

Eine "red tide" in der südlichen Nordsee und ihre Beziehungen zur Umwelt

Max Gillbricht

*Biologische Anstalt Helgoland (Zentrale); Notkestr. 31, D-2000 Hamburg 52,
Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: A "red tide" in the southern North Sea and its relationship to the environment. Phytoplankton blooms have attracted attention since times of old, especially the red tides caused by peridinians. Observed in all regions of the world, red tides occur predominantly in the warmer seas (e. g. West Coast of Florida). An opportunity to study a bloom, caused by the non-toxic dinoflagellate *Ceratium furca*, was provided in North Sea coastal waters of an area ranging from Belgium to Sweden. Its development could be followed from July to October 1981 with the aid of samples taken 5 days a week near the island of Helgoland. A decline in the bloom coincided with a drop in water temperature (increasing turbulence). This condition and the presence, right up to the end, of relatively high amounts of nutrients indicate that nutrient deficiency did not terminate the bloom. Similarly, there was no evidence for a dependence on micronutrients by freshwater input or by the preceding diatom bloom. Longterm investigations indicate that climatic changes coincide with an increase in the phytoplankton stock during all seasons (especially noticeable from July to September) and with a decrease in salinity (there was a minimum in 1981). The stratification of the sea water causes the peridinians to move to depths optimal for their growth which may bring about an aggregation at the surface. There are numerous indications in literature of similar changes of environmental conditions in the North Sea. One example from the Western Baltic Sea demonstrates that the presence of a high vertical density gradient in the sea leads to oxygen deficiency in deeper zones, which, however, is not directly correlated to the coincident phytoplanktonic bloom in the upper layers. It is probable that, under appropriate hydrographical conditions, "red tides" can occur repeatedly in the southern North Sea, produced by non-toxic as well as toxic species.

EINLEITUNG

Wasserblüten sind seit biblischen Zeiten (2. Buch Moses) bekannt und haben immer wieder die Aufmerksamkeit der Menschen erregt. So fehlen entsprechende Angaben weder bei den alten Seefahrern, noch bei den Entdeckern, von späteren Expeditionen (z. B. Darwin) einmal ganz zu schweigen (v. Boguslawski, 1884; Steuer, 1910). Entsprechend gab es auch schon frühzeitig spezielle Abhandlungen (Daresté, 1855).

In allen Seegebieten werden gelegentlich Verfärbungen des Wassers durch Massenentwicklung des Phytoplanktons ("red tides") beobachtet: in den Fjorden Islands (*Mesodinium*, Paulsen, 1909), an den Küsten Neuseelands (Cassie, 1981), vor Neuengland (Mulligan, 1975), in japanischen Gewässern (Hirasaka, 1922), in den Haffen Ostpreußens (Anonymus, 1896), in der Deutschen Bucht (Hickel et al., 1971), bei Gotland und auch sonst in der Ostsee, in norwegischen Gewässern (Steuer, 1910; Berge, 1962), bei Grönland (v. Boguslawski, 1884) etc. Diese Erscheinung tritt aber zumeist in warmen

Regionen auf und ist vor allem an der Westküste Floridas untersucht worden (Rounsefell & Nelson, 1966).

Auch im Zusammenhang mit diesen red tides läßt sich der vielerorts (Schwarzes Meer, Ostsee) auftretende Effekt beobachten, daß der Abbau von organischer Substanz ohne hinreichende Zirkulation (Dichteschichtung) in der Tiefe Schwierigkeiten bereitet, da im Seewasser nur wenig Sauerstoff gelöst ist. Die Folgen sind dementsprechend O₂-Mangel und Schäden an O₂-abhängigen Lebewesen. Dies kann sogar zeitweise an freien Meeresküsten beobachtet werden (Südwestküste Afrikas: Brongersma-Sanders, 1957; Westküste Indiens: Banse, 1968). Diese Vorgänge haben erhebliche praktische Bedeutung für den Menschen, sei es durch negative Beeinflussung der Fischerei (Banse, 1968), sei es durch die Bildung von Erdöl (Brongersma-Sanders, 1957) und (im limnisch/amphibischen Bereich) von Kohle und Torf.

Die auch von der Farbe her eigentlichen Red-tide-Organismen, die Peridineen, aber haben von alters her durch zwei weitere Eigenschaften besondere Aufmerksamkeit erregt: (1) Viele Arten haben die Fähigkeit zu leuchten (Steuer, 1910) und/oder (2) produzieren gefährliche Gifte, deren Wirkung vom O₂-Mangel und von mancherlei Wechselwirkungen nicht immer zu trennen ist (Rounsefell & Nelson, 1966). So zitieren Dale & Yentsch (1978) einen Bericht vom Beginn des 17. Jahrhunderts, nach dem einige Indianer Nordamerikas keine Muscheln aßen, andere Stämme (von der Westküste) nur, wenn kein Meeresleuchten beobachtet werden konnte. Muscheln werden durch Abfiltration giftiger Organismen (*Gymnodinium*, *Gonyaulax*) selber giftig, und ihr Verzehr ist für den Menschen nicht unbedenklich (Brongersma-Sanders, 1957). Hinzu kommen angespülte Fischkadaver, die sicherlich bedenklicher für den Tourismus sind als für den Bestand, und die Reizungen der Atmungsorgane durch die mit der Gischt versprühten Giftstoffe (Rounsefell & Nelson, 1966). Ob diese Schädigungen von Organismen durch red tides auch von paläontologischer Bedeutung sind, konnte von Brongersma-Sanders (1957) nicht sicher geklärt werden.

Zahlreiche Untersuchungen befassen sich mit der Voraussage (Ouchi & Takayama, 1981) und der Verhütung von red tides (Rounsefell & Nelson, 1966). Die daraus resultierende Literaturflut kann und soll hier nicht vollständig zitiert werden. Es werden daher als Beispiele vorzugsweise zusammenfassende Arbeiten (Rounsefell & Nelson, 1966) angeführt. Diese Überlegungen gelten sinngemäß auch für die nur am Rande erwähnten anderen Fachrichtungen.

Die hier beschriebene Blüte der Peridinee *Ceratium furca* ist aus folgenden Gründen sicherlich nicht besonders typisch für eine der gefürchteten red tides: (1) Die Art ist nicht giftig für Fische (Dragovich et al., 1965). (2) Die Maximalkonzentration von *C. furca* ($\approx 10^3 \cdot \text{cm}^{-3}$) ist gering (< 10 %) verglichen mit dem Vorkommen bei Florida (Dragovich et al., 1965; Rounsefell & Nelson, 1966). (3) Die marinen *Ceratium*-Arten bilden keine Cysten (v. Stosch, 1964) und entsprechen damit nicht den Vorstellungen von Steidinger & Haddad (1981), daß eine typische red tide aus Dauerformen im Boden entsteht, die durch Auftriebsvorgänge und Strömungen ins Gedeihgebiet gelangen (Haddad & Carder, 1979), und mithin auch selber die nächste Blüte vorprogrammiert.

Die hier durchgeführte Untersuchung hat jedoch mehrere Besonderheiten: (1) Eine derartige Massenentwicklung von *Ceratium* ist in der südlichen Nordsee noch nicht beobachtet worden. Sie erstreckte sich in einem küstenparallelen Streifen von Belgien bis Schweden (persönliche Mitteilungen) und muß daher eine entsprechend großräumig

einwirkende Ursache gehabt haben. (2) Die meisten Blüten werden zu spät und nur sporadisch untersucht. Hier konnte eine Beobachtung im Rahmen von seit zwei Jahrzehnten werktäglich durchgeführten Probennahmen zugrunde gelegt werden. (3) Hydrographische Messungen (Temperatur und Salzgehalt) seit 1873 (mit einer Unterbrechung) erlauben ergänzende Aussagen über längerfristige Veränderungen der physikalischen Umwelt.

MATERIAL UND METHODEN

Die (Oberflächenschöpf-)Proben wurden während der *Ceratium furca*-Blüte werktäglich gegen 8 Uhr MEZ vom 3. Juli bis zum 28. Oktober 1981 (84 Beobachtungen) auf der Reede von Helgoland (Deutsche Bucht) in der flachen Enge zwischen Insel und Düne ($54^{\circ} 11,3' N$; $7^{\circ} 54,0' E$) genommen. Folgende Bestimmungen wurden durchgeführt: Temperatur (Oberflächenthermometer) und Salzgehalt (Salinometer); Phosphat, Nitrat, Nitrit und Ammonium (nach Grasshoff, 1976).

C. furca wurde zusammen mit dem übrigen Phytoplankton mit dem Utermöhl-Mikroskop ausgezählt. Für die anderen betrachteten Zeiträume gilt Entsprechendes mit

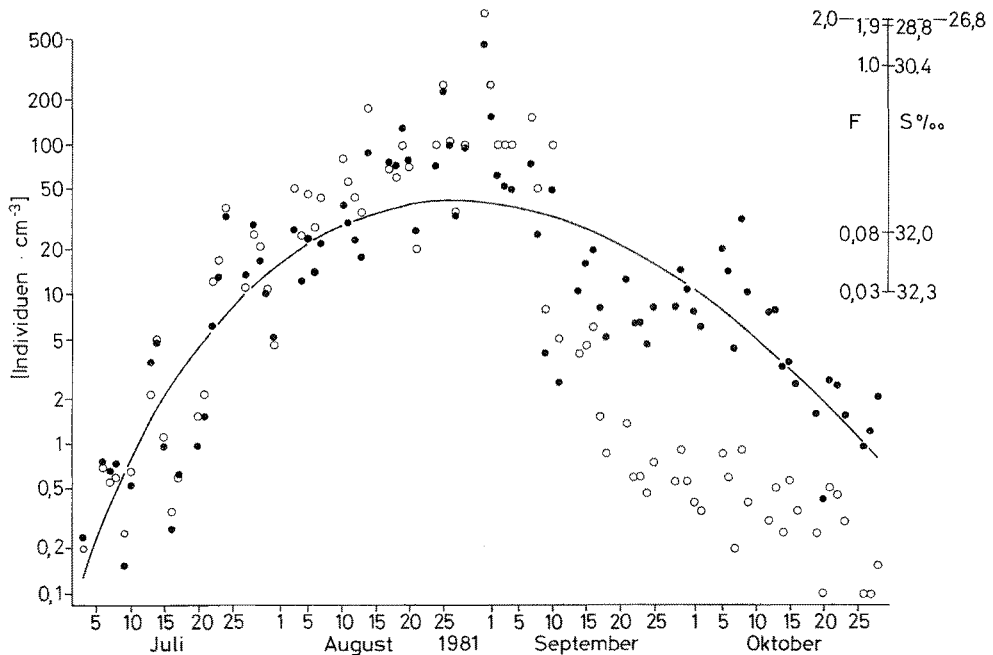


Abb. 1. *Ceratium furca*-Blüte bei Helgoland. Eingetragen sind die Logarithmen der Individuenzahlen (○), die Ausgleichskurve für den mittleren Salzgehalt (30,4 ‰) und die hinsichtlich dieser Kurve korrigierten Einzelbeobachtungen (●). Die Kurven für andere Salzgehalte verlaufen parallel zur eingetragenen. Die Abstände für die Standardabweichungen (28,8 bzw. 32 ‰) und für die Extremwerte (26,8 bzw. 32,3 ‰) sind nebst den zugehörigen Faktoren (F) angegeben. N (Anzahl der Beobachtungen) = 84; R (multipler Korrelationskoeffizient) = 0,924; α (Irrtumswahrscheinlichkeit) $\ll 0,001$

Ausnahme des Salzgehalts. Die Phytoplanktonmengen wurden in diesen Fällen über das Plasmavolumen (Lohmann, 1908) in Kohlenstoff umgerechnet (Hagmeier, 1961).

Das so erhaltene Beobachtungsmaterial wird weitgehend durch Ausgleichskurven beschrieben, die mit Hilfe der Korrelationsrechnung bestimmt wurden. Die hierzu benutzten Funktionen bestanden aus bis zu fünf (signifikanten) Gliedern, deren Exponenten nicht vorgegeben, sondern zur besseren Anpassung iterativ optimiert wurden. Entsprechend wurden auch die zur Beschreibung benutzten Sinusschwingungen hinsichtlich Frequenz und Phase angepaßt.

ERGEBNISSE

Die *Ceratium furca*-Blüte konnte über einen Zeitraum von mehr als drei Monaten beobachtet werden (Abb. 1). Die (logarithmisch) eingetragenen Meßpunkte werden als eine Funktion von Zeit und Salzgehalt beschrieben. Diese logarithmische Bearbeitung des Materials entspricht besser als numerische Betrachtungen dem Wesen biologischer Abläufe, deckt sich aber nicht mit unserer Denkweise. So stören uns – insbesondere bei Transformation in ein numerisches System – die so erhaltenen niedrigen Werte. Die Ausgleichskurve für den mittleren Salzgehalt (30,4 ‰) und die auf diesen S-Wert

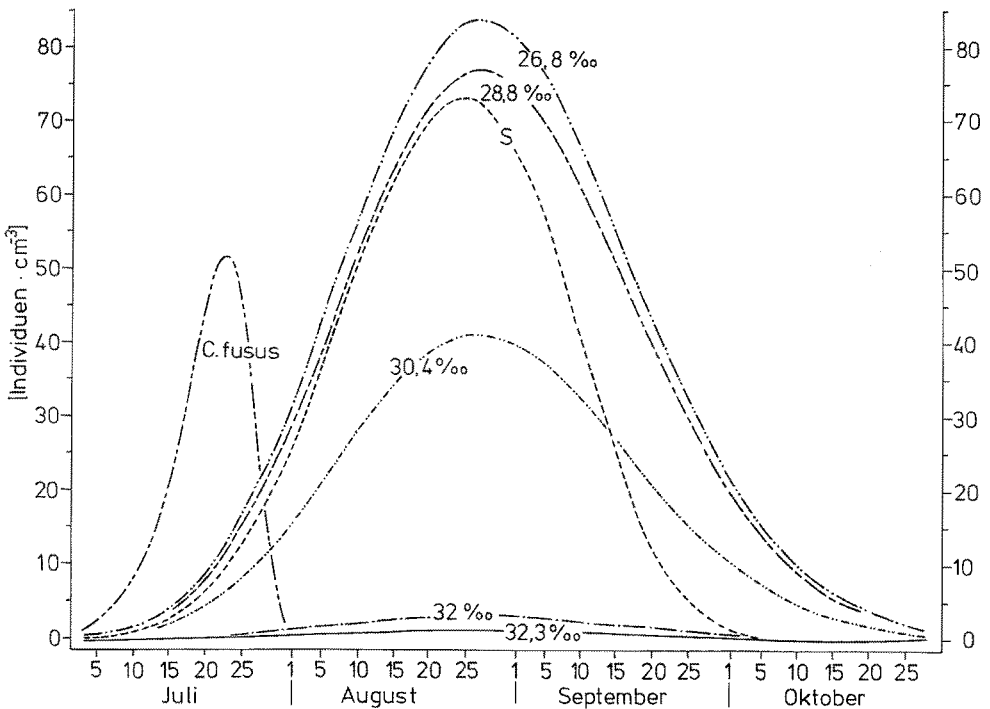


Abb. 2. Zeitlicher Verlauf der Blüte (numerisch) für Mittelwert, Standardabweichungen, Extremwerte des Salzgehalts und unter Berücksichtigung seiner zeitlichen Änderung (S). Zusätzlich ist die geglättete Entwicklung von *Ceratium fusus* eingetragen: 3.7. bis 31. 7. 1981; N = 21; R = 0,861; $\alpha \ll 0,001$

umgerechneten Meßpunkte sind in Abbildung 1 eingetragen. Die Kurven für andere Salzgehalte verlaufen parallel zur vorhandenenen.

Die Untersuchung des zeitlichen Verlaufs einer red tide bei Helgoland unterliegt im vorliegenden Fall gewissen Einschränkungen. Neben einem durch die Gezeitenstrom-ellipse bedingten periodischen Wasserwechsel haben wir hier auch mit einem von Westen kommenden küstenparallelen Reststrom zu rechnen. Mittelstaedt & Soetje (1982) bestimmten diesen für August/September 1979 an der Oberfläche durch Messungen und Überlegungen zu im Mittel $3 \pm 2 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$. Dies entspricht einer Wasserversetzung von etwa 80 km pro Monat bzw. 300 km für den Untersuchungszeitraum. Man wird daher annehmen müssen, daß sich über diese Distanz nach Westen *C. furca* ähnlich (evtl. zeitversetzt) entwickelt hat wie bei Helgoland. Dies ist die einfachste Erklärung für den recht ausgeglichenen Verlauf der Blüte.

