*, had dominances less than unity.

Basically the species composition here is the same as that in SD₁. *Calanoides carinatus* and *Paracalanus "parvus"*, which together account for over 50% of the individuals, definitely predominate. The appearance of *Centropages chierchiae* and *C. brachiatus*, both of which obviously occupy the same ecological niche, is also striking. *Metridia lucens*, a species that prefers cooler waters and played only a minor role in the surface waters off North West Africa, occupies a significant place in the calanoid population off South West Africa. This also applies in principle to *Rhincalanus nasutus*, a species that is of particular importance from the production biological standpoint due to its size.

5. Relations to abiotic and biotic parameters

5.1. Distance from coast and mean calanoid length (Fig. 10a)

Due to the differences in colonization it is necessary to differentiate between inshore, shelf, shelf edge and offshore stations. Disregarding the material from South West

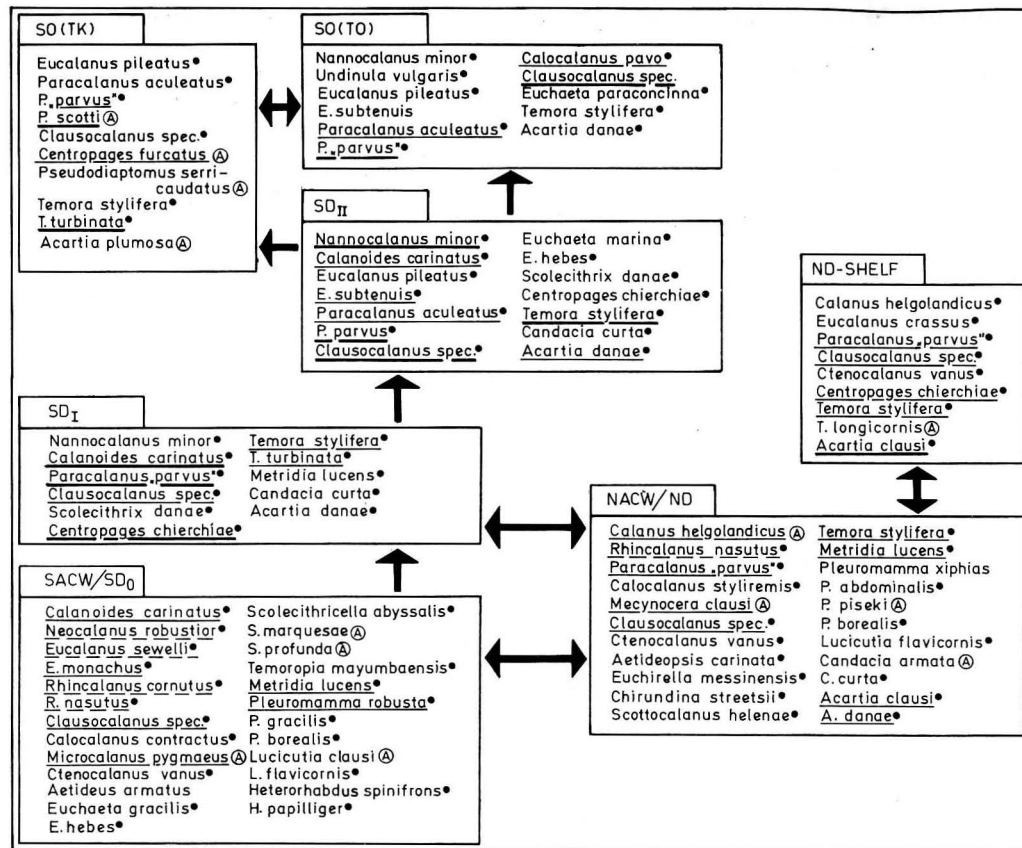


Fig. 9 Characteristic groups of species in the different water types

- species which occur also in other water types
- species which play a significant role in terms of biological production
- species which play a major role in terms of biological production
- ubiquitous
- ⓐ indicator species

Africa, we see that the mean lengths of the calanoids increase with the distance from the shore. The smallest animals were found in the tropical coastal water nearest the shore and in the whole shelf region occupied by ND shelf water. But small mean lengths were also observed in more offshore regions occupied by the NACW/ND water. The greatest mean lengths were found in water types SD₀, SD_I and SD_{II}.

5.2. Vertical distribution and mean length (Fig. 10b)

Whereas the larger forms predominated clearly in the deeper layers (75–200 m), the mean

lengths in the topmost 25 m of the water column were usually between 0.8 and 1.1 mm. Although small mean lengths were also found in deeper layers, they must be regarded as exceptions. It is striking that the mean lengths of the calanoids found off South West Africa were almost always larger than those found off North West Africa (Fig. 10c). The total mean for the North West African region was 0.96 mm compared with 1.38 mm for the region off South West Africa.

5.3. Nutrients (phosphate and nitrate), individual abundance and biomass

Fig. 11 a and b show the connection between nutrient concentration and state of develop-

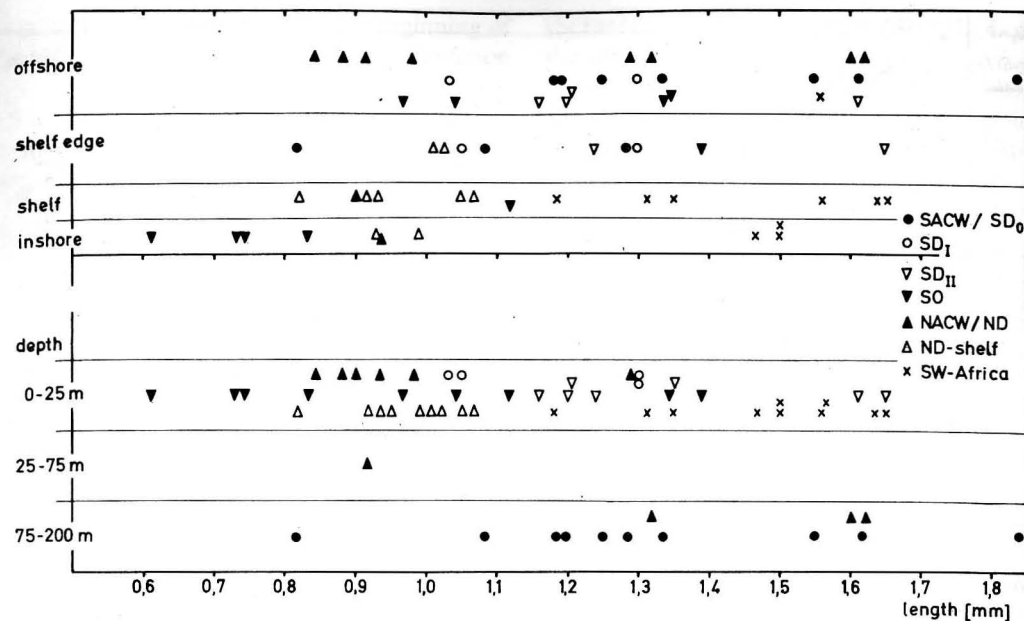


Fig. 10a Relationship between mean length and distance from coast (top)

Fig. 10b Relationship between mean length and water depth (bottom)

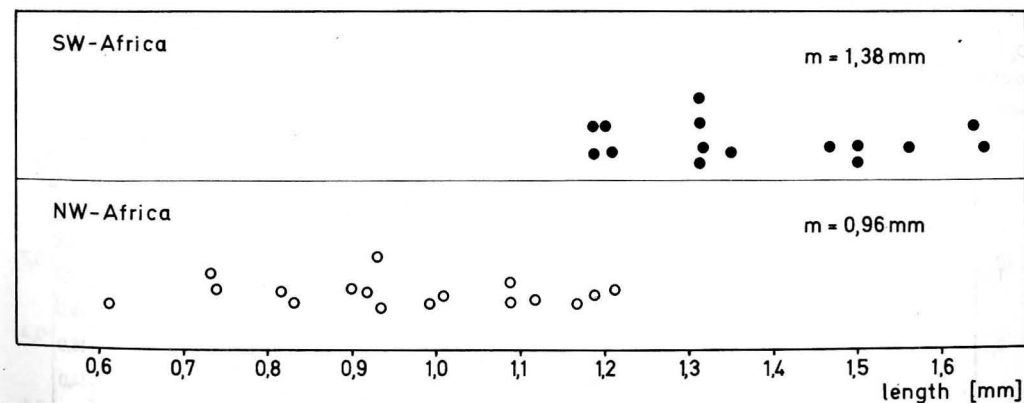


Fig. 10c Mean length of calanoids off NW- and SW-Africa

ment of the calanoid populations as expressed by the abundances and biomasses for the selected groups of stations. It must be remembered that calanoid population and phosphate and nitrate concentrations are only indirectly linked by the phytoplankton and detritus food webs.

In the SACW/SD₀ the very low abundances and biomasses correlate with very high nutrient concentrations. In the SD_I, where very high individual densities and the highest biomass values were recorded, the nutrient concentrations were much lower but nevertheless still considerable. This marks, from the stand-

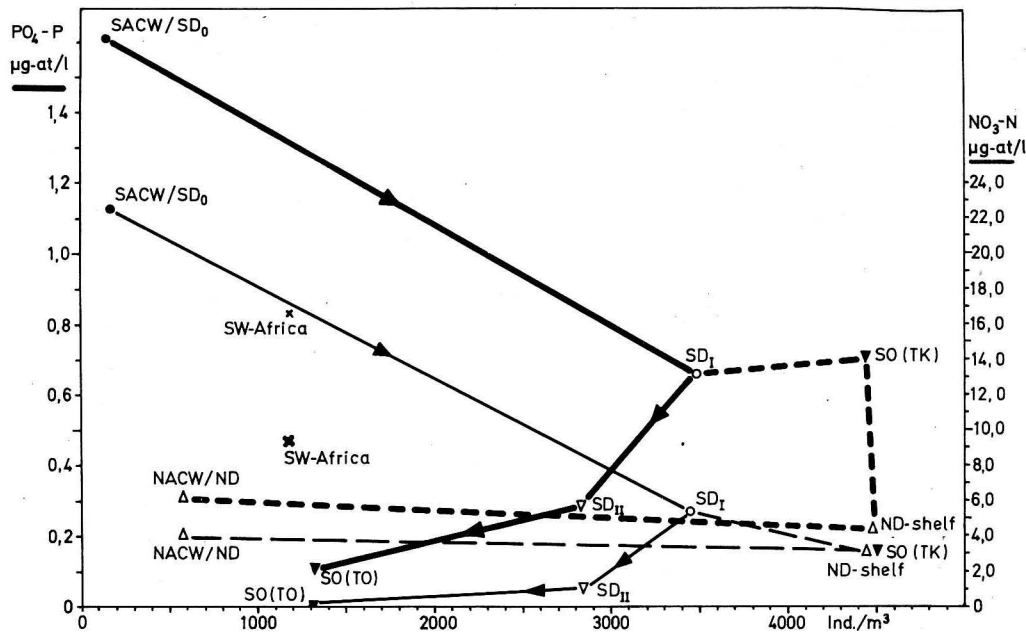


Fig. 11a
Relationship between abundance and nutrient content

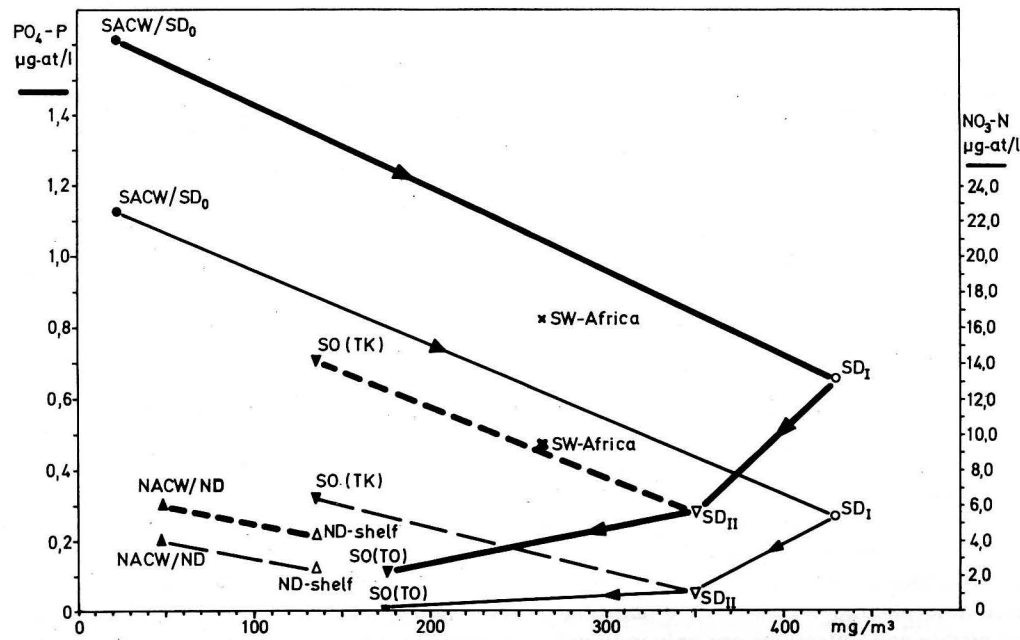


Fig. 11b
Relationship between biomass and nutrient content

point of production biology, the beginning of a decline in which, due to further depletion of the nutrients, first phytoplankton and then zooplankton production diminishes considerably, this process being encouraged by the presence of a stable pycnocline which prevents the influx of additional nutrient. In the SD_{II} abundances and biomasses are still high, but in the TO the nutrients have been largely depleted and both the abundance and biomass values are on the decline. It is evident from Table 1 that this trend is also reflected in the Chl-a values. The TK seems to have a special status, also in respect of production, because abundances here are very high on account of the considerable amount of nutrients (especially phosphate) in the water. On the other hand, the calanoid species were all small so that the biomass values are relatively low.

The situation is less clear in the water of northern origin. Due to the small amounts of nutrients even at greater depths in the NACW and ND, even upwelling cannot be expected to have a major impact on phytoplankton and zooplankton on production

(SCHEMAINDA, NEHRING, SCHULZ 1975). Both the abundances and biomasses are therefore only slightly higher than in the SACW/SD₀, and it must be remembered that the samples examined from the northern region also included surface samples.

Like the water of southern origin, a coastal form (ND-shelf) of the northern water also exists. Although its nutrient content is low, calanoid abundances in it were the highest after those measured in the TK, whereas the biomass, due to the small mean size of the predominant species, was relatively low. Altogether there are several points of similarity between the southern and northern coastal formations, for instance in terms of mean abundance, biomass, length and diversity (expressed as *H'* or *d*). Phosphate concentrations are lower in the north than in the south. Due to the origin of the water masses the temperature in the south is some 8 °C higher than in the north, but the salinity is about 1‰ lower.

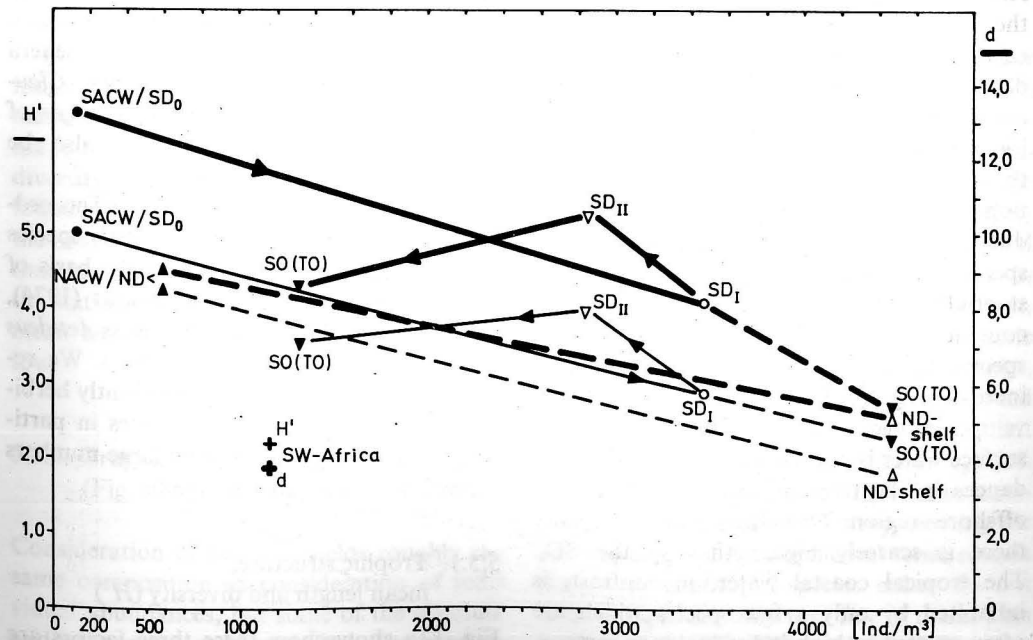


Fig. 11c
Relationship between abundance and diversity

5.4. Diversity and individual abundance (Fig. 11c)

The development of the calanoid populations outlined in the previous section is also shown by comparing the population densities with the degrees of organization of the populations. We shall express the results of such comparisons by the terms H' and d , which we calculated by means of the following formulae:

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i \quad (\text{after SHANNON and WEAVER 1963})$$

$$\text{where } p_i = \frac{\text{number of individuals of species } i}{\text{total number of individuals}}$$

The values of $p_i \log_2 p_i$ were taken from the tables published by LLOYD, ZAR and KARR (1968).

$$d = \frac{s - 1}{\log N} \quad (\text{after MARGALEF 1967})$$

where s the number of species and N the whole number of specimens.

Fig. 11c shows that there is no basic difference between the information supplied by these diversity indexes. As expected, the calanoid communities inhabiting the third depth range primarily in the SACW/SD₀ are characterized by a high diversity index and low abundances, which is an expression of their stability and maturity. As the populations become younger in terms of succession due to the vigorous development of a few species the diversity index decreases substantially (SD_I). Subsequently, as the nutrient content drops even further and additional species start to appear, the diversity of species increases again. Two different lines of development become apparent as the very warm surface water is approached: Although abundances in the tropical surface water in the offshore region are always low, diversity there is scarcely higher than in the SD_I. The tropical coastal water, in contrast, is inhabited by only a few species which are often present in high individual numbers.

This situation is even more pronounced among the calanoid populations in the shelf

region from Cap Blanc to Bahia de Garnet where the lowest diversity indexes of all were recorded. The values for the North Atlantic Central Water were about the same as those for the SACW, but they would almost certainly have been larger if the samples from the first depth range had been excluded.

The data obtained off South West Africa do not fit into this scheme of development because of the small numbers of species and the considerable lengths of the calanoids there.

5.5. Trophic structure

Calanoids belong to the herbivorous, omnivorous and carnivorous feeding types, and in conformity with the proposal of TIMONIN (1971) we have further differentiated the herbivorous species into coarse filter-feeders and fine filter-feeders. Despite the large number of corresponding publications it is often still difficult to assign certain species to a specific feeding type because the information available regarding the feeding modes of the developmental stages is completely inadequate. The fact that the males of several genera (for instance *Paracalanus*, *Calocalanus*, *Clausocalanus*, *Aetideus*, *Euchaeta*) show signs of pronounced retromorphosis must also be taken into account.

The majority of species were classed according to TIMONIN (1971). The *Lucicutia* species were considered omnivorous on the basis of information published by HARDING (1974), as also were the members of the genus *Aetideus* (after ROBERTSON and FROST 1977). We regard *Acartia clausi* as a predominantly herbivorous species because this species in particular can appear in unusually large numbers following phytoplankton blooms.

5.5.1. Trophic structure, mean length and diversity (H')

Fig. 12a shows how these three factors are related. The large proportion of herbivorous species, which often reach 90%, is striking,

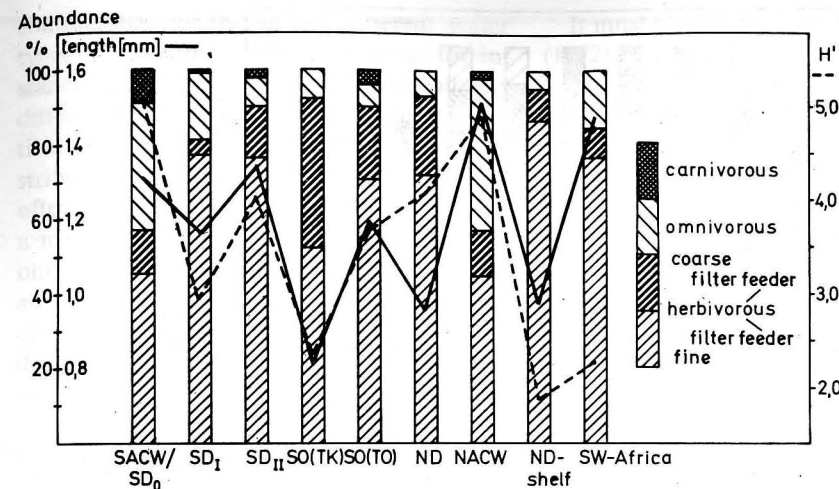


Fig. 12a Relationship between trophic structure in different water types and mean length, diversity of species and abundance

as also are the almost exclusively low numbers of predacious forms, which can account for up to 10% only in the fully developed populations inhabiting the SACW/SD₀ and TO. Predacious calanoids play no role at all in the communities of the TK, the ND shelf water and off South West Africa.

The curves for mean length and the H' index show a remarkable degree of agreement. This indicates that the largest animals are found in the populations with the greatest diversity. Exceptions to this principle are found at a few stations with ND water, where the mean size remains small due to conditions that are unfavourable to development, and the stations off South West Africa, where the mean length is considerable but diversity is low.

5.5.2. Trophic structure and biomass (Fig. 12b)

Consideration of biomass yields roughly the same composition as consideration of individual abundances, but some of the absolute and relative values have shifted. The proportion of carnivores inhabiting the NACW, TO and SD_{II}, for instance, is even more marked.

The coarse filter-feeders, due to their greater volume, occupy an important place in terms of biomass.

5.6. Calanoids as indicator species

The calanoid communities found in water types SACW/SD₀, SD_I, SD_{II} and SO (TO) can be considered a series representing a process of development, although their distribution in space need not necessarily reflect the order of development, for instance if superposition of water types occurs. But several observations show that the series does in fact reflect stages in a process of development.

When different biotopes, whether benthic or pelagic, are colonized by different species, it will be found that the biotopes concerned contain a number of stenotopic species that may also be regarded as indicator species. Qualitative comparison of the species compositions of the communities representing the abovementioned developmental series reveals that such stenotopic species either do not exist or there are only very few of them. This applies to the SD_I, SD_{II} and SO (TO) water types, which, unlike the SACW/SD₀, do not contain a single "biotope-specific" species.

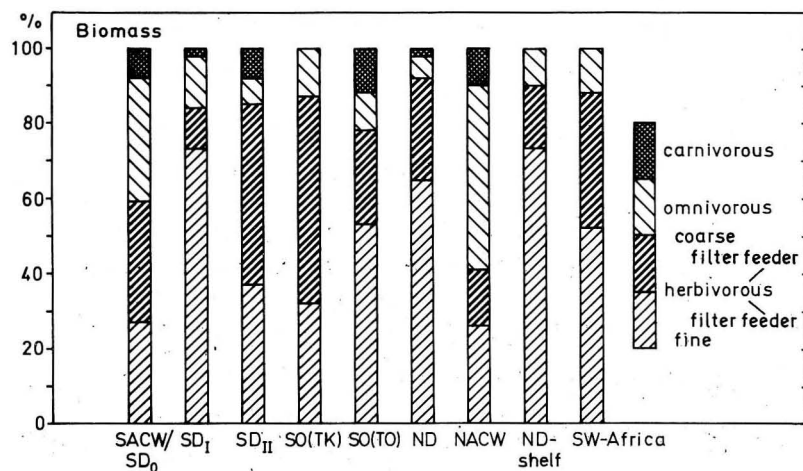


Fig. 12b
Relationship between trophic structure in different water types and biomass

The stages of development found in SD water naturally lack several species that are regularly found in the SACW/SD₀ water, but this is due almost exclusively to the different depths at which the various water types are found: all calanoid species that prefer deep or moderately deep water and do not migrate vertically will be absent in the water layers nearer the surface.

As the lists of species in the communities characterizing the different stages in the development of the water types stemming from the south show, the compositions of species change both qualitatively and quantitatively. For instance, thermophilic species become more prevalent as the temperature increases, the herbivorous species develop more vigorously when nutrient concentrations are high and phytoplankton is readily available, and so on. The SO (TK) is rather unusual in this respect because it possesses at least three, and possible even four, stenotopic species, which are found exclusively in the inshore regions.

Like in the water of southern origine, the calanoid communities inhabiting the NACW and ND are virtually indistinguishable. Once again, there are several forms inhabiting deeper regions that can be used to characterize deep northern water but are absent from the surface layers.

It is rather difficult to differentiate between the water types stemming from the south and those from the north on the basis of their calanoid populations because, especially in the central water masses, most typical deep-sea forms seem to be capable of colonizing waters of north origins equally. It seems quite possible that the species regarded as stenotopic for the SACW/SD₀ may also be found in the NACW in the long run. These two waters can, however, be differentiated, as previously stated, by their different species compositions and especially by the boreal species found in the water stemming from the north, in particular

Calanus helgolandicus
Mecynocera clausi (not always)
Candacia armata
Temora longicornis
Pleuromamma piseki
Acartia clausi.

In other words, these species, like those found in the southern surface water, can be regarded as indicators.

5.7. Comparison with results in the literature regarding other West Africa regions

Comparison of our results with those published by other authors regarding the calanoid

communities inhabiting the different water types is sometimes difficult because, for instance, the water types are not adequately differentiated: it is not unusual for no particulars to be given regarding nutrient distribution, salinities and temperatures are often measured only at the surface, nets with a mesh size of 500–1000 μm , which permit only the larger copepod species to be caught, are used, and samples obtained with vertical closing nets are rarely given. In other words, detailed comparisons are rarely possible, but even comparison of the largely qualitative data yields several points of agreement. This is particularly evident in the case of the southern surface water (tropical surface water), which is practically always to be found off the western coast of Africa outside of the upwelling periods. The following table presents the calanoid communities given by BAINBRIDGE (1972) for the offshore region off Nigeria and by BINET and DESSIER (1971) for the Congolese coast and compares them with the results we obtained of North West Africa.

It must also be mentioned that BAINBRIDGE (1972) found *Centropages furcatus* more often near the coast, and that we found this species mainly over the shelf.

As can be seen, there is a good degree of agreement in respect of all important species.

The literature scarcely contains data corresponding to the community we have listed for the SACW/SD₀ water. In this connection we can mention only SEGUIN (1966) for the coastal region off Daccar (Cap Vert), BINET, GABORIT and ROUX (1972) for the Ivory Coast and BINET and DESSIER (1971) from the Congo (see table following page).

These lists contain a number of species that we have presented as typical of the SACW and SD₀ waters respectively.

BINET and DESSIER (1971) report that the following species are characteristic of the "second part of the cold season" off the Ivory Coast:

Centropages chierchiae
Temora turbinata
Acartia negligens
Eucalanus crassus.