Eine numerische Darstellung der *Ceratium*-Menge findet sich in Abbildung 2. Bei dem ebenfalls eingetragenen *C. fusus*-Maximum ist eine Salzgehaltsabhängigkeit nicht nachweisbar. Ferner ist die Entwicklung der red tide unter Berücksichtigung des (geglätteten) Salzgehaltsverlaufs bei der Insel eingetragen (S). Der Salzgehalt ist bedingt ein Maß für den mittleren Küstenabstand des hin und her pendelnden Wassers (Goedecke, 1955), auch wenn die Beobachtung an einer festen Position durchgeführt wird, und sagt so etwas aus über die Lebensbedingungen der Organismen. Der Bestand ist besonders groß im ausgesüßten Küstenwasser und nimmt nach See zu ab. Allerdings soll man sich die Verhältnisse auch nicht zu einfach vorstellen. Schon Reichard (1910) wies darauf hin, daß in diesem hydrographisch komplizierten Gebiet die einfachen

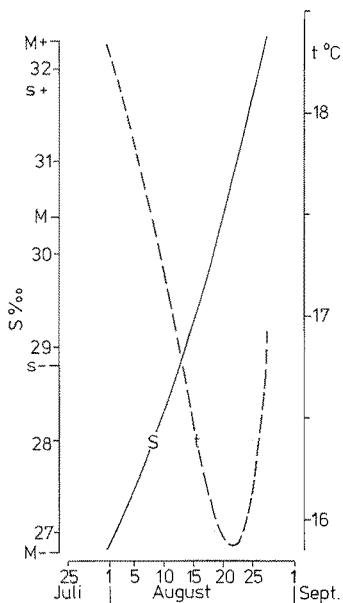


Abb. 3. Zeitliches Temperaturmaximum während der red tide als Funktion von Zeit und Salzgehalt (S) und die zugehörige Temperatur (t). Auf der S-Skala sind angegeben der Mittelwert (M), die Standardabweichungen ($s \pm$) und die Extremwerte ($M \pm$)

Annahmen Flut = Salzgehaltszunahme und Ebbe = Salzgehaltsabnahme nicht unbedingt immer zutreffen. Dem Anstieg des Bestandes von *Ceratium furca* zur Küste hin sind Grenzen gesetzt, nur wird hier der Bereich der abnehmenden Population mit abnehmendem Salzgehalt noch nicht erfaßt.

Beziehungen zwischen dem Zeitpunkt der Extremwerte und dem Küstenabstand (Salzgehalt)

Leider läßt sich kein unterschiedlicher Zeitpunkt des *Ceratium*-Maximums für die verschiedenen Salzgehalte nachweisen. Dieser ist aber eigentlich immer zu erwarten und insbesondere dann, wenn es sich um meteorologische Einflüsse handelt, die vom Festland aus auf das konservativere Meer übergreifen, wie es sich hier gut für die Temperatur zeigen läßt (Abb. 3), und wie Ruud (1926) dies für den Ablauf einer Frühjahrsblüte der Diatomeen, initiiert durch Schmelzwassereintrag beschreibt. Das zeitliche Temperaturmaximum wandert von der Küste (niedriger Salzgehalt) zur freien See mit einem ausgeprägten intermediären Minimum der Temperatur. Dieser Zeitintervall ist weitgehend identisch mit dem des Umkippens der *Ceratium*-Entwicklung. Da die beginnende Abkühlung die Stabilität der Dichteschichtung vermindert, ist es naheliegend, diese Tatsache in Anlehnung an das klassische von Gran & Braarud (1935) entwickelte und von Sverdrup (1953) formulierte Modell für das Ende der Blüte verantwortlich zu machen.

Diese Abhängigkeit des Zeitpunkts des Temperaturmaximums vom Salzgehalt ist auch in Abbildung 4 verdeutlicht neben einem durchgehenden Minimum in der Nähe von 30,4 ‰, also beim Mittelwert für Helgoland.

Etwa spiegelbildlich hierzu und zur *Ceratium*-Entwicklung ist der Verlauf der anorganischen Stickstoffverbindungen (Abb. 5) und scheint so einen direkten Hinweis auf die N-Zehrung durch das Phytoplankton zu liefern. Das intermediäre N-Minimum bei ca. 30,4 ‰ spricht gegen eine Steuerung der *Ceratium*-Menge durch diesen Nährstoff.

Abbildung 6 läßt eine entsprechende P-''Zehrung'' nicht erkennen und weist darauf hin, daß die unterschiedlichen Wasserkörper (Goedecke, 1955) und Süßwasserquellen eine so einfache Deutung nicht erlauben. Dieses für konservative Substanzen geltende Problem trifft nicht unbedingt auch für das Phytoplankton zu, das sich, wenig belastet durch die Vorgeschichte, schnell der aktuellen Situation anpaßt, wie dies aus früheren Befunden (Gillbricht, 1977) zu ersehen ist.

Die zeitliche Änderung der Salzgehalte der Minima von t, P und N ist nebst dem geglätteten Salzgehaltsverlauf in Abbildung 7 wiedergegeben.

Ceratium-Blüte und Nährstoffe

Rechnet man den maximalen *Ceratium*-Bestand um in Kohlenstoff und setzt das Ergebnis in Beziehung zu den noch vorhandenen N- und P-Mengen zum gleichen Zeitpunkt, dann läßt sich die aufgrund der Nährstoffe noch mögliche Bestandszunahme mit Hilfe der atomaren Relation C : N : P = 106 : 16 : 1 (Sverdrup et al., 1963) in % dieses Bestandes angeben (Abb. 8). Einen Hinweis auf Nährstofflimitierung erhält man so mit Sicherheit nicht, und dies gilt auch für extreme Einzelbeobachtungen.

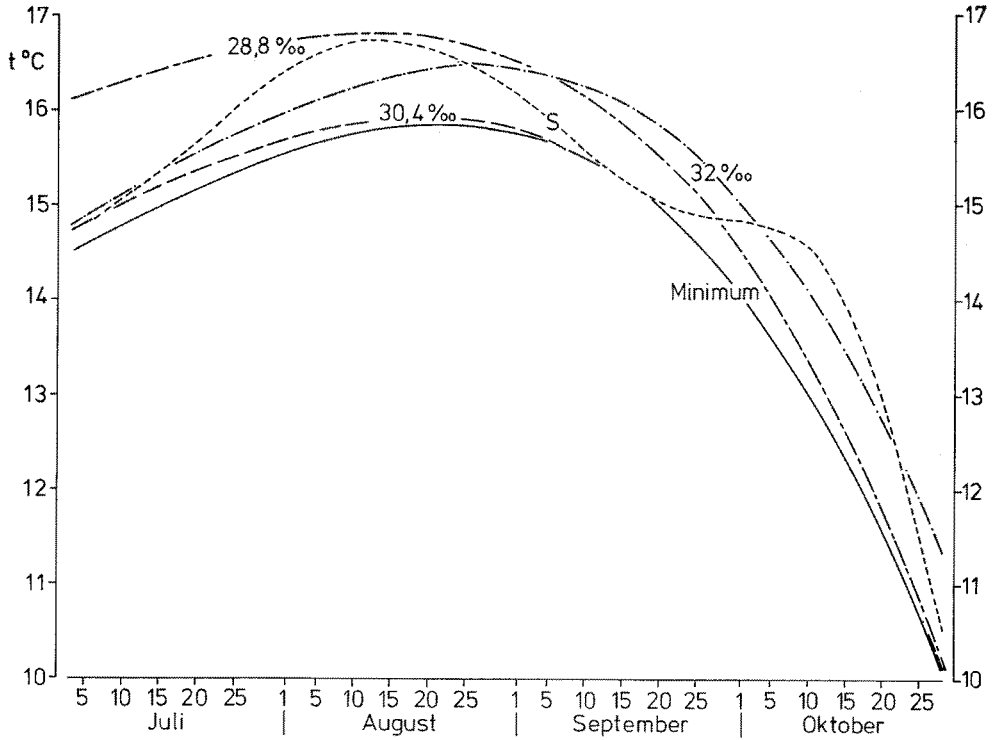


Abb. 4. Zeitliche Entwicklung der Oberflächentemperatur bei Helgoland während der *Ceratium*-Blüte für mehrere Salzgehalte und unter Berücksichtigung des geglätteten aktuellen Salzgehalts (S) mit der Kurve des Temperaturminimums. $N = 83$; $R = 0,973$; $\alpha \ll 0,001$

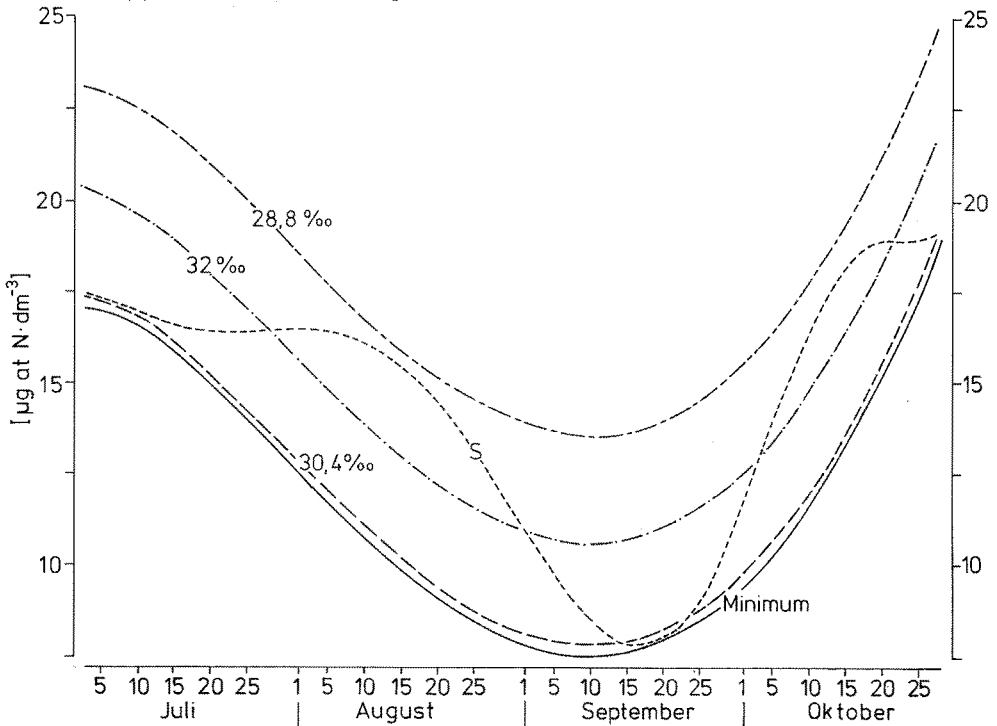


Abb. 5. Zeitliche Änderung der Summe der anorganischen N-Verbindungen ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- + \text{NH}_4^+$)

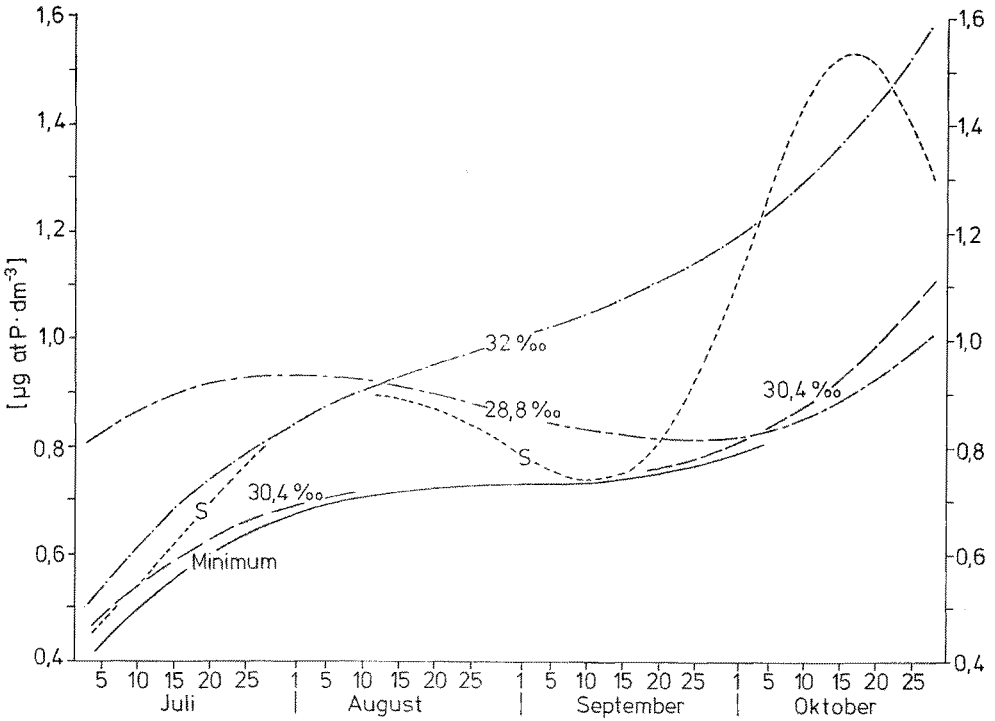


Abb. 6. Zeitliche Änderung der Phosphatmenge für mehrere Salzgehalte und dem aktuellen (S) mit einem verschwindenden P-Minimum. $N = 84$; $R = 0,799$; $\alpha \ll 0,001$

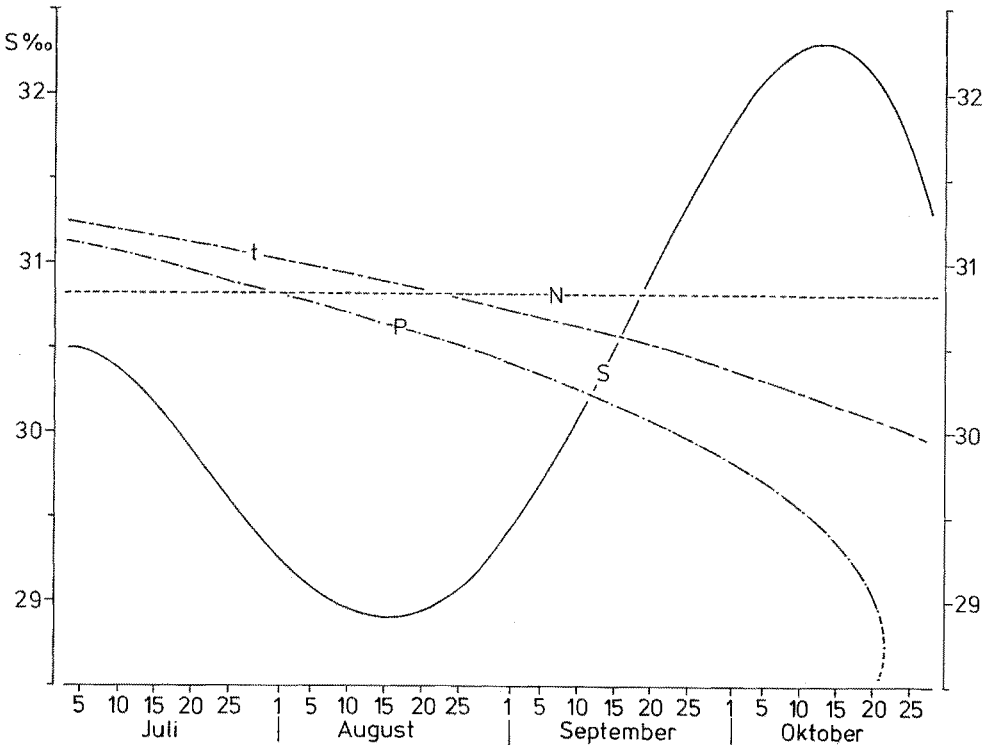


Abb. 7. Salzgehalte der Minima der Temperatur, der Summe der anorg. N-Verbindungen und des Phosphats (ins Maximum übergehend) als Funktionen der Zeit sowie der geglättete Verlauf des

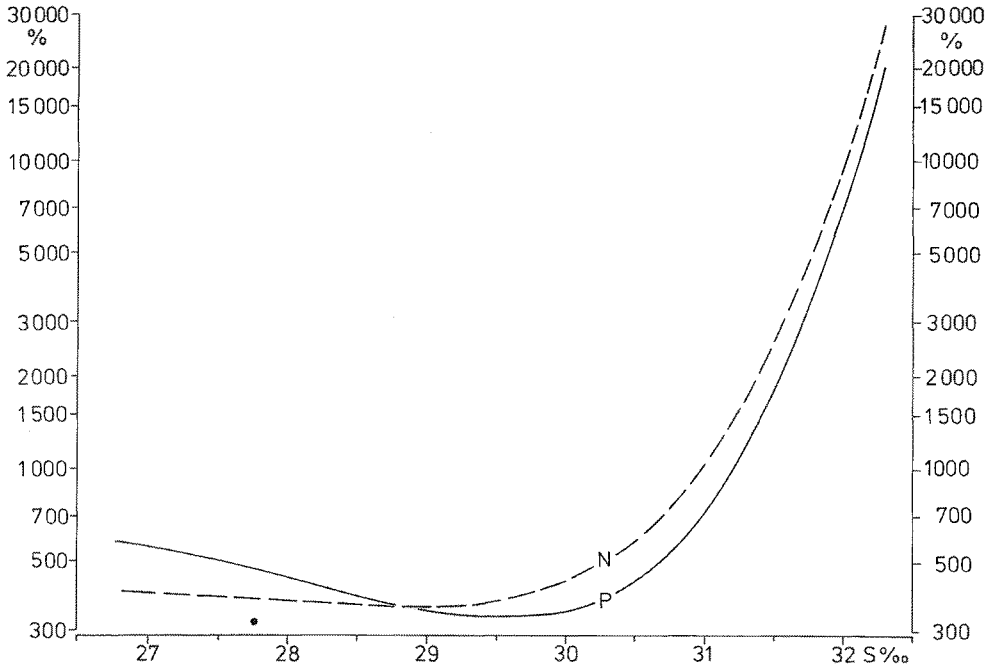


Abb. 8. Kalkulierte mögliche Zunahme des *Ceratium*-Bestandes zur Zeit des Maximums aufgrund der N- bzw. P-Menge im Wasser in % dieses Bestandes

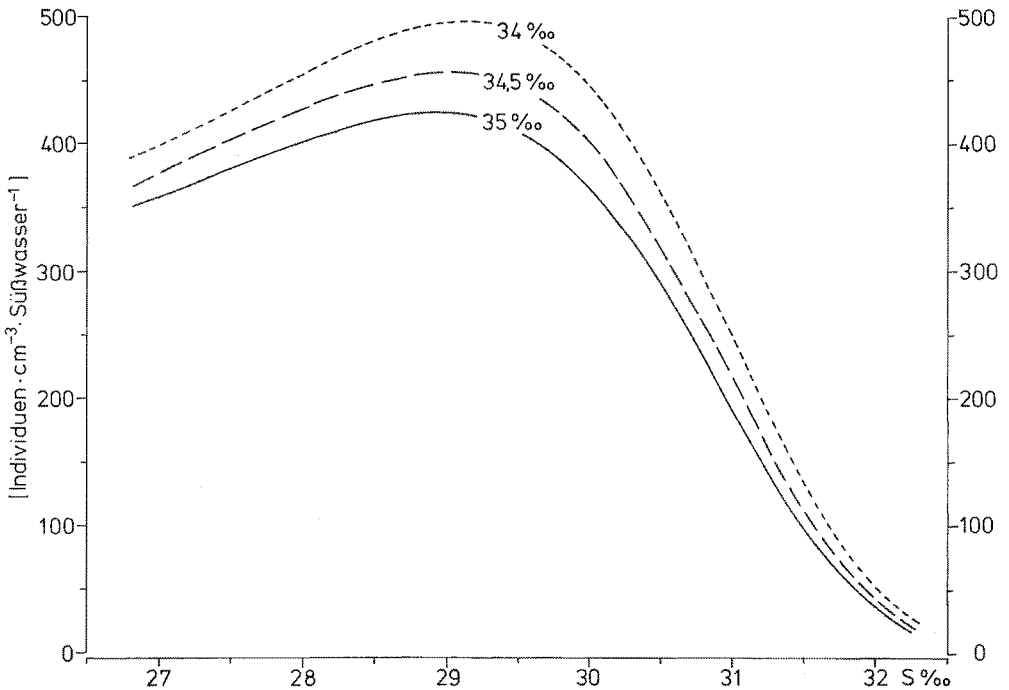


Abb. 9. Maximale Menge der *Ceratium*-Zellen geteilt durch den Süßwasseranteil als Funktion des Salzgehalts unter der Annahme von drei Salzgehalten für das Seewasser (34; 34,5 und 35 ‰)

Der Eintrag von wachstumsfördernden (organischen) Stoffen mit dem Süßwasser wird immer wieder diskutiert (Rounsefell & Nelson, 1966). Ob derartige Substanzen während dieser Blüte limitierend waren, soll in Abbildung 9 erläutert werden. Bei Limitierung sind die *Ceratium*-Maxima dem Süßwasseranteil proportional, und es gilt:

$$\text{Individuenzahl/Süßwasseranteil} = K.$$

Dieser Zusammenhang läßt sich nicht nachweisen unabhängig von dem (im vertretbaren Bereich) als Seewasser definierten Salzgehalt.

Bekanntlich gibt das Phytoplankton in erheblichem Umfang gelöste organische Substanzen an das Wasser ab (Fogg, 1958), die u. a. auch Phosphor enthalten (Armstrong & Harvey, 1950), der schnell wieder abgespalten wird (Gillbricht, 1977). Gelten diese wohl vor allem für die Diatomeen (Frühjahrsblüte) charakteristischen Beobachtungen auch für *Ceratium furca*? Hiervon hängt weitgehend der Wert der Aussagen in Abbildung 8 ab.

Um dies zu untersuchen, werden die vorhandenen Ausgleichsfunktionen neu berechnet unter Einführung linearer Glieder von N, P oder *Ceratium*, wobei *Ceratium* numerisch eingesetzt und später auf Kohlenstoff umgerechnet wird. Auf diesem Weg erhält man je zwei Ergebnisse für die Relationen N : P und C : N (Tab. 1), während C : P nicht signifikant ermittelt werden kann und nur durch Multiplikation der beiden anderen Werte erhalten wird. Wenn auch die (geometrischen) Mittel befriedigend mit der Literaturangabe übereinstimmen, so kann dies nicht von den Einzelwerten gesagt werden. Es dürfte dies mit der Tatsache zu tun haben, daß hier die unabhängige

Tab. 1. Atomare Relationen. Durch Einfügen von zusätzlichen linearen Gliedern bei der komplexen Berechnung der Verläufe von Phosphat-P, Summe anorg. N und *Ceratium* lassen sich die atomaren Relationen der Änderungen von P, N und C (durch Umrechnung aus *Ceratium*) direkt oder nach Korrektur (siehe Text) bestimmen und mit Angaben in der Literatur vergleichen

Partielle funktionale Zusammenhänge	Beobachtete Werte	Korrigierte Werte	Literaturwert
	N : P		Sverdrup et al. (1963)
P = f (N)*	36	18	
N = f (P)**	4,8	12	
Geometrisches Mittel	13	15	16
	C : N		
N = f (<i>Ceratium</i>) ⁺	26	9,1	
<i>Ceratium</i> = f (N) ⁺⁺	3,1	6,2	
Geometrisches Mittel	9,0	7,5	6,6
	C : P		
Errechnetes Mittel	118	113	106

Anzahl der Beobachtungen, partielle Korrelationskoeffizienten und Irrtumswahrscheinlichkeiten der Teilfunktionen für die *Ceratium*-Blüte:

* N = 83; $r_{P, N \cdot \text{Zeit}, S} = 0,516; \alpha \ll 0,001$
 ** N = 83; $r_{N, P \cdot \text{Zeit}, S} = 0,393; \alpha < 0,001$
 + N = 83; $r_{N, \text{Cer.} \cdot \text{Zeit}, S} = -0,349; \alpha < 0,005$
 ++ N = 83; $r_{\text{Cer.}, N \cdot \text{Zeit}, S} = -0,502; \alpha \ll 0,001$

Variable nicht – wie theoretisch zu fordern – fehlerfrei ist. Eine Lösung dieses Problems ist für komplizierte Gleichungen nicht bekannt, wohl aber für die einfache Gerade (Gillbricht, 1974). Die hierdurch bedingte Änderung des Anstiegs wird bei den untersuchten Teilfunktionen angebracht, wodurch ausgeglichene Ergebnisse erhalten werden. Insgesamt vermittelt Tabelle 1 den Eindruck, daß *Ceratium* keine Nährstoffe verbraucht außer für den Aufbau zelleigener Substanz.

Bestimmt man jetzt noch einmal die Summe der anorganischen Stickstoffverbindungen als Funktion der *Ceratium*-Menge jedoch nicht linear, sondern mit einem optimalen Exponenten, dann ist dies gegenüber der ersten Berechnung eine Verbesserung und weist nach, daß C/N mit zunehmender Populationsdichte größer wird (Abb. 10). Da dies nichts mit N-Mangel zu tun hat, müssen sich die Organismen nach N-Aufnahme an anderer Stelle angereichert haben. Führt man für die Hauptblüte eine Rechnung unter Einbeziehung der Windgeschwindigkeit durch, dann ergibt sich eine Abnahme mit zunehmendem Wind (Stille = 100 %). Durch größere Turbulenz werden die an die Oberfläche, zum Licht strebenden Ceratien am Erreichen ihres Ziels gehindert.

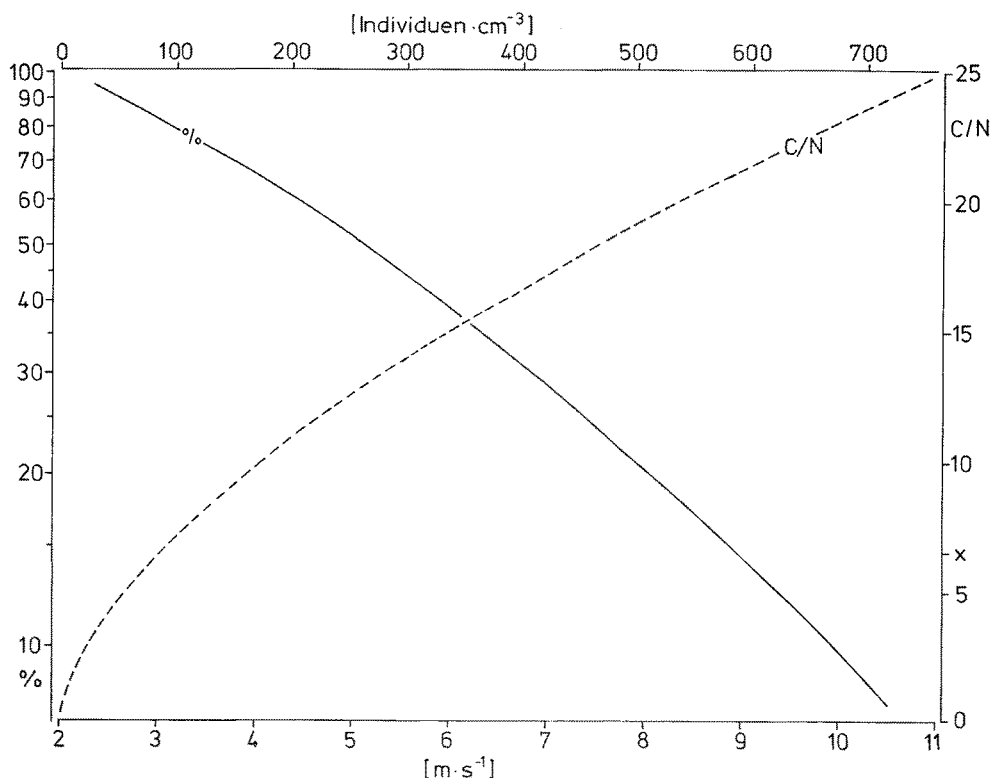


Abb. 10. Korrigierte Beziehung zwischen der Änderung der C-Menge in den *Ceratium*-Zellen und des anorg. N im Wasser (C/N) als Funktion der Anzahl von *C. furca*; x = normale Relation (N = 83; $r_{N, Cer. \cdot Zeit, s} = -0,452$; $\alpha < 0,001$). Zusammenhang zwischen Windgeschwindigkeit [$m \cdot s^{-1}$] und *Ceratium*-Menge bezogen auf Windstille (= 100 %) für den Zeitraum der Hauptblüte (14. 8 bis 15. 9. 1981) (N = 23; $r_{ln(Cer.), Wind \cdot Zeit} = -0,751$; $\alpha < 0,001$)

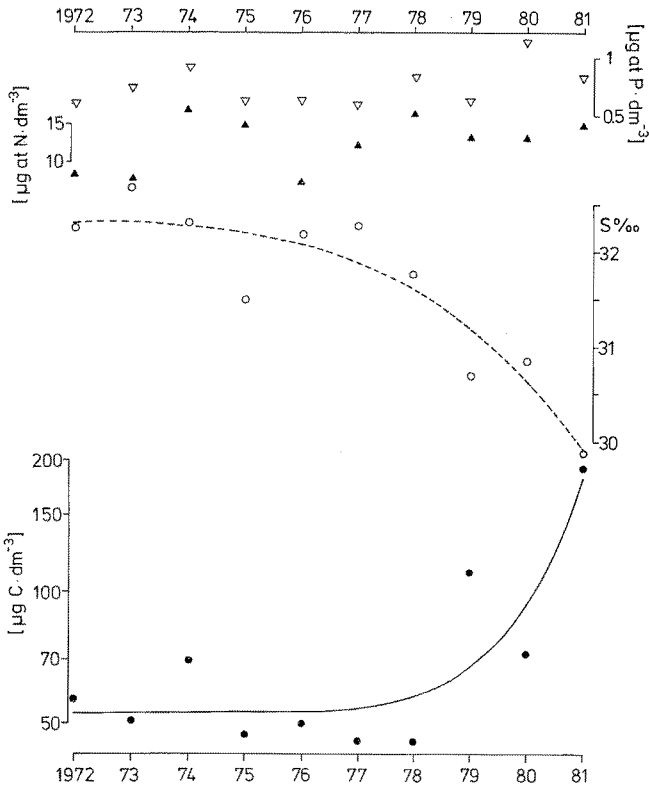


Abb. 11. Jährliche Mittelwerte (Juli/September) von 1972 bis 1981 von Phosphat (∇), anorganischem Stickstoff (\blacktriangle), Salzgehalt (\circ —) und Logarithmus Phytoplankton-C (\bullet —). S: N = 10; r (Korrelationskoeffizient) = -0,917; $\alpha < 0,001$; ln (C): N = 10; r = 0,859; $\alpha < 0,005$

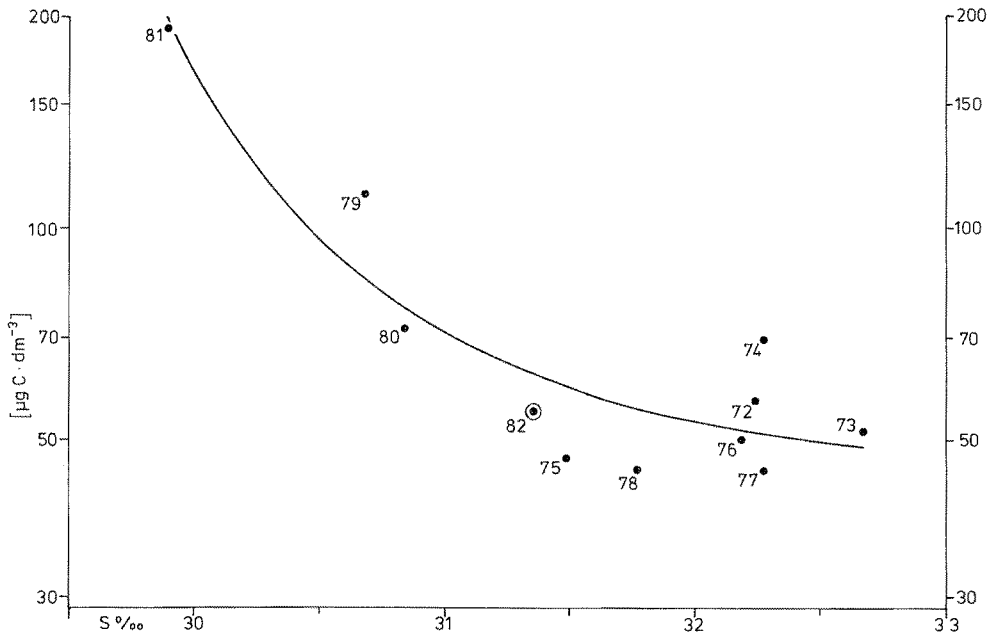


Abb. 12. Jährliche Mittelwerte (Juli/September) von 1972 bis 1981: (formaler) Zusammenhang zwischen Salzgehalt und Phytoplankton (logarithmisch). Die Meßpunkte sind mit Jahreszahlen bezeichnet, und der Wert für 1982 wurde nachträglich eingetragen. N = 10; r = 0,921; $\alpha < 0,001$

Entwicklung zur red tide

Wie ist es nun zu dieser red tide gekommen? Um dies zu untersuchen, werden jährliche Mittel der Sommermonate (Juli/September) von 1972 bis 1981 gebildet. Beim Phytoplankton geschieht dies im logarithmischen System, also geometrisch mit allen Konsequenzen. Während sich die Nährstoffmenge in diesem Zeitraum nicht erkennbar ändert, nehmen der Salzgehalt monoton ab und die Phytoplanktonmenge zu (Abb. 11). Daraus folgt ein guter (formaler) Zusammenhang zwischen diesen beiden Größen (Abb. 12), wobei besonders auf den nachträglich erhaltenen Wert von 1982 hingewiesen sei, der sich in die Punktwolke einfügt. Daß der extreme Salzgehaltswert 1981 von direktem Einfluß auf das Phytoplankton war, ist unwahrscheinlich. Auch ein verstärkter Eintrag von Nährstoffen usw. dürfte nach dem bisher Gesagten kaum von Bedeutung gewesen sein. Wichtiger waren sicherlich durch den Salzgehalt angezeigte veränderte Schichtungsverhältnisse und/oder ein oder mehrere weitere physikalische Umweltfaktoren.