Southern surface water (= tropical surface water)

Nigeria	Dominance	Congo
<i>Temora stylifera</i>	15.4	<i>Undinula vulgaris</i>
<i>Paracalanus aculeatus</i>	12.8	<i>Eucalanus pileatus</i>
<i>Clausocalanus furcatus</i>	11.5	<i>E. subtenuis</i>
<i>Eucalanus pileatus</i>	10.2	<i>Paracalanus aculeatus</i>
<i>Undinula vulgaris</i>	3.9	<i>Clausocalanus furcatus</i>
<i>Paracalanus "parvus"</i>	2.7	<i>Euchaeta paraconcinna</i>
<i>Calocalanus pavo</i>	1.6	<i>E. marina</i>
<i>Scolecithrix danae</i>	1.3	<i>Centropages furcatus</i>
<i>Centropages furcatus</i>	1.2	

North West Africa
Nannocalanus minor
Undinula vulgaris
Eucalanus pileatus
Paracalanus aculeatus
P. "parvus"
Calocalanus pavo
Clausocalanus sp.
Euchaeta paraconcinna
Temora stylifera
Acartia danae

Species typical of the "cold season" (SD₀/SD₁)

Daccar	Ivory Coast (1 st part of cold season)	Congo
<i>Calanoides carinatus</i>	<i>Calanoides carinatus</i>	<i>Calanoides carinatus</i>
<i>Eucalanus sewelli</i>	<i>Ctenocalanus vanus</i>	<i>Eucalanus crassus</i>
<i>E. crassus</i>	<i>Eucalanus monachus</i>	<i>E. monachus</i>
<i>Euchirella rostrata</i>	<i>Lucicutia flavicornis</i>	
<i>Euchaeta hebes</i>	<i>Pleuromamma abdominalis</i>	
<i>Candacia bipinnata</i>	<i>Candacia bipinnata</i>	
	a. o.	

This corresponds at least partly to the community we found in the SD₁, the species *Centropages chierchiae* and *Temora turbinata* in particular indicating that the communities have already undergone a fairly lengthy period of development.

Comparison with the communities we found in the ND offshore and ND shelf waters is impossible because of the complete lack of appropriate data in the literature: only re-

ferences to particular species have been published hitherto (cf. VIVES 1974, for instance).

Finally, we shall compare our data from the South Atlantic. DE DECKER (1964) and UNTER-ÜBERBACHER (1964) have published data for this region. The calanoid population described by DE DECKER should, according to the author, be considered the community of the Benguela Current.

Once again we have a good degree of agreement, although this is not surprising in view of the relatively few species involved. It is striking that neither of the two authors mentions *Rhincalanus nasutus* as an important species.

6. Discussion

The publications of MARGALEF (1956, 1967, 1971, 1972, 1973, 1978); STRICKLAND (1965); LONGHURST (1967); LANDRY (1977); KUIPER (1977); SEMINA (1972); SEMINA, TURKOVA and NGOC AN (1976); STEELE and FROST (1977); TAKAHASHI et al. (1975); HERBLAND et al. (1974) have informed us broadly of the development followed by the phytoplankton after upwelling has occurred and of the successions that take place. Far fewer publica-

DE DECKER (S. Africa)	DE DECKER (S Africa)	Dominance
<i>Calanoides carinatus</i>	<i>Calanoides carinatus</i>	18.6
<i>Nannocalanus minor</i>	<i>Paracalanus "parvus"</i>	17.3
<i>Clausocalanus "arcuicornis"</i>	<i>Metridia lucens</i>	14.4
<i>Paracalanus "crassirostris"</i>	<i>Centropages brachiatus</i>	13.3
<i>P. parvus</i>	<i>Paracalanus scotti</i>	4.6
<i>Centropages brachiatus</i>		
<i>Metridia lucens</i>		
<i>Ctenocalanus vanus</i>		
BRENNING (SW Africa)	Dominance	
<i>Calanoides carinatus</i>	36.2	
<i>P. "parvus"</i>	21.0	
<i>Metridia lucens</i>	8.5	
<i>Paracalanus scotti</i>	8.0	
<i>Rhincalanus nasutus</i>	7.7	
<i>Centropages brachiatus</i>	7.7	
<i>Clausocalanus sp.</i>	3.6	
<i>Calocalanus styliremis</i>	3.6	
<i>Ctenocalanus vanus</i>	2.9	

tions dealing with zooplankton development have appeared. One of the main points of interest in this context is the change induced in calanoid populations by upwelling: Which species are transported into the surface layers by this phenomenon, which of them have a decisive effect on production, and how are diurnally migrating species affected?

The total calanoid population can be subdivided into five groups on the basis of its distribution in space:

1. surface species
2. subsurface species
3. seasonal migrants
4. diurnal migrants
5. ubiquitous.

The first of these groups can be further split into neritic and oceanic forms. Groups 2 to 4 consist mainly of oceanic species, but the 5th group contains both neritic and oceanic calanoids.

Surface species are considered to be those whose whole life cycle takes place in the surface layers, i.e. normally the layers above the discontinuity layer. This group includes species such as *Nannocalanus minor*, *Undinula vulgaris*, *Eucalanus subtenis*, *E. pileatus*, all *Paracalanus* species, *Calocalanus pavo*, *Euchaeta marina*, *E. paraconcinna*, all *Centropages* species, *Pseudodiaptomus serricaudatus*, *Temora turbinata*, *Labidocera acutifrons* and all *Acartia* species.

The subsurface species are those whose life cycle takes place entirely at greater depths. In the region we investigated these inhabited the NACW and SACW. They all preferred colder water and were therefore absent above the thermocline, but they can also be expected to appear in the surface layers when upwelling takes place. Typical representatives of this group are *Microcalanus pygmaeus*, all *Aetideus*, *Aetideopsis*, *Chiridius* and *Gaetanus* species, *Chirundina streetsii* and all *Scoletrella* species. The numerous additional species colonizing even deeper regions need not be mentioned here.

The seasonal migrants are species which, like migrating birds, survive periods of unfavourable conditions in regions that differ

to those they populate during the reproduction phase. Typical examples of these are *Calanus helgolandicus* and *Calanoides carinatus*. The CV stages of these species spend months at considerable depths down to 500 to 800 m, from where they rise — certainly not as a result of upwelling but actively, because upwelling does not come from such depths — to the surface layers, which are sometimes quite warm, to produce one or more generations, depending on how long conditions remain conducive to development. They do not reproduce in the cold deep water. The question of whether such species as *Eucalanus monachus*, *Ctenocalanus vanus* and *Metridia lucens* belong to this group is still open.

The well-known diurnal migrants perform a more or less marked day-night migration. This sometimes involves covering considerable distances extending from at least the third of our depth ranges (75–200 m) to near the surface. This ascent must definitely be done actively because it is in no way related to upwelling phenomena, but it is possible that the return migration is an energysaving passive motion. The members of this group are often large forms which can be either carnivorous, herbivorous or omnivorous. We have often observed that even fairly pronounced discontinuity layers are no obstacle to this vertical migration and are obviously overcome without major difficulty. The typical diurnal migrants include all *Euchirella* species, *Undeuchaeta major*, *U. plumosa*, all *Scottocalanus* species, *Scaphocalanus echinatus*, all *Pleuromamma* species, *Heterorhabdus papilliger*, some species of the genus *Candacia* and, probably, *Lucicutia flavicornis*. The extent to which the two *Rhincalanus* species perform diurnal migrations is unknown, because the majority of these populations live at great depths and it seems possible that the subpopulations in the upper layers are fairly independent.

The ubiquitous, finally, consists of the calanoid species which, due to their euryecological nature, are not tied to a particular biotope, although they often show a preference for inshore or offshore regions or for particular

depths. They include *Neocalanus gracilis* and *N. robustior* (which show preference for deeper regions), *Eucalanus sewelli*, *Calocalanus styliremis*, *Scolecithrix danae* and *Temora stylifera* (which prefer depths down to 75 m).

Comparison of the calanoid population of the SACW/SD₀ water with that living in the relatively fresh upwelled water (SD_I) leads to the conclusion that none of the species found typically in the SACW plays a significant role in biological production in the SD_I. The much larger biomass in the latter water type compared with the biomass in the SACW/SD₀ results mainly from calanoid species which for the most part inhabit the surface layers. The only exception seems to be *Calanoides carinatus*, but this species also reproduces exclusively in the layers near the surface.

On the whole, the situation is similar to that known of the phytoplankton: the initial species do not come from the depths, but are already present in the surface layer. It is therefore not surprising that there is hardly a species which can be considered an indicator for upwelling. MARGALEF's (1971) assumption that whole mature systems reach the surface with upwelling water is obviously incorrect; no more than components of the systems rise to the surface in this way. From the biological standpoint, the most favourable upwelling velocity permitting stabilization is probably about $10^{-2} \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$.

The considerations presented above refer to South Atlantic water. The fact that the northern surface layer (ND) reaches the surface renders the situation regarding North Atlantic water more complex. As a result of this, species that prefer cold water can also appear in the upper layers, where they are also able to reproduce (e.g. *Metridia lucens*).

According to our present state of knowledge, the following calanoid species appear when food conditions are favourable, these being exclusively the species which play a major role in terms of biological production: *Paracalanus "parvus"*, *Calanoides carinatus*, *Centropages chierchiae*/C. *brachiatus*, *Temora stylifera*/T. *turbinata*, *Clausocalanus* sp.

This developmental series is found princip-

ally in the primary upwelling centres in the shelf and shelf-edge areas, P. "parvus" and T. *turbinata* being more restricted to the shelf region than T. *stylifera* and *Clausocalanus* sp. The groups of species described in 4.2 to 4.8 gradually make their appearance as the water becomes warmer and more mixed. BINET (1978) came to similar conclusions during his comprehensive investigations off the Ivory Coast.

Changes in relative size

If we consider the phytoplankton successions described by LANDRY (1977), LONGHURST (1967), MARGALEF (1956, 1967, 1971, 1972, 1973, 1978) and STRICKLAND (1965), which show that at the centre of the upwelling first small, then large and finally, in the mature system, small forms appear, and compare them with the length distributions of the zooplankton and calanoid populations, it seems likely that, assuming that small phytoplankters are consumed by correspondingly small zooplankters, a similar succession will appear in the length distributions (cf. also STEELE and FROST 1977). This is in fact partly the case. Off the North West African coast the mean length increased distinctly from the inshore region across the shelf and the shelf edge to the offshore region. If the population in typical surface water is regarded as representing the climax, we see that the maximum reached in the region of the SD_{II} actually is followed by a reduction in mean length. This is due mainly to a change in the length distribution among the herbivores, because the proportion of omnivores and carnivores in the population does not change substantially. This is in contrast to the increase in length observed with increasing depth, which is caused mainly by the omnivores becoming larger.

The considerably larger mean length of the calanoids off South West Africa is due to the more common occurrence of *Calanoides carinatus* (dominance off NW Africa = 4.16; off SW Africa = 34.5) and *Rhincalanus*

nasutus (dominance off NW Africa = 0.33; off SW Africa = 6.0). This is probably causally related to the hydrographic conditions by the available food sources. SCHULZ et al. (1977) reports that, due to the topography of the shelf, off South West Africa fresh upwelled water penetrates directly into the coastal region, whereas off North West Africa the upwelling water ages and becomes mixed before reaching the coast. It must be assumed that larger diatoms grow in fresh upwelled water than in older mixed water.

In the shelf region and the subsequent regions influenced by upwelling the calanoid populations off both North West and South West Africa are composed mainly of herbivores which, because of their generally high abundance, can be consumed directly by fishes. In other words in these regions we have PARSONS and BRASSEUR's (1970) generalized food chain, microphytoplankton → macrozooplankton → fish, in contrast to the so called oceanic food chain, nanophytoplankton → microzooplankton → macrozooplankton → fish.

Trophic structure

It is well known that in pelagic communities the proportion of predacious forms increases with increasing age of the community. The relationship between diversity and carnivores is positive, whereas between diversity and herbivores and omnivores it is negative BRAINBRIDGE 1972; BINET 1973, 1978; LONGHURST 1967; TIMONIN 1971). According to MENGE and SUTHERLAND (1976) the structures of simple communities (those in the SD_I, TK and ND shelf water types in our case) are governed by inter- and intraspecific competition, the predator-prey relationship gradually gaining in weight as the community matures.

Our data show that except in the SACW/SD₀ and, to some extent, in the NACW and TO the carnivores play only a very minor role in terms of both abundance and biomass because they scarcely exceed the 10% limit. If, however, the cyclopoids are included, the

situation must be viewed differently because most cyclopoids live predaciously.

The percentages of the populations in the different water types accounted for by cyclopoids (related to total copepod abundance) are given below:

SACW/SD ₀	29%	NACW	42.4%
SD _I	8.7%	ND	37.6%
SD _{II}	23.1%	ND shelf	20.3%
TK	14.1%	SW Africa	24.3%
TO	26.4%		

The proportions of cyclopoids in the young communities inhabiting the SD_I and TK are thus low. The relative large properties in the ND shelf water and off South West Africa result mainly from fairly large numbers of oithonids, whereas the Oncaeidae are more typical of older populations (SACW, NACW, ND, TO). From the ecological standpoint it seems improbable that the numerous oithonids are all predacious.

Production biological aspects

To judge from the results obtained by BINET (1977), BINET et SUISSE DE SAINT CLAIRE (1975), GAUDY (1972), KLEIN-BRETELIER (1980), LANDRY (1978), LAWSON and GRICE (1970, 1973), MENSAH (1974), MULLIN and BROOKS (1967), NEWBURY and BARTHOLOMEW (1976), PETIT and COURTIERS (1976), SUHARAJA and KRISHNAMURTHY (1972), TRANTER and ABRAHAM (1971) and UYE (1980) it can be assumed that under the effect of optimum abiotic and biotic factors the generation time of small calanoid species is about three weeks and for larger ones it will be about four weeks. Off North West Africa productivity is highest at water temperatures of 19–20 °C. At higher mean temperatures the interval between generation will become shorter, BINET (1977), for instance, counting 25 generations of *Temora stylifera* in 14 months, i.e. one generation every 17 days, off the Ivory Coast.

If seasonal temperature variations are taken into account, it is possible to estimate the number of generations to be expected in a given region when the duration of upwelling

in the region concerned is known. This yields the following picture:

Species	Number of generations per year		
	Nouak-chott	Cap Vert	Cap Roxo
<i>Calanoides carinatus</i>	7—8	5—6	3
<i>Paracalanus "parvus"</i>	15—20	12—15	10—12
<i>Centropages chierchiai</i>	10—11	ca. 8	3—4
<i>Temora stylifera</i>	ca. 15	ca. 12	ca. 10

It can be assumed that the first maximum in the calanoid population will appear some two or three weeks after upwelling, and this will consist mainly of *Calanoides carinatus*. At the same time, but possibly also slightly earlier or later, *Paracalanus "parvus"* will reach its maximum, and this will be followed by the maxima of *Centropages chierchiai*, *Temora stylifera*, and *T. turbinata*.

Table 2
List of calanoid species recorded off North West and South West Africa

	NW-Africa	SW-Africa
Calanidae		
01. <i>Calanus helgolandicus</i> (CLAUS, 1863)	+	
02. <i>Calanus tenuicornis</i> DANA, 1849	+	
03. <i>Nannocalanus minor</i> (CLAUS, 1863)	+	+
04. <i>Calanoides carinatus</i> (KRØYER, 1849)	+	+
05. <i>Neocalanus gracilis</i> (DANA, 1849)	+	
06. <i>Neocalanus robustior</i> (GIESBRECHT, 1888)	+	+?
07. <i>Undinula vulgaris</i> (DANA, 1849)	+	
Eucalanidae		
08. <i>Eucalanus hyalinus</i> (CLAUS, 1866)	+	

	NW-Africa	SW-Africa
09. <i>Eucalanus sewelli</i> FLEMINGER, 1973	+	
10. <i>Eucalanus crassus</i> GIESBRECHT, 1888	+	
11. <i>Eucalanus subtenis</i> GIESBRECHT, 1888	+	
12. <i>Eucalanus monachus</i> GIESBRECHT, 1888	+	
13. <i>Eucalanus pileatus</i> GIESBRECHT, 1888	+	
14. <i>Rhincalanus cornutus</i> (DANA, 1849)	+	
15. <i>Rhincalanus nasutus</i> GIESBRECHT, 1888	+	+
Paracalanidae		
16. <i>Acrocalanus andersoni</i> BOWMAN, 1958	+	
17. <i>Paracalanus aculeatus</i> GIESBRECHT, 1888	+	
18. <i>Paracalanus parvus</i> (CLAUS, 1863)	+	+
19. <i>Paracalanus scotti</i> FRÜCHTL, 1923	+	+
Calocalanidae		
20. <i>Ischnocalanus plumulosus</i> (CLAUS, 1863)	+	
21. <i>Calocalanus pavo</i> (DANA, 1849)	+	
22. <i>Calocalanus styliremis</i> GIESBRECHT, 1888	+	+
23. <i>Calocalanus contractus</i> FARRAN, 1926	+	
24. <i>Calocalanus tenuis</i> FARRAN, 1926	+	+
25. <i>Mecynocera clausi</i> THOMPSON, 1888	+	
Pseudocalanidae		
26. <i>Microcalanus pygmaeus</i> (G. O. SARS, 1900)	+	
27. <i>Clausocalanus arcuicornis</i> (DANA, 1849)	+	
28. <i>Clausocalanus lividus</i> FROST & FLEMINGER, 1968	+	
29. <i>Clausocalanus jobei</i> FROST & FLEMINGER, 1968	+	
30. <i>Clausocalanus paululus</i> FARRAN, 1926	+	
31. <i>Clausocalanus pergens</i> FARRAN, 1926	+	

Table 2 (continued)

	NW-Africa	SW-Africa		NW-Africa	SW-Africa
32. <i>Clausocalanus furcatus</i> (BRADY, 1883)	+		56. <i>Euchaeta hebes</i> GIESBRECHT, 1888	+	
33. <i>Ctenocalanus vanus</i> GIESBRECHT, 1888	+	+	57. <i>Euchaeta acuta</i> GIESBRECHT, 1892	+	
Spinocalanidae			58. <i>Euchaeta gracilis</i> SARS, 1905	+	
34. <i>Spinocalanus magnus</i> WOLFENDEN, 1904	+?		59. <i>Euchaeta paraconcinna</i> FLEMMINGER, 1957	+	
Aetideidae			Phaennidae		
35. <i>Aetideus armatus</i> (BOECK, 1872)	+	+?	60. <i>Phaenna spinifera</i> CLAUS, 1863	+	
36. <i>Aetideus acutus</i> FARRAN, 1929	+?		61. <i>Xanthocalanus</i> sp.	+	
37. <i>Aetideus arcuatus</i> (VERVOORT, 1949)	+		Scolecithricidae		
38. <i>Aetideus bradyi</i> SCOTT, 1909	+		62. <i>Scottocalanus securifrons</i> (SCOTT, 1894)	+	
39. <i>Aetideus giesbrechti</i> CLEVE, 1904	+		63. <i>Scottocalanus persecans</i> (GIESBRECHT, 1895)	+	
40. <i>Aetideopsis carinata</i> BRADFORD, 1969	+		64. <i>Scottocalanus helena</i> (LUBBOCK, 1856)	+	
41. <i>Aetideopsis armatus</i> (BOECK, 1872)	+		65. <i>Lophothrix frontalis</i> GIESBRECHT, 1895	+	
42. <i>Chiridius gracilis</i> FARRAN, 1908	+		66. <i>Lophothrix latipes</i> (T. SCOTT, 1894)	+	
43. <i>Chiridius poppei</i> GIESBRECHT, 1892	+		67. <i>Scaphocalanus curtus</i> (FARRAN, 1926)	+	
44. <i>Gaidius</i> sp.	+		68. <i>Scaphocalanus echinatus</i> (FARRAN, 1905)	+	
45. <i>Gaetanus miles</i> GIESBRECHT, 1888	+		69. <i>Scaphocalanus magnus</i> (SCOTT, 1894)	+	
46. <i>Gaetanus minor</i> FARRAN, 1905	+		70. <i>Scaphocalanus</i> sp.	+	
47. <i>Euchirella curticauda</i> GIESBRECHT, 1888	+		71. <i>Scolecithricella abyssalis</i> (GIESBRECHT, 1888)	+	
48. <i>Euchirella messinensis</i> (CLAUS, 1863)	+		72. <i>Scolecithricella auropecten</i> (GIESBRECHT, 1892)	+	
49. <i>Euchirella pulchra</i> (LUBBOCK, 1856)	+		73. <i>Scolecithricella ctenopus</i> (GIESBRECHT, 1888)	+	
50. <i>Euchirella rostrata</i> (CLAUS, 1866)	+		74. <i>Scolecithricella marquesae</i> VERVOORT, 1965	+	
51. <i>Euchirella splendens</i> VERVOORT, 1963	+		75. <i>Scolecithricella ovata</i> (FARRAN, 1905)	+	
52. <i>Chirundina streetsii</i> GIESBRECHT, 1895	+		76. <i>Scolecithricella profunda</i> (GIESBRECHT, 1892)	+	
53. <i>Undeuchaeta plumosa</i> (LUBBOCK, 1856)	+		77. <i>Scolecithricella viitata</i> (GIESBRECHT, 1892)	+	
54. <i>Undeuchaeta major</i> GIESBRECHT, 1888	+		78. <i>Scolecithrix danae</i> (LUBBOCK, 1856)	+	+
Euchaetidae			79. <i>Scolecithrix bradyi</i> GIESBRECHT, 1888	+	
55. <i>Euchaeta marina</i> (PRESTANDREA, 1833)	+				

Table 2 (continued)

	NW- Africa	SW- Africa		NW- Africa	SW- Africa
Centropagidae			102. <i>Lucicutia clausi</i> (GIESBRECHT, 1889)	+	
80. <i>Centropages furcatus</i> (DANA, 1849)	+		103. <i>Lucicutia ovalis</i> WOLFENDEN, 1906	+	
81. <i>Centropages chierchiaie</i> GIESBRECHT, 1889	+		Heterorhabdidae		
82. <i>Centropages brachiatus</i> (DANA, 1849)		+	104. <i>Heterorhabdus robustus</i> FARRAN, 1908	+	
83. <i>Centropages bradyi</i> WHEELER, 1899	+		105. <i>Heterorhabdus spinifrons</i> (CLAUS, 1863)	+	
84. <i>Centropages violaceus</i> (CLAUS, 1863)	+		106. <i>Heterorhabdus papilliger</i> (CLAUS, 1863)	+	
Pseudodiaptomidae			107. <i>Heterostylites longicornis</i> (GIESBRECHT, 1889)	+	
85. <i>Pseudodiaptomus serricaudatus</i> (T. SCOTT, 1894)	+		Augaptilidae		
Temoridae			108. <i>Haloptilus longicornis</i> (CLAUS, 1863)	+	
86. <i>Temora stylifera</i> (DANA, 1849)	+		109. <i>Haloptilus paralongicirrus</i> PARK, 1970	+	
87. <i>Temora longicornis</i> (MÜLLER, 1792)	+		110. <i>Haloptilus ornatus</i> (GIESBRECHT, 1892)	+	
88. <i>Temora turbinata</i> (DANA, 1849)	+		111. <i>Haloptilus fons</i> FARRAN, 1908	+	
89. <i>Temoropia mayumbaensis</i> T. SCOTT, 1894	+		112. <i>Haloptilus acutifrons</i> (GIESBRECHT, 1892)	+	
Metridiidae			113. <i>Augaptilus longicaudatus</i> (CLAUS, 1863)	+	
90. <i>Metridia princeps</i> GIESBRECHT, 1889	+		Arietellidae		
91. <i>Metridia lucens</i> BOECK, 1864	+	+	114. <i>Phyllopus helgae</i> FARRAN, 1908	+	
92. <i>Metridia venusta</i> GIESBRECHT, 1889	+		Candaciidae		
93. <i>Pleuromamma xiphias</i> (GIESBRECHT, 1889)	+		115. <i>Paracandacia simplex</i> (GIESBRECHT, 1889)	+	
94. <i>Pleuromamma abdominalis</i> (LUBBOCK, 1856)	+		116. <i>Candacia armata</i> (BOECK, 1872)	+	
95. <i>Pleuromamma robusta</i> (DAHL, 1893)	+		117. <i>Candacia bipinnata</i> (GIESBRECHT, 1889)	+	
96. <i>Pleuromamma quadrungulata</i> (DAHL, 1893)	+		118. <i>Candacia cheirura</i> CLÈVE, 1904		+
97. <i>Pleuromamma gracilis</i> (CLAUS, 1863)	+		119. <i>Candacia curta</i> (DANA, 1849)	+	
98. <i>Pleuromamma piseki</i> FARRAN, 1929	+		120. <i>Candacia ethiopia</i> (DANA, 1849)	+	
99. <i>Pleuromamma borealis</i> (DAHL, 1893)	+		121. <i>Candacia longimana</i> (CLAUS, 1863)	+	
Lucicutiidae			122. <i>Candacia pachyactyla</i> (DANA, 1849)	+	
100. <i>Lucicutia flavicornis</i> (CLAUS, 1863)	+		123. <i>Candacia paenelongimana</i> FLEMING & BOWMAN, 1956	+	
101. <i>Lucicutia gemina</i> FARRAN, 1926	+		124. <i>Candacia varicans</i> (GIESBRECHT, 1892)	+	

Table 2 (continued)

	NW- Africa	SW- Africa
Pontellidae		
125. <i>Pontella securifer</i> BRADY, 1883	+	
126. <i>Labidocera acutifrons</i> (DANA, 1849)	+	
127. <i>Labidocera nerii</i> (KRØYER, 1849)	+	
128. <i>Pontellina plumata</i> (DANA, 1849)	+	
129. <i>Pontellopsis brevis</i> (GIESBRECHT, 1889)	+	
130. <i>Pontellopsis villosa</i> BRADY, 1883	+	
131. <i>Anomalocera patersoni</i> (TEMPLETON, 1837)	+	
Acartiidae		
132. <i>Acartia clausi</i> GIESBRECHT, 1889	+	
133. <i>Acartia danae</i> GIESBRECHT, 1889	+	
134. <i>Acartia negligens</i> DANA, 1849	+	
135. <i>Acartia plumosa</i> T. SCOTT, 1894	+	
136. <i>Acartia africana</i> STEUER, 1915		+

References

- BAINBRIDGE, V. (1972): The Zooplankton of the gulf of Guinea. — Bull. Mar. Ecol. 8, 61—97
- BINET, D. (1970): Aperçu sur les variations saisonnières du zooplancton et plus particulièrement des copépodes du plateau continental de Pointe-Noire (Congo). Doc. Sc. Centre ORSTOM Pointe-Noire n° sér. N° 8, 109 p.
- (1972): Variation des biovolumes de zooplancton du plateau continental entre le Cap des Palmes et le Cap des Trois Pointes. Doc. Scient.-C.R.O. Abidjan., 3 (2), 60—93
- (1973): Note sur l'évolution des populations des copépodes pélagiques de l'upwelling Mauretaniien (mars-avril 1972). Doc. Scient. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan, Vol. 4, 77—90
- (1977): Cycles biologiques et migrations ontogéniques chez quelques copépodes pélagiques des aux ivoiriennes. Cah. ORSTOM, ser. Oceanogr., 15, 111—138

- (1978): Analyse globale des populations de copépodes pélagiques du plateau continental ivoirien. Cah. ORSTOM, ser. Oceanogr. 16, 19—61
- BINET, D. u. DESSIER, A. (1971): Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise I. Liste des espèces et notes écologiques. Cah. ORSTOM, ser. Oceanogr. 9, 411—457
- (1972): Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise. III. Diversité spécifique. Cah. ORSTOM, 10, 243—250
- BINET, D.; DESSIER, A.; GABORIT, M.; ROUX, M. (1972): Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise. II. Analyse des correspondances. Cah. ORSTOM, ser. Oceanogr. 10, 125—137
- BINET, D.; GABORIT, M.; ROUX, M. (1972): Copépodes pélagiques du plateau ivoirien. Utilisation de l'analyse des correspondances dans l'étude des variations saisonnières. Doc. Scient. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan, 3, 47—79
- BINET, D.; DE SAINTE CLAIRE, S. (1975): Le copépode planctonique Calanoides carinatus. Répartition et cycle biologique au large de la Côte d'Ivoire. Cah. ORSTOM, ser. Oceanogr., 12, 15—31
- CHROMOV, N. S. (1973): Distinguishing features in the distribution of some dominant species of copepods in the zones where the Northern Subtropical Circulation of the Atlantic waters comes in contact with the coasts (russ.). Proc. VNIRO, 84, 81—112
- DE DECKER, A. (1964): Observations on the ecology and distribution of Copepoda in the marine plankton of South Africa. Commerce and Industry. Invest. Rep., N° 49, pp. 1—33
- GAUDY, R. (1972): Contribution à l'étude du cycle biologique des copepodes pélagiques du Golfe de marseille. I. Tethys 3 (4), 921—942. II. Tethys 4 (1), 175—242
- HAGEN, E. (1974): Ein einfaches Schema der Entwicklung von Kaltwasserauftriebszellen vor der nordwestafrikanischen Küste. Beitr. Meereskunde 33, 115—126
- HARDING, G. C. H. (1974): The food of deep-sea copepods. J. mar. biol. Assoc. U.K. 54, 141—155
- HERBLAND, A.; LE BORGNE, R.; VOITURIEZ, B. (1974): Main physical and biological features of the Cape Timiris area (NW-Africa). CUEA-Newsletter, vol. 3, nr. 5, 10—13
- KLEIN-BRETELIER, W. C. M. (1980): Continuous breeding of marine pelagic copepods in the presence of heterotrophic dinoflagellates. Mar. Ecol.; Progr. Ser. 2, 229—233
- KUIPER, J. (1977): Development of North Sea coastal plankton communities in separate plastic bags under identical conditions. Mar. Biol. 44, 97—107

- LANDRY, M. R. (1977): A review of important concepts in the trophic organization of pelagic ecosystems. *Helgol. wiss. Meeresunters.* 30, 8—17
- (1978): Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 63, 77—119
- LAWSON, T. J. u. GRICE, G. D. (1970): The developmental stages of *Centropages typicus* Krøyer (Copepoda, Calanoida). *Crustaceana* 18, 187—209
- (1973): The developmental stages of *Paracalanus crassirostris* Dahl 1894. *Crustaceana* 24, 43—56
- LONGHURST, A. R. (1967): Diversity and trophic structure of zooplankton communities in the Californian Current. *Deep Sea Res.* 14, 393—408
- MARGALEF, R. (1960): Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. in: A. A. BUZZATI-TRAVERSO, *Perspektives in marine biology*, pp. 323—349
- (1967): The food web in the pelagic environment. *Helgol. wiss. Meer.* 15, 548—559
- (1971): The pelagic ecosystem of the Caribbean Sea. in: "Symp. on Investig. and Resources of the Caribb. and adjacent Regions". UNESCO, Paris, pp. 483—498
- MARGALEF, R. (1972): Fitoplancton de la región de afloramiento del Noroeste de Africa, I. Pigmentos y producción Res. Exp. Cient. B/O Cornide 1, 23—51
- (1973): Fitoplancton marino de la región de afloramiento del NW de Africa. II. Comparación y distribución del fitoplancton Res. Exp. Cient. B/O Cornide 2, 65—94
- (1978): Phytoplankton communities in upwelling areas. The example of NW-Africa. *Oecologia aquatica* 3, 97—132
- MARQUES, E. (1974): Contribuição para o conhecimento dos copépodos marinhos de Cabo Verde (Ilhas: Brava, Fogo, Santiago e maio). 1. part — Copepoda Calanoida. *Garcia de Orta, Ser. Zool.*, 3 (1), p. 7—20
- MENGE, B. A.; SUTHERLAND, J. P. (1976): Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *Americ. Natur.* 110, 351—360
- MENSAH, M. A. (1969): Zooplankton occurrence over the shelf of Ghana. *Proc. symp. oceanogr. fish. res. trop. Atlantic*, 1966, 241—254
- (1974a): The occurrence of the marine copepod *Calanoides carinatus* (Krøyer) in Ghanaian waters. *Ghana J. Sci.* 14 (2), 147—166
- (1974b): The reproduction and feeding of the marine copepod *Calanoides carinatus* (Krøyer) in Ghanaian waters. *Ghana J. Sci.* 14, 167—191
- MULLIN, M. M.; BROOKS, E. R. (1967): Laboratory culture, growth rate, and feeding behavior of a planktonic marine copepod. *Limnol. Oceanogr.* 12, 657—666
- NEHRING, D.; SCHEMAINDA, R.; SCHULZ, S. (1974): Beiträge der DDR zur Erforschung der küstennahen Wasserauftriebsprozesse im Ostteil des nördlichen Zentralatlantiks. I, IV: Das ozeanographische Beobachtungsmaterial der Meßfahrt vom 7. 6.—7. 9. 1972. *Geod. Geoph. Veröff. R. IV*, H. 12, 61 S.
- (1975): Beiträge der DDR zur Erforschung der küstennahen Wasserauftriebsprozesse im Ostteil des nördlichen Zentralatlantiks. Teil Vb: Das ozeanographische Beobachtungsmaterial des Reiseabschnitts vom 4. 2.—18. 4. 1973. *Geod. Geoph. Veröff. R. IV*, H. 15, 52 S.
- NEWBURY, T. K.; BARTHOLOMEW, E. F. (1976): Secondary production of microcopepods in the southern eutrophic basin of Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii Islands. *Pacific Science* 30, 373—384
- PARSONS, T. R.; LE BRASSEUR, R. J. (1970): The availability of food to different trophic levels in the marine food chains. In "Marine food chains". Ed. STEELE, Edbg., p. 325—343
- PETIT, D.; COURTIES, C. (1976): Calanoides carinatus (Copépepe pelagique) sur le plateau continental congolais I. *Cah. ORSTOM, ser. Oceanogr.* 14, 177—199
- ROBERSTON, S. B.; FROST, B. W. (1977): Feeding by an omnivorous planktonic copepod *Aetideus divergens* Bradford. *J. exp. mar. biol. ecol.* 29, 231—244
- SCHEMAINDA, R. (1974): Studie über die potentielle jahreszeitliche Meridionalverschiebung des Wasserauftriebsgebietes vor SW-Afrika. Unveröff. Bericht, Warnemünde, 26 S.
- SCHEMAINDA, R.; NEHRING, D.; SCHULZ, S. (1975): Ozeanologische Untersuchungen zum Produktionspotential der nordwestafrikanischen Wasserauftriebsregion 1970—1973. *Geod. Geoph. Veröff. R. IV*, H. 16, 88 S.
- SCHULZ, S.; BRÜGMANN, L.; HAGEN, E.; NEHRING, D.; POSTEL, L.; WOLF, G. (1977): Ergebnisse ozeanologischer Untersuchungen vom FS „A. v. Humboldt“ zu Prozessen des küstennahen Kaltwasserauftriebs und seinen Folgeerscheinungen auf dem Schelf vor Namibia im Okt./Nov. 1976. Unveröff. Bericht, Warnemünde, 160 S.
- SCHULZ, S.; SCHEMAINDA, R.; NEHRING, D. (1975): Beiträge der DDR zur Erforschung der küstennahen Wasserauftriebsprozesse im Ostteil des nördlichen Zentralatlantiks. Teil Va: Das ozeanographische Beobachtungsmaterial des Reiseabschnitts vom 16. 11. 72—3. 2. 73. *Geod. Geoph. Veröff. R. IV*, H. 14, 79 S.
- (1977): Beiträge der DDR zur Erforschung der küstennahen Wasserauftriebsprozesse im Ostteil des nördlichen Zentralatlantiks. T. VI: Das ozeanographische Beobachtungsmaterial der Meßfahrt vom 26. 4.—18. 7. 1974. *Geod. Geograph. Veröff. R. IV*, H. 21, 70 S.
- SEGUIN, G. (1966): Contribution à l'étude de la biologie du plancton de surface de la baie de Dakar (Sénégal). *Bull. J.F.A.N.* 28, ser. A, 1—90
- (1966): Sur le zooplancton recueilli par le Coriolis au large des cotes d'Afrique occidentale. *Bull. J.F.A.N.* 28, ser. A.N. 4, 1332—1355
- (1970): Zooplancton d'Abidjan (Cote d'Ivoire). Cycle annuel (1963—1964). Etude qualitative et quantitative. *Bull. de l'J.F.A.N.* 32 (A, 3), 607—663
- (1973): Cycles comparés du zooplancton dans l'ouest Africain et la Méditerranée sud-occidentale. *Univ. Scien. et Techn. Lille (Thèse)* № 282, 1—168
- SEMINA, H. J. (1972): The size of phytoplankton cells in the Pacific ocean. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 57, 177—205
- SEMINA, H. J.; TARKHOVA, J. A.; NGOC AN, T. (1976): Different patterns of phytoplankton distribution, cell size, species composition and abundance. *Mar. Biol.* 17, 389—395
- SHMELEVA, A. A. (1965): Weight characteristics of the zooplankton of the Adriatic Sea. *Bull. Inst. oceanogr. Monaco*, Vol. 65, № 1351, pp. 24
- STEELE, J. H.; FROST, B. W. (1977): The structure of plankton communities. *Phil. Trans. Roy Soc. London*, B, 280, Nr. 976, 485—534
- SUBHARAJA, R. C.; KRISHNAMURTHY, K. (1972): Ecological aspects of plankton production. *Marine Biology* 14, 25—31
- THIRIOT, A. (1977): Peuplements zooplanctoniques dans les régions de remontées d'eau du littoral atlantique africain. *Doc. Scient. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan*, 8, 1, 1—72
- (1978): Zooplankton communities in the west african upwelling area. In: "Upwelling ecosystems". Ed. R. BOJE u. M. TOMCZAK, Berlin, pp. 32—61
- TIMONIN, A. G. (1971): The structure of planktonic communities of the Indian Ocean. *Marine Biology* 9, 281—289
- TRANter, D. J. (1968) (Ed.): Zooplankton sampling. *Monographs on oceanographic Methodology*, 2, 174 pp., Paris
- TRANter, D. J.; ABRAHAM, S. (1971): Coexistence of species of *Acartiidae* (Copepoda) in the Cochinchina backwater, a monsoonal estuarine lagoon. *Mar. Biol.* 11, 222—241
- TRANter, D. J.; SMITH, P. E. (1968): Filtration performance. in "Zooplankton sampling", Paris, pp. 27—56
- TSCHISLENKO, L. L. (1968): Nomogrammy dlja opredelenija vesa vodnyh organizmov po razmeram u forme tela (morskoj mezibentos i plankton). Leningrad, 106 S.
- UNTERÜBERBACHER, H. K. (1964): Zooplankton studies in the waters off Walvis Bay, with special reference to the copepoda. in "The Pilchard of South West Africa". *Administr. SW-Africa, Marine Res. Laboratory/Investig. Rep.* 11, 1—42
- UYE, S. (1980): Development of neritic copepods *Acartia clausi* and *A. steueri* I, II. *Bull. Plankton Soc. Japan* 27, 1—9, 11—18
- VIVES, F. (1974): Le zooplancton et les masses d'eau des environs de Cap Blanc. *Tethys* 6, 313—318
- VIVES, F. (1978): Sur les copepodes de la région CINECA (parties nord et centrale). *Sympos. sur le Courant des Canaries: Uwelling et Ressources*, Vivantes, № 49, pp. 1—17
- WOLF, G. (1978): Eine physikalische Charakteristik der Wassermassen und Wasserarten im potentiellen Fischereigebiet vor NW-Afrika. Unveröff. Bericht, Warnemünde, 45 S.
- WOLF, G. u. KAISER, W. (1978): Über den Jahreszyklus der T-S-Eigenschaften quasipermanenter Wasserarten und Variationen produktionsbiologischer Parameter auf dem Schelf vor Cap Blanc. *Geod. Geoph. Veröff. R. IV*, H. 24, 81 S.

Final version of the paper: 30. 6. 1983

Address of the author:
Dr. ULRICH BRENNING
Wilhelm-Pieck-Universität
Sektion Biologie
DDR-2500 Rostock
Freiligrathstr. 7/8

FRANK GEORGI

Verteilung und Beschaffenheit des Sestons in inneren Küstengewässern der DDR (Darß-Zingster Boddengewässer) sowie der westlichen und mittleren Ostsee unter besonderer Berücksichtigung der Wasseraustauschprozesse zwischen beiden Systemen

Mit 4 Abbildungen und 6 Tabellen

Zusammenfassung: In den Jahren 1978 bis 1981 wurden Untersuchungen zur Quantität und Qualität des Sestons in den Darß-Zingster Boddengewässern durchgeführt. Im einzelnen werden Sestongehalt (als Trockenmasse pro Liter), Detritus- und Planktonanteil (in %) sowie die Partikelgrößenverteilung vorgestellt. Diese Angaben werden durch Untersuchungen zur Sestonverteilung der Jahre 1980 und 1981 in der westlichen und mittleren Ostsee ergänzt. Zur Quantifizierung der Wasseraustauschprozesse zwischen beiden Systemen wird eine Bilanzrechnung über den Sestontransport aufgestellt.

Im Küstengebiet der DDR werden Sestongehalte von etwa $3 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ festgestellt; die Konzentration des suspendierten Materials im Bodden steigt mit zunehmender Entfernung von der Ostsee von durchschnittlich $13 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ auf der östlichsten Untersuchungsstation bis $65 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ im Saaler Bodden an. Der Detritusanteil am Seston beträgt im Mittel 85%, etwa zwei Drittel der Planktontrockenmasse werden durch das Phytoplankton repräsentiert. Das Partikelgrößenspektrum wird durch die Dominanz (>75%) von Teilchen $>0 \dots 5 \mu\text{m}$ geprägt.

Die Abhängigkeit der Parameter von meteorologischen und hydrographischen Bedingungen wird diskutiert.

Abstract: Seston studies were conducted in the Darss-Zingster Bodden system from 1978 to 1981 and in the Baltic Sea (1980/1981). Data are presented for seston concentrations expressed as dry weight per litre, for the content of detritus and plankton (in %) and the particle size distribution. To quantify the water exchange processes between the boddens and the Baltic a balance on the seston transport is considered.

In the Baltic coastal waters of the GDR seston values from about $3 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ are recorded; the concentration of the suspended matter in the bodden system increased with increasing distance from the Baltic from about $13 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ at the most eastern station to $65 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ in the Saaler Bodden. The detritus content is 85% in average, about two thirds of the whole plankton is phytoplankton. The particle

size spectrum shows a dominance (>75%) of particles in the range $>0 \dots 5 \mu\text{m}$. The dependence of these parameters on meteorological and hydrographical conditions is discussed.

Резюме: В годах 1978—1981 были проведены исследования о качестве и количестве сестона в водах Дарсс—Цингстер Бодден. Представлены содержание сестона (сухой вес на литр), доля детрита и планктона (%) и также распределение частиц по величине. Данные дополняются распределением сестона в Балтике в годах 1980—81. С целью квантифицирования обмена воды между обеими системами балансировали транспорт сестона.

В прибрежных зонах концентрация сестона в среднем $3 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$. В водах боддена она растёт от $13 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ в восточных районах до $65 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ в Заалер Бодден. Доля детрита в среднем 85%. Приблизительно 66% сухой биомассы планктона состоит из фитопланктона. Преобладают частицы с диаметром $>0 \dots 5 \text{ мк м}$. Дискутируется зависимость параметров от метеорологических и гидрологических условий.

1. Einleitung

Übergangsbereiche vom Süßwasser zum Meer zeichnen sich durch hohe Raten der Primärproduktion und hohe Sestonkonzentrationen aus, wobei der Hauptteil des suspendierten Materials in Form von Detritus vorliegt. Der organische Detritus stellt eine bedeutende potentielle Stoff- und Energiequelle für filtrierende Organismen des Pelagials dar und steht besonders in Flachgewässern, die wie die Darß-Zingster Boddengewässer in ihrem hydrographischen Aufbau weder thermisch noch halin geschichtet sind, durch Absinken sowie wind- und strömungsreduzierte Resuspendierung in enger Wechselwirkung mit der oberen

Sedimentschicht, so daß sich seine nahrungsbio-
logische Bedeutung auch auf sediment-
fressende Tiere des Benthals erstreckt. Gleich-
zeitig werden durch das Seston die Licht-
verhältnisse im Gewässer und somit die Be-
dingungen für die Photosynthese verändert.

Die hydrographischen Verhältnisse in den
Darß-Zingster Boddengewässern werden
durch die Wasseraustauschprozesse mit der
vorgelagerten Ostsee geprägt, was sich sowohl
in Nährstoff- und Salinitätsänderungen als
auch in einer großen Variabilität der Seston-
konzentrationen dokumentiert. Bei kräftigen
Ausstromlagen werden darüber hinaus be-
trächtliche Mengen Boddenseston in die vor-
gelagerte Ostsee transportiert.

Ausgehend von diesen Sachverhalten sollen
im folgenden Ergebnisse einer quantitativen
und qualitativen Sestonanalyse in den Darß-
Zingster Boddengewässern und der Ostsee
sowie Daten über den Sestontransport zwi-
schen beiden Systemen mitgeteilt werden, die
im Rahmen umfangreicher komplex-ökologi-
scher Untersuchungen in den inneren Kü-
stengewässern (vgl. SCHLUNGBAUM, 1978) ge-
wonnen wurden.

2. Das Untersuchungsgebiet

Die Darß-Zingster Boddengewässer stellen
vier durch Wasseraustauschvorgänge eng mit-
einander verbundene Wasserbecken mit einer
Gesamtfläche von ca. 197 km² und einem Vo-
lumen von 397 · 10⁶ m³ dar. Die mittlere
Wassertiefe ist lediglich 1,7 m (maximal 12 m).
Das Gewässer hat im Norden eine schmale
Verbindung zur Ostsee. Der durch den stän-
digen Wechsel von Ein- und Ausstromlagen
induzierte Wasseraustausch mit der See
schwankt in Abhängigkeit von den jeweiligen
Pegelständen an der Außenküste und dem
gesamten Witterungsgeschehen erheblich. Bei
Einstrom gelangt salzreiches, nährstoff- und
partikelarmes Ostseewasser in die Bodden,
bei Ausstrom erfolgt ein Transport salzärme-
ren, aber nährstoff- und sestonreichen Was-
sers in die vorgelagerte See.

Das Brackwasser der Darß-Zingster Bod-
dengewässer hat oligo- bis mesohalinen Cha-
rakter. Mit zunehmender Entfernung von der
Ostsee nimmt der Salzgehalt in den Bodden
von 9 ... 12‰ (vorgelagerte See) bis auf 1 bis
2‰ (Saaler Bodden) ab, wobei es in Ab-

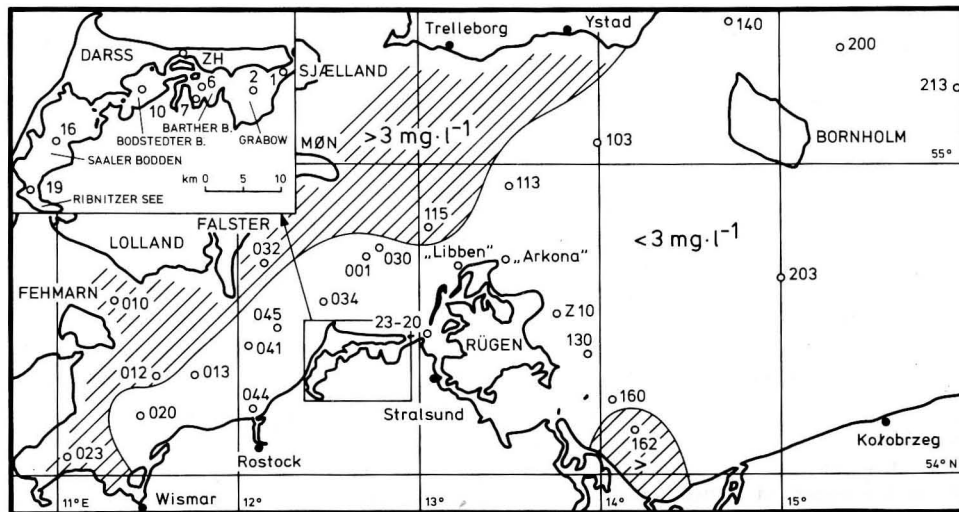


Abb. 1
Die westliche und mittlere Ostsee sowie die Darß-Zingster Boddengewässer mit den Probenahmestationen und einer Isoplethe zur Veranschaulichung der horizontalen Sestonverteilung in der Ostsee

hängigkeit der Stromlagenintensität in den
einzelnen Gewässerteilen zu erheblichen Salz-
gehaltsänderungen kommt.

Die Analyse der Sestonverteilung in der
Ostsee blieb auf das Gebiet zwischen Feh-
marn Belt/Lübecker Bucht und dem Born-
holmbecken beschränkt.

In Abb. 1 sind die beiden Untersuchungs-
gebiete und die entsprechenden Probenahme-
stationen dargestellt.

3. Material und Methoden

Zur Bestimmung der Sestontrockenmasse
(Seston-TM) wurden entweder mit einem Hy-
drobios-Wasserschöpfer (Ostsee) oder einem
Ruttner-Schöpfer Wasserproben entnommen.
Für den Boddenbereich gelangen nur Daten
aus 0,5 ... 1 m Tiefe zur Auswertung. In der
Mehrzahl der Fälle wurden die Proben analog
der Phytoplanktonfixierung mit einigen Tropfen
Jod/Kaliumjodid-Lösung versetzt, so daß
Veränderungen des partikulären Materials
ausgeschlossen werden können. Die erhalte-
nen Werte sind gut reproduzierbar, nach
14 Tagen wurde ein maximaler Unterschied
von 5% festgestellt.

Die Seston-TM wurde mittels Filtration
durch Membranfilter (Synpor [6]; 0,40 µm
Porenweite) bekannter Masse bestimmt. Da-
für wurden 10 ... 100 ml Probenwasser filtri-
ert und anschließend mit 3 ml *aqua dest.* nach-
gespült. Die Filter wurden 24 h bei 60 °C
getrocknet, im Exsikkator abgekühlt und an-
schließend gewogen; die Seston-TM ergibt
sich durch Differenzbildung. Ferner wurde
durch einige Filter anstatt Probenwasser *aqua
dest.* filtriert, welche als Kontrollfilter zur
Korrektur dienen. Alle TM-Angaben erfol-
gen einheitlich in mg · l⁻¹. Alle verwendeten
Filter mußten einer Vorbehandlung unter-
zogen werden, da Synpor-Filter die Forderung
nach einer für diese Bestimmungen notwen-
digen Gewichtskonstanz nicht erfüllen (vgl.
GEORGI et al., 1980).

Der Detritusgehalt wurde durch Differenz-
bildung aus Seston-TM und Plankton-TM
(Phyto-, Zoo- und Bakterioplankton) ermit-

telt, wobei für das Verhältnis Lebendmasse/
Trockenmasse des Planktons von HEERKLOSS
und VIETINGHOFF (1981) mitgeteilte Biomasse-
äquivalente verwendet wurden.

Zur Ermittlung der Partikelgrößenvertei-
lung im Seston wurde von vier Stationen
unterschiedlicher hydrographischer Beeinflus-
sung jeweils 100 ml Wasser entnommen, sofort
mit Jod/Kaliumjodid-Lösung fixiert und einige
Tage erschütterungsfrei bis zur vollständigen
Sedimentation des partikulären Materials
aufgestellt. Unter dem Mikroskop wurden aus
einigen Tropfen sedimentierten Sestons 500
Teilchen pro Probe vermessen. Bei unregel-
mäßig geformten Teilchen fand der kleinere
Durchmesser Berücksichtigung, da nach
SPITTLER (1976) vorzusetzen ist, daß mi-
krophage Organismen Nahrungspartikel in
Richtung der Längsachse aufnehmen. Unter
nahrungsbio- logischen Gesichtspunkten wurde
das Partikelspektrum in vier Größenklassen
eingeteilt:

- I >0 ... 5 µm
- II >5 ... 20 µm
- III >20 ... 50 µm
- IV >50 µm

4. Ergebnisse

Menge und Verteilung partikulärer Substan-
zen im Gewässer hängen von einer Reihe Fak-
toren ab, wofür mit Gewässertyp, Schichtung,
Bioproduktion, Resuspendierung abgelager-
ter Materials, Strömungen und allochthonem
Eintrag nur die wichtigsten genannt seien. In
Abhängigkeit dieser Faktoren kann der
Sestongehalt im Gewässer in weiten Grenzen
variieren.

4.1. Sestonverteilung in der westlichen und mittleren Ostsee

Die Ergebnisse wurden auf vier Reisen ge-
wonnen. Infolge unterschiedlicher Aufgaben-
stellungen war es nicht möglich, die ausge-
wählten Stationen auf allen Reisen zu bear-
beiten. Für die Mehrzahl der Stationen liegen

Tabelle 1
Sestongehalte ausgewählter Stationen der westlichen und mittleren Ostsee

Station	März 80	Juni 80	Juli 80	März 81	Mittel
023	—	2,8	8,4	4,4	5,2
020	—	0,80	—	3,7	2,2
010	1,8	7,6	3,6	—	4,3
012	4,0	—	—	—	4,0
013	2,2	1,8	4,5	—	2,8
044	—	—	—	2,3	2,3
041	1,6	—	—	3,2	2,4
046	2,7	—	—	2,8	2,8
001	—	—	—	2,0	2,0
034	—	0,36	3,3	—	1,8
032	—	2,0	4,01	—	3,0
030	3,3	—	—	—	3,3
103	0,45	—	—	—	0,45
113	2,0	1,6	3,2	—	2,3
„Arkona“	1,6	—	—	—	1,6
„Libben“	—	—	—	2,1	2,1
115	—	—	—	3,8	3,8
130	3,0	—	—	2,6	2,8
160	2,3	—	—	2,4	2,4
162	2,1	6,8	—	1,9	3,6
Z-10	—	—	—	2,9	2,9
140	0,96	—	—	—	0,96
200	2,6	—	—	—	2,6
203	1,2	—	—	—	2,3
213	2,4	1,4	—	—	1,9

zwei Messungen vor, insgesamt wurden 25 Stationen erfaßt. Die Untersuchungen fanden zu unterschiedlichen Jahreszeiten statt; zweimal im Spätwinter (März 1980 und März 1981) und zweimal im Sommer (Juni und Juli 1980). Die ermittelten Sestongehalte liegen im Bereich $0,45 \dots 8,40 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$, die deutlich höheren Einzelwerte wurden im Juni und Juli registriert. Um eine gewisse Übersicht über das vorhandene Datenmaterial zu erhalten, wurden die Werte, soweit möglich, gemittelt (Tab. 1). Auf die zur Zeit der Probenahme herrschenden Salz- und Temperaturverhältnisse soll nicht eingegangen werden.