Diese Überlegungen stellen nunmehr die Entwicklung während der letzten zehn Jahre in einen weiteren Rahmen. So gesehen ist es von Interesse, was zu anderen Jahreszeiten geschieht (Abb. 13). Die Gleichmäßigkeit der Zunahme des Planktonbe-

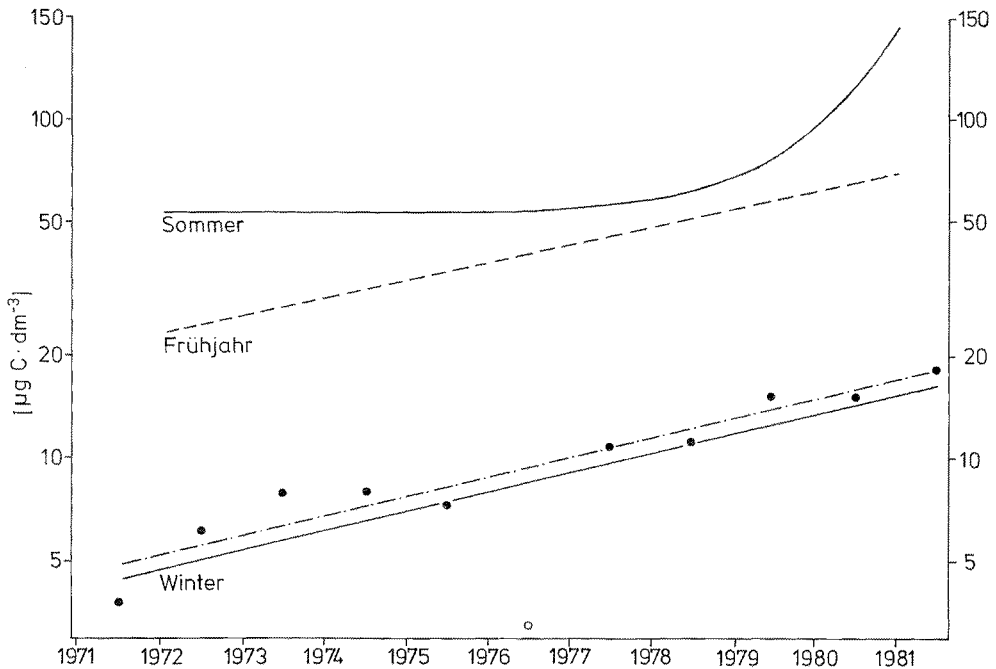


Abb. 13. Jährliche logarithmische Mittelwerte des Phytoplanktons von 1972 bis 1981: Frühjahr (April/Mai), Sommer (Juli/September) und Winter (Dezember/Februar, 1971/72 bis 1981/82) mit Meßpunkten. Zeitlicher Anstieg des Phytoplanktons im Frühjahr ($N = 10$; $r = 0,548$; $\alpha \approx 0,1$) und im Winter mit (○) (—) ($N = 11$; $r = 0,782$; $\alpha < 0,005$) und ohne (○) (---) ($N = 10$; $r = 0,961$; $\alpha \ll 0,001$)

standes im Winter ist – von einem Ausreißer abgesehen – beeindruckend, und das Frühjahr paßt sich gut – wenn auch nicht signifikant – in das allgemeine Bild ein.

Versucht man nunmehr, für die verschiedenen Jahreszeiten eine Beziehung zwischen Phytoplankton und Salzgehalt aufzustellen (Abb. 14), dann ergeben sich für Winter und Frühjahr Schwierigkeiten. Diese lassen sich überwinden, wenn man statt des zugehörigen Salzgehalts jeweils die Mittel der beiden benachbarten Sommerwerte benutzt. Die Signifikanz der Geraden für das Frühjahr ist dann wiederum nicht hinreichend, und der extreme Winterwert (Abb. 13) fügt sich besser in die übrigen Meßpunkte ein.

Diese Befunde sind sicher so zu deuten, daß der Salzgehalt seiner Rolle als Indikator für die physikalische Umwelt (Stabilitätsverhältnisse) in den ruhigen Sommermonaten besser entsprechen kann als während der turbulenteren Jahreszeiten, wenn unregelmäßige Wasserverschiebungen die auch dann vorhandenen langfristigen Veränderungen nicht erkennbar werden lassen.

Hydrographische Langzeituntersuchungen

Diese Beobachtungen machen es wünschenswert, Einblick in die langfristige Änderung der physikalischen Umwelt (Temperatur und Salzgehalt) der Organismen zu gewinnen, zumal äquivalente chemische und biologische Meßreihen naturgemäß nicht vorhanden sind. So erhält man ein Bild von der Dynamik der physikalischen Größen und mithin von der zeitlichen Variabilität dieses Lebensraums. Diese Kenntnisse sind wertvoll unabhängig von der Tatsache, daß sich z. B. kein Zusammenhang zwischen Temperatur und Sommerplankton nachweisen läßt, und daß Salzgehaltsschwankungen sicherlich verschiedene Ursachen und mithin einen unterschiedlichen Indikatorwert haben können.

Die mittleren Monatsmittel von Temperatur (t) und Salzgehalt (S) werden für die Zeiträume a (1901 bis 1930) (Goedecke, 1952, 1956) und b (1961 bis 1980) in Abbildung 15 wiedergegeben. Während die beiden Temperaturkurven nahezu gleich verlaufen, wenn man von einer geringen Erhöhung des Jahresmittels von b gegenüber a (linke Ordinate) einmal absieht, liegen die neueren (b) Salzgehaltswerte durchweg (einschließlich des Jahresmittels, rechte Ordinate) deutlich tiefer als die älteren (a). Hierbei ist zu bedenken, daß die Salzgehaltsbestimmung bis 1926 mit dem Aräometer erfolgte. Diese Methode hat nur eine geringe Genauigkeit, liefert systematisch zu hohe Werte und ist extrem empfindlich hinsichtlich der technischen Durchführung der Messungen (Gillbricht, 1970). Goedecke (1956) hat sich daher um eine Korrektur der alten Messungen (ab 1873) bemüht. Er benutzte hierzu Doppelbestimmungen (Aräometer + Chloridtitration) von 1927 bis 1936 und erhielt so eine Jahreskurve der Korrekturwerte bedingt durch die wechselnde biologische Aktivität (Veränderung der Oberflächenspannung). Daß auch nach dieser Manipulation die alten Salzwerte (a) systematisch höher liegen als die (seit 1960 mit Salinometern durchgeführten) neueren Messungen (b) muß allerdings verwundern, denn Reichard (1910) fand für das Jahr 1907 eine nur etwa halb so große Korrektur, und entsprechende Werte lieferte auch eine Untersuchung, die den Zeitraum von 1962 bis 1967 umfaßte (Gassmann & Gillbricht, 1982). Eine Salzgehaltsänderung ist daher nicht auszuschließen.

Untersucht man das Problem der langfristigen Schwankungen für den Beobachtungszeitraum (t : 1873 bis 1981; S : 1874 – die Werte von 1873 sind nicht befriedigend –

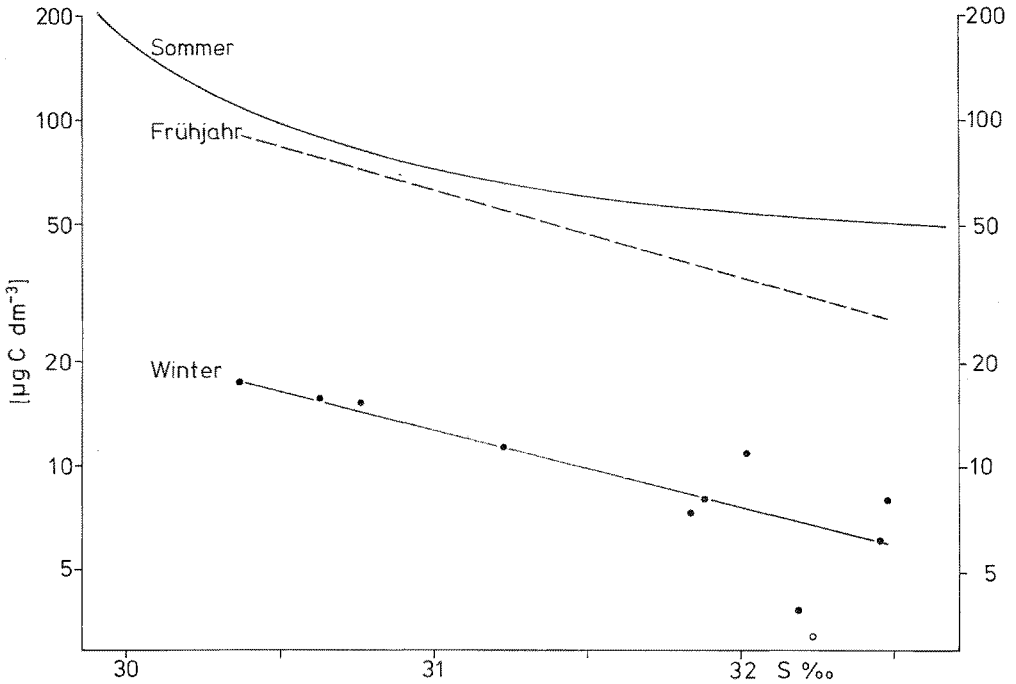


Abb. 14. Jährliche logarithmische Mittelwerte des Phytoplanktons von 1972 bis 1981 als Funktion des sommerlichen Salzgehalts (im Frühjahr und Winter Mittelwerte der benachbarten Sommer). Frühjahr: $N = 10$; $r = -0,623$; $\alpha < 0,1$; Winter: $N = 11$; $r = -0,803$; $\alpha < 0,005$; ein Fortlassen des extremen Meßwerts (○) bringt praktisch keine Verbesserung

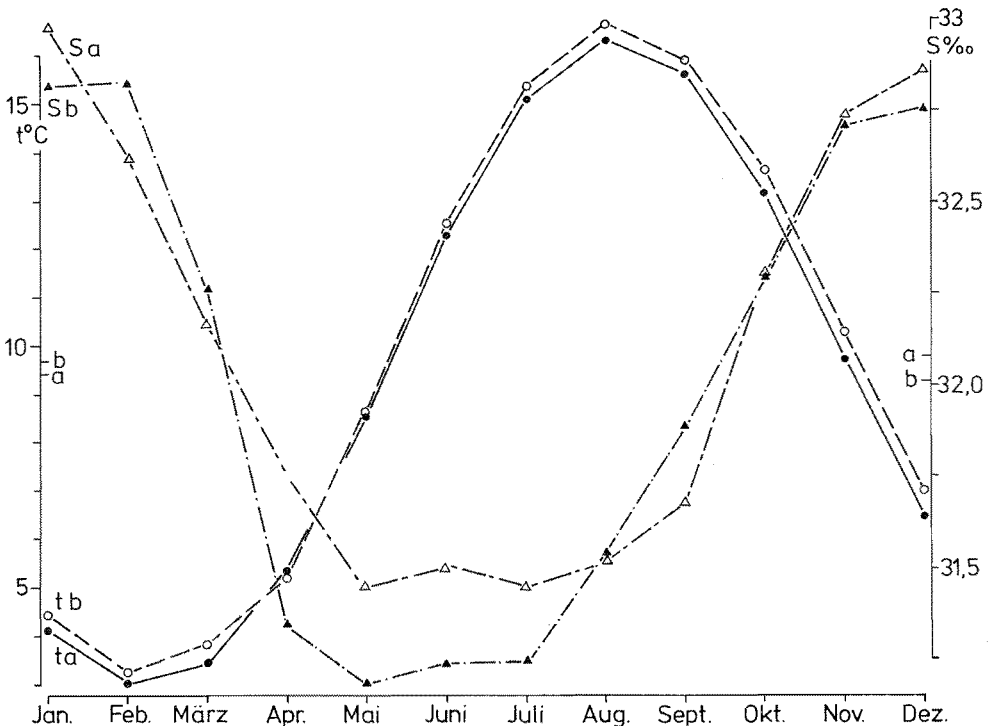


Abb. 15. Mittlere Jahreskurven [Monatsmittel für Temperatur (t) und Salzgehalt (S)] für die Zeiträume von 1901 bis 1930 (a) (Goedecke, 1952, 1956) und von 1961 bis 1980 (b); auf den

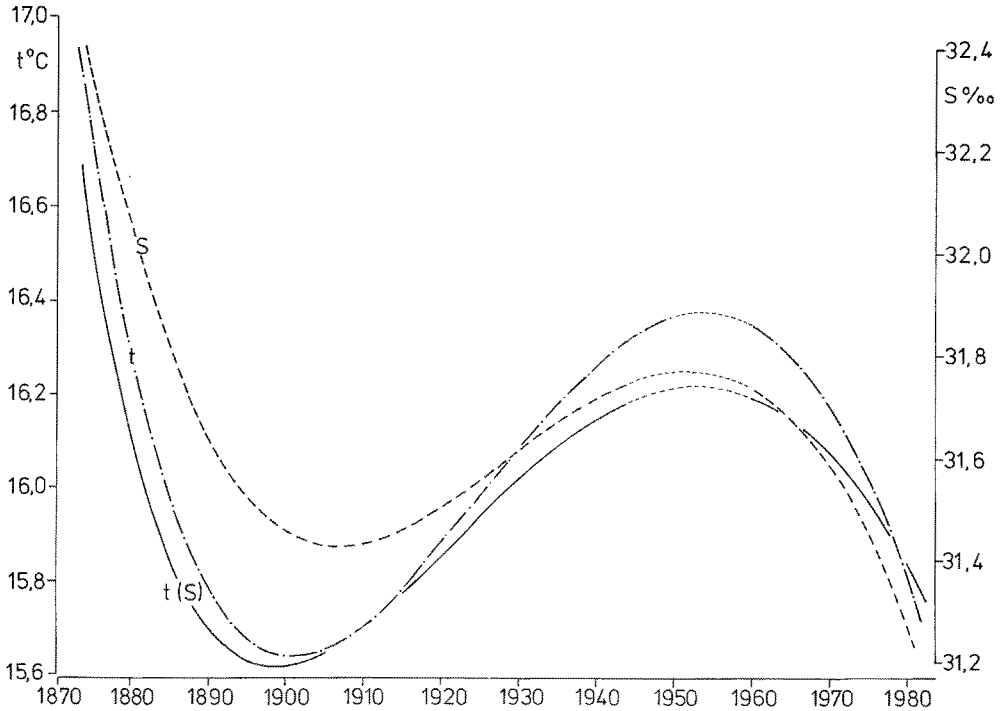


Abb. 16. Über Polynome geglättete langfristige (t : 1873 bis 1981 und S : 1874 bis 1981) Änderung der Temperatur, des Salzgehalts und der Temperatur ohne S -Einfluß [$t(S)$, bezogen auf den mittleren Salzgehalt] für das III. Quartal (jährliche Mittel für Juli/September). Die Beobachtungslücke ist hervorgehoben. t : $N = 101$; $R = 0,454$; $\alpha < 0,001$. $t(S)$: $N = 94$; $R = 0,483$; $\alpha < 0,001$. S : $N = 94$; $R = 0,344$; $\alpha < 0,025$

bis 1981), dann nimmt unter den jährlichen Quartals- und Jahresmitteln das III. Quartal (Juli/September) wiederum eine Sonderstellung ein (Abb. 16). Zu dieser Jahreszeit wird offensichtlich die hydrographische Gesamtsituation am ungestörtesten angezeigt. Die (bis zu maximal drei Gliedern) optimierten Polynome demonstrieren hier eine eindrucksvolle Parallelität zwischen Salzgehalt und Temperatur, jedoch hat dieses Bild ein paar Schönheitsfehler: (1) Die Signifikanz der S -Kurve ist recht gering. (2) Eine gute Korrelation zwischen t und S wird z. B. für den Zeitraum 1972/81 nicht, wie nach Abbildung 16 zu erwarten, beobachtet. (3) Die t -Kurve wird durch die Eliminierung des S -Einflusses nur wenig in ihrem Verlauf geändert [$t(S)$].

Es kann daher der Verdacht aufkommen, daß es sich bei diesen ausgeprägten Kurven im Grunde genommen nur um recht abstrakte Schwerpunktsverschiebungen – überlagert von zahlreichen kurzfristigeren Schwankungen (Becker & Kohnke, 1978) – bei großer Streubreite handelt (z. B. Erwärmung während der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts, Goedecke, 1952). Tatsächlich aber erhalten wir so Hinweise auf biologisch wichtige Veränderungen der Umwelt, sei es hinsichtlich des Auftretens von die Entwicklung mancher Arten steuernden Grenzwerten (Werner, 1958), sei es als Indikator für großräumige, meteorologisch bedingte Schwankungen der hydrographischen Situation (Dickson, 1971) mit zahlreichen, nicht immer leicht zu erfassenden Conse-

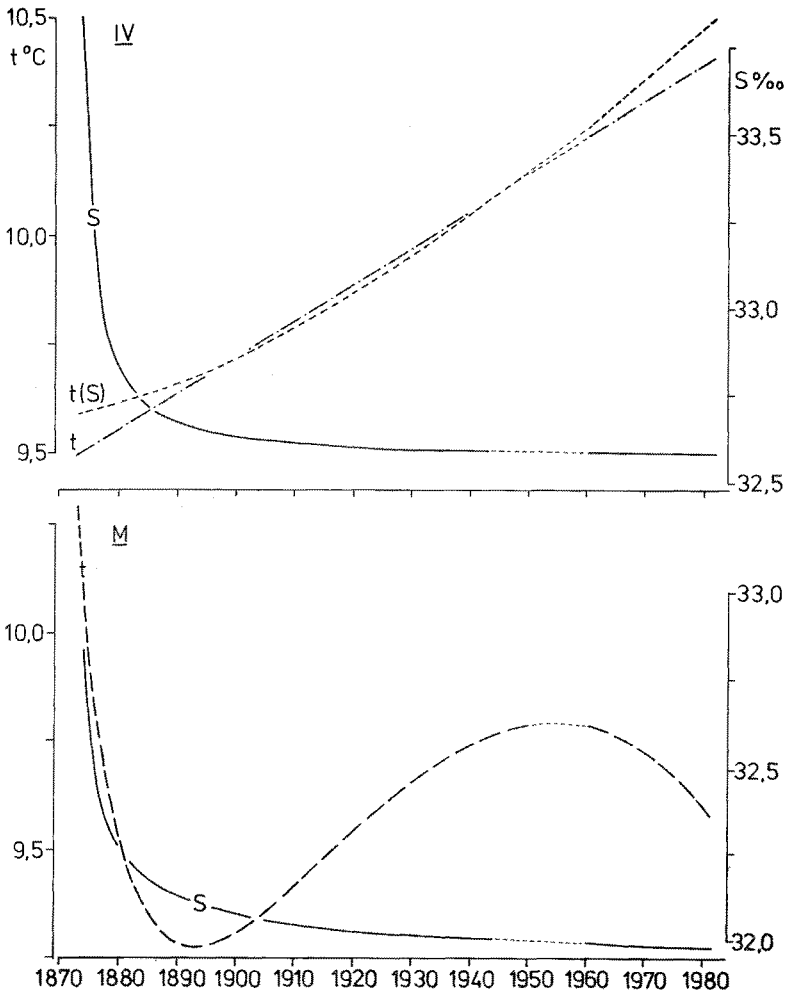


Abb. 17. Über Polynome geglättete langfristige Änderung der Temperatur, des Salzgehalts und der Temperatur ohne S-Einfluß $t(S)$ für das IV. Quartal (jährliche Mittel für Oktober/Dezember) und für das Jahr (Jahresmittel, M). IV. Quartal: t : $N = 101$; $r = 0,363$; $\alpha < 0,001$. $t(S)$: $N = 93$; $R = 0,436$; $\alpha < 0,001$. S : $N = 93$; $r = 0,260$; $\alpha < 0,025$. Jahr: t : $N = 101$; $R = 0,342$; $\alpha < 0,01$. S : $N = 94$; $r = 0,250$; $\alpha < 0,025$

quenzen (z. B. Vertikalturbulenz). Diese nur während der ruhigen Jahreszeit erkennbaren langfristigen Veränderungen sind sicherlich auch in den übrigen Monaten wirksam und lassen sich bedingt für das IV. Quartal und für das ganze Jahr nachweisen (Abb. 17). Während die hyperbolische Abnahme des Salzgehalts keine weitere Diskussion erlaubt, entspricht der Temperaturverlauf des Jahresmittels weitgehend dem im III. Quartal, und die Temperatur nimmt im IV. Quartal während der Beobachtungszeit linear zu, wobei eine Eliminierung des Salzgehaltseinflusses nur wenig bedeutet. Bei langfristigen Änderungen der hydrographischen Situation sind derartige zeitliche (und räumliche) Unterschiede immer wieder zu beobachten (Goedecke, 1952, 1956; Becker & Kohnke,

Tab. 2. Langfristige Änderungen der Temperatur und des Salzgehalts des Wassers bei Helgoland für verschiedene Zeiträume und Jahreszeiten (Jahresmittel und IV. Quartal [Oktober/Dezember]; Abb. 17; III. Quartal [Juli/September]; Abb. 16)

Zeitraum		Jahre	Δt	$\Delta t \cdot \text{Jahr}^{-1}$
von	bis			
Jahresmittel				
1873	1893	20	- 1,006	- 0,0503
1893	1954	61	+ 0,516	+ 0,0085
1954	1982	28	- 0,219	- 0,0078
IV. Quartal				
1873	1982	109	+ 0,913	+ 0,0084
III. Quartal				
1873	1901	28	- 1,305	- 0,0466
1901	1954	53	+ 0,735	+ 0,0139
1954	1982	28	- 0,655	- 0,0234
ΔS				
1874	1907	33	- 0,978	- 0,0296
1907	1952	45	+ 0,344	+ 0,0076
1952	1982	30	- 0,577	- 0,0192

1978) und führen bei feinerer Unterteilung (z. B. Monate) zu komplizierteren Bildern, weshalb hier bewußt nur Quartale berücksichtigt werden. Für das I. und II. Quartal lassen sich entsprechende Kurven nicht bestimmen.

Die sich mit dieser Auswertetechnik ergebenden Änderungen (Abb. 16 und 17) unter Vernachlässigung kurzfristiger Schwankungen (Becker & Kohnke, 1978) sind in Tabelle 2 zusammengestellt worden. Wie relativ gering diese Beträge sind, zeigt ein Vergleich mit den Jahresamplituden (Abb. 15).

Abbildung 18 gibt am Beispiel der jährlichen Mittel des Salzgehalts des III. Quartals einen Eindruck von der Lage der Beobachtungspunkte im Vergleich mit dem bereits bekannten zugehörigen Polynom (Abb. 16). Um die kurzzeitigen Schwankungen der Meßwerte besser zu berücksichtigen, wird das System außerdem durch Überlagerung der (willkürlich) fünf optimalen Sinusschwingungen beschrieben. Eingetragen sind aus praktischen Gründen nur die Hüllkurven der Extremwerte, die aber doch wohl einen guten Eindruck vom Verlauf der Funktion in bezug auf die Beobachtungen vermitteln. Wichtig ist, daß gegen Ende der Beobachtungszeit die Sinusfunktion lange monoton ohne Extremwerte fällt, und Polynom und Beobachtungen die absoluten Tiefwerte erreichen. Wir haben es hier also mit einer ganz extremen Situation zu tun, wie sie seit Beginn der Messungen nicht gefunden wurde.

Eine entsprechende Beziehung zwischen Beobachtungen und Ausgleichsfunktionen ergibt sich auch für die Temperatur, wie am Beispiel der Jahresmittel gezeigt wird (Abb. 19). Der (formale) Zusammenhang zwischen Salzgehalt und Temperatur läßt sich für das III. und IV. Quartal sogar direkt nachweisen (Abb. 20). Zu beachten ist hierbei, daß die (wenig signifikante) Kurve für das IV. Quartal sicherlich nicht aus Abbildung 17 abzuleiten ist, womit die Schwierigkeit derartiger Untersuchungen und die Vorzugsstellung des III. Quartals angezeigt werden.

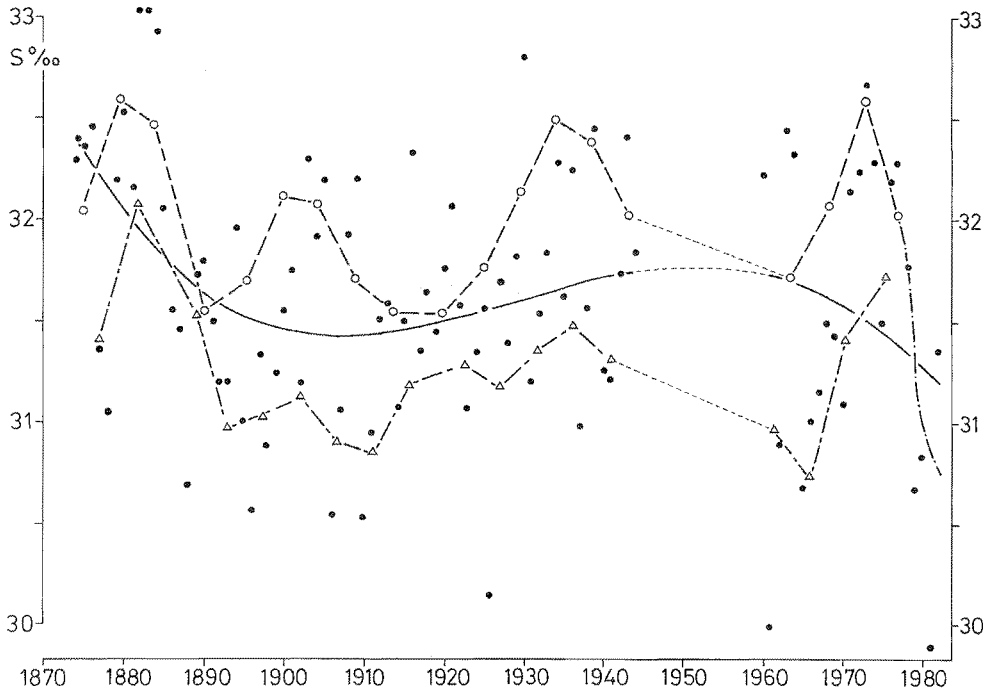


Abb. 18. Jährliche Mittel der Salzgehalte des III. Quartals (●), Ausgleichskurve durch Polynom (—) und die Hüllkurven der Extremwerte einer Sinusfunktion (--- und - - -) mit monotonem Abfall gegen Ende der Beobachtungszeit (- · - · -). Die Beobachtungslücke ist hervorgehoben.
Sinusfunktion: $N = 94$; $R = 0,662$; $\alpha \ll 0,001$

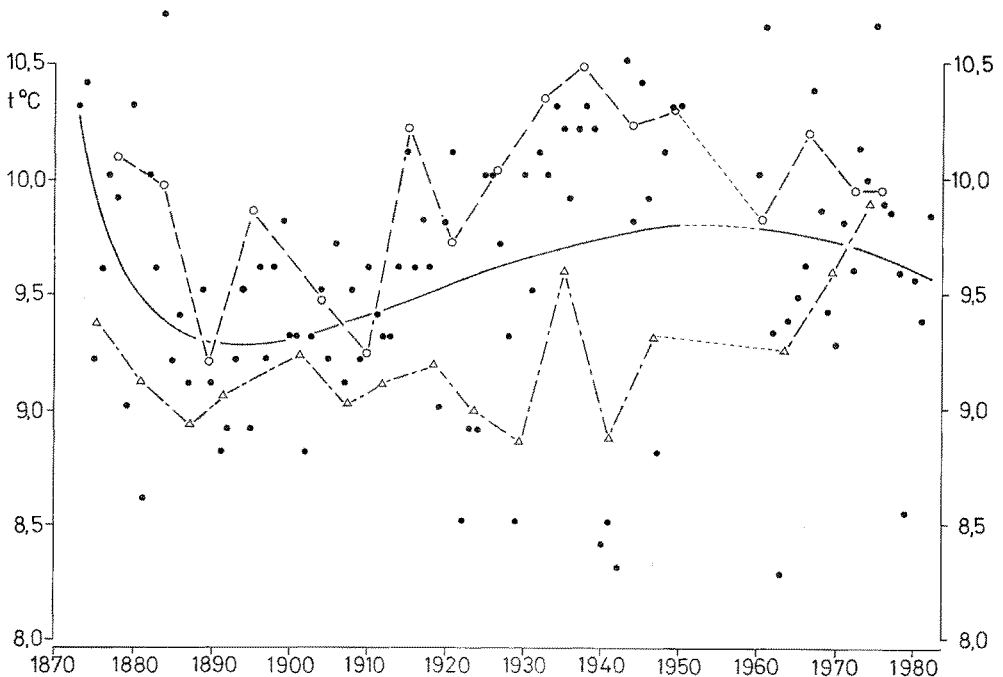


Abb. 19. Jahresmittel der Temperatur (●), Ausgleichskurve durch Polynom (—), die Hüllkurven der Extremwerte einer Sinusfunktion (--- und - - -). Die Beobachtungslücke ist hervorgehoben.
Sinusfunktion: $N = 101$; $R = 0,660$; $\alpha \ll 0,001$

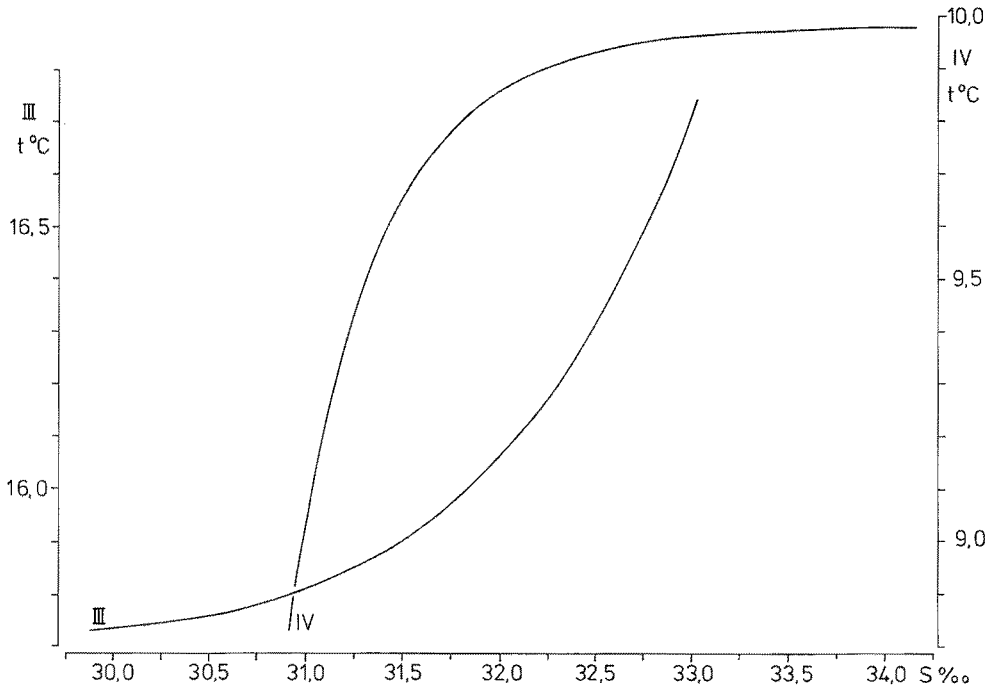


Abb. 20. Temperatur als Funktion des Salzgehalts für den Zeitraum 1874 bis 1982 (III. und IV. Quartal). III. Quartal: $N = 94$; $r = 0,343$; $\alpha < 0,001$. IV. Quartal: $N = 93$; $r = 0,220$; $\alpha < 0,05$

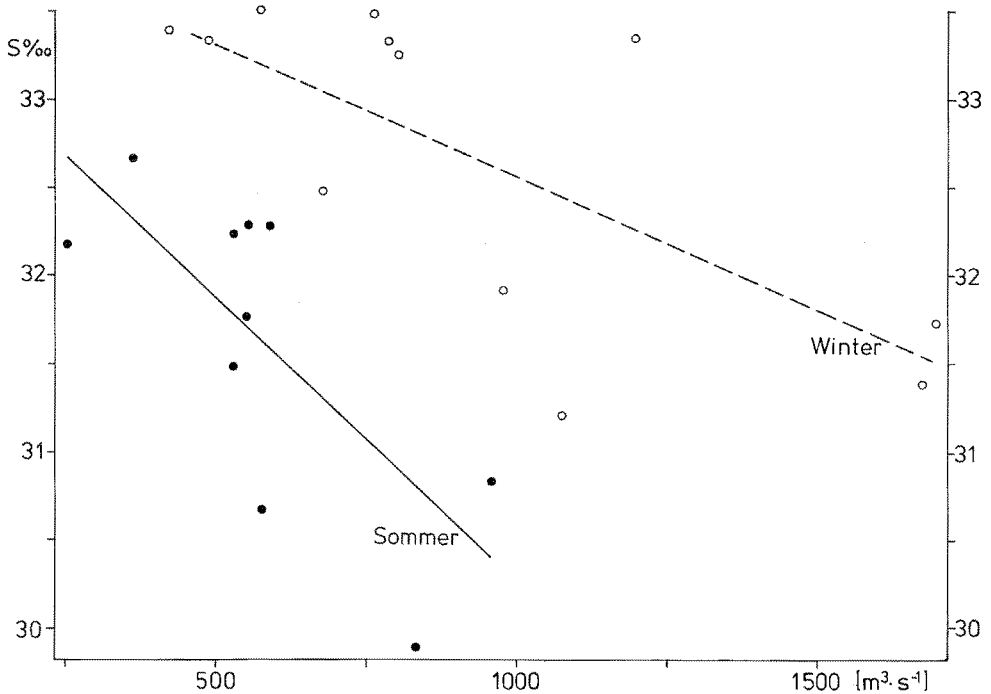


Abb. 21. Zusammenhang zwischen Elbwasserführung und Salzgehalt (Helgoland Reede) während der Sommermonate (jährliche Mittelwerte Juli/September) von 1972 bis 1981 und während der Wintermonate (jährliche Mittelwerte Dezember/Februar) von 1971/72 bis 1981/82. Sommer: $N = 10$; $r = -0,729$; $\alpha < 0,025$. Winter: $N = 11$; $r = -0,712$; $\alpha < 0,025$

Ursachen für die Salzgehaltsschwankungen

Es ist eine naheliegende Annahme, daß die Salzgehaltsschwankungen bei Helgoland vor allem in Beziehung stehen zu dem Süßwassereintrag durch Flüsse (u. a. durch die Elbe), zu den Niederschlägen und zur Verdunstung. Den Einfluß des Süßwassereintrags weist Mecking (1916) durch Berücksichtigung einer Phasenverschiebung von einem Monat zwischen Elbwassermenge und Salzgehalt auch nach. Daß derartige Untersuchungen nicht problemlos sind, zeigt Abbildung 21. Die Werte vom Sommer (Juli/September mit Phasenverschiebung) und vom Winter (Dezember/Februar ohne Phasenverschiebung) liefern das erwartete Resultat: Der Zusammenhang zwischen Zufluß und Salzgehalt ist unverkennbar, und der Zeitverzug spielt bei einer solchen Mittelbildung offenbar kaum noch eine Rolle. Aber gleichzeitig ergibt sich, daß die Verhältnisse in Wahrheit erheblich komplizierter sind: (1) Der systematische Unterschied zwischen Sommer und Winter ist nicht zu übersehen. (2) Die große Streuung der Meßwerte läßt auf erhebliche andere Einflüsse schließen. (3) Ferner ist zu bedenken, daß das Elbwasser zumeist östlich von Helgoland anzutreffen sein sollte (Coriolis-Kraft, vorherrschender Wind), was auch mit entsprechenden Beobachtungen übereinstimmt (Kalle, 1956). Die Elbe vertritt bei derartigen Überlegungen also weitgehend andere gleichsinnige Einträge.