Im März 1980 wurde an ausgewählten Stationen die Vertikalverteilung des Sestons untersucht. Die vertikale Verteilung ist wie die horizontale sehr variabel; es gibt Stationen, an denen der Sestongehalt von der Oberfläche zur Tiefe nur geringen Schwankungen unter-

worfen ist (010 und 113), während auf anderen Stationen ein deutlicher Anstieg von der Oberfläche zum Grund hin registriert wurde (013, 041 und 103). Allgemein läßt sich unterhalb der zu dieser Zeit deutlich ausgeprägten thermo-halinen Sprungschicht eine mehr oder weniger deutliche Erhöhung der Sestongehalte feststellen, besonders aber in unmittelbarer Grundnähe (letzte Tiefenstufe 1 ... 2 m über Grund). Die Ergebnisse dieser Analyse einschließlich der Salzgehalts- und Temperaturregistrierung sind in Tab. 2 zusammengefaßt.

4.2. Horizontale Sestonverteilung in den Darß-Zingster Boddengewässern

Wie bereits einleitend erwähnt, werden die hydrographischen Verhältnisse in den Boddengewässern weitgehend vom Einfluß der

Tabelle 2
Ergebnisse einer Vertikalanalyse zur Sestonverteilung in der westlichen und mittleren Ostsee (März 1980)

Station	Tiefe m	Salz- gehalt ‰	Wasser- temperatur °C	Seston-TM
				$\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$
010	1	16,33	0,80	1,8
	20	19,92	1,60	1,6
012	1	12,86	0,68	4,0
	20	16,50	1,48	6,0
013	1	13,86	0,60	2,2
	20	18,68	1,61	8,0
041	1	15,18	0,83	1,6
	20	18,35	1,54	11,7
030	1	11,64	0,70	3,3
	20	16,01	1,29	5,9
103	1	8,41	0,51	0,40
	20	9,76	0,76	0,10
	40	22,20	2,16	2,4
113	1	8,96	0,60	1,9
	20	9,42	0,67	2,0
	40	13,54	1,16	2,2
140	1	7,93	0,54	1,0
	20	7,81	0,64	0,9
	70	7,12	1,98	0,8
213	1	8,17	1,04	2,4
	20	8,07	1,04	1,0
	90	16,02	6,92	2,0
203	1	—	0,99	1,2
	20	—	1,02	1,0
	47	—	1,28	1,9

vorgelagerten Ostsee geprägt. Dieser Einfluß erstreckt sich auch auf die Sestonverteilung, wobei mit zunehmender Entfernung der See neben der Salinitätsabnahme ein Anstieg der Sestongehalte von durchschnittlich $12,8 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ auf der östlichsten Station (Meßpunkt 23—20) bis $64,6 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ im Saaler Bodden (Station 16) festgestellt werden kann. Dieser Anstieg läßt sich pauschal sowohl auf eine durch Nährstoffhöhung und steigende Ausübung forcierte Bioproduktion als auch auf die Verringerung der Wasseraustauschprozesse in Richtung der inneren Bodden zurückführen. Im Ostteil des Boddens ist der Einfluß des Wasseraustausches weitaus bedeutsamer als der der Bioproduktion. Dies belegen erhebliche Unterschiede in der Sestonkonzentration, wofür zwei Extremwerte von Station 1 angeführt werden sollen:

- $3 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ nach langanhaltendem Einstrom (9,6‰ Salzgehalt)
- $84 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ bei starkem Ausstrom in einer durch die Schneeschmelze zusätzlich beeinflussten Situation.

In Tab. 3 sind alle mehrjährigen Mittel- und Extremwerte der Sestonanalyse sowie des Salzgehaltes der untersuchten Stationen zusammengefaßt.

Die wichtigste äußere, die Sestonkonzentration und -verteilung beeinflussende Größe

Tabelle 3
Mehrjährige Mittelwerte für Seston- und Salzgehalt der Stationen der Darß-Zingster Boddengewässer (\bar{x} — Mittel; n — Anzahl der Meßdaten; ZH — Zingst Hafen)

Station	Seston-TM ($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$)			Salzgehalt (‰)			Unter- suchungs- zeitraum
	\bar{x}	Min ... Max	n	\bar{x}	Min ... Max	n	
23—20	12,8	2 ... 28	41	7,9	5,3 ... 12,1	37	1979—81
1	19,0	3 ... 84	82	7,5	2,2 ... 13,0	67	1978—81
2	22,8	11 ... 90	79	6,5	3,2 ... 10,5	66	1978—81
6	36,6	8 ... 78	85	5,0	2,4 ... 9,0	72	1978—81
7	36,4	15 ... 74	55	4,8	2,2 ... 8,2	51	1978—81
ZH	39,9	7 ... 180	249	4,1	1,3 ... 9,7	240	1978—81
10	40,5	12 ... 89	21	3,9	2,0 ... 5,9	20	1978—79
16	64,6	9 ... 137	18	2,1	0,5 ... 3,5	18	1978—79
19	53,0	10 ... 94	18	1,4	0,0 ... 3,0	18	1978—79

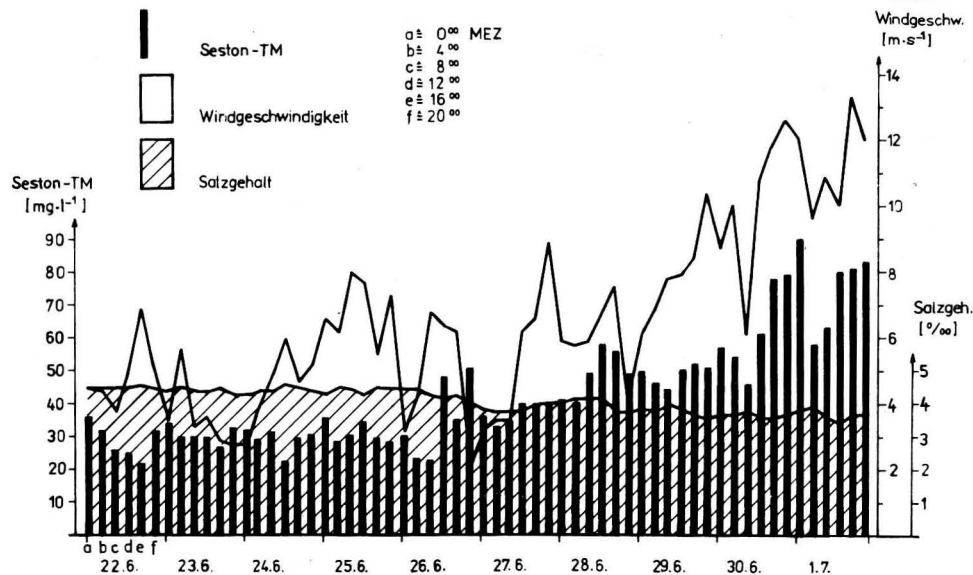


Abb. 2

Sestontrockenmassen, Windgeschwindigkeiten und Salzgehalte einer zehntägigen Dauerregistrierung auf Station 6 (jeweils 4h-Werte)

ist die Windgeschwindigkeit. Die durchschnittliche Windgeschwindigkeit aller Meßtage beträgt $5,6 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$, etwa die Hälfte ist größer als $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$. Die durch diese Windgeschwindigkeiten verursachten Wasserströmungen führen nicht nur zu einer oberflächlichen Resuspendierung, sondern bewirken darüber hinaus großflächige Sedimentumlagerungen.

Die Wirkung des Windes soll durch Ergebnisse der zweiten synoptischen Zustandsaufnahme der Darß-Zingster Boddengewässer („Synopta 79“) belegt werden. Abbildung 2 verdeutlicht, daß bereits 4 ... 8 h, in Ausnahmen auch 12 h nach erhöhter Windgeschwindigkeit eine Zunahme des Sestongehaltes registriert wird; bei nachlassender Windgeschwindigkeit fällt der Sestongehalt gleichermaßen wieder ab (vgl. GEORGI et al., 1980).

Ergänzend sollen einige Daten aus dem Bereich des Zingster Stromes mitgeteilt werden, der durch die Station Zingst Hafen (ZH) repräsentiert wird. Diese Station ist von Land aus erreichbar, so daß auch im Winter bei Eisbedeckung kontinuierliche Messungen möglich waren. Der Sestongehalt des Zingster Stromes wird von den Sestonverhältnissen des

Barther und Bodstedter Boddens geprägt und liegt somit in der Größenordnung der Sestongehalte der Stationen 6 und 10 (vgl. Tab. 3). Die Extrema ($7 \dots 180 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$) deuten auf die hohe Dynamik der Wasserbewegungen in diesem Bereich hin. Unter der geschlossenen Eisdecke wurden an dieser Station Sestongehalte von $8 \dots 35 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ registriert, der Durchschnittsgehalt beträgt $17 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$.

4.3. Detritusverhältnisse in den Darß-Zingster Boddengewässern

Mit Hilfe mehrjähriger Monatsmittelwerte für Phyto- und Zooplankton der Jahre 1978 bis 1981 (unveröff. Forschungsbericht der Sektion Biologie) und Bakterioplankton der Jahre 1979–1981 (persönl. Mitteilung JOST) ist es möglich, den monatlichen Detritusanteil am Seston für die Station ZH zu ermitteln (Tab. 4). Im Jahresdurchschnitt wurde ein Detritusanteil von 85,2% errechnet. Planktonwerte der übrigen Stationen sind sehr spärlich bzw. fehlen völlig (Bakterioplankton), es wird dennoch versucht, die bestehenden Detritusverhältnisse zu erläutern.

Tabelle 4

Mehrjähriges Monatsmittel für Planktonrockenmasse, Sestonrockenmasse und Detritusanteil für Station Zingst Hafen

Monat	Phytopl. $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$	Zoopl. $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$	Bakt-Pl. $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$	Gesamtpl. $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$	Seston-TM $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$	Detritus %
Januar	1,56	0,14	0,48	2,18	16,0	86,4
Februar	1,42	0,22	0,25	1,89	36,3	94,8
März	1,83	0,29	0,25	2,37	35,9	93,4
April	9,79	0,96	0,46	11,21	37,2	69,9
Mai	6,88	2,78	0,74	10,40	42,6	75,6
Juni	5,13	1,84	0,98	7,95	57,2	86,1
Juli	6,81	0,59	0,70	8,10	49,5	83,6
August	4,64	1,02	0,76	6,42	45,1	85,8
September	4,54	0,33	0,78	5,65	39,6	85,7
Oktober	4,26	0,28	0,83	5,37	50,1	89,3
November	5,70	0,30	0,49	6,49	51,0	87,3
Dezember	2,24	0,49	0,23	2,96	18,8	84,3
Mittel	4,57	0,77	0,58	5,92	39,9	85,2

Aus den in Tab. 4 mitgeteilten Planktonwerten läßt sich ein mittleres Verhältnis für

Phytoplankton: Zooplankton: Bakterioplankton
= 1:0,17:0,13

ableiten. Somit werden über zwei Drittel der Gesamtplankton-TM durch das Phytoplankton repräsentiert.

Abb. 3 verdeutlicht den Jahresgang der Detritus/Planktonverhältnisse, der aus mehrjährigen Monatsmittelwerten abgeleitet wurde.

4.4. Partikelgrößenverteilung in den Darß-Zingster Boddengewässern

Die Größenhäufigkeitsverteilung der Partikeln der Boddengewässer ist relativ homogen, Unterschiede resultieren zumeist aus veränderten Windverhältnissen. Generell dominiert die Größenfraktion I ($>0 \dots 5 \mu\text{m}$) mit etwa 77% der Gesamtteilchenzahl (Tab. 5), wobei rund 60% durch Partikeln $\leq 2 \mu\text{m}$ repräsentiert werden.

Vergleicht man die Jahresmittel der untersuchten Stationen, so ist eine geringfügige Ab-

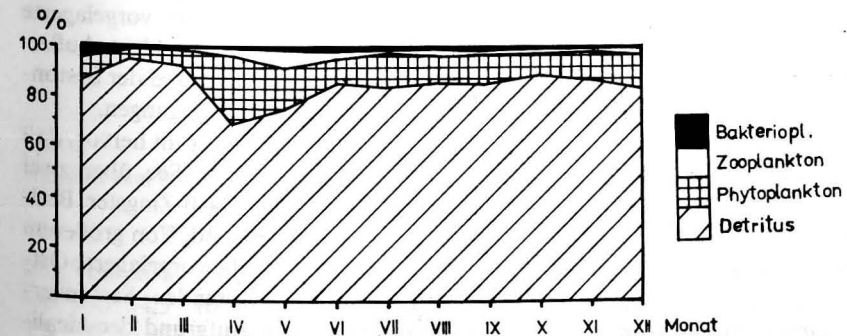


Abb. 3

Detritus/Plankton-Relationen im Jahresgang für Station Zingst Hafen

Tabelle 5
Jahresmittel (\bar{x}) und Streuung ($\pm S$) für Partikelgrößenklassen ausgewählter Stationen der Darß-Zingster Boddengewässer (n — Anzahl der vermessenen Teilchen)

Größenklasse	Station 19		Station 6		Station 1	
	\bar{x}	$\pm S$	\bar{x}	$\pm S$	\bar{x}	$\pm S$
I (> 0 ... 5 μm)	76,2	3,7	77,2	3,4	78,6	4,4
II (> 5 ... 20 μm)	18,6	3,7	17,9	2,9	17,6	4,1
III (> 20 ... 50 μm)	4,7	0,7	4,3	1,1	3,2	1,5
IV (> 50 μm)	0,6	0,5	0,6	0,4	0,5	0,2
	$n = 3000$		$n = 5000$		$n = 4000$	

nahme der Fraktion I von Ost nach West festzustellen. Dagegen nimmt die Häufigkeit der Teilchen > 5 μm zu, wofür der steigende Phytoplanktonanteil der westlicheren Stationen verantwortlich ist. Besonders wirkt sich das in der Größenklasse III (> 20 ... 50 μm)

Saaler Bodden $\xleftrightarrow[A_1]{E_1}$ Bodstedter Bodden $\xleftrightarrow[A_2]{E_2}$ Barther Bodden $\xleftrightarrow[A_3]{E_3}$ Grabow $\xleftrightarrow[A_4]{E_4}$ Ostsee

$A_1 = 1107$ $E_1 = 935$
 $A_2 = 1496$ $E_2 = 1307$
 $A_3 = 1828$ $E_3 = 1583$ (Angaben in $10^6 \text{ m}^3 \cdot \text{a}^{-1}$)
 $A_4 = 2857$ $E_4 = 2595$

aus. Die deutlichsten Veränderungen im Größenspektrum sind auf Station 1 zu registrieren, welche auf den ständigen Wasseraustausch mit der vorgelagerten Ostsee zurückgeführt werden können.

Analysen der Größenverteilung unter einer geschlossenen Eisdecke für die Stationen ZH und 19 erbrachten im Vergleich mit den oben mitgeteilten Werten verhältnismäßig deutliche Abweichungen, die für beide Stationen durch erhöhte Anteile der Größenklasse I kenntlich sind. Infolge der vorauszusetzenden geringen Wasserbewegung unter der Eisdecke ist auf Station 19 durch Aussinken besonders der Anteil der Partikeln > 20 μm verringert. Auf Station ZH ist zur gleichen Situation der Anteil von Partikeln der Größenklassen III und IV infolge der hohen Strömungsgeschwindigkeiten im Zingster Strom etwa doppelt so hoch. Die größten vermessenen Teilchengrößen spiegeln die Wirkung der Strömungsgeschwindigkeit unter dem Eis wider: Station 19: 55 μm , Station ZH: 125 μm

4.5. Berechnung des Sestontransportes aus den Bodden in die Ostsee

Der Frachtberechnung liegt folgendes Schema nach CORRENS (1979) zugrunde (A — Ausstrom; E — Einstrom):

Aus diesen Angaben (Mittelwerte der Jahre 1966—1980) sowie den Volumina der einzelnen Bodden und den mittleren Sestongehalten werden in Abb. 4 die transportierten Sestonmengen dargestellt, wobei für „Saaler Bodden“ der Sestonanteil der Stationen 16 und 19, für „Barther Bodden“ der Sestonanteil der Stationen 6 und 7 einbezogen wurde. Aus methodischen Gründen wurde für den Grabow lediglich der Sestonanteil der Station 1 berücksichtigt. Für die vorgelagerte Ostsee wurden $3 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ veranschlagt. Außerdem wird von einem Idealzustand der Sestonverteilung im Gewässer ausgegangen.

Aus dem Kaskadenmodell geht hervor, daß im Saaler Bodden/Ribnitzer See über zwei Drittel des Sestons der Darß-Zingster Boddengewässer konzentriert sind. Von größerem Interesse sind jedoch die die vorgelagerte Ostsee unmittelbar beeinflussenden Sestonverhältnisse des Grabows. Aufgrund der idealisierten Verhältnisse von Sestonverteilung und -transport errechnet sich ein jährlicher Ein-

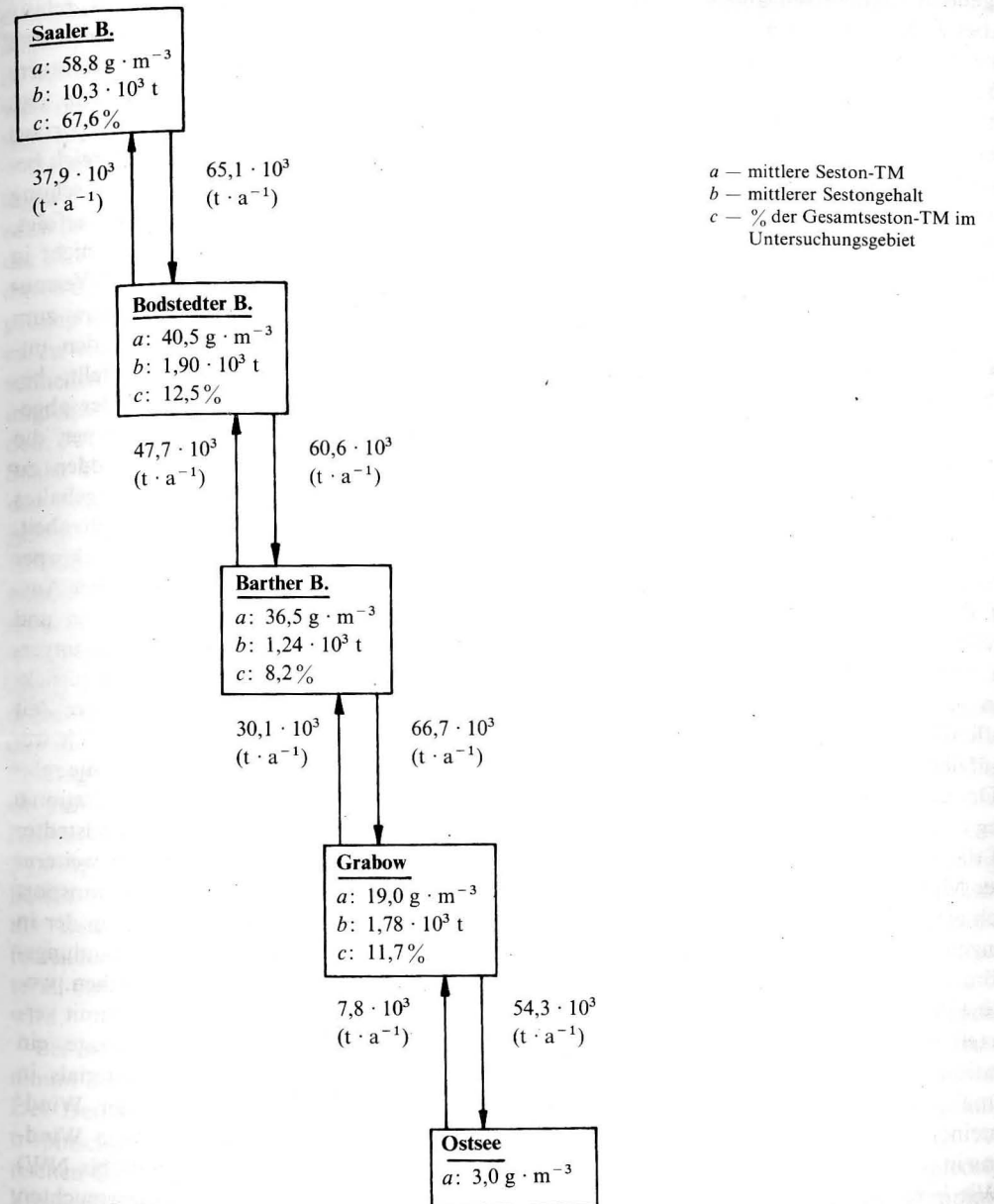


Abb. 4

Angaben zum Sestontransport im Bereich der Darß-Zingster Boddengewässer sowie von und zur Ostsee

trag von partikulären Substanzen in die Ostsee von $54,3 \cdot 10^3 \text{ t}$ bei einem Import von $7,8 \cdot 10^3 \text{ t} \cdot \text{a}^{-1}$ in den Grabow. Der entsprechende Nettoexport beträgt demnach $46,5 \cdot 10^3 \text{ t} \cdot \text{a}^{-1}$.

5. Diskussion

Die räumliche und zeitliche Verteilung des Sestons im Oberflächenwasser der westlichen und mittleren Ostsee ist, wie sich aus den vor-

liegenden Ergebnissen ableiten läßt, sehr variabel. Dies geht auch aus Daten von PUSTELNIKOV (1969) hervor, der Sestongehalt von 0,5 ... 12,4 mg · l⁻¹ feststellte. Verallgemeinernd werden für die Ostsee durchschnittliche Sestonkonzentrationen bis 1,5 mg · l⁻¹ mitgeteilt (u. a. ZEITZSCHEL, 1965; KREY und SZEKIELDA, 1966; LENZ, 1972).

Eine Isoplethe zeigt, daß im Bereich der DDR-Küstengewässer (eine Ausnahme bildet die Oderbucht) ein mittlerer Sestongehalt bis 3 mg · l⁻¹ zu erwarten ist (vgl. Abb. 1).

Dies stimmt gut mit im Sommer 1979 im Küstengebiet vor Heiligendamm festgestellten Werten von durchschnittlich 2,0 mg · l⁻¹ überein. SCHNESE (1973) ermittelte im Arkonabecken durchschnittlich 3,4 mg · l⁻¹. Höhere Werte wurden in der westlichen und nordwestlichen Ostsee registriert. Die höchsten Einzelwerte wurden im Juli gefunden, die sich auf das Gebiet Fehmarn Belt — Lübecker Bucht — Mecklenburger Bucht konzentrierten. Dies kann als Folge erhöhter Bioproduktion gewertet werden, die durch den Nährstoffeintrag der Flüsse (vgl. NEHRING, 1982) zusätzlich stimuliert wird.

Der bei der Vertikalanalyse festgestellte Anstieg des Sestongehaltes zum Grund hin kann auf die Akkumulation abgesunkener partikulärer Materialien zurückgeführt werden, aber auch eine Resuspendierung abgelagerter Substanzen durch ausreichend kräftige Wasserströmungen ist denkbar. Fehlt eine deutliche haline Schichtung, so scheint die vertikale Verteilung des Sestons recht homogen zu sein (Station 140). Da es sich aber hierbei um einmalige Messungen handelt, ist eine Verallgemeinerung der Vertikalverteilung des Sestons in der Ostsee nicht möglich.

Wie bereits einleitend erwähnt, werden die hydrographischen Verhältnisse in den Darß-Zingster Boddengewässern in starkem Maße von den Wasseraustauschprozessen mit der vorgelagerten Ostsee beeinflusst. Dieser Einfluß verringert sich mit zunehmender Entfernung von der Ostsee, was schließlich auch an den steigenden Sestonkonzentrationen von Ost nach West ableitbar ist. Dieser Anstieg erfolgt aber besonders vom Grabow zum

Barther Bodden, wie Tab. 3 ausweist, relativ sprunghaft, wofür folgende Gründe zu nennen sind: Die deutlich niedrigeren Sestonwerte des Grabows können Hinweis dafür sein, daß der Einstrom salzreicherer Wasserkörper aus der Ostsee vorwiegend auf diesen Bereich beschränkt bleibt und hier eine Vermischung der unterschiedlichen Wasserkörper erfolgt, ein Prozeß, der im Barther Bodden nicht in diesem Maße Fortsetzung findet. Die Vermutung, daß der Übergang vom Grabow zum Barther Bodden eine Schwelle für den ungehinderten Wasseraustausch darstellt, belegen auch häufig scharf voneinander abgegrenzte, visuell trennbare Wasserkörper, die jedoch nicht mehr im Barther Bodden zu beobachten sind. Änderungen des Salzgehaltes von mehr als 3‰ sind keine Seltenheit. Weiterhin ist denkbar, daß die Wasserkörper der Bodden westlich des Grabows bei Ausstrom diesen nur schubweise erreichen und beim folgenden Einstrom teilweise unvermischt wieder in den Barther Bodden zurückgedrängt werden, wodurch diese längere Zeit hin- und herpendeln können, ohne sich wesentlich zu verändern. Darauf deutet die relativ gleichmäßige Sestonverteilung ab Station 6 westwärts hin, die sich bis zum Bodstedter Bodden (Station 10) erstreckt. Ein weiterer Grund für den erschwerten Sestontransport aus dem Barther Bodden heraus ist in der in Nord-Ost-Richtung liegenden Verbindungsstelle zwischen beiden Bodden zu sehen, wodurch bei starken Winden und der damit verbundenen erhöhten Aufwirbelungsrate ein Transport des resuspendierten Materials in den Grabow hauptsächlich bei der Windrichtung West erfolgen sollte. Diese Windrichtung (Annahme: Richtung SW bis NW) kam jedoch nur zu 28% der untersuchten Tage vor, wovon etwa ein Viertel als Windgeschwindigkeiten unter 3 m · s⁻¹ ausgewiesen werden können, die somit kaum für die Initiierung von Resuspendierungsprozessen größeren Ausmaßes in Frage kommen. Stärkere Winde aller übrigen Richtungen bewirken eine Verfrachtung vorrangig des schlammigen Materials, so daß sowohl eine Akkumulation resuspendierender Materialien in strö-

mungsarmen Regionen (hinter Sandbänken, Haken, windgeschützten Flächen) als auch in ufernahen Gebieten, die in Richtung der windreduzierten Strömung liegen, festgestellt werden.