Dieses Problem ist daher auch vielfach untersucht und diskutiert worden. Während Schott (1966) dem stark schwankenden (Reichard, 1910) Süßwassereintrag eine erhebliche Bedeutung beimißt, geht Dickson (1971) von der Annahme aus, daß der Salzgehalt der Nordsee vorzugsweise gesteuert wird über wechselnden Einstrom vom Atlantischen Ozean bedingt durch eine veränderliche großräumige Verteilung des Luftdrucks. Taylor et al. (1983) kommen zu mittleren Vorstellungen und weisen darauf hin, daß die verschiedenen Ursachen für die Salzgehaltsschwankungen in der Nordsee über die Atmosphäre miteinander gekoppelt sind und daher nur bedingt getrennt untersucht werden können.

DISKUSSION

Unbeschadet der vielen durch Massenentwicklung von Peridineen verursachten red tides, die bisher beobachtet worden sind (Rounsefell & Nelson, 1966), ist die Diskussion über die Ursachen für ihr Auftreten noch nicht abgeschlossen, wenngleich sich unsere Kenntnisse fortlaufend verbessern. Für diese Problematik gibt es mehrere Gründe:

(1) Derartige Blüten werden durchweg zu spät (beginnend mit dem Höhepunkt) und nicht intensiv genug untersucht. Dies gilt, wenn als "Blüte" die größte Populationsdichte bezeichnet wird. Die Verhältnisse werden noch ungünstiger, wenn an den in dieser Hinsicht eigentlich interessierenden Zeitpunkt der größten (logarithmischen) Wachstumsrate gedacht wird.

(2) Nach dem Gesetz des Minimums von Liebig wird die Entwicklung von Lebewesen (praktisch) jeweils nur von einem Minimumfaktor gesteuert, und der kann theoretisch durchaus im Verlauf einer red tide wechseln und von red tide zu red tide verschieden sein. Werden aber derartige Wechsel wirklich beobachtet?

(3) Bei der Auswertung haben wir mit der Zeitreihenproblematik zu kämpfen, die sinngemäß auch für regionale Untersuchungen gilt. Bezogen auf Zeit und Raum ändern sich viele Komponenten gleich- oder gegensinnig. Unter dieser Bedingung ist es

besonders schwer, von stets formalen statistischen Aussagen auf Kausalitäten zu schließen. Dagegen helfen nur sehr umfangreiche, aufwendige und komplexe Untersuchungen unter Einbeziehung vieler Komponenten. Dies ist hier im Rahmen der Möglichkeiten geschehen (z. B. regionale Meteorologie), ohne daß auf alle Versuche eingegangen wird. Es kann bei derartigen Auswertungen günstig sein, von vorgegebenen Vorstellungen (z. B. Logarithmus statt Numerus) auszugehen (Gillbricht, 1969); jedoch muß bei diesem Verfahren (insbesondere bei einer Kombination mehrerer Annahmen) vermieden werden, diese Vorstellungen in die Natur hineinzuprojizieren, statt Erkenntnisse durch unvoreingenommene Betrachtungen aus ihr herauszuholen.

(4) Diese letzte Überlegung ist auch wichtig für den Begriff "red tide". Er hat etwas mit der Sichtbarkeit der Peridineenblüte zu tun, deren Entdeckung daher von der Anzahl und der subjektiven Einschätzung der Beobachter abhängt. Es lassen sich aus diesem Grunde sicherlich keine zuverlässigen Angaben über die Häufigkeit des Auftretens von red tides gewinnen geschweige denn über zeitliche Änderungen mit Ausnahme der schweren mit Massensterben anderer Organismen verbundenen Fälle.

Vertikalwanderung

Die erkennbare Verfärbung des Wassers hängt von der Organismenkonzentration in der Nähe der Oberfläche ab. Es wurde bereits angenommen, daß *Ceratium* aktiv einen optimalen Lichthorizont aufsucht, der bei großen Konzentrationen an der Oberfläche liegt (Selbstbeschattung) und nur an ruhigen Tagen erreicht werden kann (Abb. 10). Diese Tatsache muß bei Bevölkerungszunahme zu einem Multiplikationseffekt führen (Zunahme \times Anreicherung) (Abb. 13), der im extremen Falle kaum gute Lebensbedingungen für die einzelnen Individuen schaffen dürfte. Entsprechende Beobachtungen liegen von *Noctiluca* vor, die – wenn auch durchaus nicht zu allen Zeiten (Omori & Hammer, 1982) – passiv aufschwimmt und an ruhigen Sommertagen an der Oberfläche eine mehrere Zentimeter dicke Schicht bilden kann (Pratje, 1925). Wie eine solche (vermutlich) durch *Noctiluca miliaris* verursachte Blüte aussieht, zeigt Abbildung 22. Man erkennt ein kompliziertes, kleinräumiges hydrographisches System sichtbar gemacht durch die unregelmäßige Organismenverteilung (Anreicherung in Konvergenzen, Verarmung in Divergenzen). Die Heterogenität der Planktonverteilung ist hier also erheblich größer als sonst beobachtet (Gillbricht, 1962) mit entsprechend erschwerter

Tab. 3. Geschätzte vertikale Wandergeschwindigkeit von Peridineen

Autoren	Geschwindigkeit [$\text{m} \cdot \text{h}^{-1}$]
Tschirn (1920)	0,35
Peters (1929)	0,7
Hasle (1950, 1954)	0,38
[Pomeroy et al. (1956)	20]
Eppley et al. (1968)	1
Seliger et al. (1975)	1
Blasco (1978)	1,4
Mittelwert	$\approx 0,8$



Abb. 22. Kleinräumige Struktur einer red tide (*Noctiluca miliaris?*) Morgendämmerung des 8. Juli 1975 beim Meßfahl "Pisa" (SFB 94) westlich von Sylt. (Foto: Dr. Hühnerfuß & Dr. Lange)

Auswertung. Allerdings dürfte die starke Turbulenz am Beobachtungsort Helgoland Reede alle Gradienten etwas vermindern (Inseleffekt, vgl. Townsend et al., 1983).

Die Vertikalwanderung von *Ceratium* wurde erstmals von Tschirn (1920) beschrieben. Er gibt ein aktives Auf- und Absteigen von $0,3$ bis $0,4 \text{ m} \cdot \text{h}^{-1}$ an in Verbindung mit dem Aufsuchen des Lichtoptimums, jedoch noch ohne Annahme eines Tagesgangs, der für spätere Autoren selbstverständlich ist.

Die Geschwindigkeit der Vertikalwanderung wurde von Peters (1929) auf Helgoland im Labor bestimmt (Tab. 3). Bei der Mittelbildung werden hier zwei extrem träge Arten (*Ceratium horridum* und *C. macroceros*) nicht berücksichtigt. Der Wert von Hasle (1950, 1954) wird aus den Daten der Autorin abgeleitet. Hierzu werden zunächst für mehrere Arten die Tiefen der vertikalen Verteilungsschwerpunkte bestimmt, deren zeitliche Änderungen mit Hilfe von Sinusfunktionen geglättet werden. Das Mittel der so zu berechnenden maximalen Wanderungsgeschwindigkeiten ist praktisch mit dem Wert von *Ceratium furca* identisch und ist in Tabelle 3 angegeben. Sowohl die Einzelwerte als auch die Glättungen weisen darauf hin, daß die Wanderungen stets vor den entsprechenden Lichtreizen einsetzen, wie dies auch Cullen & Horrigan (1981) finden. Die Proben bei Helgoland dürften daher stets unter der Bedingung der Tagesvertikalverteilung genommen worden sein.

Die Angabe von Pomeroy et al. (1956) bezieht sich auf kurzzeitige Experimente mit starker Reizung. Sie gibt Einblick in die Leistungsfähigkeit der Organismen, eignet sich

aber kaum für Überlegungen zur Tageswanderung. Eppley et al. (1968) maßen in See (*Ceratium furca*) und im Tank und weisen auf die Steuerung der Vertikalwanderung durch eine innere Uhr hin. Seliger et al. (1975) fanden bei *C. furca* eine aktive Abwärtswanderung. Der Wert von Blasco (1978) mußte unter Berücksichtigung von Auftriebsvorgängen ermittelt werden.

Nach diesen Angaben wird man die mittlere vertikale Wandergeschwindigkeit zu etwa $0,8 \text{ m} \cdot \text{h}^{-1}$ ansetzen können. Dieser Wert steht im Einklang mit den beobachteten Vertikalverschiebungen von *C. furca* von ca. 2 m (Hasle, 1954) und von ca. 5 m (Eppley et al., 1968), die von diesen Organismen durchaus zu bewältigen sein sollten.

Nährstoffe und red tide

Massenentwicklungen von derartigen Red-tide-Organismen finden stets in der Nähe von Küsten statt (Rounsefell & Nelson, 1966), und diese Gebiete sind durchweg gut mit Nährstoffen versorgt. Es liegt nahe, diese Nährstoffe (N und P) als Minimumfaktoren anzusehen, da an einem erheblichen Bedarf der Organismen nicht gezweifelt werden kann. Entsprechende Überlegungen sind deshalb auch angestellt worden (Brongersma-Sanders, 1957) und mögen von Fall zu Fall ihre Berechtigung haben. Bei der vorliegenden Untersuchung widersprechen jedoch einige Beobachtungen dieser Annahme: (1) Die Blüte findet ihr Ende mit zunehmender Turbulenz. (2) Die Nährstoffe haben bei einem mittleren Salzgehalt ein Konzentrationsminimum und in ihrer Menge während der letzten zehn Jahre nicht zugenommen. Nährstoffe als Minimumfaktoren hätten also schon viel früher zu Massenentwicklungen führen müssen. (3) Nährstoffmangel als limitierender Faktor läßt sich nicht nachweisen. (4) Dies mag zusammenhängen mit dem geringen Nährstoffbedarf dieser Red-tide-Organismen im Vergleich zu anderen Planktonblüten (Diatomeen). (5) Die Tatsache, daß auch in den Wintermonaten der Phytoplanktonbestand zugenommen hat, spricht wohl mehr für einen Einfluß der veränderten hydrographischen Gegebenheiten als für Nährstoffmangel.

Wie sind in dieser Hinsicht die Befunde anderer Beobachter einzuordnen? Auf die Anspruchslosigkeit der Peridineen hinsichtlich der Nährstoffversorgung wies schon Gran (1929) hin; allerdings lassen sich bis etwa Mitte der fünfziger Jahre noch häufiger andere Auffassungen finden. Langsames Wachstum und die Ausnutzung einer erheblichen Wasserschicht für die Nährstoffgewinnung (Vertikalwanderung) macht er für diese Fähigkeit verantwortlich. Diese Vorgänge führen zu großen Nährstoffanreicherungen an der Oberfläche (in den Organismen) verglichen mit den Mengen vor der Blüte (Rounsefell & Nelson, 1966). Wenn man die horizontale Konzentrierung durch Wind und Wasserbewegung berücksichtigt, dann ist der Faktor 100 sicherlich ein realistischer Ansatz (Ryther, 1955). Rounsefell & Nelson (1966) gelangen zu der Feststellung, daß es zur Verhinderung von Massenentwicklungen wenig sinnvoll ist, z. B. die Zufuhr nährstoffreicher Abwässer zu vermindern, da die Organismen (*Gymnodinium breve*) auf diesem Wege kaum zu beeinflussen sind. Diese Tatsache macht es auch verständlich, daß red tides durchweg erst nach Nährstoffverarmung durch Diatomeen auftreten (Rounsefell & Nelson, 1966).

Wangersky (1977) weist auf die Wichtigkeit einer schnellen Regeneration an Partikeloberflächen während einer solchen Massenentwicklung hin. Haddad & Carder (1979) halten die Nährstoffzufuhr durch Auftriebsvorgänge noch für wichtig, während

Pomeroy et al. (1956) eine Zusatzdüngung als nicht notwendig erachten. Dugdale (1979) vermutet eine Artenselektion durch unterschiedliches Wanderverhalten in Verbindung mit der vertikalen Nährstoffverteilung, und Eppley et al. (1968) weisen darauf hin, daß die Vertikalwanderung bei Stickstoffmangel ausfällt.

Diese und weitere Informationen in der Literatur lassen insgesamt keinen Zweifel, daß die genügsamen und einen großen Tiefenbereich abfischenden Peridineen (Rounsefell & Nelson, 1966) nur selten unter Nährstoffmangel leiden dürften. Man muß vielmehr annehmen, daß diese geringen Nährstoffmengen in vielen Fällen erst die Konkurrenz der in dieser Hinsicht anspruchsvollen Diatomeen ausschalten.

Spurenstoffe

Mit dem Süßwasser eingebrachte wachstumsfördernde Substanzen, die Ryther (1955) direkt als natürlichen "Erdauszug" bezeichnet, waren im Sommer 1981 offenbar nicht limitierend für *Ceratium*. Sofern man hierbei auch an Huminsäuren denkt, was Wangersky (1977) kritisch diskutiert, so hat Kalle deren ("Gelbstoff") Zusammenhang mit dem Salzgehalt bei Helgoland (Flußwasser) nachweisen können (Gillbricht, 1961), obwohl derartige Substanzen in geringer Menge auch im Meere gebildet werden (Gillbricht, 1980). Für die meiste Zeit des Jahres gilt diese Beziehung zum Salzgehalt ebenfalls für die gesamte organische Substanz, nicht jedoch für die ersten Monate (Abgabe durch absterbendes Benthos? vgl. Gillbricht, 1964). Gerade bei niedrigen Wassertemperaturen nimmt Rheinheimer (1968) aber einen unzureichenden bakteriellen Abbau in der Elbe an. Hierbei ist jedoch zu bedenken, daß sich im Unterlauf von Tideflüssen eine Trübungszone herausbildet ("Sinkstoff-Falle", Postma & Kalle, 1955), die Caspers (1968) als mechanische "Kläranlage" von noch ungeklärter Dekompositionsrate bezeichnet. Hier sollte wohl immer ein weitgehender Abbau stattfinden, und manches, was wir bei Helgoland als "Landeinfluß" bezeichnen, hat dann seinen Ursprung im Küstenbereich (Watten). Hierüber fehlen aber noch die notwendigen Informationen.

Als ebenfalls nicht limitierend für das Sommerplankton bei Helgoland erweist sich die vorhergehende Frühjahrsblüte (keine signifikante Korrelation). Derartige Zusammenhänge über Stoffausscheidungen usw. werden manchmal angenommen (Rounsefell & Nelson, 1966).

Klimaschwankungen und Biologie

Die bereits diskutierten langfristigen klimatischen Änderungen zeigen mancherlei biologische Wirkungen. So beobachtete Thórdardóttir (1977) bei Island einen großräumigen Austausch von Wasserkörpern verbunden mit einer Änderung der Größe der Primärproduktion. Cushing & Dickson (1976) berichten von einer jahrhundertelangen Beobachtungsreihe über den Bohuslän-Hering, dessen Erträge mit einer Periodizität von 55 Jahren schwankten; und Gieskes & Kraay (1977) führen neuere biologische Veränderungen in der südlichen Nordsee vor allem auf klimatische Einflüsse zurück. Radach (1982) referiert die langfristigen Untersuchungen mit dem "plankton recorder" und die so erkennbare Bedeutung von Klimaschwankungen. Cushing (1983) zitiert u. a. die tiefgreifende Umstrukturierung des Fischbestands im Englischen Kanal während der Zeit von 1930/31 bis 1970/71 verbunden mit einer Abnahme des Makroplanktons um

den Faktor 4 und mit weniger Phosphat im Winter. Ferner weist er hin auf eine Abnahme des Zooplanktonbestandes in der Nordsee (1948 bis 1972) durch Einbuße einer Generation pro Jahr als Folge einer Verspätung der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons um einen Monat hervorgerufen durch kühle nördliche Winde (Änderung des Luftdrucks bei Grönland, Dickson et al., 1975). Die anschließend (in den siebziger Jahren) einsetzenden schwachen südlichen Winde bewirkten in den flachen Gebieten der südlichen Nordsee einen Beginn der *Ceratium*-Entwicklung früher im Jahr und mehr Phytoplankton im Januar/Februar (Dickson & Reid, 1983). Die Autoren machen hierfür eine geringere Wassertrübung (Flußwasser, aufgewirbeltes Sediment) verantwortlich.

Hinsichtlich der Bedeutung derartiger durch große Schwankungen von Jahr zu Jahr (Cushing, 1983) maskierter meteorologischer Einflüsse für das Leben im Meer kann daher kein Zweifel mehr bestehen. Aber auch das örtliche Wettergeschehen kann für eine red tide wichtig sein. So erwähnen Pomeroy et al. (1956) das Verschwinden einer Verfärbung des Oberflächenwassers bei der Zunahme der Windgeschwindigkeit auf ca. $4 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ (Zunahme der Turbulenz).

Dieser Einfluß der physikalischen Umwelt auf die Peridineen legt es nahe, an diesem Punkt zur Verhinderung gefährlicher Massenentwicklungen anzusetzen, zumal der Einsatz von Giften (Cu) nicht empfehlenswert ist (Rounsefell & Nelson, 1966). Vorgeschlagen wird daher die Verhinderung bzw. die Zerstörung von Schichtungen durch Absperren der Zuflüsse bzw. durch Unterwasserbarrieren.