Neben der Wirkung von Wind und Stromlagen werden die Sestonverhältnisse im Bereich des Zingster Stromes (Station ZH) durch die Strömungsgeschwindigkeit bestimmt, die durch dessen geringe Breite nach dem Düsenprinzip zusätzlich erhöht ist. Dadurch kommt es zu einem schnellen Transport und einer schnellen Vermischung der Wasserkörper der angrenzenden Barther und Bodstedter Bodden. Für den Bereich des sich anschließenden Saaler Boddens kann ein deutlicher Anstieg des Sestongehaltes gegenüber den vorgelagerten Boddenteilen festgestellt werden. Dies ist neben der durch den hohen Nährstoffeintrag der Flüsse und Abwassereinleitungen stimulierten Bioproduktion vor allem Auswirkung höherer Resuspendierungsraten, die durch die im Vergleich zu den übrigen Boddenteilen weitaus größere windexponierte Fläche möglich werden. Der leichte Abfall des Sestongehaltes im Ribnitzer See (Station 19) ist auf den Zufluß der Recknitz zurückzuführen, für die ein mittlerer Sestongehalt von 34,4 mg · l⁻¹ registriert wurde. Die relativ hohen Sestonwerte unter dem Eis können als Beweis dafür gelten, daß selbst bei fehlender Windeinwirkung sedimentiertes Material durch Wasserströmungen resuspendiert wird.

Bei nahrungsbiologischen Untersuchungen nimmt der Detritus eine zentrale Stellung ein. Der Detritus ist eine Hauptkomponente der trophischen Struktur und Funktion im aquatischen Ökosystem, ein großer Teil des Stoffkreislaufes und des Energieflusses wird über die Detritusnahrungsketten realisiert. In Abhängigkeit von den produktionsbiologischen Bedingungen kann der Detritusgehalt im Gewässer in weiten Grenzen schwanken. In eutrophierten Küstengewässern bildet der Detritus die Hauptkomponente des Sestons.

Bei früheren Untersuchungen in den inneren Küstengewässern der DDR wurde für das Seston des Greifswalder Boddens ein Detritus-

anteil von 89% errechnet (SCHNESE, 1973); GEORGI (1979) ermittelte in den Darß-Zingster Boddengewässern einen Detritusanteil von 86%. Der Jahresgang des Detritusgehaltes der östlichen Stationen der Boddengewässer ist, nicht zuletzt durch die geringe Anzahl an Planktonwerten, großen monatlichen Schwankungen unterworfen; besonders Station 2 scheint davon betroffen zu sein. Im September ist für die diskutierten Stationen (1, 2 und 6) ein deutlicher Abfall des Detritusgehaltes festzustellen, der in der Regel durch eine Erhöhung des Planktongehaltes bewirkt wird. Für die Wintermonate liegen keine Daten vor.

Beim Vergleich der mehrjährigen Mittel ist ein geringfügiger Rückgang des Detritusgehaltes von Ost nach West zu registrieren:

Station 1:	91,5%	(84,2 ... 98,6)
Station 2:	87,8%	(72,6 ... 94,5)
Station 6:	84,7%	(79,9 ... 89,5)
Station ZH:	85,2%	(69,9 ... 94,8)

Diese Daten stimmen gut mit den bekannten Planktonverhältnissen überein, jedoch sind die Detritusgehalte wegen der fehlenden Bakterioplanktondaten als etwas zu hoch anzusehen.

Aufgrund der verfügbaren mehrjährigen Planktondaten für den Zingster Strom ist es möglich, einen verallgemeinerten Jahresgang (Abb. 3, Tab. 4) abzuleiten. Der Jahresgang des Detritus zeigt eine deutliche Abnahme von März zu April, typische Folge des Frühjahrsmaximums des Phytoplanktons. Die hohen Detrituswerte für Februar und März resultieren aus einem Anstieg des Sestongehaltes durch verstärkten Windeinfluß nach Aufbruch der Eisdecke, saisonbedingt niedriger Bioproduktion sowie fehlender Phytoplanktondaten für Januar bis März 1981. Auffällig sind auch die relativ hohen Planktonanteile am Gesamtseston für Januar und Dezember, sicherlich Folge der unterschiedlichen Anzahl erfaßter Daten für Seston und Plankton. Wegen der auszuschließenden Einwirkung des Windes herrschen unter dem Eis relativ ruhige Bedingungen, so daß größere unbelebte Teilchen absinken können. Daraus

resultiert eine Verringerung des Sestongehaltes und somit eine relative Erhöhung des Planktonanteils, wofür der Januarwert stehen möge.

Für die Bodden westlich Zingst fehlen Detritusangaben völlig, doch kann davon ausgegangen werden, daß durch die steigende Bioproduktion in Richtung Saaler Bodden/Ribnitzer See der Detritusgehalt im Vergleich zu den östlichen Stationen geringfügig abnimmt. Der Anstieg der Bioproduktion mit zunehmendem Abstand der Ostsee soll durch folgende Jahresproduktionsangaben nach SCHNESE und HÜBEL (1976) in Tab. 6 verdeutlicht werden („Pramort“ entspricht dem Meßpunkt 23—20).

Tabelle 6
Jährliche Bioproduktion im Bereich der Darß-Zingster Boddengewässer und der vorgelagerten Ostsee (in g Frischmasse je m²)

	Phytoplankton	Zooplankton
offene See	800	—
Pramort	1450	36,5
Grabow	2100	108,8
Barther Bodden	3200	214,0
Bodstedter Bodden	4700	425,0
Saaler Bodden	7300	311,0

Das Partikelgrößenspektrum ist in Abhängigkeit vom Gewässertyp sehr heterogen. Von Ausnahmen abgesehen ist eine Verschiebung der maximalen Häufigkeit kleinerer Teilchen in Küstengewässern zu größeren in ozeanischen Gebieten festzustellen (EISMA, 1981). Die Analyse der Partikelgrößenverteilung hat gezeigt, daß die überwiegende Mehrheit der Teilchen im Bereich $>0 \dots 20 \mu\text{m}$ liegt. Das bestätigt Angaben von SCHUSTER et al. (1975), die für den Barther Bodden eine Dominanz der $1 \dots 10 \mu\text{m}$ -Teilchen feststellten. Eine gute Übereinstimmung besteht auch mit der von ERDMANN (1980) mittels eines elektronischen Partikelgrößenmessers gefun-

denen Größenhäufigkeitsverteilung im Untersuchungsgebiet.

Die jahreszeitliche Verteilung der Partikelgrößen zeigt größere Differenzen zwischen den einzelnen Meßtagen, wofür vorrangig erhöhte Windgeschwindigkeiten verantwortlich sind. Dabei werden größere Detrituspartikeln von der Sedimentoberfläche resuspendiert, was sich besonders in der Größenklasse IV bemerkbar macht; teilweise wurden Partikeln (ausnahmslos Aggregationen verschiedener Zusammensetzung) $>150 \mu\text{m}$ vermessen. Partikeln dieser Größenordnung werden im Vergleich zur Gesamtzahl selten beobachtet, jedoch bringt die geringere Anzahl größerer Teilchen häufig ein größeres Volumen als die Vielzahl kleiner hervor.

Aufgrund der geringen Anzahl von Messungen ist es nicht möglich, einen generellen Verlauf des Jahresganges der Partikelgrößenverteilung mitzuteilen. Es ist jedoch anzunehmen, daß der Anteil von Partikeln $>20 \mu\text{m}$ während der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons und im Sommer (Cyanophyceen) geringfügig höher ist. Der erhöhte Anteil von Partikeln $>20 \mu\text{m}$ im Zingster Strom ist in den höheren Strömungsgeschwindigkeiten dieses Bereiches begründet, durch die entweder größere abgelagerte Detritusaggregate resuspendiert werden oder ein Absinken der Partikeln verhindert wird.

Die Daten der Partikelgrößenanalyse lassen die Schlußfolgerung zu, daß mikrophage Zooplanktonorganismen, die in ihrer Nahrungswahl an die bevorzugte Aufnahme von Partikeln des Größenbereiches $0 \dots 20 \mu\text{m}$ angepaßt sind — unabhängig davon, ob es sich um Bakterien, Algen oder Detritus handelt (SPITTLER, 1976) —, ganzjährig ein optimales Partikelspektrum zur Verfügung haben, wogegen das eigentliche Netz-Phytoplankton für die Ernährung dieser Organismen keine ausschlaggebende Bedeutung zu haben scheint.

Aus der Berechnung für den Sestontransport aus dem Bodden in die vorgelagerte Ostsee geht hervor, daß ein großer Teil des partikulären Materials im Boddenbereich verbleibt und hier den entsprechenden Destruk-

tionsprozessen unterworfen ist. Diese Zahlen sind deshalb auch Hinweis für das hohe Selbstreinigungspotential des Systems.

Alle für den Austausch gemachten Angaben gehen von einem ungestörten Transport der Boddenwasserkörper in die Ostsee aus. Dagegen müssen jedoch einige Einschränkungen geltend gemacht werden: Ein- und Ausstromlagen können in kurzem Abstand wechseln, wodurch der Wasserkörper zwischen Grabow und Ostsee hin- und herpendelt, so daß östlich des Gellens infolge der Erweiterung des Gewässerprofils und damit der Abnahme der Strömungsgeschwindigkeit ein Teil des Sestons aussinkt. Dadurch ist es auch in einer Reihe von Fällen denkbar, daß bei Einstrom Teile des sestonreichen Wassers aus den Bodden in den südlich gelegenen Strelasund abgedrängt werden. Ein ungehinderter Eintrag des Boddensestons in die Ostsee ist nur bei länger anhaltendem Ausstrom zu erwarten.

Diese Daten zum Sestontransport müssen als Näherungen aufgefaßt werden. Unter Berücksichtigung der Sestonwerte der östlichsten Station (Meßpunkt 23—20) (vgl. Tab. 3) und der oben diskutierten Einschränkungen ist zu prognostizieren, daß der Sestoneintrag im Vergleich zu den oben errechneten Frachten um mehr als ein Drittel verringert ist.

Die wichtigsten Ergebnisse können wie folgt zusammengefaßt werden:

- In der westlichen und mittleren Ostsee wurden zu unterschiedlichen Terminen Sestongehalte von $0,45 \dots 8,40 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ registriert, die höchsten Werte im Juni/Juli. Im Bereich der DDR-Küste sind durchschnittliche Sestonwerte bis $3 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ festzustellen (Ausnahme: Oderbucht). Die Vertikalverteilung des Sestons ist sehr variabel und folgt keinem einheitlichen Trend.
- In den Darß-Zingster Boddengewässern steigt der Sestongehalt von durchschnittlich $12,8 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ (in Ostseennähe) bis $64,6 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ (Saaler Bodden) an. Pauschal ist das auf steigendes Nährstoffangebot und steigende Aussüßung des Gewässers sowie höhere windinduzierte Resuspendierungsraten zurückzuführen.

- Die Verbindungsstelle zwischen Grabow und Barther Bodden wirkt bei Wasser- austauschprozessen als natürliche Schleuse, so daß nur bei länger anhaltendem Einstrom salzreichere und sestonarme Wasserkörper aus der vorgelagerten Ostsee in die zentralen Boddenteile gelangen.
- Der mittlere Detritusgehalt in den Darß-Zingster Boddengewässern beträgt $85,2\%$, die höchsten Werte ($93 \dots 95\%$) treten in den produktionsarmen Monaten (Februar, März), die niedrigsten ($70 \dots 76\%$) während der Frühjahrsblüte (April, Mai) auf. Etwa zwei Drittel des Planktons werden durch das Phytoplankton repräsentiert. Es ist ein geringfügiger Rückgang des Detritusgehaltes von $91,5\%$ in Ostseennähe (Station 1) auf $85,2\%$ (Zingster Strom) zu registrieren.
- Analysen zur Größenhäufigkeitsverteilung der Partikel in den Bodden ergaben eine zahlenmäßige Dominanz (77%) des Größenbereiches $>0 \dots 5 \mu\text{m}$.
- Den größten Einfluß auf Sestongehalt, Detritusanteil, Resuspendierungsrate und Partikelgrößenspektrum hat die Windgeschwindigkeit. Bereits $4 \dots 8 \text{ h}$, seltener auch 12 h nach erhöhter Windgeschwindigkeit wird eine deutliche Zunahme des Sestongehaltes registriert.
- Frachtberechnungen ergeben, daß jährlich $46,5 \cdot 10^3 \text{ t}$ Boddenseston in die vorgelagerte Ostsee transportiert werden können; der wirkliche Export dürfte deutlich niedriger sein.

Literatur

- CORRENS, M.: Der Wasserhaushalt der Bodden- und Haffgewässer der DDR als Grundlage für die weitere Erforschung ihrer Nutzungsfähigkeit zu Trink- und Brauchwasserzwecken. — Dissertation B, Humboldt-Universität Berlin 1979.
- EISMA, D.: Suspended matter as a carrier for pollutants in estuaries and the sea. — Mar. Environm. Pollution, 2. Mining and Dumping 9 (1981), 281—295.
- ERDMANN, N.: Sestonuntersuchungen mit dem elektronischen Teilchenzähler „Laborscale“ und mit

Feinstkornprüfsieben. — *Wiss. Ztschr. W.-Pieck- Univ. Rostock* **29** (1980), Math.-nat. R. 4/5, 33—38.

GEORGI, F.: Untersuchungen über die Verteilung und Beschaffenheit des Sestons in inneren Küstengewässern. — Diplomarbeit, W.-Pieck- Univ. Rostock 1979.

GEORGI, F.; SPITTLER, P.; SCHNESE, W.; SCHLUNGBAUM, G.: Untersuchungen zur Qualität und Quantität des Sestons in der Darß-Zingster Boddenkette. — *Wiss. Ztschr. W.-Pieck- Univ. Rostock* **29** (1980), Math.-nat. R. 4/5, 27—32.

HEERKLOSS, R.; VIETINGHOFF, U.: Biomasseäquivalente planktischer und benthischer Organismen in den Darß-Zingster Boddenwassern. — *Wiss. Ztschr. W.-Pieck- Univ. Rostock* **30** (1981), Math.-nat. R. 4/5, 31—36.

KREY, J.; SZEKIELDA, K.-H.: Gesamtkohlenstoff und Mikrobiomasse in der Ostsee im Mai 1962. — *Kieler Meeresforsch.* **22** (1966), 1, 64—69.

LENZ, J.: The size distribution of particles in marine detritus. — *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* **29** Suppl. (1972), 17—35.

NEHRING, D.: Nährstoffbilanzen der Ostsee. — *Beiträge zur Meereskunde* **47** (1982), 87—93.

PUSTELNIKOV, O. S.: Količestvennoe raspredelenie vzvesi v centralnoj i jugo-vostočnoj castjach Baltijskogo morja. — *Okeanologija* **6** (1969), 1018 do 1030.

SCHLUNGBAUM, G.: Komplexe ökologische Untersuchungen an den Darß-Zingster Boddenwassern unter besonderer Berücksichtigung des Nährstoffkreislaufes. — *Geographische Berichte* **88** (1978), 3, 177—189.

SCHNESE, W.: Untersuchungen zur Produktionsbiologie des Greifswalder Boddens (südliche Ostsee). — I. Die Hydrographie: Salzgehalt, Sauerstoffgehalt, Temperatur und Sestonengehalt. — *Wiss. Ztschr. Univ. Rostock* **22** (1973), Math.-nat. R. 6/7, 629—639.

SCHNESE, W.; HÜBEL, H.: Über den Verlauf und die Größe der Phyto- und Zooplanktonproduktion in Brackgewässern mit abgestuftem Salzgehalt. — *Limnologica* (Berlin) **10** (1976), 4, 455—465.

SCHUSTER, E.; SPITTLER, P.; VON OERTZEN, J.-A.: Untersuchungen über die trophische Bedeutung von Sedimentdetritus eutropher Küstengewässer. — *Wiss. Ztschr. Univ. Rostock* **24** (1975), Math.-nat. R. 6, 753—757.

SPITTLER, P.: Beiträge zur Kenntnis der Nahrungsauswahl von Zooplanktern eutropher Küstengewässer. — *Wiss. Ztschr. W.-Pieck- Univ. Rostock* **25** (1976), Math.-nat. R. 3, 305—310.

ZEITZSCHEL, B.: Zur Sedimentation von Seston, eine produktionsbiologische Untersuchung von Sinkstoffen und Sedimenten der westlichen und mittleren Ostsee. — *Kieler Meeresforsch.* **21** (1965), 55—80.

Abschlußdatum der Arbeit: 15. 10. 1983

Anschrift des Verfassers:

Dr. rer. nat. FRANK GEORGI
Akademie der Wissenschaften der DDR
Institut für Meereskunde
DDR-2530 Rostock-Warnemünde, Seestraße 15

WOLFGANG MATTHÄUS

Analysis of long-term trends in the Baltic proper during the seventies

With 5 figures and 2 tables

Abstract: During the present century the temperature, salinity and density in the deep water of the Baltic proper increased, whereas the oxygen concentration decreased. The trend noted for temperature, salinity and density changed during the period from 1952 to 1969, but the negative oxygen trend became stronger. No signs of a change in the general trend of the oxygen concentration were detected until the last 10 years.

Using the temperature, salinity, oxygen concentration and micronutrient data for the Gotland Deep (BY 15), this contribution investigates the mean variations during the seventies. The changes are interpreted with the aid of data concerning the in situ density, the stability of stratification and the vertical mixing across the primary halocline.

Zusammenfassung: Im Verlaufe dieses Jahrhunderts ist im Tiefenwasser der zentralen Ostsee ein mittlerer Anstieg von Temperatur, Salzgehalt und Dichte zu beobachten, während der Sauerstoffgehalt im Mittel erheblich zurückgegangen ist. Diese Tendenz änderte sich im Zeitraum 1952—1969. Lediglich der negative Trend im Sauerstoffgehalt verstärkte sich weiter. Erst im letzten Jahrzehnt scheint sich eine Trendänderung in den Sauerstoffverhältnissen anzudeuten.

Unter Nutzung der Meßwerte von Temperatur, Salzgehalt, Sauerstoffgehalt und der Mikronährstoffe Phosphat und Nitrat an der Station „Gotlandtief (BY 15)“ werden die mittleren Variationen in den 70er Jahren untersucht. Darüber hinaus werden die In-situ-Dichte, die Stabilität der Schichtung und der vertikale Austausch durch die primäre Salzgehaltssprungschicht zur Interpretation der Veränderungen herangezogen.

Резюме: В течение этого века в глубинных водах центральной части Балтийского моря наблюдается среднее повышение температуры, солёности и плотности, в то время как содержание кислорода в среднем значительно уменьшилось. Такой тренд изменился в периоде 1952—1969 гг. Лишь отрицательный тренд по содержанию кислорода даль-

ше укрепился. Кажется, что только в последней десятилетке намечается изменение тренда по кислородному режиму.

При использовании измеренных данных температуры, солёности, содержания кислорода и биогенных элементов фосфат и нитрат на станции „Готландской впадины (BY 15)“ исследуются средние вариации 70-ых годов. Кроме того, к интерпретации изменений привлекаются плотность по горизонту, устойчивость стратификации и обмен по вертикали сквозь первичный галоклин.

1. Introduction

There has been no change in the overall trends in the deep water of the Baltic proper, i.e. increasing temperature, salinity and density accompanied by decreasing oxygen concentration, since the beginning of this century. But if we consider long-term variations on a time scale of decades (MATTHÄUS, 1984), we find shorter periods lasting 10 years or more in which the trends changed their signs. It is relatively easy to hindcast such periods. Predicting them, or even merely identifying the change in the trend as it actually happens, are rather more difficult.

In the following contribution an attempt is made to interpret the variations in the oceanological conditions of the Baltic proper during the seventies with a view to detecting possible trend changes lasting a decade or more.

2. Material and methods

The station selected for our studies was BY 15 (Gotland Deep), which is representative of the Baltic proper. About 160 oceanological

temperature, salinity and oxygen series (MATTHÄUS, 1983c) were used to calculate the density and the stability of stratification between 1970 and 1980 (MATTHÄUS, 1983a, 1983b). The trends in the oceanological parameters were analyzed by linear regression. Correlations between the different parameters and the time were checked by the F-test for correlation coefficients. The confidence intervals of the trends were estimated at the 99% and 95% significance levels by means of the STUDENT distribution. All data regarding the trends for the micronutrients phosphate and nitrate were taken from investigations performed by NEHRING (1981, 1982).

The vertical exchange across the halocline of the Gotland Deep during important stagnation periods was investigated by means of a modified form of the diffusion equation (MATTHÄUS, 1983d). The results were used to estimate the cross-halocline transport of salt, oxygen and phosphate during the past decade.

3. Results

The overall temperature, salinity and oxygen concentration trends as shown in Figs. 1 and 2 for selected depths have been discussed in

detail earlier (SOSKIN, 1963; FONSELIUS, 1969; MATTHÄUS, 1979, 1982, 1983c). The two figures show, however, that superimposed on the overall trend there are shorter variations, which may change their signs (cf. 1952–1969). Recently, ANTONOV (1978), PERTILÄ et al. (1981) and NEHRING (1981) have drawn attention to a possible trend change in the regime of the Baltic deep water. Trend analysis for the Gotland Deep has shown that both the density and the stability of stratification have decreased in the deep water of this basin since 1952 (MATTHÄUS, 1983a, 1983b). This has given rise to conditions that favour more intensive vertical exchange. In a long-term prognosis extending up to the year 2000, ANTONOV (1981) forecasts that in the eighties and nineties the salinity and vertical density gradients will decline and the oxygenation of the deep and bottom water will improve.

Fig. 3 shows the data and calculated trends for the salinity, density, phosphate and nitrate concentrations in the surface water from 1970 to 1980 (cf. also Table 1). Some of the analyzed trends for the period 1952–1969 are also shown for comparison. Although the trend over the whole period was positive (Fig. 1), both the salinity and density decreased significantly between 1952 and 1969. During

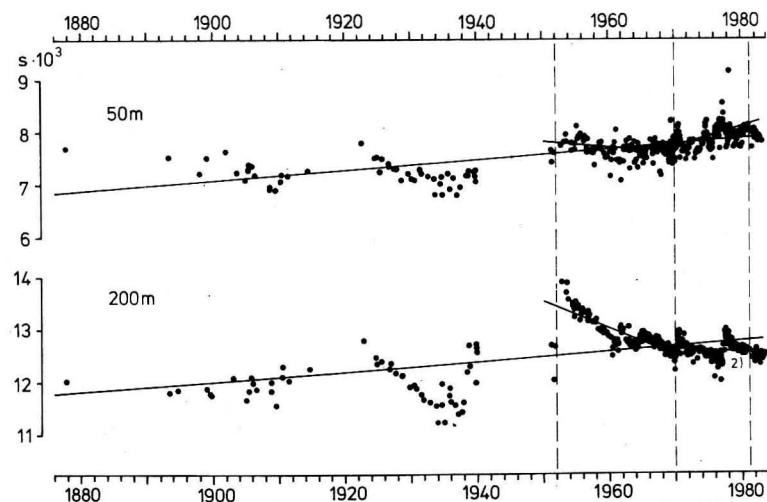


Fig. 1 Overall trend of the salinity s above and below the permanent halocline of the Gotland Deep (BY 15) (²) not significant)

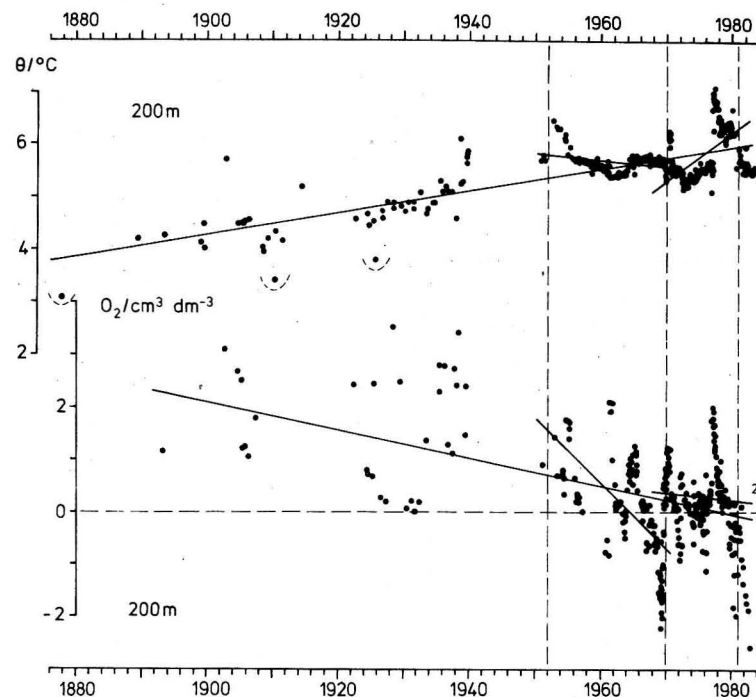


Fig. 2 Overall trends of temperature θ and oxygen content O_2 in the deep water of the Gotland Deep (BY 15) (²) not significant)

the past 10 years, however, the mean annual increase in salinity and density has been three times as high as the overall trend and amounted to $0.04 \cdot 10^{-3}$ and 0.03σ -units respectively.

Accordingly to investigations performed by NEHRING (1981), the phosphate concentration in the mixed winter surface layer increased only slightly from 1958 to 1969. From 1969 a considerable significant increase was observed, and the rise then continued until the end of the seventies (cf. also YURKOVSKIS, 1980). The nitrate concentration also increased considerably during the past decade.

Investigation of the variation in depth of the Gotland Deep primary halocline shows that, on average, it has risen significantly by 5–6 m (MATTHÄUS, 1980): at the beginning of the present century the centre of the halocline was situated at a depth of about 77 m, but by 1980 it had ascended to 71 m. During the same period its upper boundary rose from about 67 m to 62 m, and its lower boundary from 93 to 88 m. The mean rise of the halo-

cline is in some cases considerably smaller than the movement of the isohalines (MATTHÄUS, 1980). The investigations performed during the seventies show a mean movement of the halocline to greater depths. The discontinuity layer did not show any appreciable ascent to smaller depths until the end of the seventies.

Analysis of the stability of stratification in the depth range of the Gotland Deep primary halocline reveals no sign of a significant change during the present century (MATTHÄUS, 1983b). From 1952 to 1969, however, the stability decreased significantly. This trend became even more intensive during the seventies (Table 1). Hence, we can also expect distinct variations in the trends of several oceanological parameters in the deep water.