Schichtung und Phytoplanktonentwicklung

Welche Bedeutung haben derartige Dichteschichtungen für das Phytoplankton? Nach Sverdrup (1953) fördern sie in günstiger Tiefe gelegen die Zunahme des Bestandes. Dieser Ansatz gilt aber nicht mehr, wenn durch Absinken mit organischen Partikeln in die Tiefe gelangte Nährstoffmengen der Oberschicht durch Turbulenz oder Auftrieb wieder zugeführt werden müssen, um einen hier entstandenen Mangel auszugleichen (Nathanson 1906), denn diese Vorgänge werden durch eine derartige Sperrschicht weitgehend verhindert. Zum optimalen Gedeihen des Phytoplanktons gehört daher ein gewisser vertikaler Wasseraustausch, der nicht zu groß sein darf, um die Organismen nicht zu schnell in die Tiefe zu transportieren, und auch nicht zu klein, um absinkende unbewegliche Formen immer wieder hinreichend zahlreich zur Oberfläche (zum Licht) zu schaffen (Radach, 1983).

Dieses schwierige Optimierungssystem gilt vor allem für die in dieser Hinsicht zumeist diskutierten Diatomeen. Die Peridineen folgen weitgehend anderen Gesetzen. Sie können sich im ruhigen Wasser aktiv die ihnen zusagende Tiefe aussuchen. Sie lieben daher turbulenzarme, stark geschichtete (und warme) Gebiete, während das Problem der Nährstoffversorgung für sie nicht so wichtig ist. Diese Voraussetzung ist in unseren Regionen vorzugsweise im Sommer/Herbst erfüllt. Ein Beispiel aus der westlichen Ostsee (Gillbricht, 1951) mag dies demonstrieren (Abb. 23). In diesem Seegebiet sind die Voraussetzungen für die Ausbildung einer sommerlichen Sprungschicht besonders günstig. Entsprechend findet man hier eine stabile Oberschicht, in der eine große *Ceratium*-Bevölkerung (vorzugsweise *Ceratium tripos* und *C. lineatum*) bei geringem Phosphatangebot offensichtlich gut gedeiht und einem in ca. 5 m Tiefe liegenden Lichtoptimum zustrebt. Dieses Verhalten dürfte unter Landschaft von einem mittleren

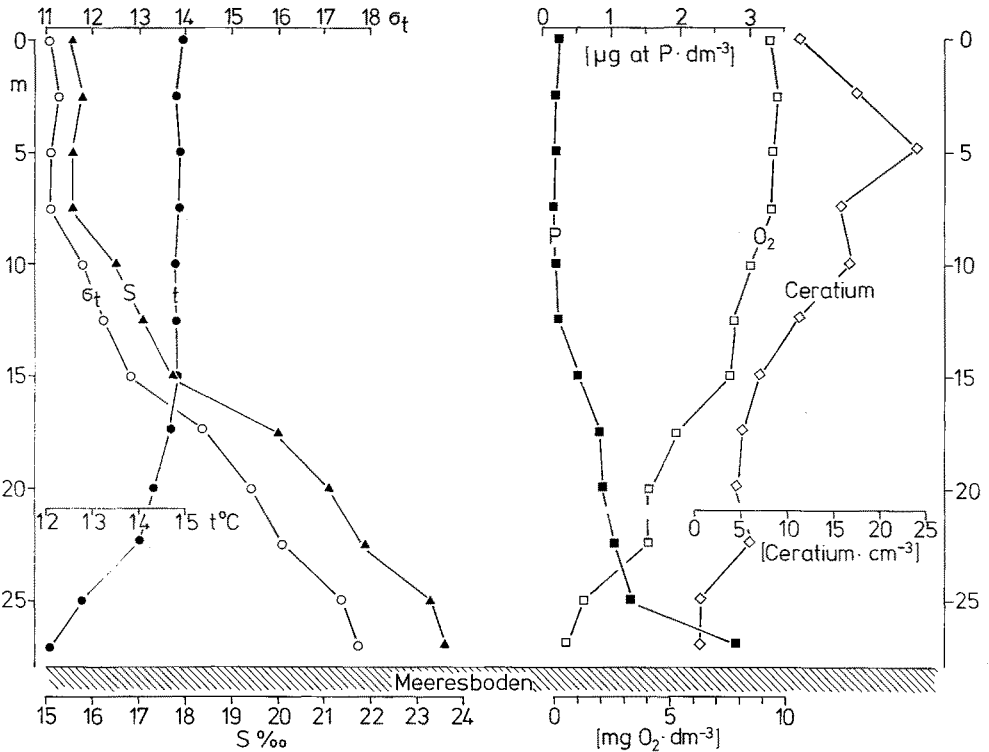


Abb. 23. Westliche Ostsee, F. S. "Flensburg" (54° 50,3' N; 9° 53,8' E), 17. Oktober 1949, 16.30–17.30 Uhr (Phosphat: 16. Oktober, 8.45 bis 9.55 Uhr), Vertikalverteilung von Temperatur (t), Salzgehalt (S), Dichte (σ_t), Sauerstoff (O₂), Phosphat (P) und *Ceratium*

Wind von ca. $4 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ kaum beeinflusst werden. Ob eine solche Population sich bei ruhigem Wetter an der Oberfläche anreichert, hängt aber nicht nur von der „Selbstbeschattung“ ab, sondern von manchem mehr (z. B. Lichtangebot und Trübung des Wassers). Durch Zunahme des *Ceratium*-Bestandes und/oder durch Änderung der Umweltbedingungen kann es hier daher zu einer red tide kommen.

Dichteschichtung, Wasseraustausch und Remineralisation am Boden

Man muß davon ausgehen, daß die in Abbildung 23 bei der punktförmigen Probenahme erkennbaren Gradienten tatsächlich wesentlich stärker sein können. Dies zeigen im selben Seegebiet mit höherer Auflösung durchgeführte Messungen der Trübung (Wyrski, 1950) und von Temperatur und Salzgehalt sowie die direkte Beobachtung (Lichtbrechung) beim Tauchen (Lenz, 1965).

Unterhalb einer solchen Sperre findet man in einem flachen Seegebiet am Boden eine starke Phosphatanreicherung verbunden mit einem entsprechenden Sauerstoffmangel, was häufig im Zusammenhang mit red tides beobachtet wird. Kommt dieser Mangel (diese Zunahme) daher von der Schichtung oder wird er (sie) durch die aktuelle Massenentwicklung hervorgerufen? Natürlich kann es ohne Schichtung kein O₂-Defizit

(keine P-Anreicherung) geben, und aufgebaute organische Substanz muß irgendwann und irgendwo (bei geringer Wassertiefe zum guten Teil am Boden) auch wieder abgebaut werden. Um dies hier näher zu untersuchen, wird folgender Ansatz gemacht: (a) In der Oberschicht ist eine O_2 -Quelle (P-Senke) und am Boden eine O_2 -Senke (P-Quelle). (b) Die O_2 (P)-Transportgeschwindigkeit in die Tiefe (zur Oberfläche) ist proportional zum O_2 (P)-Gradienten (ΔO_2 , ΔP) und umgekehrt proportional zum Dichtegradienten ($\Delta \sigma_t$) als Maß für die Vertikalturbulenz. (c) Das System befindet sich im Gleichgewicht, d. h. O_2 (P)-Transport = O_2 -Zehrung (P-Freisetzung).

Im Falle eines konstanten O_2 -Verbrauchs (und sinngemäß hinsichtlich der P-Freisetzung) gilt:

$$\Delta O_2 / \Delta \sigma_t = K \quad (1)$$

Eine hinreichende Zunahme von $\Delta \sigma_t$ muß daher in jedem besiedelten Gewässer zu O_2 -Mangel am Boden führen. Diesen Effekt erhält man auch durch entsprechende Vergrößerung der O_2 -Zehrung (Zunahme von K). Die (relative) Zehrung läßt sich aus den Beobachtungen beim F. S. "Flensburg" über K in Gleichung (1) berechnen (Tab. 4). Die

Tab. 4. Sauerstoffzehrung und Phosphatfreisetzung im Bodenwasser beim Feuerschiff "Flensburg" (westliche Ostsee). N: Anzahl der Vertikalkurven, R: Relativwert, Δ : Unterschied zwischen 17,5 m Tiefe und dem Bodenwasser (zumeist 27 m), σ_t : Dichte, O_2 : gelöster Sauerstoff angegeben als [$mg \cdot dm^{-3}$], P: Phosphat, t: Temperatur in °C, Phyt.: Phytoplankton (Biomasse) in der euphotischen Zone. Meßdaten aus Gillbricht (1951)

Datum	O_2 -Zehrung		P-Freisetzung		Atomare Relation		Bodenwasser		Phyt. R	Bemerkungen
	$\Delta O_2 / \Delta \sigma_t$	N	$\Delta P / \Delta \sigma_t$	R	N	$\Delta O_2 / \Delta P$	t	O_2		
August 1949	14	1	7	8,21	2	280	10,6	3,3	11,8	
Oktober 1949	15	2,34	10	21,91	10	190	12,4	1,3	34,0	Peridineen-Blüte
Januar 1950	4	1,99	3	1	3	3210	5,5	9,3	1	
März 1950	12	2,62	12	4,35	12	1070	2,8	9,8	15,3	Diatomeen-Blüte
Juni 1950	10	1,98	11	11,02	10	310	5,1	6,2	1,0	Phyt.: Mittel Juni 1949 + Juni 1950

hier auftretende Schwankungsbreite ist klein im Vergleich zu den bekannten Unterschieden beim Phytoplanktonbestand und bei der zugehörigen Produktion. An dieser Feststellung ändert auch die Tatsache nichts, daß im Oktober Sauerstoffmangel (beobachteter Minimalwert: $0,2 mg O_2 \cdot dm^{-3}$) die Abbauvorgänge reduziert haben dürfte. Wenn das O_2 -Defizit am Boden irgendwie der organischen Produktion proportional ist, so spricht das eben gebrachte Ergebnis für eine gewisse Pufferung des Systems, d. h., plötzlich zugegebene Stoffmengen werden nur allmählich abgebaut, und jahreszeitliche Schwankungen der Aktivität der Bodenorganismen (Absterben im Winter) beeinflussen den O_2 -Haushalt. K [Gleichung (1)] ändert sich relativ wenig, und ein großes O_2 -Defizit ist dann in erster Linie die Folge von einem großen $\Delta \sigma_t$. Die Beziehung zwischen Zehrung am Boden und Phytoplanktonbestand in der Oberschicht ist entsprechend nicht sehr gut. Im Gegensatz dazu besteht zwischen Phosphatfreisetzung und Phytoplanktonmenge eine erträgliche Parallelität.

Interessanter ist es, die nicht von Gleichung (1) abhängigen atomaren Relationen $\Delta O_2 / \Delta P$ zu betrachten. Im Verlauf des Winters ist das leicht abspltbare Phosphat

weitgehend aus der immer noch vorhandenen organischen Substanz verschwunden, und der O_2 -Zehrung steht daher im Januar kaum noch eine P-Freisetzung gegenüber. In der kommenden Zeit wird bei ständiger Zufuhr neuen P-haltigen Materials der alte "Wintervorrat" allmählich aufgearbeitet, und $\Delta O_2/\Delta P$ wird kleiner. Dies setzt sich bis Oktober fort und zeigt deutlich die Langsamkeit des Abbaus des organischen Materials im Gegensatz zur P-Abspaltung und damit die Pufferung der O_2 -Zehrung. Die absinkende organische Substanz verändert schon im freien Wasser durch P-Verlust ihre Zusammensetzung nennenswert (Gillbricht, 1977). Entsprechend sollten wir stets ein $\Delta O_2/\Delta P$ von über 212 (der minimale Wert beim Abbau von organischer Substanz, Sverdrup et al., 1963) erwarten. Der dem nicht entsprechende Befund im Oktober läßt auf eine zusätzliche P-Mobilisierung am Boden bedingt durch einen niedrigen pH-Wert (= O_2 -Mangel mit reduziertem Abbau) schließen und macht so die Verhältnisse im Januar verständlich. Dies dürfte weitgehend allgemein für den Zusammenhang zwischen Peridineenblüte und Sauerstoffmangel bzw. P-Zunahme gelten.

Phytoplankton und Umwelt

Alle bisher gemachten Angaben lassen darauf schließen, daß die formale langjährige Beziehung zwischen Salzgehalt und Phytoplanktonmenge bei Helgoland nicht nur indirekt auf unbekanntete meteorologische Zusammenhänge hinweist, sondern direkt das System anzeigt: geringerer Salzgehalt \rightarrow stärkerer gegensinniger Dichtestrom an der Oberfläche und in der Tiefe \rightarrow größerer Dichtegradient und stärkere Schichtung, wodurch die Lebensbedingungen für die Peridineen insbesondere im Spätsommer verbessert werden, und außerdem die Diatomeen zu anderer Jahreszeit (Verminderung einer zu großen Turbulenz) ihre Vorteile haben können.

Die zahlreichen Untersuchungen vor der Westküste Floridas haben zu besseren Einsichten über red tides geführt. So läßt sich der Bestand von *Gymnodinium breve* beschreiben als Funktion des Bestandes des Vormonats, der Temperatur, des Salzgehalts und des auflandigen Windes (als Erzeuger von Konvergenzen), während den anorganischen Nährstoffen (P und N) keine steuernde Funktion zukommt (Rounsefell & Dragovich, 1966). Slobodkin (1953) geht von der Vorliebe der Organismen für isolierte kleine Wasserkörper aus, die durch Süßwassereintrag relativ salzarm geworden sind und evtl. mit organischen Wuchsstoffen angereichert wurden. In diesem Milieu beginnt *Gymnodinium* sich zu entwickeln, und es ist nunmehr entscheidend, wer schneller ist, das Wachstum oder die Auflösung des Wasserballens durch Vermischungsvorgänge. Von diesem theoretisch recht komplizierten Sachverhalt hängt es ab, ob die Entwicklung zu einer red tide führt oder vorzeitig abgebrochen wird. Hier bieten sich auch praktisch interessierende Voraussagen an, die von Ingle & Martin (1971) diskutiert werden. Die Autoren nehmen als Kriterium die Anreicherung von Eisenhumat durch Süßwassereintrag. Ist eine bestimmte Menge erreicht, dann muß bei ruhigem Wetter und nicht zu kaltem Wasser mit einer *Gymnodinium*-Massenentwicklung gerechnet werden. Es bleibt letztlich offen, wer wirksam ist: das Eisen, die Huminsäure, der Komplex oder gar die Süßwassermenge. Es handelt sich hier also im Grunde genommen um ein auf die praktischen Bedürfnisse ausgerichtetes empirisches Verfahren. Dies gilt noch mehr für die von Baldrige (1975) vorgeschlagene Methode. Bei Florida lassen sich aus der Wassertemperatur im Februar/März im Vergleich zu der des Vorjahrs Aussagen

für das kommende Jahr hinsichtlich der Möglichkeit des Auftretens von red tides machen.

Die südliche Nordsee und giftige red tides

Was besagen alle bisher erhaltenen Informationen für die südliche Nordsee? Grundsätzlich hat sich gezeigt, daß hier über die bereits bekannt gewesenen Erscheinungen hinaus eindrucksvolle und ausgedehnte red tides möglich sind, wobei offen bleiben muß, wie sich die hydrographischen Verhältnisse in dieser Hinsicht entwickeln werden. Keinesfalls kann aber als sicher gelten, daß eine Wiederholung unbedingt mit *Ceratium furca* erfolgen muß. Es kann sich dann sehr wohl auch um eine giftige Peridinee (*Gonyaulax*) handeln, wie dies vor den Britischen Inseln bereits beobachtet wurde (Wood, 1968). Diese Gattung ist in der Nordsee ohnehin immer in geringen Mengen vorhanden und muß daher nicht erst wie z. B. die Diatomee *Biddulphia sinensis* einwandern oder eingeschleppt werden (Ostenfeld, 1908).

Allerdings soll man die möglichen Auswirkungen einer giftigen red tide auch nicht überschätzen. Rounsefell & Nelson (1966) schreiben: "The effect on the fish populations has not been nearly as severe as the layman imagines when he hears of the death of millions of small fishes." Sie relativieren die Masse der bei einem solchen Ereignis getöteten Fische (5 % des Jahresertrags der regionalen Fischerei). Es muß daher davon ausgegangen werden, daß Veränderungen, die zu einem häufigeren Auftreten von red tides führen, vielfältig auf das biologische System einwirken, so daß die Giftproduktion nur einer und vermutlich noch nicht einmal der wesentlichste unter zahlreichen Einflüssen ist.

SCHLUSSBETRACHTUNG

Die Umwelt der Lebewesen unterliegt einer ständigen Veränderung, wie sowohl die Erdgeschichte als auch Untersuchungen über relativ kurze Zeiträume – z. B. mit Hilfe der Pollenanalyse – zeigen. Charakteristisch für derartige Entwicklungen ist, daß monotone Verläufe durch periodische Schwankungen der Lebensbedingungen überlagert, wenn nicht überhaupt verdeckt werden, wofür die Eiszeiten ein gutes Beispiel sind. Langfristige Klimaveränderungen haben die Menschheitsgeschichte tiefgreifend beeinflußt. Hier sei in diesem Zusammenhang nur an die Besiedlung Amerikas und an das Ende der Wikinger auf Grönland erinnert. Auf gewisse Periodizitäten im Wettergeschehen lassen die Überlieferungen besonderer Ereignisse (Dürrejahre usw.) schließen, und ein Beispiel für recht kurzfristige Schwankungen liefert die Bibel mit der Geschichte von den sieben fetten und den sieben mageren Jahren (1. Buch Moses).

Diese alten Angaben werden grundsätzlich gestützt durch die Ergebnisse moderner meteorologischer Beobachtungen. Eine Vielzahl klimatischer Änderungen in unterschiedlichen Zeitskalen beeinflussen auch die Lebensbedingungen im Meer. Diese Vorgänge sind aber sehr komplex und wirken vielschichtig auf die Organismen ein, deren vielfältige Reaktionen das Bild nicht einfacher machen dürften. Beschreiben lassen sich derartige Abläufe daher nur vereinfacht und unter günstigen Bedingungen, wobei die Diskussion mehrdimensionaler Zusammenhänge schon sprachlich nur bedingt der Komplexität voll Rechnung tragen kann. Aus dieser Tatsache darf daher nicht gefolgert werden, daß die Problematik der red tides ohne großen Meß- und Auswerteaufwand untersucht werden kann.

Eine günstige Bedingung ist im vorliegenden Fall die Tatsache, daß sich das kurzlebige Phytoplankton in seinem Bestand praktisch stets im Gleichgewicht mit seiner Umgebung befindet. Man kann daher im Prinzip die Beziehung zwischen Bestand und Umwelt untersuchen. Diese Verhältnisse sind erheblich ungünstiger bei den höheren Gliedern der Nahrungskette, die in komplexere Systeme eingebettet sind und vor allem wegen ihrer längeren Lebensdauer den Veränderungen in der Umwelt nur träge folgen können.

Danksagungen. Ich danke dem Deutschen Ozeanographischen Datenzentrum, dem Deutschen Wetterdienst und der Wassergütestelle Elbe für die Überlassung von Daten. Die Dres. Hühnerfuß und Lange (SFB 94) stellten eine im Rahmen von JONSWAP 75 gewonnene Fotografie zur Verfügung. Frau Freier war in vielfältiger Weise am Zustandekommen dieser Veröffentlichung beteiligt, insbesondere beim Entwurf der Abbildungen, während Herr Marschall die Reinzeichnungen anfertigte. Stellvertretend für die vielen an einer so langen Meßreihe Beteiligten seien hier nur die Herren Mangelsdorf und Treutner erwähnt, die ihre Arbeit seit vielen Jahren erfolgreich auf der Insel Helgoland durchführen.

ZITIERTE LITERATUR

- Anonymus, 1896. Blüten des Wassers und Fischsterben. – Allg. FischZtg 21, 292.
- Armstrong, F. A. J. & Harvey, H. W., 1950. The cycle of phosphorus in the waters of the English Channel. – J. mar. biol. Ass. U. K. 29, 145–162.
- Baldrige, H. D., 1975. Temperature patterns in the long-range prediction of red tide in Florida waters. In: Proceedings of the first international conference on toxic dinoflagellate blooms. Ed. by V. R. LoCicero. The Massachusetts Science and Technology Foundation, Wakefield, Mass., 69–79.
- Banse, K., 1968. Hydrography of the Arabian Sea shelf of India and Pakistan and effects on demersal fishes. – Deep Sea Res. 15, 45–79.
- Becker, G. & Kohnke, D., 1978. Long-term variations of temperature and salinity in the inner German Bight. – Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 172, 335–344.
- Berge, G., 1962. Discoloration of the sea due to *Coccolithus huxleyi* "bloom". – Sarsia 6, 27–40.
- Blasco, D., 1978. Observations on the diel migration of marine dinoflagellates off the Baja California coast. – Mar. Biol. 46, 41–47.
- Boguslawski, G. von, 1884. Handbuch der Ozeanographie. Engelhorn, Stuttgart, 400 pp.
- Brongersma-Sanders, M., 1957. Mass mortality in the sea. In: Treatise on marine ecology and paleoecology. Ed. by J. W. Hedgpeth. Geol. Soc. Am., New York, 1, 941–1010 (Mem. geol. Soc. Am. 67).
- Caspers, H., 1968. Der Einfluß der Elbe auf die Verunreinigung der Nordsee. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 17, 422–434.
- Cassie, V., 1981. Non-toxic blooms of *Prorocentrum micans* (Dinophyceae) in the Karama Bight. – N. Z. J. mar. Freshwat. Res. 15, 181–184.
- Cullen, J. J. & Horrigan, S. G., 1981. Effects of nitrate on the diurnal vertical migration, carbon to nitrogen ration, and photosynthetic capacity of the dinoflagellate *Gymnodinium splendens*. – Mar. Biol. 62, 81–89.
- Cushing, D. H., 1983. Sources of variability in the North Sea ecosystems. In: North Sea dynamics. Ed. by J. Sündermann & W. Lenz. Springer, Berlin, 498–516.
- Cushing, D. H. & Dickson, R. R., 1976. The biological response in the sea to climatic changes. – Adv. mar. Biol. 14, 1–122.
- Dale, B. & Yentsch, C. M., 1978. Red tide and paralytic shellfish poisoning. – Oceanus 21, (3) 41–49.
- Dareste, M. C., 1855. Mémoire sur les animalcules et autres corps organisés qui donnent à la mer une couleur rouge. – Anns Sci. nat. (Zool.) 3, 179–239.
- Dickson, R. R., 1971. A recurrent and persistent pressure-anomaly pattern as the principal cause of intermediate-scale hydrographic variation in the European shelf seas. – Dt. hydrogr. Z. 24, 97–119.

- Dickson, R. R., Lamb, H. H., Malmberg, S.-A. & Colebrook, J. M., 1975. Climatic reversal in northern North Atlantic. – *Nature*, Lond. 256, 479–481.
- Dickson, R. R. & Reid, P. C., 1983. Local effects of wind speed and direction on the phytoplankton of the Southern Bight. – *J. Plankt. Res.* 5, 441–455.
- Dragovich, A., Kelly, J. A. & Kelly, R. D., 1965. Red water bloom of a dinoflagellate in Hillsborough Bay, Florida. – *Nature*, Lond. 207, 1209–1210.
- Dugdale, R. C., 1979. Primary nutrients and red tides in upwelling regions. In: Toxic dinoflagellate blooms. Ed. by D. L. Taylor & H. H. Seliger. Elsevier; North-Holland, Amsterdam, 257–268.
- Eppley, R. W., Holm-Hansen, O. & Strickland, J. D. H., 1968. Some observations on the vertical migration of dinoflagellates. – *J. Phycol.* 4, 333–340.
- Fogg, G. E., 1958. Extracellular products of phytoplankton and the estimation of primary production. – *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 144, 56–60.
- Gassmann, G. & Gillbricht, M., 1982. Correlations between phytoplankton, organic detritus and carbon in North Sea waters during the Fladenground Experiment (FLEX' 76). – *Helgoländer Meeresunters.* 35, 253–262.
- Gieskes, W. W. C. & Kraay, G. W., 1977. Continuous plankton records: Changes in the plankton of the North Sea and its eutrophic Southern Bight from 1948 to 1975. – *Neth. J. Sea Res.* 11, 334–364.
- Gillbricht, M., 1951. Produktionsbiologische Untersuchungen in der Kieler Bucht. Diss., Univ. Kiel, 92 pp.
- Gillbricht, M., 1961. Über den Zusammenhang zwischen verschiedenen Messungen im Meer. – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 7, 238–251.
- Gillbricht, M., 1962. Über das Auszählen von Plankton schöpfproben. – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 8, 203–218.
- Gillbricht, M., 1964. Einwirkungen des kalten Winters 1962/63 auf die Phytoplanktonentwicklung bei Helgoland. – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 10, 263–275.
- Gillbricht, M., 1969. Calculations in marine planktology. Practical and theoretical problems. – *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 54, 645–660.
- Gillbricht, M., 1970. Über den Einfluß der Oberflächenspannung des Seewassers auf Aräometermessungen. – *Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch.* 21, 403–409.
- Gillbricht, M., 1974. Ein Problem bei der Berechnung von Regressionsgeraden. – *Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch.* 23, 120–129.
- Gillbricht, M., 1977. Phytoplankton distribution in the upwelling area off NW Africa. – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 29, 417–438.
- Gillbricht, M., 1980. Gelbstoffe vor Nordwestafrika. – *Dt. hydrogr. Z.* 33, 53–67.
- Goedecke, E., 1952. Das Verhalten der Oberflächentemperatur in der Deutschen Bucht während der Jahre 1872–1950 und der Zusammenhang mit dem nordwesteuropäischen Meere. – *Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch.* 13, 1–31.
- Goedecke, E., 1955. Über die Intensität der Temperatur-, Salzgehalts- und Dichteschichtung in der Deutschen Bucht. – *Dt. hydrogr. Z.* 8, 15–28.
- Goedecke, E., 1956. Über das Verhalten des Oberflächensalzgehaltes in der Deutschen Bucht während der Jahre 1873–1944 in Verbindung mit langjährigen Salzgehaltsreihen der südlichen Nordsee. – *Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch.* 14, 109–146.
- Gran, H. H., 1929. Investigation of the production of plankton outside the Romsdalsfjord 1926–1927. – *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer* 56, 1–112.
- Gran, H. H. & Braarud, T., 1935. A quantitative study of the phytoplankton in the Bay of Fundy and the Gulf of Maine (including observations on hydrography, chemistry and turbidity). – *J. biol. Bd Can.* 1, 279–467.
- Grasshoff, K., 1976. Methods of seawater analysis. Verl. Chemie, Weinheim, 317 pp.
- Haddad, K. D. & Carder, K. L., 1979. Oceanic intrusion: One possible initiation mechanism of red tide blooms on the west coast of Florida. In: Toxic dinoflagellate blooms. Ed. by D. L. Taylor & H. H. Seliger. Elsevier; North-Holland, Amsterdam, 269–286.
- Hagmeier, E., 1961. Plankton-Äquivalente. – *Kieler Meeresforsch.* 17, 32–47.
- Hasle, G. R., 1950. Phototactic vertical migration in marine dinoflagellates. – *Oikos* 2, 162–175.
- Hasle, G. R., 1954. More on phototactic diurnal migration in marine dinoflagellates. – *Nytt Mag. Bot.* 2, 139–147.

- Hickel, W., Hagmeier, E. & Drebes, G., 1971. *Gymnodinium* blooms in the Helgoland Bight (North Sea) during August, 1968. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 22, 401–416.
- Hirasaka, K., 1922. On a case of discolored sea-water. – Annotnes zool. jap. 10, 161–164.
- Ingle, R. M. & Martin, D. F., 1971. Prediction of the Florida red tide by means of the iron index. – Envir. Lett. 1, 69–74.
- Kalle, K., 1956. Chemisch-hydrographische Untersuchungen in der inneren Deutschen Bucht. – Dt. hydrogr. Z. 9, 55–65.
- Lenz, J., 1965. Zur Ursache der an die Sprungschicht gebundenen Echoschichten der westlichen Ostsee. – Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch. 18, 111–161.
- Lohmann, H., 1908. Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. – Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel) 10, 129–370.
- Mecking, L., 1916. Der Einfluß des Elbwassers auf den Salzgehalt bei Helgoland. – Annln Hydrogr., Berlin 44, 554–558.
- Mittelstaedt, E. & Soetje, K., 1982. Die Zirkulation in der Deutschen Bucht im August und September 1979. – Dt. hydrogr. Z. 35, 59–72.
- Mulligan, H. F., 1975. Oceanographic factors associated with New England red tide blooms. In: Proceedings of the first international conference on toxic dinoflagellate blooms. Ed. by V. R. LoCicero. The Massachusetts Science and Technology Foundation, Wakefield, Mass., 23–40.
- Nathanson, A., 1906. Über die Bedeutung vertikaler Wasserbewegungen für die Produktion des Planktons im Meere. – Abh. sächs. Akad. Wiss. (Math.-Phys. Kl.) 5, 359–441.
- Omori, M. & Hammer, W. M., 1982. Patchy distribution of zooplankton: Behavior, population assessment and sampling problems. – Mar. Biol. 72, 193–200.
- Ostenfeld, C. H., 1908. On the immigration of *Biddulphia sinensis* Grev. and its occurrence in the North Sea during 1903–1907 and on its use for the study of the direction and rate of flow of the currents. – Meddr Kommn Havunders. (Plankton) 1, (6) 1–44.
- Ouchi, A. & Takayama, H., 1981. A red tide map study by the principal component analysis. – Bull. Jap. Soc. scient. Fish. 47, 1275–1279.
- Paulsen, O., 1909. Plankton investigations in the waters round Iceland and in the North Atlantic in 1904. – Meddr Kommn Havunders. (Plankton) 8, (1) 1–57.
- Peters, N., 1929. Über Orts- und Geißelbewegung bei marinen Dinoflagellaten. – Arch. Protistenk. 67, 291–321.
- Pomeroy, L. R., Haskin, H. H. & Ragotzkie, R. A., 1956. Observations on dinoflagellate blooms. – Limnol. Oceanogr. 1, 54–60.
- Postma, H. & Kalle, K., 1955. Die Entstehung von Trübungszonen im Unterlauf der Flüsse, speziell im Hinblick auf die Verhältnisse in der Unterelbe. – Dt. hydrogr. Z. 8, 137–144.
- Pratje, A., 1925. Noctiluca. – Tierwelt Nord- u. Ostsee 2, II, d₁, 1–12.
- Radach, G., 1982. Variations in the plankton in relation to climate. – C. M./ICES, Gen 5, 1–21.
- Radach, G., 1983. Simulations of phytoplankton dynamics and their interactions with other system components during FLEX' 76. In: North Sea dynamics. Ed by J. Sündermann & W. Lenz. Springer, Berlin, 584–610.
- Reichard, A. C., 1910. Hydrographische Beobachtungen bei Helgoland in den Jahren 1893–1908. – Wiss. Meeresunters. (Helgoland) 10 (1), 1–42.
- Rheinheimer, G., 1968. Die Bedeutung des Elbe-Ästuars für die Abwasserbelastung der südlichen Nordsee in bakteriologischer Sicht. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 17, 445–454.
- Rounsefell, G. A. & Dragovich, A., 1966. Correlation between oceanographic factors and abundance of the Florida red-tide (*Gymnodinium breve* Davis), 1954–61. – Bull. mar. Sci. 16, 404–422.
- Rounsefell, G. A. & Nelson, W. R., 1966. Red-tide research summarized to 1964 including an annotated bibliography. – Spec. scient. Rep. U. S. Fish Wildl. Serv. 535, 1–85.
- Ruud, B., 1926. Quantitative investigations of plankton at Lofoten, March–April, 1922–1924. – Rep. Norw. Fish. mar. Invest. 3, (7), 1–30.
- Ryther, J. H., 1955. Ecology of autotrophic marine dinoflagellates with reference to red water conditions. In: The luminescence of biological systems. Ed. by F. H. Johnson. Am. Ass. Adv. Sci., Washington, D. C., 387–414.
- Schott, F., 1966. Der Oberflächensalzgehalt in der Nordsee. – Dt. hydrogr. Z., Erg. H. (A) 9, 1–58.
- Seliger, H. H., Loftus, M. E. & Subba Rao, D. V., 1975. Dinoflagellate accumulations in Chesapeake Bay. In: Proceeding of the first international conference on toxic dinoflagellate blooms. Ed. by

- V. R. LoCicero. The Massachusetts Science and Technology Foundation, Wakefield, Mass., 181–206.
- Slobodkin, L. B., 1953. A possible condition for red tides on the coast of Florida. – *J. mar. Res.* 12, 148–155.
- Steidinger, K. A. & Haddad, K., 1981. Biologic and hydrographic aspects of red tides. – *BioSci.* 31, 814–819.
- Steuer, A., 1910. Planktonkunde. Teubner, Leipzig, 723 pp.
- Stosch, H. A. von, 1964. Zum Problem der sexuellen Fortpflanzung in der Peridineengattung *Ceratium*. – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 10, 140–152.
- Sverdrup, H. U., 1953. On conditions for the vernal blooming of Phytoplankton. – *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* 18, 287–295.
- Sverdrup, U. H., Johnson, M. W. & Fleming, R. H., 1963. The Oceans. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J., 1060 pp.
- Taylor, A. H., Reid, P. C., Marsh, T. J., Stephens, J. A. & Jonas, T. D., 1983. Year-to-year changes in the salinity of the southern North Sea, 1948–1973: a budget. In: North Sea dynamics. Ed. by J. Sündermann & W. Lenz. Springer, Berlin, 200–219.
- Thórdardóttir, T., 1977. Primary production in north Icelandic waters in relation to recent climatic changes. In: Polar oceans. Ed. by M. J. Dunbar, Arctic Inst. of North America, Calgary, 655–665.
- Townsend, D. W., Yentsch, C. M., Parker, C. E., Balch, W. M. & True, E. D., 1983. An island mixing effect in the coastal Gulf of Maine. – *Helgoländer Meeresunters.* 36, 347–356.
- Tschirn, E., 1920. Biologische Studien an Ceratien der Kieler Förde. Diss., Univ. Kiel, 61 pp.
- Wangersky, P. J., 1977. The role of particulate matter in the productivity of surface waters. – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 30, 546–564.
- Werner, B., 1958. Die Verbreitung und das jahreszeitliche Auftreten der Anthomeduse *Rathkea octopunctata* M. Sars sowie die Temperaturabhängigkeit ihrer Entwicklung und Fortpflanzung. – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 6, 137–170.
- Wood, P. C., 1968. Dinoflagellate crop in the North Sea. – *Nature, Lond.* 220, 21.
- Wyrtky, K., 1950. Über die Beziehungen zwischen Trübung und ozeanischem Aufbau. – *Kieler Meeresforsch.* 7, 87–107.