Fig. 4 and Table 1 show the data and analyzed trends for salinity, density, temperature, oxygen concentration, phosphate and nitrate in the deep water of the Gotland Deep from

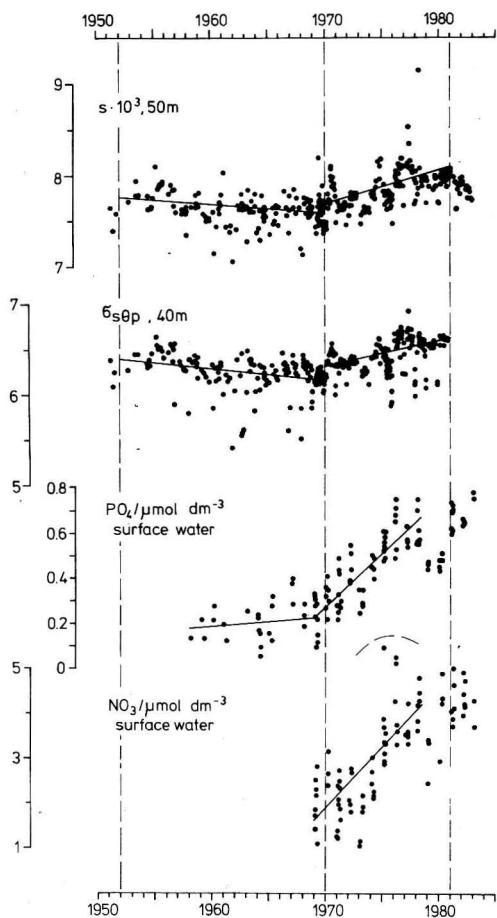


Fig. 3

Long-term trends of salinity s and in situ density σ in the surface water of the Gotland Deep (BY 15) (after MATTHÄUS, 1983a, 1983c) as well as phosphate PO_4 and nitrate concentrations NO_3 in the mixed winter surface layer of the southern Gotland Sea (BY 8, BY 9, BY 15) (after NEHRING, 1981)

1970 to 1980. The trend that developed during the period 1952–1969 is also shown for comparison. The salinity and density show a positive overall trend in the 200 m layer (Fig. 1) accompanied by a significant negative trend during the period from 1952 to 1969. This trend became slower during the seventies and, except for the in situ density in the 200 m layer, is not significant throughout the whole of the deep water (cf. Table 1).

Although the overall trend was positive (Fig. 2), the temperature decreased slightly

Table 1
Mean annual variations of oceanological parameters in the Gotland Deep (BY 15) during the period 1970–1980

Depth m	$\Delta\theta$ $^{\circ}C\ yr^{-1}$	$\Delta s \cdot 10^3$ yr^{-1}	$\Delta\sigma_{\theta p}$ yr^{-1}	ΔO_2 $cm^3\ dm^{-3}\ yr^{-1}$	ΔPO_4 $\mu mol\ dm^{-3}\ yr^{-1}$	ΔNO_3 $\mu mol\ dm^{-3}\ yr^{-1}$	$\Delta E \cdot 10^5$ $m^{-1}\ yr^{-1}$
surface water	—	+0.0366	+0.0315 ²	—	+0.0413 ^{1,3}	+0.253 ^{1,3}	—
	—	—	+0.0239	—	—	—	—
	—	—	+0.0269	—	—	—	—
Primary halocline	—	—	—	—	—	—	-0.0699
deep water	+0.0199 ¹	+0.0003 ²	-0.0003 ²	+0.0312 ¹	+0.076 ⁴	+0.716 ⁵	—
100	+0.0602	-0.0037 ²	-0.0063 ²	+0.0069 ²	—	—	—
150	+0.0930	-0.0038 ²	-0.0104	-0.0131 ²	—	—	—
200	—	—	—	—	—	—	—

¹) significant at the 95% level; ²) not significant; ³) 1969–1978 (according to NEHRING, 1981); ⁴) 1958–1978 (according to NEHRING, 1981); ⁵) 1974–1978 (according to NEHRING, 1981)

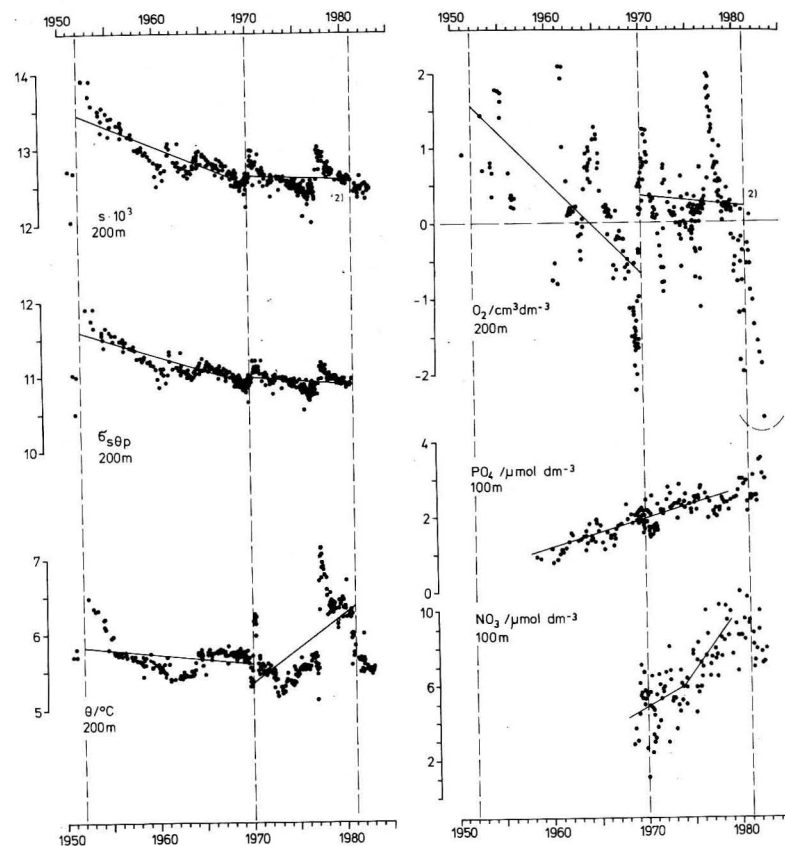


Fig. 4

Long-term trends of salinity s , in situ density σ , temperature θ and oxygen content O_2 (after MATTHÄUS, 1983a, 1983c) as well as phosphate PO_4 and nitrate concentrations NO_3 (after NEHRING, 1981) in the deep water of the Gotland Deep (BY 15) (²) not significant)

during the period from 1952 to 1969. During the seventies, however, a considerable significant increase in temperature was observed at all investigated layers of the deep water (Table 1). This increase was particularly distinct between 1972 and 1977 (FONSELIUS, 1977; NEHRING, FRANCKE, 1981). The mean temperature rise at depths of 150 and 200 m between 1970 and 1980 was 0.6–0.9 °C.

The overall trend of the oxygen concentration in the deep water is negative (Fig. 2). This negative development increased significantly in intensity between 1952 and 1969. There are signs, however, that the trend reversed in the seventies. A positive trend appeared at depths of 100 m and 150 m, the trend at 100 m being significant (cf. Table 1).

The micronutrients phosphate and nitrate show a significant positive trend in the deep water of the Gotland Deep (Fig. 4, Table 1). According to investigations performed by NEHRING (1981, 1982) the mean increase in the phosphate concentration from 1970 to 1978 was about $0.7\ \mu mol\ dm^{-3}$. Nitrate obviously accumulates unevenly. It increased significantly from 1974 to 1978 by about $3.5\ \mu mol\ dm^{-3}$.

4. Discussion

Fig. 5 shows the mean variations Δy of selected oceanological parameters from 1970 to 1980 for both the surface and the deep water of the

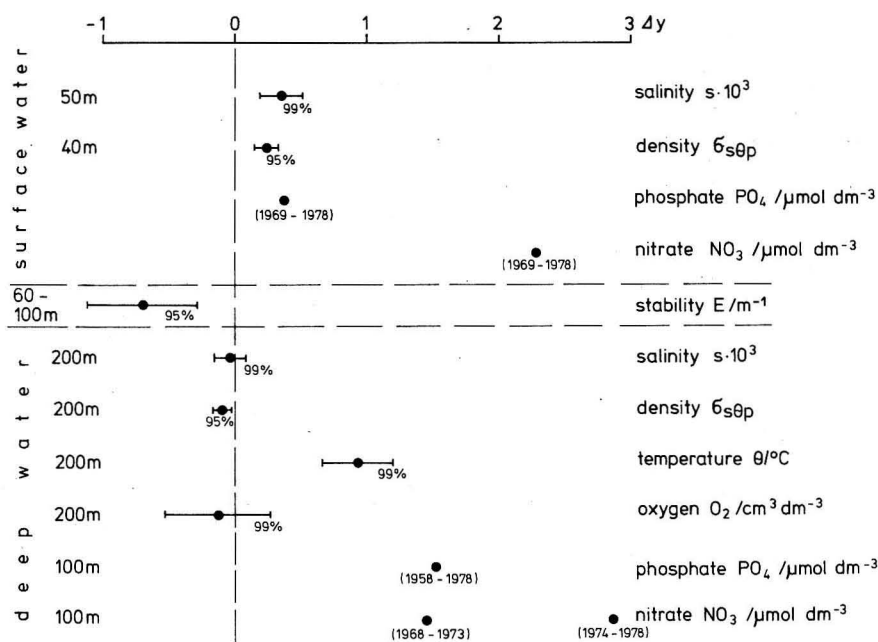


Fig. 5
Mean variations Δy and confidence intervals of oceanological parameters in the Gotland Deep (BY 15) between 1970 and 1980

Gotland Deep. The means of several parameters characterizing the halocline and the exchange across the halocline (cf. Table 2) have also been used to interpret the oceanological conditions.

Although the available data permit no conclusions to be drawn regarding changes in the stability of the discontinuity layer since

the turn of the century, it can be stated that the stability decreased significantly from 1952 to 1969 (MATTHÄUS, 1983b). This trend became even stronger during the seventies (cf. Fig. 5 and Table 1). Consequently, vertical exchange across the halocline can be expected to be greater from 1970 to 1980 than in the past.

Table 2
Mean values of parameters of the halocline and the exchange across the halocline within selected stagnation periods of the Gotland Deep (BY 15)

Stagnation period	Halocline centre m	Vertical exchange coefficient $\times 10^{-6} [m^2 s^{-1}]$	Upward salt transport $\times 10^{-3} [kg m^{-2} d^{-1}]$	Downward oxygen transport $cm^3 m^{-2} d^{-1}$	Upward phosphate transport $\mu mol m^{-2} d^{-1}$
1952/1954	76.50	5.5	114	238	52
1954/1960	73.85	4.1	86	177	39
1961/1964	72.91	4.5	89	194	43
1964/1969	68.73	1.7	36	73	16
1970/1972	71.50	3.7	80	160	35
1973/1976	76.39	2.8	46	121	27
1977/1980	69.54	3.0	55	130	29

Estimation of the mean vertical exchange coefficients during periods of pronounced stagnation between 1952 and 1980 (MATTHÄUS, 1983d) shows that vertical exchange declined considerably from the early fifties to the late sixties, reaching a minimum during the 1964/69 stagnation period (cf. Table 2). During the seventies, exchange across the permanent discontinuity layer improved. The upward transport of salt increased, leading to a higher salinity and density in the surface water (Fig. 5). The transport of micronutrients from the deep water to the surface layer, which simultaneously increased relative to the 1964/1969 stagnation period (Table 2), led to higher phosphate and nitrate concentrations in the mixed winter surface water.

Nutrients have been accumulating in the deep water since the end of the fifties, and in respect of phosphate this trend continued uniformly during the seventies. In respect of nitrate, however, accumulation took place more rapidly (cf. Fig. 5). No significant decrease in the salinity of the deep water similar to that observed between 1952 and 1969 was recorded for the period 1970–1980 (Table 1). Due to the improvement in the exchange conditions, the oxygen transport into the deep water increased relative to that during the 1964/69 stagnation period and reduced the strongly negative trend that was apparent from 1952 to 1969.

Compared with the 1952–1969 period, there were clear variations in the evolutionary trends of some oceanological parameters in both the deep water and surface layer between 1970 and 1980. Data collected since 1980 show that this evolutionary trend obviously appears to have ceased. The effect of the salt water inflow during autumn 1982 and winter 1982/83 has had only moderate consequences in the Baltic deep basins, especially in respect of the oxygen and salinity conditions in the deep water (FRANKE, NEHRING, 1983; NEHRING, FRANKE, 1985).

Since the end of the seventies temperature and oxygen content again decrease rapidly in the deep water of the Gotland Deep. A strong decrease of salinity in all depths led

to a significant mean downward movement of the primary halocline by about 7 m and of the isohalines by 20 ($8 \cdot 10^{-3}$) to 40 m ($12 \cdot 10^{-3}$).

References

- ANTONOV, A. E.: Actual trends of variations in the hydrological and hydrochemical conditions of the Baltic Sea (in Russian). — Trudy GOIN No. 147 (1978) 117–129.
- ANTONOV, A. E.: The over long-term forecast of salinity in the Baltic Sea and the expected tendency of natural evolution of its ecosystem until 2000 (in Russian). — Trudy XII Konf. Balt. Okeanografov, Leningrad (1981) 321–327.
- FONSELIUS, S. H.: Hydrography of the Baltic deep basins III. — Fishery Board of Sweden, Ser. Hydrogr. No. 23 (1969).
- FONSELIUS, S. H.: An inflow of unusually warm water into the Baltic deep basins. — Medd. Havsfiskelab. Lysekil, Hydrogr. avdeln. No. 229 (1977).
- FRANCKE, E.; NEHRING, D.: The salt water inflow in autumn 1982 and winter 1982/83 — the beginning of a renewed change in the marine environment of the Baltic Sea in 1983. — Proc. Int. Symp. "Ecological Aspects in the Protection of the Baltic Sea", Riga 1983.
- MATTHÄUS, W.: Langzeitvariationen von Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffgehalt im Tiefenwasser der zentralen Ostsee. — Beitr. Meereskunde No. 42 (1979) 41–93.
- MATTHÄUS, W.: Zur Variabilität der primären halinen Sprungschicht in der Gotlandsee. — Beitr. Meereskunde No. 44/45 (1980) 27–42.
- MATTHÄUS, W.: Recent trend variations of oceanological parameters in the Baltic Sea. — Proc. 13th Conf. Baltic Oceanographers, Vol. 2, Helsinki 1982, 535–547.
- MATTHÄUS, W.: Langzeitrends der Dichte im Gotlandbecken. — Beitr. Meereskunde No. 48 (1983a) 47–56.
- MATTHÄUS, W.: Zur Variation der vertikalen Stabilität der thermohalinen Schichtung im Gotlandtief. — Beitr. Meereskunde No. 48 (1983b) 57–71.
- MATTHÄUS, W.: Aktuelle Trends in der Entwicklung des Temperatur-, Salzgehalts- und Sauerstoffregimes im Tiefenwasser der Ostsee. — Beitr. Meereskunde No. 49 (1983c) 47–64.
- MATTHÄUS, W.: Zum Vertikalaustausch durch die primäre haline Sprungschicht der offenen Ostsee. — Gerlands Beitr. Geophys. 92 (1983d) 20–30.

- MATTHÄUS, W.: Climatic and seasonal variability of oceanological parameters in the Baltic Sea. — Beitr. Meereskunde No. 51 (1984) 29—49.
- NEHRING, D.: Hydrographisch-chemische Untersuchungen in der Ostsee von 1969—1978. II. Die chemischen Bedingungen und ihre Veränderungen unter besonderer Berücksichtigung des Nährstoffregimes. — Geod. Geophys. Veröff. R. IV, No. 35 (1981) 39—220.
- NEHRING, D.: Langzeittrends des Phosphat- und Nitratgehalts in der Ostsee. — Beitr. Meereskunde No. 47 (1982) 61—86.
- NEHRING, D.; FRANCKE, E.: Hydrographisch-chemische Untersuchungen in der Ostsee von 1969 bis 1978. I. Die hydrographischen Bedingungen und ihre Veränderungen. — Geod. Geophys. Veröff. R. IV, No. 35 (1981) 5—38.
- NEHRING, D.; FRANKE, E.: Die hydrographisch-chemischen Bedingungen in der zentralen Ostsee im Jahre 1983. — Fischerei-Forsch., Vol. 23 (1985) (in print).
- PERTILÄ, M.; KOLJONEN, J.; TULKKI, P.: Mean values and trends of hydrographical and chemical parameters in the Baltic proper (in Russian). — Trudy XII Konf. Belt. Otzeanografov, Leningrad (1981), 310—320.
- SOSKIN, I. M.: Long-term variations in the hydrological characteristics of the Baltic Sea (in Russian). — Gidrometeoizdat, Leningrad 1963.
- YURKOVSKIS, A.: The dynamics and structure of phosphorus vertical distribution in the Baltic Sea (in Russian). — Ivestija Akad. Nauk Eston. SSR, Biol., 29 (1980) 255—265.

Final version of the paper: 1. 7. 1983

Address of the author:

Dr. sc. nat. WOLFGANG MATTHÄUS
Akademie der Wissenschaften der DDR
Institut für Meereskunde
DDR-2530 Rostock-Warnemünde, Seestr. 15

GÜNTHER SAGER

Zum Wachstum der Zellzahl mariner Algenkulturen

Mit 2 Abbildungen und 2 Tabellen

Zusammenfassung: Kulturen zweier mariner Algenarten, die von WALLEN und GEEN (1971) unter Licht verschiedener Wellenlängen gehalten wurden, zeigen eine Vermehrung der Zellzahl mit einem anfänglich langsamen Zuwachs, exponentiellem Verhalten über $\frac{4}{5}$ der Dauer der Versuche und einer ziemlich unvermittelten Abnahme, die zu einer oberen Grenze führt. Mangels besser geeigneter Methoden haben die Autoren visuell gezogene Wachstumskurven mit einem Parameter für den exponentiellen Kurvenzweig gegeben. Die Untersuchungen werden wieder aufgegriffen, wobei die gesamte Entwicklung mit einer Übergangsfunktion approximiert wird, die unlängst eingeführt worden ist (SAGER 1983). Die in Tabellen und Zeichnungen dargestellten Ergebnisse bringen alle charakteristischen Merkmale des Wachstumsablaufs zum Ausdruck und lassen biomathematische Rückschlüsse zu.

Abstract: Cultures of two marine algae species as grown under different light conditions by WALLEN and GEEN (1971) show a growth of cell numbers with a slow increase in the beginning, exponential behaviour over $\frac{4}{5}$ of rearing time, and a rather abrupt deceleration leading to an upper barrier. For lack of more adequate methods the authors have published visually drawn growth curves complemented by a numerical value for the intensity of growth in the "exponential branch". Investigations are taken up again with approximations of the whole growth development by a transition function introduced recently (SAGER 1983). Results as given in tables and graphs show the specific properties of growth in cell numbers and allow for biomathematical conclusions.

Резюме: Культуры двух морских видов водорослей показывают под влиянием различных длин волны света сначала медленный прирост числа клеток, потом экспоненциальный прирост во время $\frac{4}{5}$ продолжительности экспериментов и после этого понижение, которое ведет к верхней границе (WALLEN и GEEN, 1971). Эти авторы за недостатком годных методов построили кривые прироста зри-

тельно. Эти исследования снова проведены. При этом развитие изображено функцией перехода, которая поставлена недавно (SAGER, 1983). Результаты показаны в таблицах и рисунках. Они выражают все характерные признаки роста и позволяют биоматематические выводы.

1. Experimentelle Grundlagen

Arbeiten der Kanadier WALLEN und GEEN (1971) über das Zellwachstum zweier mariner Algenarten unter Einwirkung von Licht verschiedener Wellenlängen gleicher Intensität über einen Zeitraum von 15 Tagen haben Wachstumsverläufe ergeben, die sich mit den herkömmlichen Wachstumsfunktionen nicht approximieren lassen. Es handelt sich dabei um die Diatomee *Cyclotella nana* (Wood's Hole stock culture Dun), die zu den zentralen Kieselalgen gehört, sowie *Dunaliella tertiolecta* (Wood's Hole stock culture 3H) aus der Klasse der Grünalgen. Beide Arten wurden in künstlichem Seewasser gehalten, wie es JONES, SPEER und KURY (1963) beschrieben haben.

Die Kulturen wurden unter ständigem Umrühren des bei WALLEN und GEEN näher beschriebenen Mediums bei Temperaturen von $20 \pm 0,5$ °C vermehrt. Das Volumen jedes Inoculums wurde auf eine Anfangskonzentration von 1 bis 3×10^4 Zellen pro ml des Kulturmediums adjustiert. Die Bereiche der Wellenlängen betrug für blaues Licht etwa 420 bis 560 nm, für weißes Licht 400 bis 760 nm und für grünes Licht 490 bis 600 nm. Die meisten Versuche liefen bei einer Lichtintensität von rund $8 \cdot 10^{-4}$ J cm⁻² s⁻¹ ab. Neu angesetzte Algenkulturen wurden in kon-

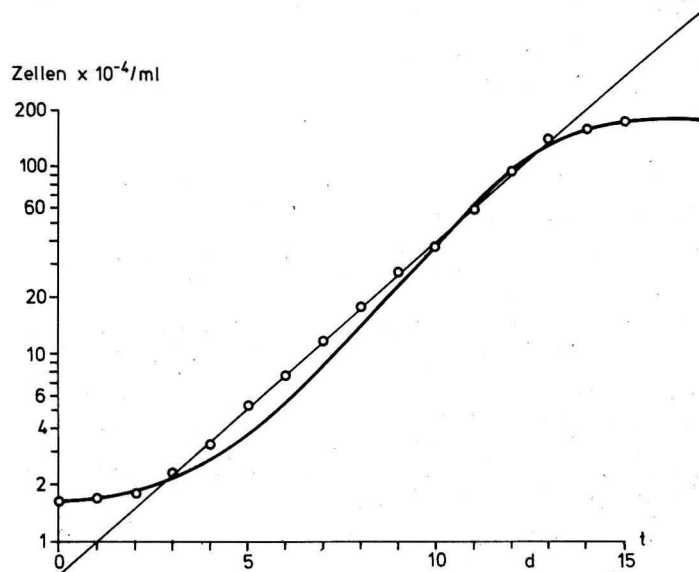


Abb. 1 Wachstum der Zellen von *Dunaliella tertiolecta* in blauem Licht bei exponentieller und transitioneller Approximation (halblogarithmische Darstellung)

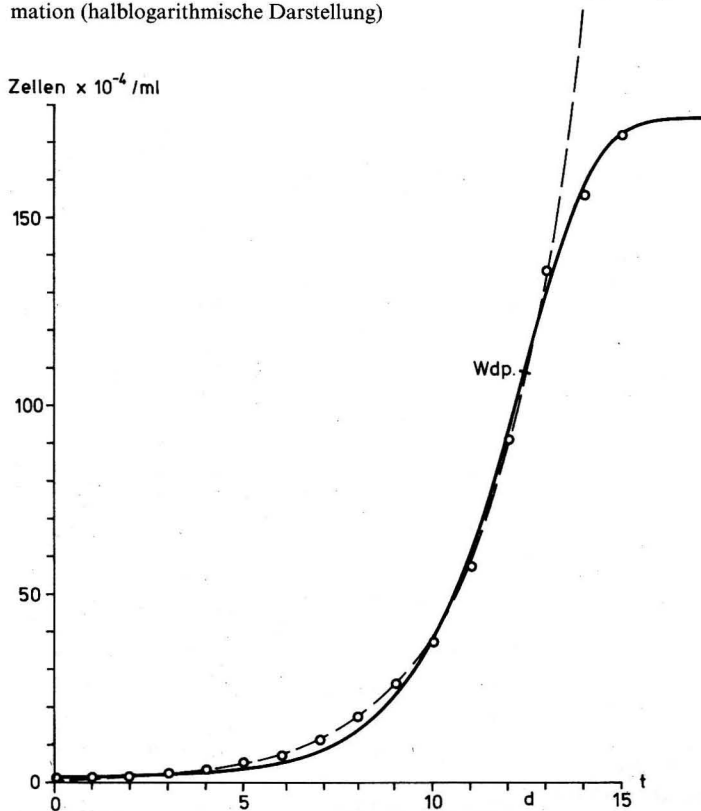


Abb. 2 Wachstum der Zellen von *Dunaliella tertiolecta* in blauem Licht bei exponentieller und transitioneller Approximation (kartesische Darstellung)

trollierten Kammern an einen 16 gegen 8 Stunden Hell/Dunkel-Rhythmus adaptiert.

Das Wachstum wurde entweder über die Messung der Anzahl der Zellen mit einem Coulter Counter Modell B geschätzt oder aus dem Wechsel der optischen Dichte bei 750 nm mit einem Kolorimeter Spectronic 20 über eine Eichkurve umgerechnet. Als Beispiel für die 6 Versuche stehen hier die Abbildungen 1 und 2; WALLÉN und GEEN haben für alle Versuche die halblogarithmische Darstellung

bevorzugt, aus der die Ausgangsdaten der Tabellen 1 und 2 durch Umrechnung genähert deduziert worden sind. Alle Diagramme zeigen denselben charakteristischen Verlauf, der mit einem langsamen Anstieg beginnt und im halblogarithmischen Koordinatensystem (Abbildung 1) von etwa 3 bis 13 Tage geradlinig verläuft, wonach dann ein ziemlich starker Rückgang des Zuwachses einsetzt, wie dies am klarsten in karthesischen Koordinaten (Abb. 2) zum Ausdruck kommt.

Tabelle 1

Approximation der Zellzahl bei der Kieselalge *Cyclotella nana* in 10^4 Einheiten unter verschiedener Licht-einwirkung gleicher Intensität

Zeit in Tagen	blaues Licht			weißes Licht			grünes Licht		
	Basiswert	Expon.-Funkt.	Überg.-Funkt.	Basiswert	Expon.-Funkt.	Überg.-Funkt.	Basiswert	Expon.-Funkt.	Überg.-Funkt.
0	2,7	1,17	2,70	2,7	1,30	2,70	2,7	1,27	2,70
1	2,8	1,69	2,84	2,9	1,77	3,09	2,8	1,70	2,97
2	3,0	2,45	3,10	3,3	2,42	3,62	3,0	2,28	3,34
3	3,6	3,54	3,55	3,9	3,29	4,36	3,5	3,04	3,88
4	5,0	5,13	4,33	5,4	4,49	5,39	4,6	4,06	4,64
5	7,6	7,42	5,69	6,8	6,12	6,80	6,1	5,43	5,71
6	10,6	10,74	8,01	9,1	8,35	8,74	7,3	7,26	7,22
7	14,6	15,56	11,98	12,0	11,39	11,39	10,0	9,70	9,34
8	21,5	22,52	18,66	15,0	15,52	14,99	12,8	12,96	12,26
9	33,3	32,60	29,67	19,9	21,17	19,84	17,4	17,33	16,26
10	47,0	47,20	47,10	27,5	28,86	26,29	21,2	23,15	21,62
11	72,0	68,34	72,85	33,6	39,34	34,73	28,8	30,94	28,64
12	98,0	98,93	106,65	45,4	53,64	45,47	36,4	41,35	37,46
13	149,0	143,23	142,96	58,5	73,14	58,59	46,5	55,27	48,00
14	174,0	207,36	170,87	79,4	99,72	73,65	62,0	73,86	59,70
15	180,0	300,20	183,33	89,2	135,96	89,20	70,8	98,71	71,42
Parameter			[2]		1,300	[1]			[2]
W_0		1,167	2,70	0,31		2,70		1,274	2,70
c		0,37	0,55347	—		0,32833		0,29	0,35636
$10^4 k$		—	5,61222	—		136,63872		—	19,56962
m		—	1,01618	—		0,67888		—	1,04421
E		—	185,8255	—		110,4239		—	95,2147
Wendepunktswende-	t_w	—	12,303	—		14,269		—	14,042
punkts-	W_w	—	117,841	—		77,877		—	60,208
daten-	\dot{W}_w	—	37,019	—	54	15,741		—	11,946
T/h		45	—			—		57	—
Fehler-	$\sum_0^{15} f $	173,69	36,55		105,82	10,28		63,17	9,90
beiträge	$\sum_0^{13} f $	16,94	29,15		38,74	4,53		23,40	6,98

Tabelle 2

Approximation der Zellzahl bei der Grünalge *Dunaliella tertiolecta* in 10^4 Einheiten unter verschiedener Licht- einwirkung gleicher Intensität

Zeit in Tagen	blaues Licht			weißes Licht			grünes Licht		
	Basis- wert	Expon.- Funkt.	Überg.- Funkt.	Basis- wert	Expon.- Funkt.	Überg.- Funkt.	Basis- wert	Expon.- Funkt.	Überg.- Funkt.
0	1,6	0,66	1,60	1,6	1,06	1,60	1,5	0,91	1,50
1	1,7	0,99	1,70	1,8	1,44	1,75	1,7	1,21	1,70
2	1,8	1,49	1,87	2,1	1,97	1,99	1,8	1,62	1,99
3	2,3	2,24	2,18	2,6	2,68	2,37	2,2	2,17	2,41
4	3,3	3,38	2,74	3,4	3,66	2,96	3,0	2,90	2,99
5	5,2	5,09	3,74	4,8	4,98	3,88	4,0	3,87	3,82
6	7,5	7,67	5,50	6,8	6,80	5,32	5,2	5,17	4,99
7	11,8	11,55	8,64	9,2	9,27	7,54	6,8	6,91	6,64
8	17,7	17,41	14,10	12,3	12,63	10,94	9,0	9,24	8,93
9	26,8	26,23	23,43	16,8	17,22	16,06	12,6	12,35	12,11
10	37,7	39,52	38,74	23,8	23,49	23,60	16,4	16,50	16,44
11	57,8	59,55	62,20	33,3	32,02	34,24	21,5	22,05	22,21
12	91,0	89,74	94,09	44,7	43,66	48,33	28,8	29,47	29,68
13	136	135,22	129,56	66,8	59,52	65,11	38,9	39,39	38,90
14	156	203,75	158,15	83,9	81,16	81,89	53,5	52,64	49,51
15	172	307,01	172,32	93,0	110,65	94,27	60,4	70,35	60,40

Parameter	[2]	[2]	[1]
W_0	0,655	1,60	1,058
c	0,41	0,58519	0,31
$10^4 k$	—	2,53101	—
m	—	1,09231	—
E	—	176,3217	—
Wende- punkts- daten	t_w	—	12,422
	W_w	—	109,141
	\dot{W}_w	—	35,990
T/h	41	—	54
Fehler- beträge	$\sum_0^{15} f $	191,86	31,79
	$\sum_0^{13} f $	9,10	29,32
			31,37
			16,73
			14,78
			7,14
			11,28
			13,45
			3,93
			3,15

2. Bisherige mathematische Formulierungen

Man hat im Ergebnis der Versuche den Tatbestand eines über eine längere Phase exponentiellen Wachstums, das nach einer Anlaufphase einsetzt, später aber ziemlich abrupt gebremst wird und in eine Stagnation übergeht. Da es für einen solchen Verlauf keine geschlossene mathematische Darstel-

lung gab, haben WALLÉN und GEEN (1971) sich auf den mittleren Teil (Abb. 1) beschränkt, der sich als

$$W = W_0 e^{ct} \quad \text{bzw.} \quad \ln W = \ln W_0 + ct \quad (1)$$

darstellt. Diese Gleichung des unbeschränkten Wachstums, die von SCHMALHAUSEN und BORDZILOWSKAJA (1930) für stäbchenförmige Bakterien (*Bacillus megatherium*) untersucht und von v. BERTALANFFY (1934) wieder auf-

gegriffen worden ist, gestattet eine stufenweise Fixierung von c als

$$c = (\ln W - \ln W_0)/t, \quad (1a)$$

wie dies schon PÜTTER (1920) am Gewicht der Raupe des Seidenspinners (*Bombix mori*) getan hat.

WALLÉN und GEEN fanden als Betrag von c bei verschiedenem Licht im einzelnen

	blau	weiß	grün
<i>Cyclotella nana</i>	0,37	0,31	0,29
<i>Dunaliella tertiolecta</i>	0,41	0,31	0,29

Mit c läßt sich auch die Zeit T angeben, die zur Verdopplung der Zellzahl benötigt wird, nämlich

$$T = \frac{\ln 2}{c}. \quad (1b)$$

Nun ist (1) allein mit c jedoch noch nicht fixiert. Über einen Betrag von W_0 (Inoculum) findet man bei den Urhebern aber keine Aussage, weil er durch die Anfangsphase nicht zum exponentiellen Verlauf paßt. Deshalb ist unter Beibehaltung der Beträge von c aus den Angaben von 3 bis 13 Tage jeweils ein $W_{0,i}$ aus (1) bestimmt worden, das nicht dem wahren Wert entspricht, aber zur Darstellung von (1) benötigt wird. Das Mittel dieser Werte wurde als W_0 genommen und für die Berechnungen des exponentiellen Wachstums in den Tabellen 1 und 2 verwendet, wozu die Abbildungen 1 und 2 für *Dunaliella tertiolecta* bei blauem Licht gehören. Sie zeigen eine weitgehende Identität zwischen Meßwerten und deren Approximationen durch die Exponentialfunktion (1) im Bereich von 3 bis 13 Tage. Die Abweichungen in der Anlaufphase fallen bei den üblichen Koordinaten (Abb. 2) nur wenig auf, nehmen sich aber bei halblogarithmischer Darstellung (Abb. 1) eher kraß aus. Ab 13 Tage schießt die Exponentialfunktion immer weiter über, während die anschließend zu besprechende Darstellung mit einer Übergangsfunktion in Abb. 2 bereits ihren Wendepunkt hinter sich hat.

3. Applikation einer Übergangsfunktion

Der Fall eines unbegrenzten Wachstums nach (1) bedeutet, daß die Zunahme von W — also \dot{W} — proportional dem vorhandenen Bestand W ist, also

$$\dot{W} = \frac{dW}{dt} = k e^{ct}. \quad (2)$$

Die Voraussetzungen für die Erfüllung von (2) sind u. a. ein hinreichendes Angebot an Nahrung, Raum, Licht, Wärme, um einige Faktoren zu nennen. Schließlich muß eine Abführung der Stoffwechselprodukte gewährleistet sein, um eine Autointoxikation zu vermeiden. Mit diesen Bedingungen werden die Chancen für exponentielles Wachstum entscheidend geringer. Vor allem sei darauf hingewiesen, daß der Begriff vom „unbegrenzten Wachstum“ vorsichtiger gehandhabt werden sollte, als dies bisher noch geschieht.

Aus der Beschäftigung mit Problemen des organischen Wachstums, die ihren Niederschlag in einer Reihe von Beiträgen im „Anatomischen Anzeiger“ (seit 1978) und im „Zoologischen Jahrbuch, Abt. Anatomie“ (seit 1982) gefunden hat, ist der Verfasser zu folgender Auffassung gelangt: Es dürfte kaum eine echte Form des unbegrenzten Wachstums in Gestalt exponentiellen Zuwachses geben, vielmehr muß eine solche Phase als Teil einer letztlich limitierten Entwicklung in einer allgemeineren Wachstumsgleichung inkorporiert sein. Für den Zuwachs bedeutet das einen zeitlich ansteigenden Trend, der aber durch einen Faktor gebremst werden muß, der unter Umständen sehr effektiv werden kann.

Für den ersten Teil käme wieder die Form e^{ct} in Betracht, der zweite könnte durch den Ausdruck $(E - W)$ gefaßt werden, wenn E der asymptotisch erreichte „Endwert“ des Wachstums ist. In praxi reicht der zweite Term erfahrungsgemäß im allgemeinen nicht aus, vielmehr muß ihm noch ein Exponent gegeben werden. Man hat dann (SAGER 1983)

$$\dot{W}(t) = k(E - W)^m e^{ct}. \quad (3)$$

In den Sonderfällen folgen in den Grenzen von 0 bis t und W_0 bis W über Integration aus (3) für

$$m = 0: \quad W = W_0 + \frac{k}{c} (e^{ct} - 1), \quad (4)$$

$$m = 1; c = 0: \quad W = E - (E - W_0) e^{-kt}. \quad (5)$$

Die letzte Gleichung ist der Ansatz von V. BERTALANFFY (1951) für den entarteten Fall seiner Konzeption des Zuwachses als Differenz von Massenaufbau (Anabolismus) und Massenabbau (Katabolismus) mit einem sigmoidförmigen Verlauf. Man erkennt in (4) und (5) die anfangs ähnlichen, dann aber sehr divergierenden Abläufe unbegrenzten und limitierten Wachstums.

Als weiterer Sonderfall von (3), der bereits den Charakter einer Übergangsfunktion von unbegrenztem zu limitiertem Wachstum hat, gehört

$$m = 1: W = E - (E - W_0) e^{\frac{k}{c}(1-e^{ct})}. \quad (6)$$

Diese Funktion ist bei *Cyclotella nana* für blaues Licht ($m = 1,016$) fast genau und für grünes Licht ($m = 1,044$) noch genähert eingestellt, wie die nichtlinearen Regressionen des allgemeinen Falls von (3) für $m > 0$, aber $m \neq 1$ mit dem Integral

$$W = E - (E - W_0) / [1 + (E - W_0)^{m-1} \cdot \frac{k}{c} (m - 1) (e^{ct} - 1)]^{1/(m-1)} \quad (7)$$

zeigen. Für die Abszisse des Wendepunktes erhält man dazu

$$t_w = \frac{1}{c} \ln \left[\frac{c}{k(E - W_0)^{m-1}} - (m - 1) \right]. \quad (8)$$

Alle weiteren Informationen über die Funktion (7) wie die Entwicklung von Schätzformeln für die Parameterstartwerte sind vom Verfasser in einer gesonderten Studie zur Entwicklung der Übergangsfunktion zusammen mit Beispielen gegeben worden (SAGER 1983).

4. Ergebnisse der mathematischen Approximation

In den Tabellen 1 und 2 sind die Ergebnisse der mathematischen Näherungen für das Zellwachstum unter verschiedener Lichteinwirkung bei *Cyclotella nana* und *Dunaliella tertiolecta* für gleiche Lichtintensität aufgeführt. Dabei wurden die Ausgangsdaten nach WALLEN und GEEN (1971) einmal nach deren Angaben über die c -Beträge mit ergänzten W_0 -Werten exponentiell genähert und zum anderen mit der Übergangsfunktion nach SAGER (1983) behandelt. Die nichtlinearen Regressionen wurden über die Minimierung der Summen der Fehlerquadrate [2] und Fehlerbeiträge [1] nach PAUL (1975) abgewickelt.

Neben den approximierten Daten und den Werten für die Parameter für die jeweils günstigste Minimierung sind in den Tabellen die Koordinaten t_w , W_w der Wendepunkte sowie der dort maximale Zuwachs \dot{W}_w für die Übergangsfunktion enthalten. Bei der exponentiellen Näherung ist noch die Zeit der Verdopplung der Anzahl der Zellen zwischen 3 und 13 Tage als T vermerkt. Schließlich sind die Summen der Fehlerbeiträge von 0 bis 13 und 0 bis 15 Tage aufgeführt.

Für das Wachstum der Zellen von *Dunaliella tertiolecta* in blauem Licht ist in Abb. 1 die Darstellung in der halblogarithmischen Form und in Abb. 2 in normalen Koordinaten gegeben worden, wobei in beiden Fällen die Ausgangsdaten als Mittelpunkt der kleinen Kreise zu nehmen sind. Beide Abbildungen lassen sehr gut die exponentielle Phase von etwa 3 bis 13 Tage erkennen, zeigen im weiteren die Abweichungen der Übergangsfunktion in diesem Bereich und vor allem den mit dieser Funktion erreichten Wechsel zur sigmoidförmigen Form mit der Wachstumsgrenze. Dieser Übergang vollzieht sich praktisch in der kurzen Zeit von 3 Tagen, wie dies mit den bislang verfügbaren Wachstumskurven nicht nachvollzogen werden konnte.

Abschließend sei dem mathematisch-technischen Assistenten Herrn RUDOLF SAMMLER für die Vorarbeiten und Durchführung der

nichtlinearen Regressionen bei den besonderen Eigenschaften der Übergangsfunktion gedankt.

Literatur

- BERTALANFFY, L. V.: Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums. I. Allgemeine Grundlagen der Theorie. — Roux' Arch. Entw. Mech. Org. **131** (1934), 613—652.
- BERTALANFFY, L. V.: Theoretische Biologie. II. Stoffwechsel, Wachstum, 2. Aufl. — Bern: A. Francke-Verlag 1951.
- JONES, R. F.; SPEER, H. L.; KURY, W.: Studies on the growth of the red alga *Porphyridium cruentum*. — Physiologia **16** (1963), 636—643.
- PAUL, W.: Ein direktes numerisches Verfahren zur Bestimmung der Parameter nichtlinearer Ausgleichsfunktionen. — Biom. Z. **17** (1975), 487—500.

- PÜTTER, A.: Studien über physiologische Ähnlichkeit. VI. Wachstumsähnlichkeiten. — Pflügers Arch. **180** (1920), 298—340.
- SAGER, G.: Eine Übergangsfunktion zwischen exponentiellem und restriktivem Wachstum. — Zool. Jb., Anat. **110** (1983), 271—284.
- SCHMALHAUSEN, J.; BORDZIŁOWSKAJA, N.: Das Wachstum niederer Organismen. I. Das individuelle Wachstum der Bakterien und Hefe. — Roux' Arch. Entw. Mech. Org. **121** (1930), 726—754.
- WALLEN, D. G.; GEEN, G. H.: Light quality in relation to growth, photosynthetic rates and carbon metabolism in two species of marine plankton algae. — Marine Biol. **10** (1971), 34—43.

Abschluß der Arbeit: 19. 5. 1983

Anschrift des Verfassers:

Dr. rer. nat. habil. GÜNTHER SAGER
Akademie der Wissenschaften der DDR
Institut für Meereskunde
DDR-2530 Rostock-Warnemünde, Seestr. 15

HERBERT SIEGEL and TORSTEN SEIFERT

Influence of the Sea Bottom on the Spectral Reflectance in the Oder Bank Region

With 6 figures and 1 table

Abstract: The potential influence of the sea bottom on the spectral remission from the surface of the sea is studied by a section across the Oder Bank. The upwelling radiance measured in different depths may be interpreted on the basis of the two-flow model of JOSEPH (1951). It is found that bottom reflection is noticeable up to the surface between 450 nm and 650 nm at the most shallow station 502 (8 m depth). In the region of maximum remission near 560 nm the remission coefficient of shallow waters (stations 501 and 502) is higher by a factor of two than of a 15 m water column (station 503) for which bottom effects are negligible in the Baltic Sea.

Zusammenfassung: Es wird der mögliche Einfluß des Meeresbodens auf die spektrale Remission an der Meeresoberfläche im Gebiet der Oderbank untersucht. Zur Interpretation der Meßergebnisse (insbesondere der Tiefenabhängigkeit der aufwärtsgerichteten Strahldichte) wird das Zweistrommodell nach JOSEPH (1951) verwendet. Der Einfluß des Meeresbodens reicht auf der flachsten Station 502 (8 m Wassertiefe) im Wellenlängenbereich von 450—650 nm bis an die Oberfläche. Im Bereich des Remissionsmaximums bei 560 nm liegen die Remissionskoeffizienten für die flachen Stationen 501 und 502 doppelt so hoch wie auf der Station 503 mit 15 m Wassertiefe, für die Bodeneffekte in der Ostsee vernachlässigt werden können.

Резюме: Исследуется влияние морского грунта на спектральный коэффициент яркости на поверхности моря в акватории банки Одры. Результаты измерений (особенно зависимость яркости снизу от глубины) обсуждаются на основании модели ЙОЗЕФА (1951). На самой мелкой станции 502 отражение света от грунта оказывает влияние на яркость до поверхности для 450—650 нм. В диапазоне максимума отражения при 560 нм коэффициент яркости на мелководных станциях 501 и 502 вдвое больше чем коэффициент на станции 503 глубиной вода 15 м, где влияние грунта можно пренебрегать в Балтийском море.

1. Introduction

Besides the atmosphere and the interface to the water also the sea bottom may produce a disturbing effect if water quality parameters are to be determined from remotely sensed data of a shallow water area. That is illustrated by satellite images showing marked structures of the sea bottom in the visible channels, as for instance the Oder Bank in the Baltic Sea, see HORSTMANN (1983). There may be found further examples, even a scene where the Oder Bank is perceptible during the bloom of blue-green algae (channel 3 of the Coastal Zone Colour Scanner on 1. 8. 1982).

The occurrence of bottom-structure on satellite images depends on the depth and the reflectivity of the bottom material as well as on the transmission of light through the water column above it. The latter being a highly variable factor because the transmittance may be more or less reduced by suspended material.

In order to study the potential influence of the sea bottom in the Baltic the spectral reflectance was investigated along a section across the Oder Bank made on 17. 6. 1983, during an expedition of the r.v. "A. v. Humboldt" of the Academy of Sciences of the GDR.

2. Measurements

The section included five stations at intervals of 5,7 sm located as shown in Fig. 1 where the underlying bottom topography is given too. Measurements started at the southernmost station. At stations 162 and 503 off

the Oder Bank depth of 14 m and 15 m, respectively, were recorded by echo sounding. At stations 502 and 501 lying just above the bank depths of 8 m and 9 m were measured whereas 13.5 m were obtained at the last station 500 outside the 10 m isobath again.

At every station the upward radiance L_u just below the sea surface and the downward irradiance E_s just above it were measured in the spectral range 380 to 750 nm using a submersible spectrophotometer.

Moreover, the upward radiance in 3 m and 4 m depth was recorded at the most shallow station 502.

Information about the transmittance of the water column and about its content of suspended and dissolved material was derived from the volume scattering intensity β (45°), and from the concentrations of seston as well as yellow substance determined by filtering and attenuation measurements respectively.

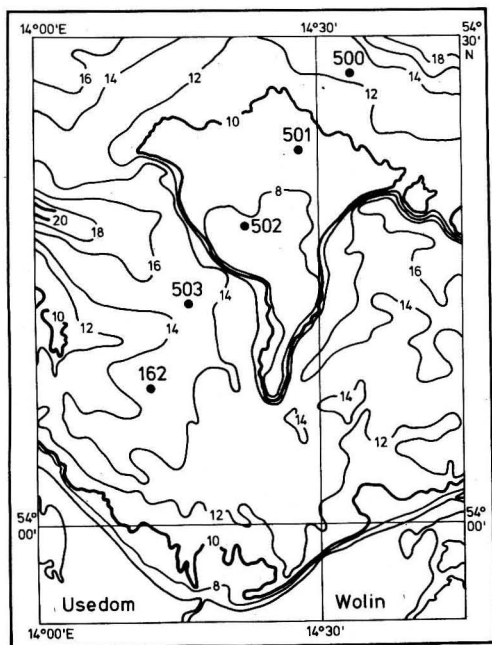


Fig. 1
Location of the stations on a bathymetric map of the Oder Bank

3. Results

The spectral reflectance of the water column may be characterized by the ratio of the upwelling radiance just below the sea surface L_u to the incident irradiance E_s (above the surface) according to

$$\mathcal{R} = \pi L_u / E_s \quad (1)$$

The factor of π is due to the assumption that the upwelling light is completely diffuse. We would like to emphasize this being a point of rough approximation here, because we are using (1) for the case of direct sunlight (nearly clear sky) and a relatively small water column.

We assume, however, that variations in the directional character of the light field may be included approximately into an expression like (1) by introducing a corresponding correction factor, that is by changing the constant.

Since the measurements were made under relatively constant conditions we simply use (1) in the following. The spectral reflectance curves obtained this way are presented for the five stations in Fig. 2. The increasing influence of the bottom reflection with decreasing water depths is obvious there. The maxima are nearly proportional to reciprocal depths. At stations 502 and 501 with a 8 m or 9 m water column, respectively, the spectral reflectance is twice that of the other stations where depths between 13.5 m to 15 m were recorded.

The reflectance curves differ mainly between 450 nm to 650 nm. A differing behaviour in the short wavelength region 400 nm to 450 nm as obtained for station 162 is probably caused by yellow substances changing the transmittance of the water column. A concentration of 1.8 mg/l was observed there which was considerably higher than those found at the other stations (≈ 1 mg/l).

The influence of the sea bottom is most distinct in the region of maximum transmittance and maximum reflectance, consequently. That is illustrated in Fig. 3 where the bottom profile across the Oder Bank is reflected by the behaviour of the reflectance

values at 500 nm, 560 nm and 600 nm along the section. Because of the higher concentration of yellow substances the 500 nm value at station 162 is still somewhat deviating there.

At the station 502 a vertical profile of L_u was recorded measuring the upwelling radiance at depths $z = 0$ m, 3 m and 4 m. The results are given in Fig. 4 in the form of isopleths. Such a representation makes evident the varying influence of bottom reflection on the radiance $L_u(z)$ in dependence on the wavelength. From this point of view there are three regions to be distinguished.

— Bottom reflection is effective up to the surface leading to growing L_u values with increasing depth z . That is the case between 450 nm and 600 nm as regards our example.

— Adjoining to shorter as well as to longer wavelengths there is a region where $L_u(z)$ has a minimum at a definite depth beyond which bottom reflection is covered by absorption and backscatter.

At 660 nm, for instance, the bottom may be "seen" up to 3 m.

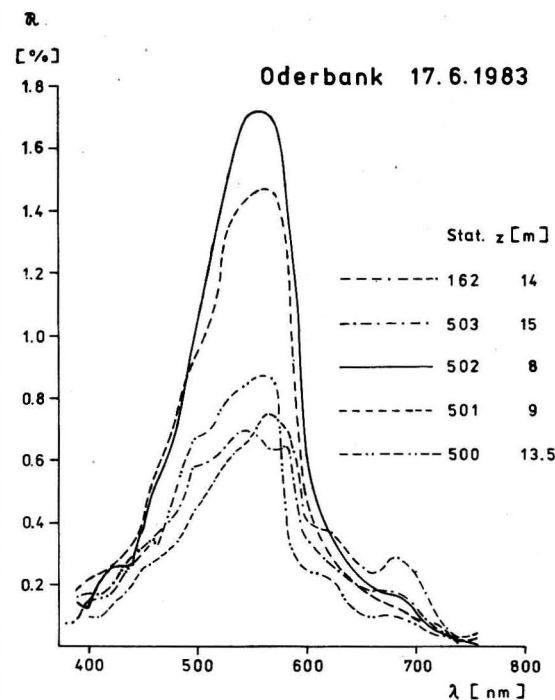


Fig. 2
Spectral reflectance records across the Oder Bank

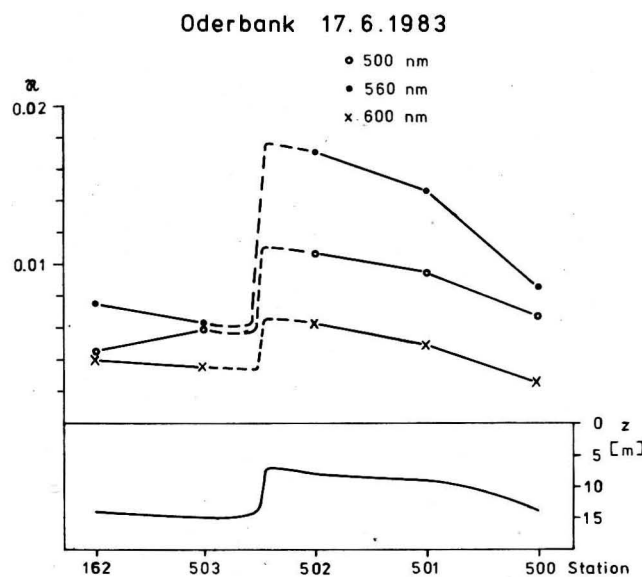


Fig. 3
Bottom profile and change of reflectance along the section

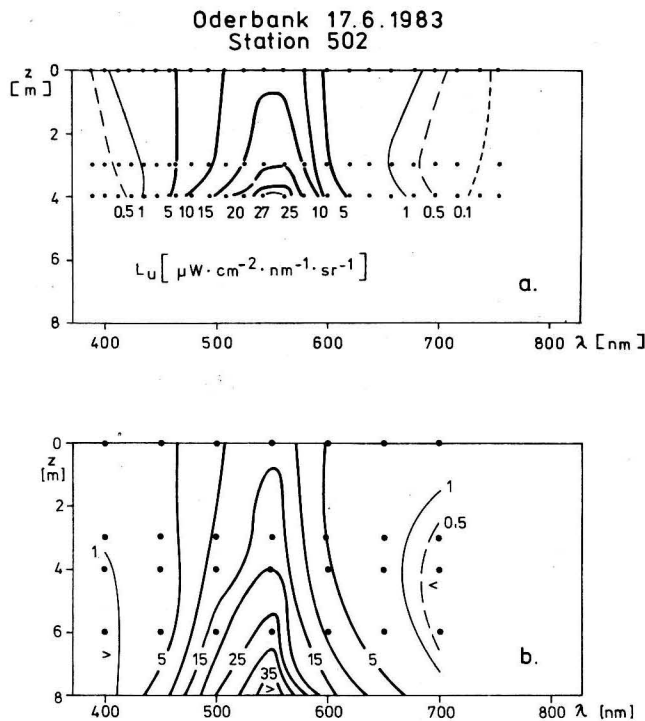


Fig. 4
Isopleths representing the vertical profile of upwelling radiance at station 502
a) observed values
b) calculated with (7)

Finally, at the long and short wavelength limit of the visible spectrum $L_u(z)$ becomes a continuously decreasing function.

4. Discussion

The experimental findings may be discussed further on the basis of the two-flow model which JOSEPH (1951) derived by applying the Schuster-Schwarzschild approach to the problem of radiative transfer in the sea water.

In the framework of this model the light field is assumed to be diffuse. Therefore it may be described completely by an upward E_u and a downward irradiance E_d which are to be determined from the well-known ansatz

$$\begin{aligned} dE_d &= (-a \cdot E_d - b_b \cdot E_d + b_b \cdot E_u) dz_x \\ -dE_u &= (-a \cdot E_u - b_b \cdot E_u + b_b \cdot E_d) dz_x \end{aligned} \quad (2)$$

Here, z_x denotes the depth going from the surface at zero level to the bottom at z_b , whereas a and b_b are constants denoting the absorption and the back scattering coefficient of the water column or the layer under consideration, which is assumed to be homogeneous and isotropic.

For a non-stratified water body the boundary conditions read

$$\begin{aligned} E_d(z_x = 0) &= E_{d0} \\ E_u(z_b) &= R_b \cdot E_d(z_b) \end{aligned} \quad (3)$$

where R_b is the diffuse reflectance of the sea bottom. The solution corresponding to (2) and (3) may be written as

$$\begin{aligned} E_d(z_x) &= E_{d0} \frac{[1 - R_w R_b + R_w(R_b - R_w)] \times \exp[-2K(z_b - z_x)]}{[1 - R_w R_b + R_w(R_b - R_w)] \times \exp[-2Kz_b]} \exp(-Kz_x), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} E_u(z_x) &= E_{d0} \frac{[R_w(1 - R_w R_b) + (R_b - R_w)] \times \exp[-2K(z_b - z_x)]}{[1 - R_w R_b + R_w(R_b - R_w)] \times \exp[-2Kz_b]} \exp(-Kz_x). \end{aligned} \quad (4)$$

A depth dependent expression for the internal diffuse reflectance of the water column is then given by

$$r(z_x) = E_u(z_x)/E_d(z_x) \quad (5)$$

Two new parameters have been introduced here: K is the vertical attenuation coefficient, and R_w is to be considered as the diffuse reflectance of the water body if not disturbed by the sea bottom, since $R_w = \lim_{z_b \rightarrow \infty} r(z_x)$. Within this approach K and R_w are interrelated to the inherent optical properties of the water a and b_b as follows

$$\begin{aligned} K &= [a(a + 2b_b)]^{1/2} \\ R_w &= (K - a)/(K + a) \end{aligned} \quad (6)$$

However, K and R_w values derived from observation will be used further on. According to the above mentioned additional scattering and attenuation measurements the water body covering the Oder Bank during the experiment was estimated to be the type 3 coastal water of JERLOV's (1976) classification scheme, characterized by the corresponding K values.

The reflectance values R_w given in Table 1 were estimated at station 503, and the R_b are LYZENGA's (1978) values for a sand bottom.

In order to demonstrate the reliability of the model we first evaluate the upwelling radiance just below the sea surface corresponding to the measured incident global irradiance E_s . Using (3), (4) and $E_{d0} = t_s \cdot E_s$ we find

$$\begin{aligned} L_{u0} = E_u(z_x = 0) &= t_s \cdot E_s \cdot l_w \\ (1 - r_u \cdot l_w) & \end{aligned} \quad (7)$$

with

$$\begin{aligned} l_w &= R_w + T_w^2(R_b - R_w)(1 - R_w^2) / \\ &[1 - R_w R_b + T_w^2 R_w(R_b - R_w)]. \end{aligned}$$

$T_w = \exp(-K \cdot z_b)$ is the transmission factor of the water column, whereas $t_s = 0.98$ is the

transmittance of the sea surface, and $r_u = 0.48$ its reflectance from below. Notice, that the full two-flow model result (7) includes more terms than the expression which AUSTIN (1974) derived from the flux balance at the boundaries. But there is practically no numerical difference as long as $R_w/R_b \ll 1$.

Calculated and observed spectral radiances are compared for 0 m and 3 m in Fig. 5 show-

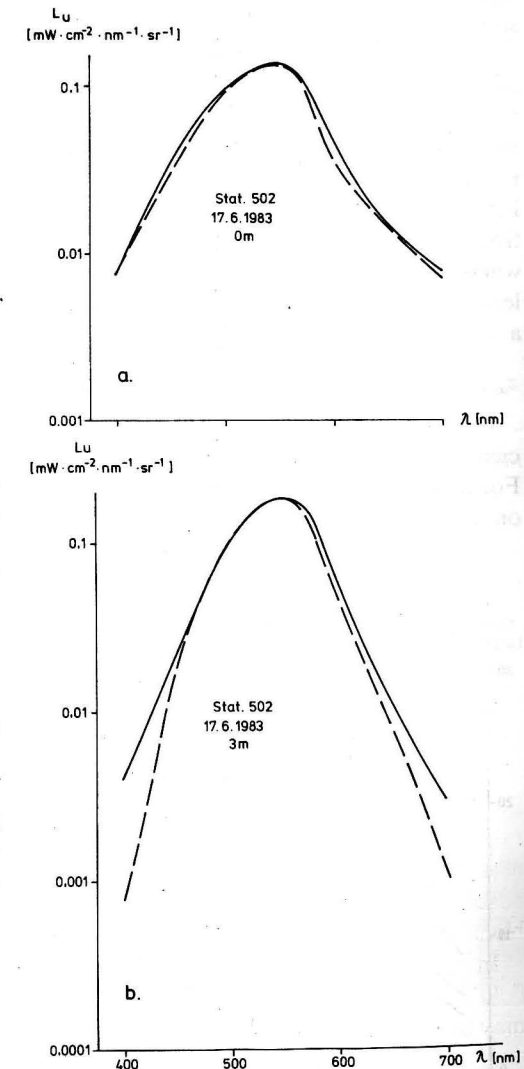


Fig. 5
Spectral radiance at station 502 in 0 m (a), and 3 m (b) depths:
— observed values
- - - - - calculated with (7)

Table 1
Spectral diffuse reflectance parameters

R_b — adopted from LYZENGA (1978) for a sand bottom,
 R_w — averaged measurements in the observed water body

λ/nm	400	450	500	550	600	650	700
R_b	0.115	0.142	0.169	0.208	0.247	0.262	0.277
R_w	0.0014	0.0032	0.006	0.007	0.0035	0.0019	0.0012

ing good over-all agreement except at the short wavelength wing.

Moreover, we used (5) to extrapolate the isopleth representation for station 502, see Fig. 4b. There the complete picture of the influence of bottom reflection on the upwelling radiance is given.

Finally we will give an estimation of the effective water column z_∞ above the bottom from where on the upward irradiance contains less than 1% of bottom reflected light. In a rough approximation there results

$$z_\infty [\text{m}] \approx (4.6 + \ln(R_b/R_w))/2K [\text{m}^{-1}] \quad (8)$$

Obviously, the vertical attenuation coefficient K is the most sensitive parameter here. For that reason z_∞ is presented in dependence on the wavelength in Fig. 6 for three different

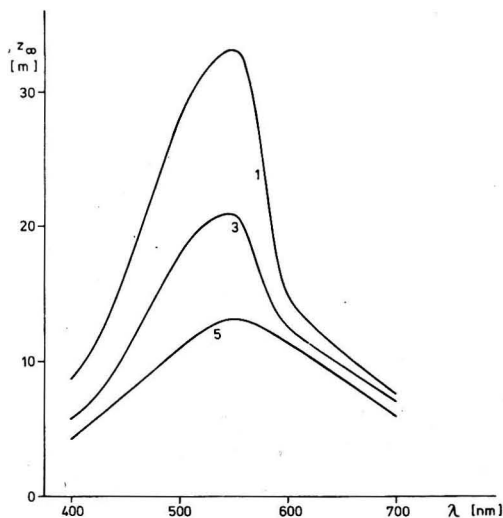


Fig. 6
Effective depth z_∞ , equ. (8), illustrating the one-percent threshold of bottom reflection in the Baltic (coastal waters 1, 3 and 5 after JERLOV (1976))

K values corresponding to JERLOV's (1976) coastal water types 1, 3 and 5, which are representative for the Baltic. R_w and R_b (highly reflecting sand bottom) are the same as before.

Summarily, Fig. 6 shows that bottom reflection may play a role in the Baltic Sea if the depth becomes less than some 20 m.

5. Concluding remarks

It was shown by an explicit example that a reliable estimation of the contribution of bottom reflected light to the upwelling radiance is possible using the diffuse two-flow model if the transmittance of the water body and the bottom reflectance are roughly known.

For that reason we consider it as an appropriate basis for correcting remotely sensed data with respect to bottom reflection. In particular, this may be of some importance if suspended matter is to be determined in shallow waters, since the influence of the sea bottom is maximum in the green band which such algorithms mainly rely on. Given an approximation of the material contents the transmittance of the water body and, consequently, the potential error caused by the bottom may be estimated, if necessary repeatedly till consistency is achieved. However, such a procedure can be applied vice versa to derive information about the bottom topography for coastal monitoring.

References

AUSTIN, R. W.: The remote sensing of spectral radiance from below the ocean surface. In: N. G. JERLOV and E. STEEMAN NIELSEN (Editors): Optical aspects

of Oceanography. — New York: Academic Press 1974, 317—343.

HORSTMANN, U.: Distribution patterns of temperature and water colour in the Baltic Sea as recorded in satellite images: Indicators for phytoplankton growth. — Berichte a. d. Institut f. Meereskunde d. Ch.-Albrechts-Universität Kiel, Nr. 106 (1983), vol. 1, 147 p.

JERLOV, N. G.: Marine optics. — Amsterdam, Oxford, New York: Elsevier 1976.

JOSEPH, J.: Untersuchungen über Ober- und Unterlichtmessungen im Meere und über ihren Zusammenhang mit Durchsichtigkeitsmessungen. — Dt. Hydrogr. Z. 3 (1950), 324—335.

LYZENGA, D. R.: Passive remote sensing techniques for mapping water depth and bottom features. — Appl. Opt. 17 (1978), 379—383.

Abschluß der Arbeit: Januar 1984

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Phys. HERBERT SIEGEL und
Dr. rer. nat. TORSTEN SEIFERT
Akademie der Wissenschaften der DDR
Institut für Meereskunde
DDR-2530 Rostock-Warnemünde, Seestr. 15

Zur Approximation des vertikalen Impulsaustausches in der Windmischungsschicht (Kurzmittteilung)

Mit 1 Abbildung

Für die Stromfeldberechnungen wird allgemein an der Meeresoberfläche die Randbedingung für den vertikalen Impulsaustausch durch den Ansatz für den dazugehörigen Koeffizienten A_v^0 in der Form

$$A_v^0 = \left(\rho_0 \cdot \frac{\partial v}{\partial z} \right)^{-1} \cdot \tau \quad (1)$$

formuliert. Darin ist A_v^0 der gesuchte Koeffizient, τ der Vektor der Windschubspannung an der Meeresoberfläche, ρ_0 eine konstante Wasserdichte innerhalb der Mischungsschicht der vertikalen Mächtigkeit h , und $v = v(x, y, z)$ ist der horizontale Geschwindigkeitsvektor. Die z -Achse ist vertikal orientiert. Die Schwierigkeit bei der Ermittlung der vertikalen Stromscherung in der oberflächennahen Schicht besteht in der Erfassung der vertikalen Stromscherung $\partial v / \partial z$. Die größte Vereinfachung ist die Annahme einer linearen Stromscherung von der Meeresoberfläche bis zum Boden der winddurchmischten Schicht. Mit dieser Voraussetzung soll an dieser Stelle lediglich der mögliche Weg zur Approximation von A_v^0 angegeben werden. Dabei kann ebenfalls jeder beliebige andere Ansatz zur vertikalen Stromscherung berücksichtigt werden, wenn er meßtechnisch ausreichend belegt ist. Auf eine weitere physikalische Rechtfertigung der hier gewählten linearen Vertikalscherung wird an dieser Stelle verzichtet (vgl. auch RAMMING und KOWALIK, 1980). In unmittelbarer Oberflächennähe wird die winderzeugte Strömung auch als STOKES-Drift $v^s = v^s(x, y, z)$ bezeichnet. MJULLER (1981) bestimmte aus Literaturrecherchen und aus Driftkartenversuchen in der Ostsee eine mittlere empirische Zuordnung der STOKES-Drift zur Windgeschwindigkeit durch

$$v^s = K \cdot V_w \quad (2)$$

Darin ist $V_w = V_w(x, y)$ der horizontale Windvektor 10 m über der Wasseroberfläche. Die Konstante $K = 0,03$ sagt aus, daß v^s etwa 3% von V_w beträgt. Aus der Windgeschwindigkeit ist die Windschubspannung durch die empirische Beziehung

$$\tau = C_d \cdot \rho_a \cdot V_w^2 \quad (3)$$

gegeben. In (3) ist C_d ein Koeffizient, der die vertikale Stabilität der Luftschicht über der Wasseroberfläche berücksichtigt, ρ_a ist die Luftdichte. Für die Approximation von $\partial v / \partial z$ durch v^s / h wird eine Beziehung benötigt, die es gestattet, die Windmischungstiefe h aus der Windgeschwindigkeit V_w zu bestimmen. Aus Farbstoffexperimenten im subtropischen und tropischen Atlantik ermittelten FENNEL, PRANDKE, LASS (1983) die empirische Zahlenwertgleichung

$$h = F \cdot |V_w|^{3/2} \quad (4)$$

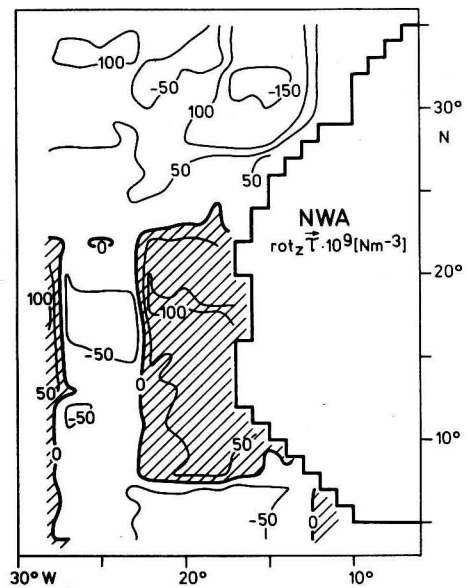
mit der Konstanten $F = 0,13$. Die Angabe von $|V_w|$ in der Maßeinheit m s^{-1} liefert für Windgeschwindigkeiten bis zu 11 m s^{-1} die Windmischungstiefe h (in m). Die Kombination der Beziehungen (1) bis (4) liefert die gesuchte Näherung als Zahlenwertgleichung:

$$A_v^0 = F \cdot C_d \cdot \rho_a \cdot |V_w|^{5/2} (\rho_0 \cdot K)^{-1} = F \cdot |\tau|^{5/4} (\rho_0 \cdot K)^{-1} \cdot (C_d \cdot \rho_a)^{-1/4} \quad (5)$$

Die mit Hilfe von (5) abgeschätzten Koeffizienten des vertikalen Impulsaustausches in der Windmischungsschicht können dann als Ausgangsgröße dienen, um in den Modellrechnungen die erforderlichen Koeffizienten gemäß dem klassischen Ansatz

$$A_v(z) = A_v^0 (1 + a \cdot Ri)^{-b} \quad (6)$$

zu erhalten. Hier ist $Ri = N^2 |(\partial v / \partial z)|^{-2}$ die RICHARDSONSche Gradientenzahl mit der VÄISÄLÄ-Frequenz $N = [(g/\rho) \cdot (\partial \rho / \partial z)]^{1/2}$ für die Erdbeschleunigung g und für die Wasserdichte ρ . Die numerischen Rechnungen beginnen an der Oberfläche bis zu einem Tiefenschritt dz und berechnen für die diagnostischen Modelle aus dem Dichte- und Windfeld das Stromfeld. Aus der erhaltenen Vertikalstromscherung über das Intervall dz und der vorgegebenen Dichteverteilung $\rho(z)$ wird dann die Zahl Ri bestimmt und somit der Austauschkoefizient für die darunter liegende Schicht. Die Größen a und b sind in (6) zu wählende Konstanten, die üblicherweise mit $a = 0,333$ und $b = -1,5$ benutzt werden.



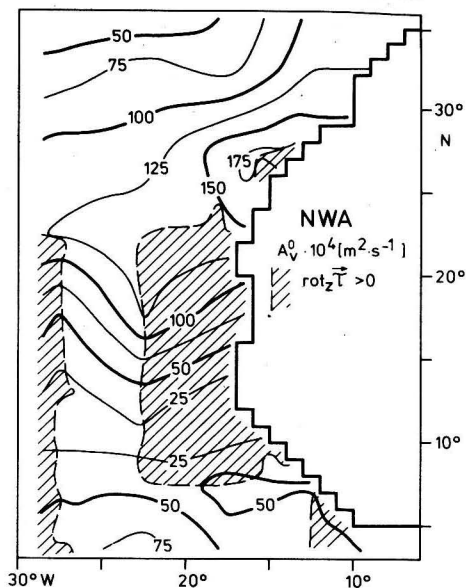
a)
Abb. 1
Vergleich der in 1° -Felder aufgelösten sommerlichen Strukturen vor Nordwestafrika (NWA), ausgedrückt durch:

a) die Koeffizienten des vertikalen Impulsaustausches A_v^0 (in $\text{m}^2 \text{s}^{-1}$) an der Meeresoberfläche gemäß der Näherung (5)

Unter Beachtung der Untersuchungsergebnisse von HOEBER (1969) zur Luftschichtung über dem äquatorialen Atlantik ergeben sich folgende Zahlenwerte für die Konstanten der Näherung (5):

$$\begin{aligned} \varrho_a &= 1,226 \text{ kg m}^{-3} & C_d &= 1,23 \cdot 10^{-3} \\ \varrho_0 &= 1 \cdot 10^3 \text{ kg m}^{-3} & F &= 0,13 \\ & & K &= 0,03 \end{aligned}$$

Aus den Winddaten von HELLMANN (1967, 1968) sind die A_v^0 -Werte mit den obigen Konstanten aus der Approximation (5) für die klimatologische Sommersituation vor Nordwestafrika berechnet worden und in Abb. 1 dem Feld der Rotation der Windschubspannung gegenübergestellt. Die räumlichen Strukturen von A_v^0 in Abb. 1a weisen darauf hin, daß die Wahl eines konstanten Koeffizienten von $A_v^0 = 10^{-2} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ nicht den räumlichen Inhomogenitäten im Energieangebot des Windfeldes gerecht werden kann. Ferner wird deutlich, daß die Feldverteilung von $A_v^0(x, y)$ erwartungsgemäß zum Feld von $\text{rot}_z \tau(x, y)$ korrespondiert. Beispielsweise liegen die meridionalen Extremwerte der zonalen Isolinenverläufe gleicher Koeffizienten von A_v^0 aufgereiht entlang der Linien $\text{rot}_z \tau = 0$



b)
b) das Feld der Rotation der Windschubspannung

$$\text{rot}_z \tau = \left(\frac{\partial \tau^y}{\partial x} - \frac{\partial \tau^x}{\partial y} \right)$$

(Die Gebiete mit $\text{rot}_z \tau > 0$ sind schraffiert hervorgehoben, da in diesen Regionen die winderzeugte Vertikalgeschwindigkeit im Niveau des verschwindenden Windeinflusses aufwärts gerichtet ist und die SVERDRUP-Balance einen Transport nach Norden garantiert; τ ist in der Abb. mit $\bar{\tau}$ bezeichnet.)

(vgl. die Zone zwischen 12°N und 22°N in Abb. 1a, b). Im Gebiet des vorherrschenden Nordostpassates zeigt Abb. 1a Koeffizienten im Intervall $(100 \leq A_v^0 \leq 175) \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$, während für die Zone der Innertropischen Konvergenz die Koeffizienten durch $A_v^0 \leq 25 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ ausgewiesen werden.

Literatur

- FENNEL, W.; PRANDKE, H.; LASS, H. U.: On the penetration depth of windwave mixing. — Tropical Ocean-Atmosphere Newsletter, No. 22, November 1983, 12–13.
- HELLMANN, S.: An updated estimate of the wind stress on the world ocean. — Monthly Weather Rev. **95** (1967) 9, 593–606. (corrected in: Monthly Weather Rev. **96** (1968) 1, 63–74).
- HOEBER, H.: Wind-, Temperatur- und Feuchtigkeitsprofile in der wassernahen Luftschicht über dem äquatorialen Atlantik. — „Meteor“-Forschungsergebnisse, Reihe B, No. 3 (1969), 1–36.

MJULLER, G.: Issledovanie pripoverchnostnogo drejfovogo tečenija c pomošč'ju drejfovych kartoček. — Trudy XII konferencii baltijskich okeanografov, Leningrad, 14.–17. Apr. 1980 i soveščanija ekspertov po vodnomu balansu Baltijskogo Morja, Leningrad, 17.–19. Apr. 1980. Gidrometeoizdat (1981), 147–151.

RAMMING, H. G.; KOWALIK, Z.: Numerical modelling of marine hydrodynamics. Applications to dynamic physical processes. — Elsevier Oceanography Series, 26 (1980), 368.

Abschluß der Arbeit: 28. 5. 1984

Anschrift der Verfasser:

Dr. sc. nat. EBERHARD HAGEN,
Dr. rer. nat. RUDOLF SCHEMAINDA
Akademie der Wissenschaften der DDR
Institut für Meereskunde
DDR-2530 Rostock-Warnemünde, Seestraße 15

Инструкция для авторов:

Машинописные статьи следует высылать в трех экземплярах на белой бумаге формата А4 (297 × 210 мм) с полями в 3,5 см (слева) и 2,5 см (вверху) соответственно при письме только на одной стороне листа через два интервала. Объем статьи, по возможности, не должен превышать 20 страниц (включая рисунки). Для разовой корректуры автору передается корректурный оттиск статьи, поэтому дополнительные вставки или значительные изменения текста исключаются.

В ходе оформления статьи просим учесть следующие указания и принять такую последовательность частей рукописи:

Название: Имя (имена) и фамилия (фамилии) автора(ов), под ними: полное название статьи на немецком, английском и русском языках.

Резюме, Zusammenfassung, Abstract: Предпослать каждой статье краткое, но содержательное резюме на русском, немецком и английском языках. Оно должно содержать информацию о применяемых методах исследований и основные выводы автора.

Текстовая часть: Следует нумеровать страницы статьи по порядку. Статья должна обладать четкой структурой с нумерацией глав по порядку. Автор должен внести в рукопись следующие заметки (карандашом!): разрядка — ломаная линия, мелкий шрифт — вертикальная линия с левого края, курсив — волнистая линия. Фамилии цитируемых авторов писать прописными буквами, а год публикации — в скобках. Приводя данные измерений, автор должен принять во внимание рекомендации Междуна-

родной системы единиц (СИ). Математические символы, формулы, а также буквы, которые не могут быть напечатаны на машинке, должны быть тщательно и четко внесены от руки. Сокращения в тексте допускаются только в случае повторов и, при необходимости, объяснены в конце статьи.

Литература: Список цитируемых в тексте авторов, должен быть приведен согласно образцу в алфавитном порядке:

Книги: LEBLOND, P. H.; MYSAK, L. A.: Waves in the Ocean. — Amsterdam: Elsevier 1978.

Журналы: VERONIS, G.; MORGAN, G. W.: A study of the time-dependent wind-driven ocean circulation. — Tellus 7 (1955) 2, 232—247.

Сокращать названия журналов можно только так, как принято в библиотеках. С целью избежания недоразумений рекомендуется добавлять к названиям журналов, выходящих неперiodично, № выпуска.

Адрес автора: В конце рукописи следует указать: дату окончания работы, полные имя (имена) и фамилию(и) автора(ов), адрес института(ов) или организации(й).

Рисунки, таблицы, условные обозначения: Рисунки должны быть четкими и оформлены на кальке (черной тушью) или фотобумаге (черно-белой). Рисунки и таблицы должны быть пронумерованы по порядку, а на обороте следует написать фамилию автора и номер рисунка или таблицы. Их местонахождение в тексте следует пометить на левом поле. Таблицы, заголовки таблиц и подписи к рисункам (условные обозначения) должны быть написаны отдельно.

Hinweise für Autoren:

Die Manuskripte sind in Maschinschrift (zweizeilig) auf weißem, einseitig beschriebenem Papier im A4-Format (297 × 210 mm) mit jeweils 3,5 cm (links) und 2,5 cm (oben) breiten Rändern sowie in dreifacher Ausfertigung einzureichen. Der Umfang eines Beitrags sollte 20 Manuskriptseiten (einschließlich Abbildungen) nicht überschreiten. Dem Autor wird zur einmaligen Korrektur ein Umbruch-Exemplar seines Beitrags zugesandt; nachträgliche Einfügungen oder größere Textveränderungen sind daher nicht möglich.

Bei der formellen Gestaltung des Beitrags wird um die Beachtung folgender Richtlinien und um die Einhaltung der Abfolge nachstehend aufgeführter Details des Manuskripts gebeten:

Titel: Vor- und Zuname(n) des Autors (der Autoren). Darunter: Vollständiger Titel des Beitrags in deutscher, englischer und russischer Sprache.

Zusammenfassung, Abstract, Резюме: Jedem Beitrag ist eine kurzgefaßte, aber aussagekräftige Zusammenfassung in deutscher, englischer und russischer Sprache voranzustellen. Sie sollte Informationen über die angewandten Untersuchungsmethoden sowie die wichtigsten Ergebnisse und Schlußfolgerungen beinhalten.

Textteil: Die Seiten des Manuskripts sind fortlaufend zu nummerieren. Der Beitrag sollte eine klare Gliederung mit fortlaufend nummerierten Kapitelüberschriften aufweisen. Folgende Auszeichnungen sind vom Autor (mit Bleistift!) vorzunehmen: Sperrdruck: unterbrochene Linie; Kleindruck: senkrechte Linie am linken Rand; kursiv: Wellenlinie. Zitierte Autorennamen werden grundsätzlich in Großbuchstaben und das Jahr der Publikation in Klammern angegeben. Für die Wiedergabe von Meßwerten sind die Empfehlungen des IAPSO-

SUN Reports (SI-Einheiten) zu beachten. Mathematische Symbole, Formeln und Buchstaben, die nicht in Maschinschrift ausgeführt werden können, sind sorgfältig und deutlich lesbar mit der Hand einzutragen.

Abkürzungen sollten nur bei wiederholtem Gebrauch im Text verwendet und erforderlichenfalls am Ende des Beitrags gesondert erläutert werden.

Literaturverzeichnis: Die im Textteil zitierten Autoren werden nach folgendem Muster in alphabetischer Reihenfolge aufgeführt:

Bücher: LEBLOND, P. H.; MYSAK, L. A.: Waves in the Ocean. — Amsterdam: Elsevier 1978.

Zeitschriften: VERONIS, G.; MORGAN, G. W.: A study of the time-dependent wind-driven ocean circulation. — Tellus 7 (1955) 2, 232—247.

Die Abkürzung der Zeitschriftentitel ist wie in Bibliotheken üblich vorzunehmen. Bei nichtperiodisch erscheinenden Zeitschriften sollte „H.“ (Heft) ergänzt werden, um Verwechslungen zu vermeiden.

Anschrift des Autors: Am Ende des Manuskripts sind das Abschlußdatum der Arbeit, der (die) vollständige(n) Name(n) des Autors (der Autoren) sowie die Anschrift der Institution(en) anzugeben.

Abbildungen, Tabellen, Legenden: Abbildungen sind in reproduktionsfähigem Zustand auf Transparenzpapier (in schwarzer Tusche) oder auf Fotopapier (schwarz-weiß) einzureichen. Abbildungen und Tabellen müssen durchlaufend nummeriert und auf der Rückseite mit dem Namen des Autors und der Abbildungs-/Tabellenummer versehen werden. Ihre gewünschte Platzierung im Text ist jeweils auf dem linken Rand anzugeben. Tabellen, Tabellenüberschriften sowie Abbildungsunterschriften (-legenden) sind grundsätzlich gesondert als Manuskript zu schreiben.